



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

**CIANOPROCARIONTES DE MICROBIALITAS DE LAGOS DE CRÁTER DE
GUANAJUATO, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ELEONOR CORTÉS LÓPEZ

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS
DRA. ROSA LUZ TAVERA SIERRA
Facultad de Ciencias, UNAM.**

**COMITÉ TUTOR
DR. JOSÉ JORGE ARANDA GÓMEZ
Centro de Geociencias, UNAM.
DR. HUGO BERARDI CAMPESI
Instituto de Geología, UNAM.**

CIUDAD DE MÉXICO, JUNIO 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

**CIANOPROCARIONTES DE MICROBIALITAS DE LAGOS DE CRÁTER DE
GUANAJUATO, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ELEONOR CORTÉS LÓPEZ

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS
DRA. ROSA LUZ TAVERA SIERRA
Facultad de Ciencias, UNAM.**

**COMITÉ TUTOR
DR. JOSÉ JORGE ARANDA GÓMEZ
Centro de Geociencias, UNAM.
DR. HUGO BERARDI CAMPESI
Instituto de Geología, UNAM.**

CIUDAD DE MÉXICO, JUNIO 2016

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/297/2016

ASUNTO: Oficio de Jurado

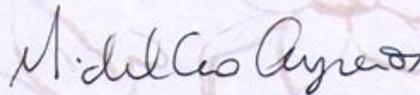
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **23 de noviembre de 2015** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno (a) **CORTES LOPEZ ELEONOR** con número de cuenta **405043976** con la tesis titulada **"Cianoprocariontes de microbialitas de lagos de cráter de Guanajuato, México"**, realizada bajo la dirección del (la) **DRA. ROSA LUZ TAVERA SIERRA:**

Presidente: DRA. MARