

Articolo | [Accesso aperto](#) | Pubblicato: 21 febbraio 2024

## La ricchezza e la diversità procariotica sono aumentate durante la ritirata del ghiacciaio dell'Olocene e l'inizio di un lago antartico

[C. Piccini](#) , [F. Bertoglio](#), [R. Sommaruga](#), [G. Martínez de la Escalera](#), [L. Pérez](#), [L. Bugoni](#), [L. Bergamino](#), [H. Evangelista](#) & [F. García-Rodríguez](#)

[Communications Earth & Environment](#) **5**, Numero articolo: 94 (2024)

**973** accessi | **33** Altmetric | [delle metriche](#)

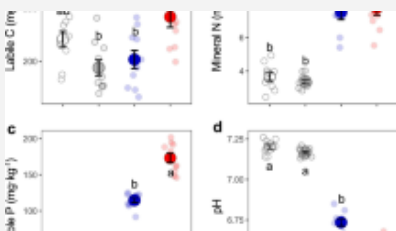
### Astratto

---

La conoscenza dei cambiamenti della biodiversità durante le transizioni dal paesaggio glaciale alla formazione dei laghi è limitata agli studi contemporanei. Qui, abbiamo combinato analisi di litologia, cronologia e geochimica con il metabarcoding del DNA sedimentico antico per valutare tale transizione nell'Antartide marittima. Abbiamo dedotto tre fasi paleoambientali che coprono il processo di ritiro del ghiacciaio dell'Olocene. Da 4900 a 3850 anni prima di oggi, abbiamo trovato la più bassa ricchezza/diversità procariotica, con indicatori di taxa batterici associati al suolo e agli ambienti terrestri. Da 3850 a 2650 anni prima del presente, sono stati rilevati un più alto contenuto di carbonio, una maggiore variabilità carbonio/azoto, una maggiore ricchezza/diversità di specie e indicatori di

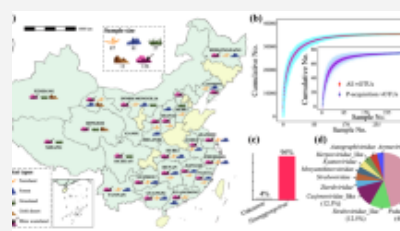
taxa procariotici di fame energetica a lungo termine. Infine, dal 2650 al 1070 anni prima del presente, abbiamo dedotto l'inizio di un vero ambiente lacustrino che detiene rapporti di carbonio/azoto stabili e la più alta diversità procariotica, con taxa batterici acquatici noti. Il nostro studio svela per la prima volta l'evoluzione da un ghiacciaio coperto a un lago d'acqua dolce attraverso una scala millenaria.

## Contenuti simili visualizzati da altri



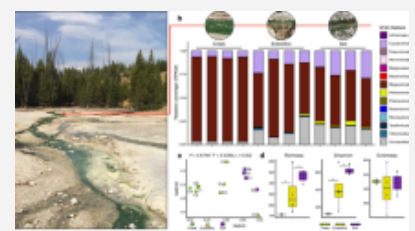
**L'acidificazione indotta dai nutrienti modula le relazioni tra la biodiversità e la...**

Articolo | Accesso aperto  
03 aprile 2024



**Diversità nascosta e potenziale funzione ecologica dei geni di acquisizione del fosfo...**

Articolo | Accesso aperto  
02 aprile 2024



**I virus delle sorgenti termali nel Parco Nazionale di Yellowstone hanno...**

Articolo | Accesso aperto  
09 aprile 2024

## Principale

La riduzione e la scomparsa dei ghiacciai e delle calotte glaciali colpiscono gli ecosistemi a valle e modificano la loro biodiversità<sup>1</sup>, le reti alimentari e i flussi di materia<sup>2</sup>. Recentemente, un'indagine globale che include oltre 2100 studi sulla biodiversità che valutano i taxa animali, fungini, vascolari e algali ha dimostrato che la ricchezza generalmente aumenta (per lo più taxa generalisti) a livelli più bassi di influenza del ghiacciaio<sup>3</sup>. Ciò suggerisce che dopo lo scioglimento del ghiacciaio la biodiversità locale aumenta, ma l'effetto ambientale associato a lungo termine dell'esaurimento dei taxa specializzati esclusivamente adattato alle condizioni

glaciali è ancora sconosciuto.

A causa delle loro capacità metaboliche estremamente diverse, le comunità procariotiche sono componenti essenziali degli ecosistemi acquatici. Sono coinvolti in processi biogeochimici fondamentali, come il ciclo dei nutrienti organici/inorganici e il trasferimento di energia attraverso la rete alimentare microbica<sup>4,5,6</sup>. Capire come le trasformazioni biogeochimiche siano mediate dai procarioti su scala ecosistemica è una delle sfide attuali dell'ecologia microbica acquatica<sup>7</sup>. La scarsità di dati completi sulle risposte della biodiversità al ritiro dei ghiacciai, in particolare sulla diversità microbica, implica che la biodiversità degli ecotoni glaciali rappresenta una fonte di nuove informazioni scientifiche<sup>1</sup>. Questa mancanza di informazioni preclude conclusioni valide sull'effetto della perdita della calotta glaciale sul funzionamento dell'ecosistema. Pertanto, comprendere il ruolo delle comunità microbiche e la loro risposta alle dinamiche passate dei ghiacciai è essenziale per proiettare futuri cambiamenti nel funzionamento dell'ecosistema nel contesto attuale dell'evanescenza della criosfera<sup>8</sup>. Un approccio per raggiungere tali previsioni è l'uso del DNA antico sedimentario (sedaDNA)<sup>9</sup> che aiuta a ricostruire i cambiamenti nella diversità microbica durante gli eventi di deglaciazione.

Abbiamo combinato analisi geochimiche e metabarcoding sedaDNA alla sequenza sedimentaria del lago Profound, il più grande lago proglaciale della penisola di Fildes, per valutare la transizione dall'area coperta dai ghiacciai alla formazione lacustre. Il lago Profound (Antarctic Place-names Committee – APC) è anche conosciuto come Lake Uruguay, Ozore Glubokoye e Tiefersee. Il continente antartico è il più grande sistema glaciale della Terra e sebbene sia l'Antartica occidentale che la penisola antartica stiano perdendo rapidamente massa di ghiaccio<sup>10,11</sup>, il continente è ancora dominato da ghiacciai e masse di ghiaccio. Quindi, gli ambienti di transizione sono rari e vincolati alla cintura sub-antartica. Questo tipo di ambiente è raro perché presenta una transizione distinta dal deserto

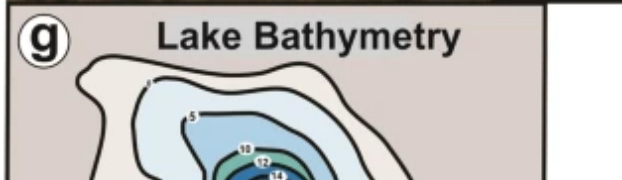
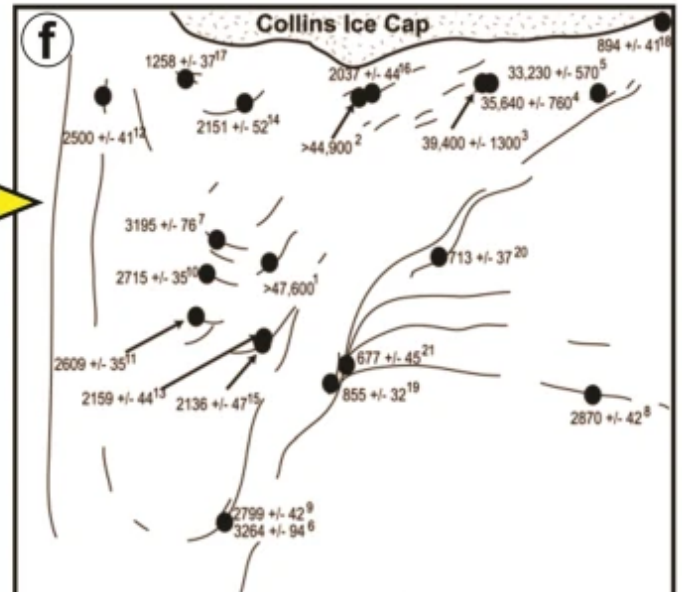
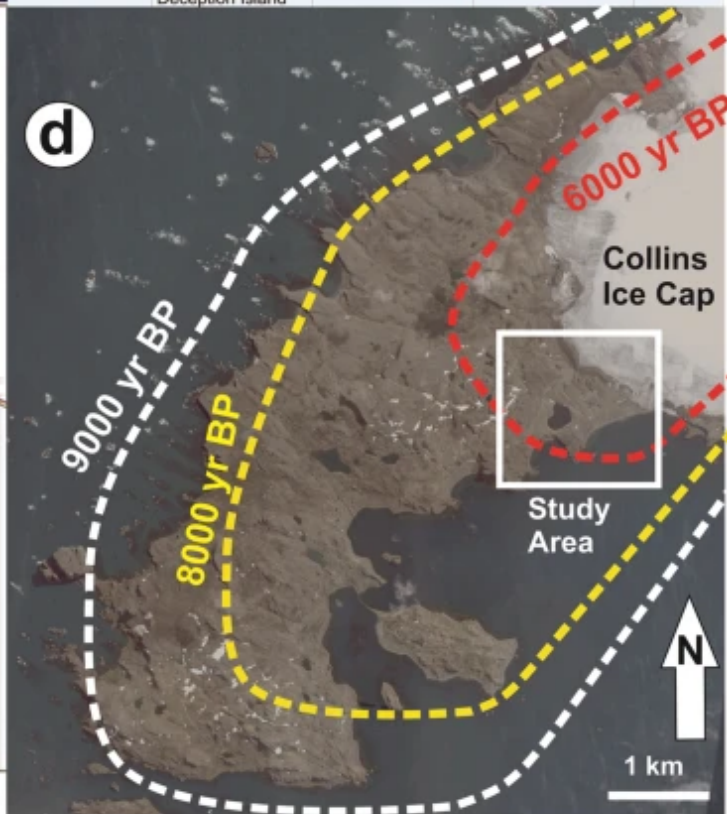
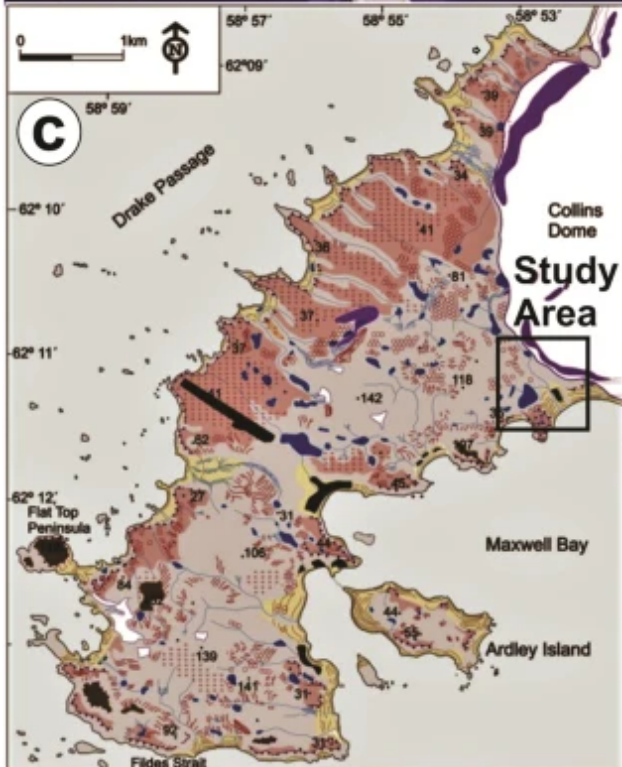
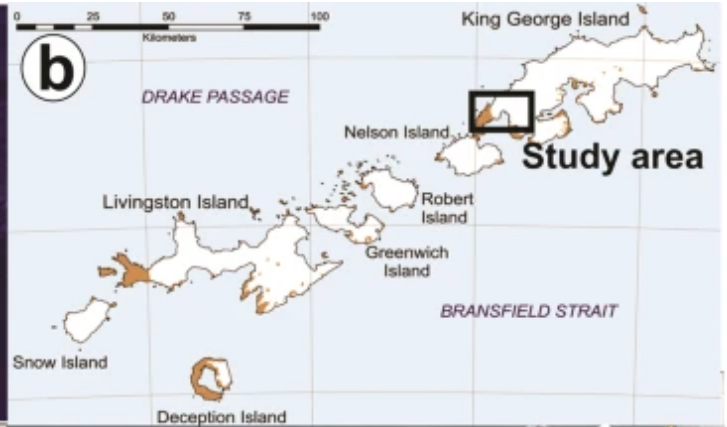
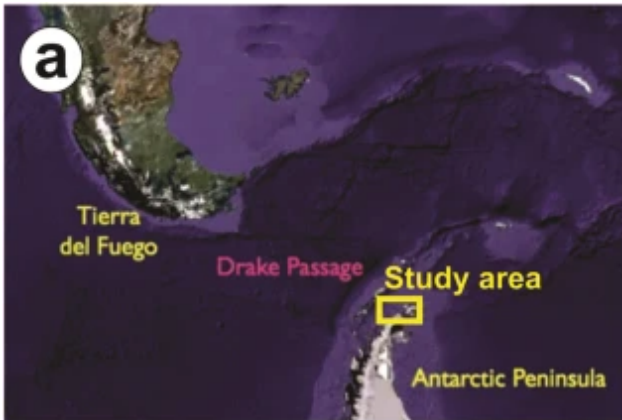
antartico privo di ghiaccio alle calotte glaciali con un bilancio di massa stabile, che sono dominate da morene e molti laghi proglaciali<sup>12</sup>. Pertanto, l'area selezionata rappresenta un'opportunità unica per studiare le interazioni tra la prima linea del ghiacciaio e la formazione dei laghi proglaciali da un punto di vista paleolimnologico. Qui, i cambiamenti nella composizione e nella struttura della comunità procariotica sono stati utilizzati come proxy per i cambiamenti funzionali dell'ecosistema durante tale paesaggio a lungo termine alla trasformazione del paesaggio acquatico.

## Litologia e cronologia

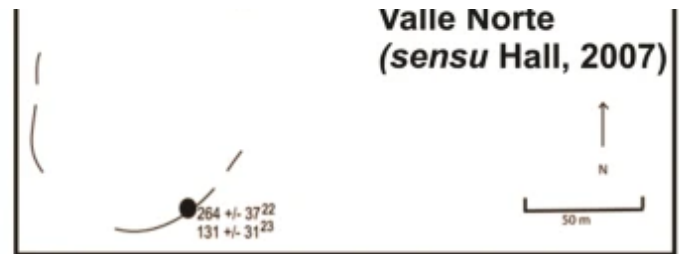
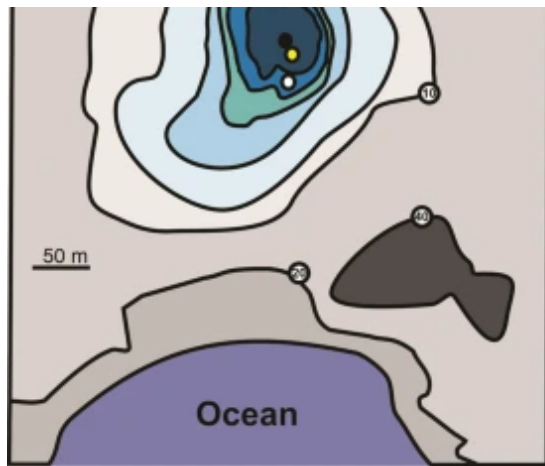
---

I sedimenti ottenuti nel 2019 dal lago Profound (Fig. 1) avevano due zone sedimentarie limpide nel nucleo (Fig. [2](#)). Tra 75 e 45 cm di profondità, il sedimento era caratterizzato da un basso contenuto di muschio, tonalità di grigio e ciottoli/ciottoli, e sabbia fine senza laminazione distinta. Non è stato osservato altro materiale biogenico macroscopico. Tra i 45 cm e la superficie, era caratterizzato da un'abbondante presenza di muschio in tutto, colore marrone chiaro e una serie di laminazioni limose. La sezione basale ha prodotto un'età di 4910 cal yr BP, corrispondente all'Olocene medio (Tabella [1](#), Fig. [3](#)). La profondità di 55 cm ha prodotto un'età inaspettata di 43.101 cal yr BP. Questo tipo di deposito corrisponderebbe a sedimenti marini trasportati (non in situ) depositati durante un periodo di ridotta estensione del ghiaccio e rielaborati mentre il ghiacciaio si espandeva di nuovo<sup>12</sup>. Tale materiale marino sarebbe stato trasportato da sotto la calotta glaciale Collins e depositato inizialmente durante un periodo di ridotta estensione del ghiaccio, e poi rielaborato mentre il ghiacciaio si espandeva sull'ex fondo marino<sup>12</sup>. Pertanto, questo campione di età del Pleistocene è stato escluso dal modello di età-profondità (Fig. [3](#)).

### **Fig. 1: L'area di studio.**





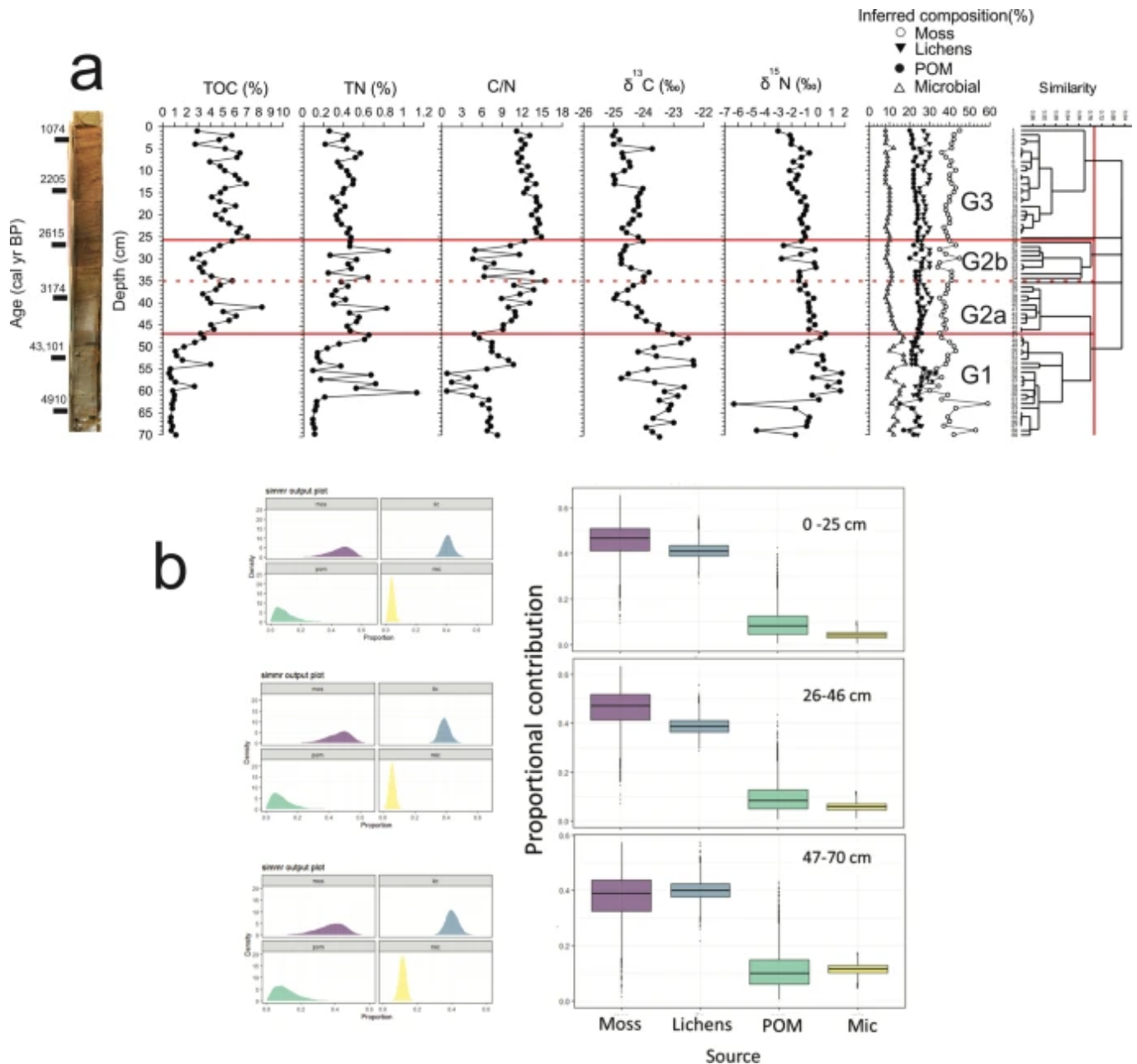


#### Coring Site

- Schmidt et al.(1990). Chronology from 3500 yr BP to 1990 CE.
- LURU1 Garcia-Rodríguez et al. (2021). Chronology 1900-2017 CE.
- LURU3 (This study). Chronology 5000 - 1000 cal yr BP.

**a** Drake Passage (Google Earth Pro, Image Landsat Copernicus); **b** Arcipelago sub-antartico delle Shetland meridionali che mostra le aree senza ghiaccio dell'isola;<sup>68</sup> **c** Mappa geomorfologica (modificata da Schmid et al. 2017);<sup>44</sup> **d** migrazione dell'Olocene della posizione in prima linea del ghiacciaio Collins a 9000, 8000 e 6000 anni BP<sup>13</sup> (Google Earth Pro, Image Landsat Copernicus, copyright 2023 Maxar Technologies. Immagine Stati Uniti Geological Survey); **e** Fotografia aerea del lago Profound che mostra la serie di morene di Valle Norte (Google Earth Pro, Image Landsat Copernicus, copyright 2023 Maxar Technologies); **f** Età stimata della serie di depositi di morene di Valle Norte; <sup>12</sup> **g** Bathymetry Lake Profound che mostra i siti di carotaggio di Schmidt et al. (1990)<sup>17</sup>(questo studio).

## Fig. 2: materia organica sedimentaria.

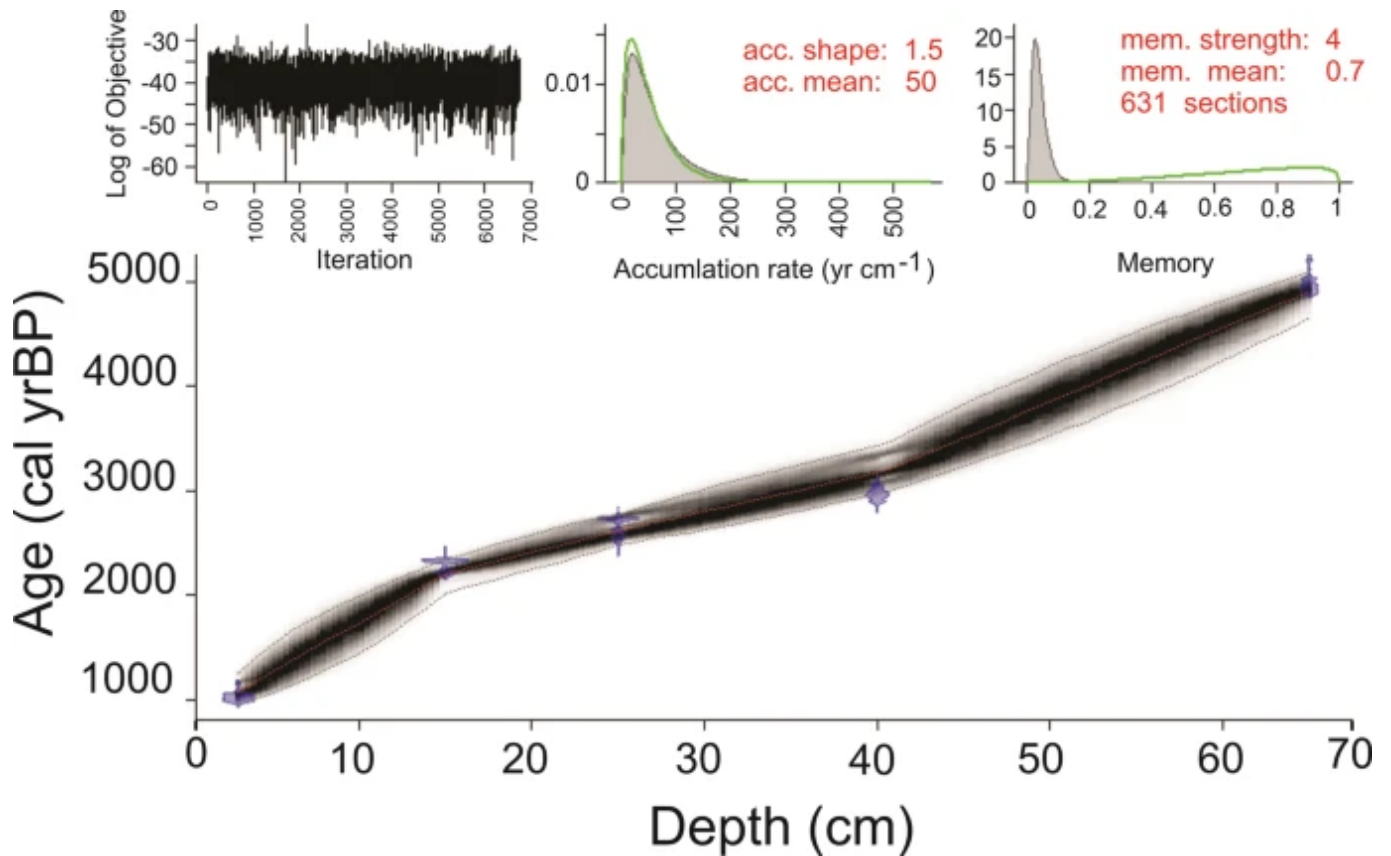


Distribuzione verticale di TOC, TN, C/N e isotopi stabili associati (**a**). Contributo relativo (%) derivato dal modello SIMMR di potenziali fonti tra cui muschio ( $n = 22$ ), licheni ( $n = 26$ ), materia organica particolato (POM) e stuoie microbiche ( $n = 3$ ; MIC) alla materia organica sedimentaria (SOM) nell'ambiente antartico (**b**). Fattori di frazionamento applicati:  $\delta^{13}\text{C} = 0,0\text{‰} \pm 0,1$ ;  $\text{C/N} = 0,0$ . Le caselle indicano rispettivamente intervalli di confidenza del 95%, 75%, 25% e 5%.

## Tabella 1 Date al radiocarbonio sulla materia organica dal nucleo di sedimento LURU3 e tasso di sedimentazione calcolato dalla modellazione

## della profondità dell'età di Bacon

**Fig. 3: Modello bayesiano di profondità di età per il nucleo di sedimentario LURU3.**



Il pannello centrale mostra le date <sup>14</sup>C calibrate (blu trasparente) e le linee punteggiate grigie del modello di profondità dell'età indicano gli intervalli di confidenza del 95%; la curva rossa mostra la migliore vestibilità possibile in base all'età media ponderata per ogni profondità.

Il campione da 40 cm ha prodotto un'età di 3174 cal yr BP, i 25 cm hanno mostrato un'età di 2615 cal yr BP, a 15 cm il campione ha mostrato un'età di 2205 cal yr BP e il campione sotterraneo di 3 cm era 1074 cal yr BP. Il modello di profondità dell'età bayesiana (dati supplementari 1) ci ha permesso di dedurre una bassa



sedimentazione, con valori minimi e massimi di 0,03 e 0,27 mm yr<sup>-1</sup>, rispettivamente (Tabella 1, Fig. 3). Il modello di profondità dell'età ha mostrato un tasso di sedimentazione lineare abbastanza basso. Il tasso di sedimentazione più basso è stato determinato da 0 a 15 cm (0,03 e 0,11 mm yr<sup>-1</sup>), mentre i valori più alti sono stati registrati da 15 a 40 cm (0,24 e 0,27 mm yr<sup>-1</sup>). Valori di velocità intermedia di 0,13 mm yr<sup>-1</sup> sono stati osservati da 40 a 65 cm di profondità (Tabella 1, Fig. 3).

## Geochemica

---

Dalla distribuzione di TOC, TN, C/N e degli isotopi stabili dell'elemento, sono state identificate tre zone centrali al 75% di somiglianza (Fig. 2a). Zona G1, da 70 a 47 cm, che mostra la concentrazione TOC e TN più bassa e i rapporti C/N vicini a 6 (ad eccezione della sezione centrale in cui questi valori sono aumentati). Il  $\delta^{13}\text{C}$  variava tra -24 e -23 ‰, ma a 55 cm i valori erano vicini a -25‰. I valori di  $\delta^{15}\text{N}$  erano per lo più superiori a zero all'interno di questa zona.

La zona G2 si estendeva da 47 a 26 cm ed è stata caratterizzata dall'aumento del TOC (Fig. 2a) e da un concomitante aumento dei valori di TN. Utilizzando l'80% di somiglianza come livello di cutoff, questa zona è stata ulteriormente suddivisa in una zona inferiore G2a e una zona superiore G2b, dove la caratteristica era l'elevata variabilità dei rapporti C/N all'interno della sottosezione superiore da circa 5 a ca. 13. I valori di  $\delta^{13}\text{C}$  sono diminuiti da -23 a -25‰ e  $\delta^{15}\text{N}$  erano sempre vicini a -1‰. La zona G3, da 26 cm alla superficie, ha mostrato i più alti valori TOC e TN e la caratteristica sorprendente è stata la stabilizzazione dei rapporti C/N vicini a 12. I valori  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  visualizzavano valori simili alla zona precedente (Fig. 2a).

L'analisi SIMMR del contributo frazionario isotopico da potenziali fonti di materia

organica ha identificato un contributo sostanziale di muschio (>40%) > licheni (>35%) > materia organica particolato (POM) (20%) > materia organica microbica (MIC) (10%) (Fig. [2b](#)). La composizione della materia organica non ha mostrato importanti cambiamenti verticali (Fig. [2b](#), con una costante dominanza di materia organica di muschio e licheni. L'unico cambiamento notevole è stato osservato sotto i 55 cm, dove sono stati rilevati i valori più alti di muschio e POM.

## Diversità e composizione della comunità procariotica

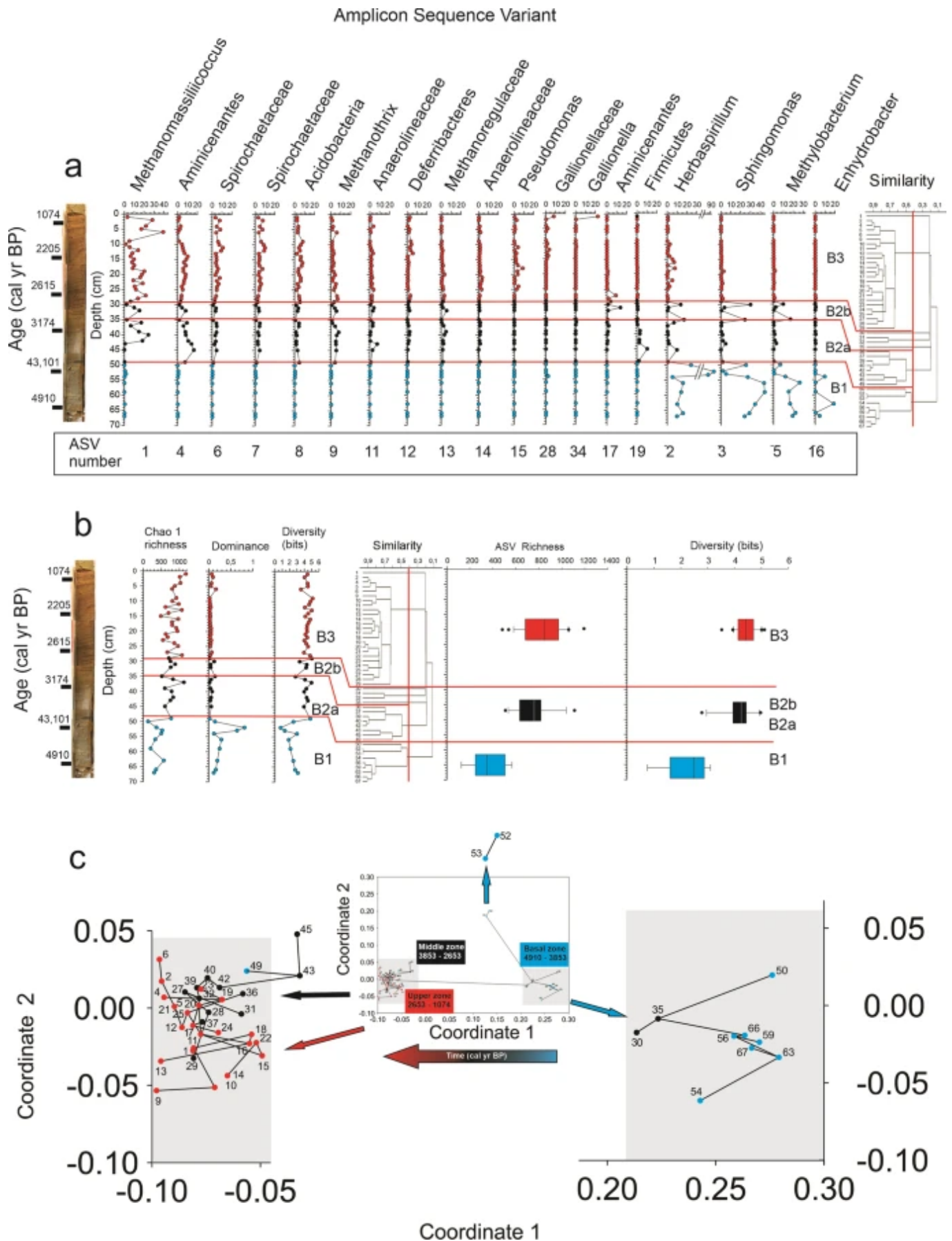
---

Un totale di 9336 varianti di sequenza di Amplicon (ASV) sono state identificate nel database dai campioni di sedaDNA (dati supplementari 2). Le curve di rarefazione basate sulla ricchezza di ASV osservata hanno sempre raggiunto un plateau (Dati supplementari 3).

I calcoli della diversità beta per determinare se le differenze nella struttura della comunità procariotica nel tempo fossero dovute alla sostituzione delle specie ( $\beta_{sim}$ ) o all'annidamento ( $\beta_{nes}$ ) hanno indicato che il primo processo ha rappresentato la maggior parte del cambiamento ( $\beta_{sim} = 0,931$ ,  $\beta_{nes} = 0,021$ ).

Le tendenze osservate utilizzando i dati procariotici corrispondevano ai dati geochimici in tutto il nucleo. Utilizzando l'analisi dei cluster (40% di somiglianza dei cluster), sono stati identificati tre diversi cluster con una composizione distintiva della comunità procariotica (analisi Permanova,  $p = 0,0001$ ) che erano coincidenti con i gruppi di cluster basati sulla geochimica (da G1 a G3). Le zone identificate in base alla loro composizione comunitaria hanno mostrato differenze negli ASV che rappresentano il 50% dell'abbondanza del campione e nell'indicatore ASV (indice delle specie indicatori) (Fig. [4a, b](#), tabella 2). L'analisi del ridimensionamento multidimensionale non metrico (NMDS) ha rivelato chiare differenze tra i campioni da 67 a 50 cm e con il resto della sequenza sedimentaria (Fig. [4c](#)).

**Fig. 4: Comunità procariotica.**



Gli ASV rappresentano il 50% dell'abbondanza relativa nelle diverse zone identificate dall'analisi dei cluster (**a**). ASV ricchezza. Dominanza e diversità di Shannon ( $H'$ ) trovata attraverso il nucleo e per ogni zona identificata (grafici a scatola che mostrano la mediana; quartili e valori anomali superiori e inferiori) (**b**). Ordinazione di scala multidimensionale non metrica (NMDS) della composizione della comunità procariotica (ASV) basata sulle distanze Bray-Curtis (stress = 0,10,  $r^2$  di 0,81 e 0,12 per la coordinata 1 e 2, rispettivamente) tra i campioni. I campioni sono codificati in base alla profondità dei sedimenti (in cm) nel nucleo e nelle zone B1, B2 e B3. Viene mostrato l'albero di copertura minimo (linea nera) (**c**).

**Tabella 2 ASV ad alta abbondanza (vedi Fig. 4) che mostrano differenze significative tra i tre gruppi di campioni rilevati (vedi grafici a grappolo e scatola in Fig. 4a, b) e assegnati come specie indicatrici per ciascun gruppo (IndVal: specificità >50%, fedeltà >90%,  $p < 0,01$ )**

La zona B1 (da 67 a 50 cm) includeva ASV distintivi dei generi *Herbaspirillum*, *Sphingomonas*, *Methylobacterium* e *Moraxella* o *Erhydrobacter*, a seconda del classificatore. Questa zona aveva la più bassa ricchezza ASV ( $p$ -value = 0,0064 per B1vs.B2 e  $p$ -value = 0,0005 per B1vs.B3) e la diversità di Shannon ( $p$ -value = 0,0026 per B1vs.B2 e  $p$ -value = 0,0001 per B1vs.B3) da tutte e tre le zone, e i più alti valori di dominanza (Fig. 4b).

La zona B2 (da 49 a 30 cm) era caratterizzata da una diversa comunità e specie indicatrici rappresentate da *Saccharicenans*, *Methanoregula*, *Carboxydocella* e due ASV appartenenti alla famiglia delle Anaerolineaceae e al phylum Aminicenantes (Tabella 2, Fig. 4a). Questa zona ha mostrato un aumento della ricchezza e della diversità delle specie e una diminuzione del dominio (Fig. 4b). Secondo l'analisi del cluster, questa zona è stata suddivisa in una sottozona inferiore B2a (da 49 a 36

cm) e una B2b superiore (da 35 a 30 cm) con differenze nella ricchezza e nella diversità dell'ASV che erano leggermente più alte nella precedente sottozona.

Il terzo gruppo di ASV (zona B3, 35-0 cm), è stato definito da un ulteriore aumento della ricchezza di *Methanomassilicoccus* e *Aminicenantes* (Fig. [4b](#)). Gli indicatori ASV erano diversi e corrispondevano sia ai batteri (*Sulfuricella*, *Gallionella*, *Pseudomonas*, *Bellilinea*, *Marispirochaeta*, famiglia delle Calditrichaceae, acidobatteri non classificati) che ai domini Archaea (Euryarchaeota dei generi *Methanomassilicoccus* e *Methanotherix*). La sequenza più abbondante (ASV 1) all'interno dell'intero database era il genere arcaico *Methanomassiliicoccus*.

## Discussione e prospettiva

---

L'analisi della geochimica, degli isotopi stabili e del metabarcoding sedaDNA 16 S ci ha permesso di ricostruire il processo di ritiro del ghiacciaio che porta alla formazione del lago e di definire tre zone relative al processo di recessione del ghiacciaio dell'Olocene<sup>12,13,14,15</sup>. L'altezza del danzale del lago Profound è di 17,5 m s.l.m. (Watcham et al. 2011) e quindi, il lago non è stato influenzato dall'acqua di mare dopo l'ultima deglaciazione<sup>14,16</sup>. Di conseguenza, le condizioni paleoambientali qui dedotte sono interpretate esclusivamente come un processo di recessione glaciale. Infatti, le zone identificate basate su dati geochimici erano coincidenti con i cambiamenti nella composizione della comunità procariotica che indicano che sono cronologicamente parallele. Pertanto, la zona basale B1 corrispondeva stratigraficamente a G1 (Fig. [2a](#) e [4a](#)), le sottozone centrali G2a e G2b corrispondevano rispettivamente alle zone B2a e B2b, mentre la zona G1 era parallela alla zona B1. Combinando queste due linee di prova, abbiamo definito tre zone per interpretare il ritiro del ghiacciaio dell'Olocene e la formazione del lago (Fig. [1d](#)), vale a dire la zona basale, dal fondo a 50 cm di profondità (4910–3853 cal anno BP), la zona media da 50 a 26 cm (3853–2653 cal anno BP) e la zona



superiore da 26 cm alla superficie (2653-1074 cal anno BP).

Anche se in un precedente lavoro che analizzava un nucleo diverso (LURU1, Fig. [1g](#)) recuperato dallo stesso lago, siamo stati in grado di eseguire la datazione  $^{210}\text{Pb}$ , nei tentativi sul nucleo di sedimento riportati qui, non abbiamo rilevato alcuna attività  $^{210}\text{Pb}$ . Come mostrato nella tabella [1](#), un campione di sottosuolo da una profondità di 3 cm è stato datato a circa 1000 anni BP (Tabella [1](#)); quindi, una possibile spiegazione per la mancanza di segnale  $^{210}\text{Pb}$  potrebbe essere un artefatto di carotaggio sul campo, cioè l'introduzione del pistone-corer a circa 50 cm sotto la superficie del sedimento prima di bloccare il pistone. Ciò avrebbe causato la perdita della parte più alta del nucleo del sedimento, dove avrebbero dovuto essere rilevate attività di  $^{210}\text{Pb}$ . Abbiamo quindi eseguito un modello di profondità di età utilizzando i dati del radiocarbonio (Dati supplementari [1](#), Fig. [3](#), Tabella 1).

Diversi aspetti della formazione lacustre proglaciale dell'Olocene intorno alla linea del fronte del ghiacciaio Collins sono già stati affrontati dai riferimenti [12,13,14](#) e [15](#). La ricostruzione della migrazione in prima linea del ghiacciaio in questi studi (Fig. [1d](#)) indica che la formazione del lago Profound può essere assegnata all'Olocene medio. Sulla base dell'aumento della concentrazione TOC e dell'abbondanza/composizione delle valvole di diatomee, Schmidt et al. (1990) hanno dedotto l'insorgenza di vere condizioni limnologiche dopo 3155 anni BP e hanno attribuito questo processo all'aumento dell'erosione del ghiacciaio e all'afflusso di sedimenti a causa delle temperature di riscaldamento<sup>17</sup>. Gli studi nella penisola di Fildes che utilizzano diatomee conservate nei sedimenti<sup>11,17,18,19</sup> hanno illustrato l'entità di questi cambiamenti ambientali. Tuttavia, nel contesto degli studi paleolimnologici, le comunità procariotiche hanno ricevuto molta meno attenzione<sup>20</sup> e il nostro studio rappresenta il primo con una cronologia così dettagliata e interconnessa tra proxy geochimici e microbici.

Studi precedenti hanno proposto che 6000 anni BP, la posizione in prima linea del ghiacciaio Collins si trovava 1 km più a sud-ovest rispetto all'attuale, e che l'attuale prima linea è stata raggiunta per la prima volta a circa 5000 anni BP<sup>13</sup>-(Fig. [1d,e](#)). Sebbene basato su diversi tipi di dati (spaziale rispetto a una singola conseguenza dell'habitat), la più bassa ricchezza e diversità di ASV trovate in questa fase coperta di ghiacciai (4910-3853 cal yr BP) sembra essere in linea con i risultati di Cauvy-Fraunié e Dangles (2019), che hanno studiato la biodiversità globale e hanno dimostrato che l'abbondanza e la ricchezza di taxa generalmente aumentano a livelli più bassi di influenza dei ghiacciai. Gli autori propongono che il ritiro dei ghiacciai aumenti la biodiversità locale nei laghi appena formati e che l'aumento della ricchezza osservata sia in gran parte spiegato dall'aumento dei taxa generalisti, mentre gli organismi specialistici degli abitanti del ghiaccio sono persi<sup>3</sup>. Questo processo è stato anche dedotto dal nostro set di dati microbico, dove la minore ricchezza di questa fase coperta da ghiacciaio sembra essere correlata alla diminuzione dei batteri specializzati. Inoltre, Bosson et al.<sup>21</sup> hanno recentemente proposto che gli ecosistemi che emergono dopo la deglaciazione saranno caratterizzati da condizioni ecologiche da estreme a lievi, offrendo rifugio per le specie adattate al freddo o favorendo le specie generaliste. Infatti, il taxon più abbondante nella zona B3 è l'archaea *Methanomassilicoccus*, che sulla base della genomica comparativa è stato descritto come generalista<sup>22</sup>.

La presenza di clasti di ghiaia e sabbia fine indica l'esistenza di un ambiente terrestre sotto l'influenza attiva del fronte del ghiacciaio. Questa inferenza è supportata dal verificarsi di ASV con le specie relative più vicine nel database ai taxa batterici tipici dei suoli o delle rocce antartiche. Tra questi, alcune specie del genere *Methylobacterium* detengono la capacità di fissare l'azoto atmosferico e altre sono endofiti. In Antartide, i ceppi di *dimethylobacterium* si verificano più spesso associati a muschi, licheni e nella rizosfera di *Deschampsia antarctica* che nei laghi<sup>23</sup>. Questo concorda con il fatto che *Methylobacterium* ha un'elevata

resistenza alle radiazioni UV e alla disidratazione<sup>24</sup>, che sono due fattori di stress ambientali comuni dell'Antartide.

I ceppi di *Sphingomonas* sono stati isolati da campioni di suolo nella penisola di Fildes (Geng et al., 2019), gli ipoliti antartici<sup>25</sup> e, più recentemente, le sequenze appartenenti alle Sphingomonadaceae sono risultate molto abbondanti nella rizosfera delle piante antartiche<sup>26</sup>. Le caratteristiche dei gruppi microbici registrati qui attraverso l'approccio di metabarcoding *sedaDNA* concordano con la loro origine terrestre.

Il tipo di facies sedimentarie di questa zona è stato descritto da Hall (2007) come creste ricche di argilla o sabbia ricche di argilla o sabbia con clasti di ghiaia e ciottoli e interpretati come depositi di morena di blocchi di spinta di sedimenti marini e di sfuaggio<sup>12</sup>.

L'inaspettata età del Pleistocene a 55 cm di profondità e l'elevata abbondanza relativa di un singolo ASV affiliato a *Herbaspirillum huttiense*, suggeriscono la presenza di terreni incontaminati perché questo genere è stato considerato un indicatore di queste condizioni in Antartide<sup>27</sup>. Questa struttura di sedimenti più antica è già stata identificata da Hall (2007) nel bacino del lago Profound<sup>12</sup>-(Fig. [1e](#), [f](#)) dove almeno quattro depositi di morena hanno prodotto un'età superiore a 33.000 anni BP. Tali morene sono state descritte come non in situ thrust-up (o outwash fan sediment) di origine marina (Tabella [1](#), Tabella supplementare 1).

La sezione centrale di questa zona mostrava i valori di POM più alti insieme ai rapporti C/N più bassi, probabilmente indicando eventuali ingressi di farina glaciale e il verificarsi di un deposito di morena attivamente collegato al fronte del ghiacciaio. La più bassa diversità e la ricchezza di specie indicano che i biotopi glacier-frontline mostrerebbero condizioni ecologiche piuttosto sfavorevoli per lo sviluppo batterico rispetto a quelle dei laghi proglaciali. Sopra i 55 cm di profondità,

l'aumento del TOC e della diversità e della ricchezza procariotica segnala la transizione alla zona successiva (da 3853 a 2653 cal yr BP).

In questa zona intermedia, l'aumento sia del TOC che del TN indica una colonizzazione biologica più intensa di quella della zona precedente, come suggerito non solo dal contenuto di muschio visualizzato all'interno del nucleo del sedimento, ma anche dall'aumento dei rapporti C/N, come osservato da altri studi nelle aree vicine<sup>20,28</sup>. Tale spostamento nella composizione della materia organica sedimentaria indica l'inizio del processo di separazione della morena dal fronte del ghiacciaio e l'inizio di condizioni limnologiche più genuine, espresse forse come un piccolo lago proglaciale poco profondo. Queste condizioni, più favorevoli per l'istituzione di comunità microbiche rispetto a quelle del campo fore del ghiacciaio, sono state confermate dall'aumento della diversità e della ricchezza procariotica rispetto alla zona dominata dai ghiacciai (cioè B1).

Dopo una ritirata sul ghiacciaio e la perdita di connettività idrologica, il lago appena creato di solito subisce cambiamenti da un torbido (a causa di particelle minerali sospese dal deflusso del ghiacciaio) a una fase lacusca chiara<sup>29</sup>. Durante la fase torbida, si prevede che la produzione primaria sia bassa a causa della limitazione della luce e il biota di questi laghi è costituito principalmente da microbi eterotrofi<sup>30</sup>. Una volta che il materiale sospeso alla fine si deposita, la colonna d'acqua diventa chiara e questi cambiamenti nell'ambiente fisico e chimico inducono un cambiamento nella composizione della comunità microbica<sup>30,31</sup>. Questo processo di transizione da un torbido e successivo insorgenza di un lago limpido, insieme ai cambiamenti concomitanti nella composizione della comunità microbica, si riflette nei cambiamenti delle specie indicatrici. Pertanto, abbiamo rilevato diversi ASV con un'alta somiglianza di identità con sequenze ottenute da laghi andini (Tabella 2) affiliati a generi di Aminicenantes (KY690858), Firmicutes (KY692172), Chloroflexi (KY692022) e Euryarchaeota phyla (KY690699). I genomi batterici Aminicenantes e Chloroflexi sono stati assemblati da metagenomi del

permafrost siberiani e mostrano adattamenti alla fame energetica a lungo termine normalmente osservata in ambienti ghiacciati<sup>32</sup>. I batteri *Aminicenantes* possono essere trovati in ambienti con un'ampia gamma di concentrazione di ossigeno, mentre i *Clostridia* sono strettamente anaerobici. I membri del phylum Firmicutes sono molto abbondanti nell'acqua di fusione da un'esplosione di laghi glaciali<sup>33</sup>. Tra questi batteri, l'ASV 19 appartiene a *Clostridia* ed era putativamente e preliminarmente affiliato al genere *Carboxydocella* (supporto low bootstrap), un genere batterico anaerobico obbligato in grado di ridurre Fe<sup>3+</sup> associato ai cicli biogeochimici nei resti vulcanici dei ghiacciai antartici<sup>34</sup>. Nel caso dell'indicatore Euyarchaeota, che secondo il classificatore RDP sarebbe affiliato al genere *Methanoregula* (85% supporto bootstrap), un archeone idrogenotrofico metanogeno registrato negli ecosistemi di acqua dolce sub-antartici<sup>35</sup>. La presenza di gruppi di indicatori procariotici sia aerobici che anaerobici da ghiaccio, acqua di fusione e acqua lacustre suggerisce fortemente che i campioni di sedaDNA rappresentano uno stadio fluttuante transitorio da un fronte glaciale a un deposito lacustre morenico e proglaciale. Ad esempio, si presume che i sedimenti sottoglaciali siano in gran parte anossici<sup>36</sup>, mentre i laghi torbidi recentemente formati sono ossigenati. Questo spiegherebbe la presenza concomitante di batteri e archee con metabolismo contrastante.

La variabilità dei rapporti C/N tra materia organica terrestre e acquatica<sup>37</sup>-in questa sezione supporta ulteriormente l'inferenza delle condizioni intermittenti del lago proglaciale. Questo è anche in accordo con studi precedenti, che hanno concluso che il fronte del ghiacciaio si trovava da 400 a 500 m oltre l'attuale posizione del ghiacciaio, e quindi, a quel tempo, la connessione del lago Profound con il ghiacciaio era ancora attiva<sup>12</sup>. Pertanto, questa zona è interpretata come uno scenario di recessione del ghiacciaio e l'inizio delle prime fasi di un lago proglaciale, ma ancora almeno a intermittenza collegata al ghiacciaio fino a circa 2600 cal yr BP, dove è stata dedotta la transizione alla zona più alta.



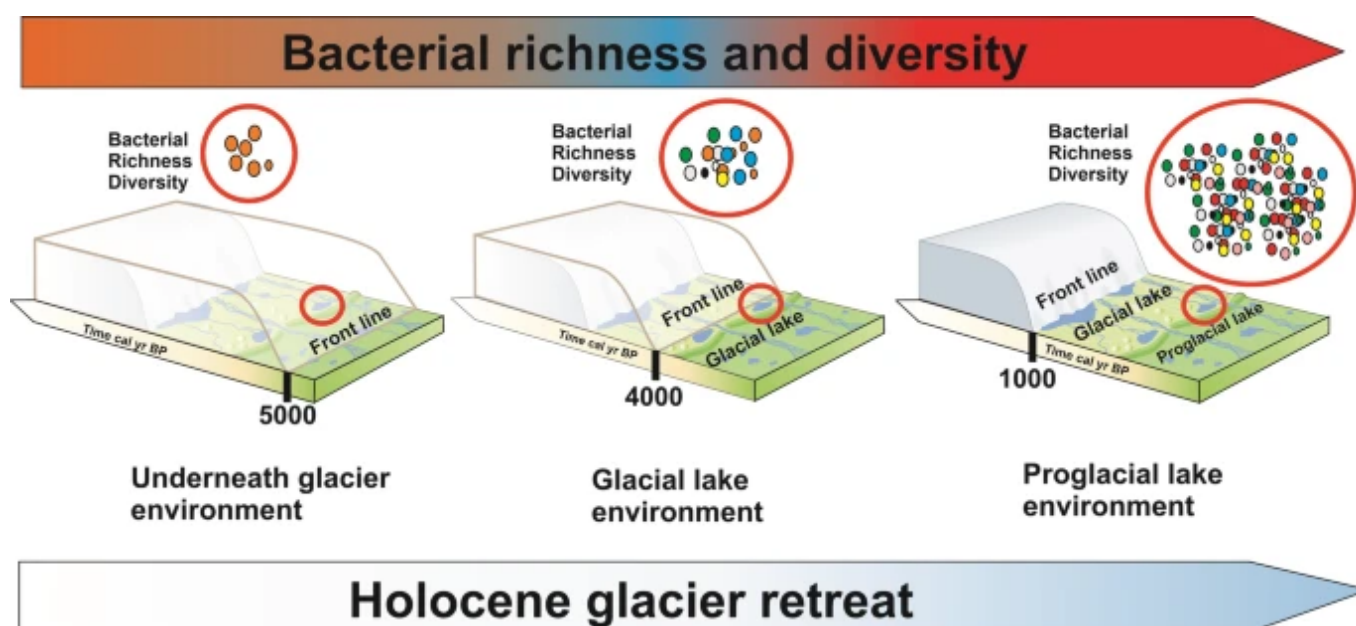
Un recente studio che affronta la composizione della comunità microbica nei laghi della penisola di Fildes<sup>38</sup> ha osservato che la ricchezza di batterioplancton era più alta in condizioni coperte di ghiaccio che durante le stagioni più calde. Ciò suggerisce che le precipitazioni e il deflusso dei ghiacciai portano ai laghi durante l'estate, trasportano materia organica che non è prontamente disponibile per i batteri lacustri<sup>38</sup>. Ciò genera cambiamenti misurabili nella struttura della comunità del plancton, che vengono poi invertiti quando il lago è ulteriormente coperto dal ghiaccio e la materia organica disponibile è principalmente autoctona. Allo stesso modo, l'avanzata e la ritirata dei ghiacciai sembrano provocare cambiamenti nelle fonti di materia organica, influenzando così la composizione del batterioplancton.

Infine, la stabilizzazione del rapporto C/N insieme nella zona superiore (2653 – 1074 cal yr BP) con il contenuto visivo di muschio e la serie distinta di limo-laminazione mostra chiaramente le fasi iniziali delle condizioni stabili del lago e la perdita di una connessione attiva con la linea del fronte del ghiacciaio. I valori TOC e TN più alti e stabili osservati qui indicano una colonizzazione biologica più intensa all'interno del lago fino a circa 1000 cal anni BP. Di conseguenza, questa zona ha mostrato i più alti valori di ricchezza e diversità procariotica. I valori di diversità di Shannon erano simili a quelli già descritti per la comunità del batterioplancton dai laghi della penisola di Fildes<sup>38</sup>. Inoltre, l'indicatore ASV ha mostrato capacità metaboliche più diverse rispetto a quelle delle zone precedenti e includevano batteri archaea metanogenici (*Methanomassiliicoccus*, *Methanotrix*), batteri acquatici (*Marispirochaeta*, *Gallionella*, *Sulfuricella*, *Calditrichaceae*) e sedimenti (*Bellilinea*), suggerendo la comparsa di una comunità microbica lacustre altamente diversificata e ben consolidata. Pertanto, l'inizio di vere condizioni limnologiche è stato particolarmente segnalato dalla stabilizzazione dei rapporti C/N e dalla massima ricchezza e diversità di batteri.

I nostri risultati indicano che la transizione da un ambiente dominato dai ghiacciai a un lago ha influenzato la struttura e la composizione della comunità procariotica e

che il turnover delle specie (sostituzione delle specie) ha contribuito gerarchicamente più di quanto abbia fatto l'annidamento (perdita di specie) alle differenze osservate tra i diversi tempi (Fig. 5). Risultati simili sono stati riportati per le comunità batteriche lungo una crono-sequenza in un forecampo del ghiacciaio artico, dove è stato registrato un forte turnover di comunità batteriche e i cambiamenti sono stati particolarmente rapidi durante i primi anni dopo il ritiro del ghiacciaio<sup>39</sup>. Se la sostituzione delle specie osservata nel tempo sia dovuta al turnover tassonomico all'interno dello stesso gruppo funzionale o all'eterogeneità ambientale (cambiamento ambientale drastico tra le diverse fasi) è ancora una questione aperta, poiché dovrebbero essere fatte misurazioni approfondite di altre variabili ambientali<sup>40</sup>.

**Fig. 5: Schema del processo di ritiro del ghiacciaio antartico dell'Olocene e cambiamenti associati nella ricchezza e nella diversità batterica.**



A sinistra: ambiente glaciale che mostra la più bassa diversità e ricchezza batterica a ~5000 cal anno BP. Centro: transizione verso un ambiente lacustre glaciale associato ad un aumento della ricchezza e della diversità batterica. A destra: la più alta diversità e ricchezza batterica trovata dopo l'inizio di un lago proglaciale completamente separato dal ghiacciaio Collins. La cronologia del ritiro del ghiacciaio è conforme alla Fig. 1 come

dedotto dal Rif. [13](#).

Le principali limitazioni dell'uso di sedaDNA e approcci metagenomici sono l'incertezza sull'origine del DNA, lo stato fisiologico della cellula originale (cellule dormienti o morte)<sup>41</sup> e lo stato di conservazione. A seconda dello stato di degradazione, che è influenzato dalla temperatura, dall'età, dalla disponibilità di ossigeno, dal pH e dalla composizione minerale dei sedimenti<sup>42</sup>, il DNA può essere recuperato in uno stato ben conservato (sedimenti recenti) o come sedaDNA, che di solito è più scarsamente conservato. Tuttavia, diversi studi hanno dimostrato che l'applicazione del metabarcoding 16 S a sedaDNA è una metodologia affidabile per dedurre la diversità microbica in campioni di sedimenti lacustrini<sup>43</sup>, ma anche per ricostruire il microbiota passato dei laghi. Qui, siamo stati in grado di estrarre il DNA da 4910 a 1074 cal yr BP adatto per la metabarcoding rRNA 16S. Mentre l'età dei campioni avrebbe potuto distorcere il recupero del DNA adatto alla paleoanalisi, i valori di ricchezza e diversità calcolati per i campioni più vecchi, sebbene inferiori rispetto alle zone successive, suggeriscono un recupero efficiente del DNA (Fig. [4b](#)).

In conclusione, le informazioni recuperate sulla geochimica, gli isotopi stabili e il metabarcoding del sedaDNA ci hanno permesso di ricostruire in dettaglio i diversi stadi dell'Olocene del campo del Ghiacciaio Collins e di dedurre la formazione del Lago Profound. I segnali procariotici e geochimici caratteristici di ogni stadio possono essere efficacemente utilizzati in ulteriori studi come proxy di base di condizioni incontaminate.

## Metodi

---

Sito di studio

L'arcipelago delle Shetland meridionali si trova nella cintura subantartica sul passaggio di Drake (Fig. [1a](#)) e consiste in sei isole principali, che presentano una serie di aree senza ghiaccio di transizione della stagione calda per lo più situate sul lato est di ciascuna isola (Fig. [1b](#)). Tali aree di transizione sono in realtà molto insolite in tutto il continente antartico e sono caratterizzate dalla presenza di depositi di morene e laghi proglaciali (Fig. [1c](#)). Nel caso della penisola di Fildes, i laghi proglaciali sono normalmente piccoli e alcuni di essi mostrano ancora una connessione attiva con il ghiacciaio Collins (Fig. [1c ed e](#)), ma altri, come il lago *Deep*, hanno perso la connessione attiva e sono invece completamente separati dalla calotta glaciale. Si trova a 18 m a.s.l., è ca. 0,05 km<sup>2</sup> e ha una profondità massima di 14,7 m<sup>14,17,18</sup>, Fig. [1g](#)). La geomorfologia indica che la presenza del permafrost è strettamente legata ai processi periglaciali (Fig. [1c](#)). Le forme di terra periglaciali attive rappresentano un terzo della penisola e si trovano principalmente su piattaforme più elevate di origine marina (cioè 30-50 m s.l.m.), dove la crioturbazione è considerata il processo principale<sup>20,44</sup>.

Il processo di deglaciazione dell'Olocene all'interno della penisola di Fildes (Fig. [1d](#)) è stato dedotto da Mäusbacher et al. (1989) e confermato da Oliva et al. (2023). Hanno proposto tre fasi principali della posizione in prima linea Collins Ice Cap. A 9000 anni prima, la posizione in prima linea si trovava sulla punta più sud-occidentale circostante della penisola<sup>13,15</sup>. Verso 8000 anni BP, la prima linea era migrata di circa 1 km verso il centro della penisola e a 6000 anni BP, la posizione della prima linea si era spostata a circa 500 m dalla posizione del lago *Deep*. Questo processo di migrazione in prima linea è stato spiegato a causa di una combinazione di riscaldamento climatico e controllo dell'innalzamento del livello del mare<sup>14,45</sup>. A questo proposito, Hall (2007) ha anche dedotto che entro 3500 anni BP la posizione in prima linea era migrata da 400 a 500 m a sud-ovest dalla posizione contemporanea in prima linea. Ciò significa che la formazione del Lago *Deep* può essere assegnata all'Olocene medio<sup>12</sup>.

La terra situata tra il lago e il ghiacciaio Collins nota come area della Valle Norte (Fig. [1e,f](#)) presenta una serie di piccole morene e depositi di deriva situati a circa 300-500 m di distanza dal margine attuale e sono espressi come piccole depressioni impostate obliquamente sull'orientamento del ghiacciaio. Tra questa forma di terra e il ghiacciaio, ci sono blocchi di morena discontinui di 1-5 m di rilievo che di solito sono a cresta affilata e asimmetrici (Fig. [1e,f](#)). Anche se le creste esterne sono costituite da argilla/sabbia-rich con ghiaia e ciottoli, la maggior parte delle morene interne sono blocchi di spinta di sedimenti marini e disfatti. I sedimenti marini contengono argilla massiccia, così come limo e sabbia intercomezzati. L'età di tutti questi depositi di morene varia tra 3200 e 890 anni BP, anche se ci sono diversi punti più antichi che mostrano età comprese tra 47.200 e 33.200 anni BP e interpretati come depositi marini (Fig. [1f](#))<sup>12</sup>.

## Campionamento

Un nucleo di sedimento lungo 70-cm-lungo è stato ottenuto nel marzo 2019 utilizzando un nucleo a pistone UWITEC di diametro interno di 63 mm situato su una piattaforma galleggiante sopra il punto più profondo del lago. Il tubo è stato sigillato ermeticamente per il trasporto in laboratorio. Una volta in laboratorio, il tubo del nucleo è stato accuratamente pulito con etanolo al 70% e aperto longitudinalmente in una camera bianca usando taglierine che erano precedentemente trattate con etanolo. Il nucleo è stato tagliato ogni sezioni di 1 cm e immediatamente inserito in sacchetti sterili. Per precludere la contaminazione durante il campionamento, è stato escluso il sedimento più esterno a contatto con il nucleo. Un singolo nucleo è considerato adatto a studiare le dinamiche temporali dei procarioti, poiché sono distribuiti uniformemente nella colonna d'acqua<sup>43</sup>.

## Geocronologia

Un totale di sei campioni di sedimenti per la datazione AMS <sup>14</sup>C su materia organica



alla rinfusa sono stati prima dispersi e setacciati per raggiungere l'omogeneità e poi trattati con HCl per rimuovere i carbonati, risciacquati alla neutralità e infine liofilizzati per la combustione. Le aliquote secche sono state soggette a combustione in CO<sub>2</sub> in base al contenuto di carbonio precedentemente stimato, per generare gas equivalente a 1-2 mg di carbonio. La CO<sub>2</sub> risultante è stata trasferita in un tubo sigillato contenente ferro e zinco per formare grafite in seguito alla reazione di Bosch. La grafite è stata compressa in bersagli specifici dello strumento e misurata da un 500 kV National Electrostatics Corporation 1.5 SDH Compact Pelletron AMS. Il numero di laboratorio di tutti i campioni è fornito nei dati supplementari 1. La modellazione dell'età-profondità è stata eseguita utilizzando i dati al radiocarbonio con il software gratuito Bacon utilizzando la curva di calibrazione dell'emisfero meridionale SHCal1346,47. In breve, il nucleo è stato diviso in molte sottili sezioni verticali (per impostazione predefinita di spessore di  $\text{res}=5$  cm), e poi, il tasso di accumulo (in anni/cm) per ciascuna di queste sezioni è stato stimato utilizzando le iterazioni di Markov Chain Monte Carlo (MCMC). Il software Bacon fornisce funzioni per ottenere tassi di accumulo (in anni per cm, cioè tempi di sedimentazione)<sup>46,48</sup>.

## Isotopo stabile

I rapporti isotopici stabili di carbonio ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ , denominato  $\delta^{13}\text{C}$ ) e azoto ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ , o  $\delta^{15}\text{N}$ ) sono stati analizzati contemporaneamente<sup>48</sup> presso il Centro di analisi integrata (CIA-FURG). I campioni sono stati liofilizzati, macinati e omogeneizzati e circa 1 mg di sedimento è stato posto in capsule di stagno. Uno spettrometro di massa isotope-ratio EA Flash 2000 Delta V Advantage - ThermoFisher Scientific accoppiato a un analizzatore elementare è stato utilizzato per l'analisi isotopica stabile di carbonio e azoto. I valori sono forniti in notazione delta ( $\delta$ ), espressi in ‰ dopo Bond e Hobson (2012)<sup>49</sup>, con VPDB (Vienna Pee Dee Belemnite calcare) come standard internazionale per il carbonio e AIR per l'azoto, oltre all'acido glutammico, alla caffeina, all'acetanilide e agli standard interni di

laboratorio. Per identificare il contributo di ogni fonte di materia organica all'interno dei sedimenti della laguna, è stato utilizzato il modello di miscelazione bayesiano SI nel pacchetto SIMMR50. Questa applicazione è stata utilizzata con successo per la stima del contributo delle fonti nei sedimenti<sup>51,52,53</sup>. Il modello SIMMR è stato eseguito utilizzando valori  $\delta^{13}\text{C}$  e C/N attraverso 10.000 iterazioni con l'algoritmo Markov Chain Monte Carlo (MCMC). Sulla base dei valori  $\delta^{13}\text{C}$  e C/N, questa analisi determina la probabilità del contributo delle proporzioni della fonte nel campione registrato tenendo conto dell'incertezza (ad esempio, frazionamento isotopico, alterazioni diagenetiche, errore residuo). L'analisi SIMMR ha incluso il rapporto assoluto dei valori di C/N e  $\delta^{13}\text{C}$  nei sedimenti poiché questi componenti non sono suscettibili a un grande frazionamento diagenetico, mentre i valori di  $\delta^{15}\text{N}$  sono più influenzati dal processo diagenetico nei sedimenti<sup>52,54,37</sup>. In questo contesto, abbiamo assunto un errore standard conservativo ( $0.0\text{‰} \pm 0.1\text{‰}$ )<sup>52</sup>.

Abbiamo considerato le fonti basali che sono presenti nei nostri siti di campionamento negli ambienti antartici, compresi i valori isotopici medi di 22 specie di muschi e 26 specie di licheni riportati da Lee et al. (2009)<sup>55</sup>, tappetini microbici raccolti nella penisola di Fildes da<sup>56</sup> e materia organica particolato (POM) dalle acque costiere superficiali di Collins Bay<sup>57</sup>.

### Estrazione di DNA antico sedimentario (sedaDNA) e sequenziamento del gene 16 S rRNA

Un totale di 46 sottocampioni di sedimenti (300 mg) sono stati trasferiti con cucchiari in acciaio inossidabile autoclavati in tubi di plastica sterili contenenti 800  $\mu\text{L}$  di tampone di lisi: 100 mM Tris-HCl, 100 mM EDTA, 100 mM di Na-fosfato (pH 8,0), 1,5 M NaCl e 1% CTAB. La miscela è stata agitata per 40 s a  $6 \text{ m s}^{-1}$  in un omogeneizzatore FastPrep (MP Biomedicals), centrifugata per scartare i detriti, e il surnatante è stato applicato a un PurePrep 32 (Molgen)<sup>58</sup> per la purificazione del sedaDNA. Tutte le fasi di estrazione del sedaDNA sono state eseguite sotto armadi

a flusso laminare verticale (classe ESCO II, tipo A2) situati in una stanza separata utilizzata esclusivamente per studi basati su DNA e RNA e le cui superfici sono state precedentemente irradiate per 30 minuti utilizzando la lampada UV integrata.

La concentrazione e la qualità di sedaDNA sono state controllate utilizzando uno spettrofotometro NanoDrop. Poiché i batteri sono probabilmente i primi organismi che colonizzano laghi proglaciali di nuova formazione<sup>29</sup>, abbiamo applicato 16 S metabarcoding al sedaDNA per determinare la composizione della comunità procariotica attraverso il nucleo del sedimento (e quindi nel tempo). Il sequenziamento Amplicon della regione ipervariabile V4 del gene 16S RNA è stato fatto con primer 515 avanti e 806 inverso a Novogene utilizzando la piattaforma NovaSeq PE250 Illumina (Illumina, San Diego, CA, USA).

### Sequenze e analisi dei dati

Le letture ottenute sono state analizzate in R utilizzando la pipeline DADA2<sup>59,60</sup>. Le sequenze di adattatori, i codici a barre, i primer e i primi 15 bp sono stati rimossi dalle letture. Quindi, le letture sono state filtrate in base alla qualità della sequenza (punteggio di qualità > 25) e alla dimensione dell'amplicon. Le variazioni di sequenza sono state dedotte e assegnate alle varianti di sequenza Amplicon (ASV) a livello di differenze single-nucleotide. Le sequenze chimeriche sono state eliminate e le assegnazioni di tassonomia sono state eseguite sulla base del database SILVA (v138)<sup>61</sup>. Sono stati eliminati quegli ASV la cui abbondanza era minore o uguale a cinque nel numero totale di campioni.

Gli indici di diversità alfa (ricchezza, Shannon  $H'$  e Chao1) sono stati calcolati utilizzando l'abbondanza relativa di ASV in ciascun campione. Le differenze tra gli indici di diversità alfa calcolati per ciascuna zona (B1, B2, B3) sono state analizzate utilizzando modelli a effetto misto (le differenze sono state considerate significative per i valori di  $p < 0,0562$ ).

La diversità beta è stata analizzata in base alla scala multidimensionale non metrica (NMDS) basata sulle distanze Bray-Curtis. Il turnover delle specie tra i campioni di profondità è stato stimato utilizzando i dati di presenza/assenza (P/A). Le analisi della diversità sono state fatte utilizzando il pacchetto R Vegan<sup>63</sup>. L'indice di diversità della beta di Sorensen ( $\beta_{sor}$ ) è stato calcolato come il fatturato complessivo delle specie, che è stato scomposto in due diverse componenti: nidificazione ( $\beta_{nes}$ ) e somiglianza di Simpson' ( $\beta_{sim}$ ). La nidificazione ( $\beta_{nes}$ ) rappresenta la perdita di specie tra i siti e può essere utilizzata per testare l'esclusione delle specie causata da forti filtri ambientali. La somiglianza ( $\beta_{sim}$ ) rappresenta la frazione di turnover causata da cambiamenti nell'identità delle specie tra i siti<sup>64,65</sup>.

Un'analisi stratigraficamente vincolata del cluster (che consente di unire solo le profondità adiacenti durante la procedura di clustering agglomerativo) è stata fatta con Past 4.0366 utilizzando l'algoritmo UPGMA e l'indice di somiglianza di Morisita. Le zone sono state fissate al 75% di somiglianza per i dati geochimici e al 40% per i dati ASV. Secondo il raggruppamento dedotto per le variabili geochimiche (distribuzione verticale di TOC, TN, C/N e isotopi stabili degli elementi associati), è stato eseguito un test Permanova basato sull'indice di somiglianza Bray-Curtis (9999 permutazioni) per determinare la forza del raggruppamento.

Sulla base degli ASV che rappresentano il 50% dell'abbondanza totale del campione, l'analisi delle specie indicatori (IndVal) è stata applicata per identificare gli ASV indicativi di ciascuna zona (implementato su Past v. <sup>466,67</sup>). Gli indicatori ASV selezionati erano quelli che mostravano valori significativi ( $p < 0,05$ ), specificità  $> 50\%$  e fedeltà  $> 90\%$ .

Riepilogo del rapporto

Ulteriori informazioni sulla progettazione della ricerca sono disponibili nel [Nature](#)

[Portfolio Reporting Summary](#) collegato a questo articolo.

## Disponibilità dei dati

---

Carbonio organico totale (TOC), azoto totale (TN), isotopi  $^{13}\text{C}$  e  $^{15}\text{N}$  dai campioni di sedimenti, nonché le concentrazioni di DNA ottenute e i dati del radiocarbonio utilizzati per generare il modello di età sono memorizzati in

<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.24968994.v2>. Le 16 sequenze ottenute da RRNA S sono nel progetto PRJNA945065 del database GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/bioproject/PRJNA945065/>).

Pdf by:  
<https://www.pro-memoria.info>

## Riferimenti

---

1. Stibal, M. et al. Gli ecosistemi glaciali sono essenziali per comprendere le risposte della biodiversità al ritiro dei ghiacciai. *Nat. Ecol. Evol.* **4**, 686–687 (2020).
  2. Milner, A. M. et al. Il restringimento del ghiacciaio che guida i cambiamenti globali nei sistemi a valle. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **114**, 9770–9778 (2017).
  3. Cauvy-Fraunié, S. & Dangles, O. Una sintesi globale delle risposte della biodiversità alla ritirata dei ghiacciai. *Nat. Ecol. Evol.* **3**, 1675–1685 (2019).
  4. Azam, F. et al. Il ruolo ecologico dei microbi ad acqua-column nel mare. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **10**, 257–263 (1983).
-

5. Fenchel, T. L'anello microbico-25 anni dopo. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* **366**, 99–103 (2008).

---

6. Glibert, P. M. & Mitra, A. Da ragnatele, loop, shunt e pompe al multitasking microbico: concetti in evoluzione dell'ecologia microbica marina, il paradigma del mixoplancton e implicazioni per un futuro oceano. *Limnol. Oceanogr.* **67**, 585–597 (2022).

---

7. Grossart, H.-P., Massana, R., McMahon, K. D. & Walsh, D. A. Collegamento della metagenomica all'ecologia microbica acquatica e ai cicli biogeochimici. *Limnol. Oceanogr.* **65**, S2–S20 (2020).

---

8. Margesin, R. & Collins, T. Ecologia microbica della criosfera (habitat glaciali e permafrost): conoscenza attuale. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* **103**, 2537–2549 (2019).

---

9. Crump, S. E. DNA antico sedimentario come strumento in paleoecologia. *Nat. Rev. Earth Environ.* **2**, 229 (2021).

---

10. Olanda, P. R., Bracegirdle, T. J., Dutrieux, P., Jenkins, A. & Steig, E. J. Perdita di ghiaccio dell'Antartide occidentale influenzata dalla variabilità climatica interna e dalla forzatura antropogenica. *Nat. Geosci.* **12**, 718–724 (2019).

---



11. Watcham, E. Cambiamento relativo del livello del mare del tardo quaternario nelle Isole Shetland meridionali, Antartide. Tesi di dottorato. (Università di Durham, 2010).

---

12. Sala, B. L. Avanzata tardo-Holocene della calotta glaciale Collins, King George Island, isole South Shetland. *L'Olocene* 17, 1253-1258 (2007).

---

13. Mäusbacher, R., Müller, J. & Schmidt, R. Evoluzione della sedimentazione postglaciale nei laghi antartici (Isola di Re Giorgio). *Zeitschrift für Geomorphol.* 33, 219–234 (1989).

---

14. Watcham, E. P. et al. Una nuova curva relativa del livello del mare dell'Olocene per le Isole Shetland meridionali, Antartide. *Quat. Sci. Rev.* **30**, 3152–3170 (2011).

---

15. Oliva, M. et al. Deglaciazione dell'Olocene della penisola settentrionale di Fildes, Isola di Re Giorgio, Antartide. *L. Degrada. Dev.* 34, 3973–3990 (2023).

---

16. Watcham, E. Cambiamento relativo del livello del mare del tardo quaternario nelle isole Shetland meridionali, Antartide. (Università di Durham, 2010).

---

17. Schmidt, R., Mäusbacher, R. & Müller, J. Flora di diatomea dell'Olocene e stratigrafia dai nuclei di sedimenti di due laghi antartici (King George Island). *J. Paleolimnol.* **3**, 55–74 (1990).

---

18. Oaquim, A. B. J., Moser, G. A. O., Evangelista, H., Licínio, M. V. & Van De Vijver, B. *Aulacoseira glubokoyensis* sp. nov. ( Bacillariophyceae), una nuova diatomea centrica della regione antartica marittima. *Phytotaxa* **328**, 149–158 (2017).
- 
19. Van de Vijver, B. & Beyens, L. Biogeografia ed ecologia delle diatomee d'acqua dolce in Subantartica: una recensione. *J. Biogeogr.* **26**, 993–1000 (1999).
- 
20. García-Rodríguez, F. et al. La ritirata del ghiacciaio centenario aumenta la sedimentazione e l'eutrofizzazione nei laghi periglaciali subantartici: un caso di studio del lago Uruguay. *Sci. Ambiente totale.* **754**, 142066 (2021).
- 
21. Bosson, J. B. et al. Futura comparsa di nuovi ecosistemi causati dal ritiro glaciale. *Natura* **620**, 562–569 (2023).
- 
22. de la Cuesta-Zuluaga, J., Spector Tim, D., Youngblut, N. & Ley, R. Approfondimenti genomici sugli adattamenti dei metanogeni che utilizzano la trimetilammina a diversi habitat, incluso l'intestino umano. *mSystems* **6**, <https://doi.org/10.1128/msystems.00939-20> (2021).
- 
23. Romanovskaia, V. A., Rokitko, P. V., Shilin, S. O., Chernaia, N. A. & Tashirev, A. B. Distribuzione dei batteri del genere *Methylobacterium* nei biotopi terrestri della regione antartica. *Mikrobiol. Zh.* **71**, 3–9 (1993).
-

24. Tahon, G. & Willems, A. Isolamento e caratterizzazione di fototrofi anossigenici aerobici da terreni esposti delle montagne Sør Rondane, Antartide orientale. *Syst. Appl. Microbiol.* **40**, 357–369 (2017).
- 
25. Gunnigle, E., Ramond, J.-B., Guerrero, L. D., Makhalanyane, T. P. & Cowan, D. A. Bozza di sequenza di DNA genomico del ceppo *Sphingomonas* sp. multiresistente Anth11 isolato da un ipolito antartico. *FEMS Microbiol. Lett.* **362**, 1–4 (2015).
- 
26. Prekrasna, I. et al. Microbiomi della rizosfera dell'erba airtica antartica: gli effetti di microscala modellano la diversità, la struttura e la funzione. *Microbi Ambiente*. 37, articolo ME21069 (2022).
- 
27. Wang, N. F. et al. Diversità e struttura delle comunità batteriche del suolo nella regione di Fildes (Antartide marittima) come rivelato da 454 pirosequenziamento. *Davanti. Microbiol.* **6**, 1-11 (2015).
- 
28. Carrizo, D., Sánchez-García, L., Menes, R. J. & García-Rodríguez, F. Fonti discriminanti e conservazione della materia organica nei sedimenti superficiali di cinque laghi antartici nella penisola di Fildes (King George Island) mediante biomarcatori lipidici e analisi isotopica specifica del composto. *Sci. Ambiente totale*. **672**, 657–668 (2019).
-

29. Sommaruga, R. Quando i ghiacciai e le calotte glaciali si sciolgono: conseguenze per gli organismi planctonici. *J. Plancton Res.* **37**, 509–518 (2015).
- 
30. Peter, H. & Sommaruga, R. Cambiamenti nella diversità e nella funzione delle comunità batteriche lacustri al ritiro del ghiacciaio. *ISME J.* **10**, 1545–1554 (2016).
- 
31. Peter, H., Jeppesen, E., De Meester, L. & Sommaruga, R. Cambiamenti nella struttura della comunità del batterioplancton durante la prima ontogenesi lacustre derivanti dal ritiro della calotta glaciale della Groenlandia. *ISME J.* **12**, 544–555 (2018).
- 
32. Katie, S. et al. Otto genomi assemblati a metagenomi forniscono prove per l'adattamento microbico nel permafrost siberiano da 20.000 a 1.000.000 di anni. *Appl. Ambiente. Microbiol.* **87**, e00972–21 (2021).
- 
33. Ilahi, N. et al. Diversità, distribuzione e funzione dei batteri nella regione sopraglaciale colpita dall'alluvione dell'esplosione lacustre glaciale nel nord del Pakistan. *Environ. Sci. Eur.* **34**, 73 (2022).
- 
34. García-Lopez, E. et al. Struttura della comunità microbica guidata da un gradiente vulcanico nei ghiacciai dell'arcipelago antartico South Shetland. *Microorganisms* **9**, 392 <https://doi.org/10.3390/microorganisms9020392> (2021).
-

35. Lavergne, C. et al. La temperatura ha influenzato in modo diverso le vie metanogene e le comunità microbiche negli ecosistemi di acqua dolce sub-antartica. *Ambiente. Int.* **154**, 106575 (2021).
- 
36. Stibal, M., Hasan, F., Wadham, J. L., Sharp, M. J. & Anesio, A. M. Diversità procariotica nei sedimenti sotto due ghiacciai polari con substrati di carbonio organico contrastanti. *Extremophiles* **16**, 255–265 (2012).
- 
37. Leng, M. J. et al. *Isotopi nei sedimenti lacustri*. (Springer, 2006).
- 
38. Bertoglio, F., Piccini, C., Urrutia, R. & Antoniadou, D. Cambiamenti stagionali nella diversità microbica nei laghi della penisola di Fildes, dell'isola di Re Giorgio, dell'Antartide marittima. *Antarte. Sci.* 1–14 <https://doi.org/10.1017/S0954102023000068> (2023)
- 
39. Scutte, U. M. E. et al. Diversità batterica in un foreato ghiacciaio dell'alto Artico. *Mol. Ecol.* **19**, 54–66 (2010).
- 
40. Louca, S. et al. Funzione e ridondanza funzionale nei sistemi microbici. *Nat. Ecol. Evol.* **2**, 936–943 (2018).
- 
41. Prosser, J. I. Disperdere le idee sbagliate e identificare le opportunità per l'uso dell'"omica" nell'ecologia microbica del suolo. *Nat. Rev. Microbiol.* **13**, 439–446 (2015).
-

42. Smith, C. I. et al. Non solo vecchio ma vecchio e freddo? *Natura* **410**, 771–772 (2001).

---

43. Capo, E. et al. Ricerca del DNA sedimentario del lago sulla passata biodiversità terrestre e acquatica: panoramica e raccomandazioni. *Quaternario* **4**, 6 (2021).

---

44. Schmid, T. et al. Mappatura geomorfologica delle aree prive di ghiaccio utilizzando i dati polarimetrici RADARSAT-2 sulla penisola di Fildes e sull'isola di Ardley, in Antartide. *Geomorfologia* **293**, 448–459 (2017).

---

45. Lüning, S., Gałka, M. & Vahrenholt, F. L'anomalia climatica medievale in Antartide. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **532**, 109251 (2019).

---

46. Blaauw, M. & Christen, J. A. Modelli flessibili di profondità dell'età paleoclimatica che utilizzano un processo gamma autoregressivo. *Anale bayesiano.* **6**, 457–474 (2011).

---

47. Hogg, A., Turney, C., Palmer, J., Cook, E. & Buckley, B. Ci sono prove di compensazioni atmosferiche regionali del 14C nell'emisfero australe? *Radiocarbonio* **55**, 2029–2034 (2013).

---

48. Faria, F. A., Albertoni, E. F. & Bugoni, L. Nicchie trofiche e relazioni di alimentazione degli uccelli costieri nel sud del Brasile. *Aquat. Ecol.* **52**, 281–296 (2018).

---



49. Bond, A. L. & Hobson, K. A. Segnalazione di rapporti stable-isotope in ecologia: terminologia raccomandata, linee guida e migliori pratiche. *Uccelli acquatici* **35**, 324–331 (2012).
- 
50. Parnell, A. C. et al. Modelli di miscelazione degli isotopi stabili bayesiani. *Environmetrics* **24**, 387–399 (2013).
- 
51. Bergamino, L. et al. Contributi di carbonio organico autoctono alla piscina sedimentaria: un approccio multi-analitico a Laguna Garzón. *Org. Geochem.* **125**, 55–65 (2018).
- 
52. Craven, K. F., Edwards, R. J. & Flood, R. P. Fonte di analisi della materia organica dei sedimenti di palude salata utilizzando SIAR e la sua applicazione in studi relativi sul livello del mare nelle regioni di invasione delle piante C4. *Boreas* **46**, 642–654 (2017).
- 
53. Lu, L. et al. Identificare le fonti di materia organica utilizzando rapporti isotopici in uno spartiacque influenzato da attività agricole intensive nel nord-est della Cina. *Agric. Ecosyst. Ambiente.* **222**, 48–59 (2016).
- 
54. Andrews, J. E., Greenaway, A. M. & Dennis, P. F. I rapporti combinati isotopico di carbonio e C/N come indicatori della fonte e del destino della materia organica in un estuario tropicale scarsamente lavato: Hunts Bay, Kingston Harbour, Jamaica. *Estuar. Coast. Scaffale Sci.* **46**, 743–756 (1998).
-

55. Lee, Y. I. L., Lim, H. S. & Yoon, H. I. L. Composizione isotopica del carbonio e dell'azoto della vegetazione sull'isola di King George, in Antartide marittima. *Biol polare*. 32, 1607–1615 (2009).
- 
56. Vega-García, S., Sánchez-García, L., Prieto-Ballesteros, O. & Carrizo, D. Biogeochimica molecolare e isotopica su terreni recentemente formati sull'isola di Re Giorgio (Antartide marittima) dopo la ritirata del ghiacciaio al riscaldamento del clima. *Sci. Ambiente totale*. **755**, 142662 (2021).
- 
57. Venturini, N., Cerpa, C., Moroni, L., Muniz, P., Kandravicius, N., Rodríguez, M., Indacochea Mejía, A. Córdor-Luján, B., Figueira, R.C.L. Biogeochimica dei sedimenti superficiali in un'area costiera antartica interessata dalla recente ritirata sui ghiacciai: Collins Harbour, King George Island. Conferenza Scar Open Science: Connessioni Antartica Scienza-globale. Libro astratto completo (2020).
- 
58. Martínez de la Escalera, G., Kruk, C., Segura, A. M. & Piccini, C. Effetto della modificazione idrologica sulla potenziale tossicità del complesso *Microcystis aeruginosa* nel bacino idrico di Salto Grande, Uruguay. *Alge nocive* **123**, 102403 (2023).
- 
59. Callahan, B. J., McMurdie, P. J. & Holmes, S. P. Le varianti di sequenza esatta dovrebbero sostituire le unità tassonomiche operative nell'analisi dei dati del gene marcatore. *ISME J*. 11, 2639–2643 (2017).
-

60. Callahan, B. J. et al. DADA2: Inferenza del campione ad alta risoluzione dai dati dell'amplicon di Illumina. *Nat. Metodi* 13, 581–583 (2016).
- 
61. Quast, C. et al. Il progetto di database del gene dell'RNA ribosomiale SILVA: migliore elaborazione dei dati e strumenti basati sul web. *Acidi Nucleici Res.* 41, D590–D596 (2012).
- 
62. Oberg, A. L. & Mahoney, D. W. Modelli lineari di effetti misti. Nella *serie di libri Methods in Molecular Biology* (MIMB, volume 404), *Top. Biostat.* 213–234 (2007).
- 
63. Oksanen, J. ; Blanchet, F.G.; Friendly, M. ; Kindt, R. ; Legendre, P. ; McGlinn, D. ; Minchin, P.R. ; O'Hara, R.B. ; Simpson, G.L. ; Solymos, P.; et al. Pacchetto 'Vegan'. Pacchetto di ecologia della comunità, versione 2.5-7 (2019). Disponibile online: <https://github.com/vegandevs/vegan> (Accesso l'8 luglio 2021).
- 
64. Baselga, A. Partizionamento dei componenti di turnover e nidificazione della diversità beta. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 134–143 (2010).
- 
65. Baselga, A. & Orme, C. D. L. Betapart: un pacchetto R per lo studio della diversità beta. *Metodi. Ecol. Evol.* 3, 808–812 (2012).
-

66. Hammer, Ø., Harper, D. & Ryan, P. Passato: pacchetto software di statistica paleontologica per l'istruzione e l'analisi dei dati. *Paleontolo. Elettrone.* **4**, 1–9 (2001).
- 
67. Dufrière, M. & Legendre, P. Assemblaggi di specie e specie indicatori: la necessità di un approccio asimmetrico flessibile. *Ecol. Monogr.* **67**, 345–366 (1997).
- 
68. Vera, E. I. & Cesari, S. N. Helechos arborescentes en la Antártida. *Cifra CONICET.* **26**, 49–3 (2017).
- 

## Ringraziamenti

---

Ringraziamo tutti i membri del personale della Artigas Field Station (BCAA), le spedizioni Antarkos XXXIV e XXXV e specialmente a J. Fonseca, C. Paolino, C. Bueno, P. Rodriguez e J. Gonzalez. Il lavoro sul campo è stato finanziato dall'Istituto Antártico Uruguayo (IAU), PEDECIBA-Geociencias e SNI-ANII. Ringraziamo anche l'Università di Innsbruck e il Fondo scientifico austriaco per il sostegno finanziario (progetto FWF I-5824) a RS; e al progetto CSIC Grupos 2022 ID 128 per l'aiuto finanziario. LB è un ricercatore del CNPq (310145/2022-8).

## Informazioni sull'autore

---

### Autori e affiliazioni

**Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Centro de Investigación en Ciencias Ambientales, Departamento de Microbiología., Av. Italia 3318, Montevideo, 11600, Uruguay**

C. Piccini, F. Bertoglio & G. Martínez de la Escalera

**Gruppo di ricerca sui laghi e sui ghiacciai, Dipartimento di Ecologia, Universität Innsbruck, Technikerstrasse 25, A-6020, Innsbruck, Austria**

R. Sommaruga

**Universidad de la República, Centro Universitario Regional Este, CURE, Rocha, Uruguay**

L. Pérez, L. Bergamino & F. García-Rodríguez

**Universidade Federal do Rio Grande – FURG. Laboratório de Aves Aquáticas e Tartarugas Marinhas, Av. Itália s/n, Campus Carreiros, Rio Grande, 96203–900, RS, Brasile**

L. Bugoni

**LARAMG/Universidade do Estado do Rio de Janeiro – UERJ, Departamento de Biofísica, Maracanã, 0550900, Rio de Janeiro, Brazil**

H. Evangelista

**Universidade Federal de Rio Grande, Instituto de Oceanografia, Programa de Pós-Graduação em Oceanologia, Rio Grande – RS, Brazil**

F. García-Rodríguez

## Contributi

CP.: ha eseguito il lavoro sul campo; apertura del nucleo; ottenimento di campioni ed estrazione del DNA; progettato le figure e le tabelle; partecipato all'interpretazione dei risultati; ha scritto la bozza originale. FB.: ha eseguito le analisi di sequenza; ha partecipato all'interpretazione dei risultati; R.S.: ha partecipato all'interpretazione dei risultati; ha scritto la bozza originale. G.M.E., apertura del nucleo e gestione dei campioni. L.P.: ha eseguito il modello di età; ha partecipato all'interpretazione dei risultati. L.Bu.: determinazione e analisi degli isotopi stabili; L. Ber.: analisi degli isotopi stabili e stime dell'origine della materia organica; progettazione di figure. H.E.: modello di cronologia. F.G.R. ha concepito e supervisionato lo studio; ha eseguito il lavoro sul campo; apertura del nucleo; ottenimento di campioni ed estrazione del DNA; ha scritto la bozza originale. Tutti gli autori hanno contribuito a finalizzare il manoscritto.

Autore corrispondente

Corrispondenza con [C. Piccini](#).

## Dichiarazioni etiche

---

Interessi in competizione

Gli autori non dichiarano interessi concorrenti.

## Revisione tra pari

---

Informazioni sulla revisione tra pari

*Communications Earth and Environment* ringrazia Matej Roman e l'altro revisore, anonimo, per il loro contributo alla revisione tra pari di questo lavoro. Redattori di gestione primaria: Ola Kwiecien e Aliénor Lavergne. È disponibile un file di revisione tra pari.

## Informazioni aggiuntive

---

**Nota dell'editore** Springer Nature rimane neutrale per quanto riguarda le rivendicazioni giurisdizionali nelle mappe pubblicate e nelle affiliazioni istituzionali.

## Informazioni supplementari

---

[File di revisione tra pari](#)

[Descrizione dei file supplementari aggiuntivi](#)

[Dati supplementari 1](#)

[Dati supplementari 2](#)

[Dati supplementari 3](#)



## [Riepilogo dei rapporti](#)

### **Diritti e autorizzazioni**

---

**Open Access** Questo articolo è concesso in licenza sotto una licenza Creative Commons Attribution 4.0 International, che consente l'uso, la condivisione, l'adattamento, la distribuzione e la riproduzione in qualsiasi mezzo o formato, a condizione che tu dia credito appropriato agli autori originali e alla fonte, fornisca un link alla licenza Creative Commons e indichi se sono state apportate modifiche. Le immagini o altro materiale di terze parti in questo articolo sono inclusi nella licenza Creative Commons dell'articolo, se non diversamente indicato in una linea di credito al materiale. Se il materiale non è incluso nella licenza Creative Commons dell'articolo e l'uso previsto non è consentito dalla normativa legale o supera l'uso consentito, dovrai ottenere l'autorizzazione direttamente dal titolare del copyright. Per visualizzare una copia di questa licenza, visita <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

### [Ristampe e autorizzazioni](#)

### **Informazioni su questo articolo**

---

## Cita questo articolo

Piccini, C., Bertoglio, F., Sommaruga, R. *et al.* La ricchezza e la diversità procariotica sono aumentate durante la ritirata del ghiacciaio dell'Olocene e l'inizio di un lago antartico. *Commun Earth Environ* **5**, 94 (2024). <https://doi.org/10.1038/s43247-024-01245-6>

### Ricevuto

27 luglio 2023

### Accettato

29 gennaio 2024

### Publicato

21 febbraio 2024

### DOI

<https://doi.org/10.1038/s43247-024-01245-6>

## Condividi questo articolo

Chiunque con cui condividi il seguente link sarà in grado di leggere questo contenuto:

Ottieni un link condivisibile

Fornito dall'iniziativa di condivisione dei contenuti Springer Nature SharedIt

## Soggetti

[Impatto ambientale](#)

• [Ecologia dell'acqua dolce](#)

• [Limnologia](#)

• [Ecologia microbica](#)

Comunicazioni Terra e Ambiente (*Commun Earth Environ*) | ISSN 2662-4435 (online)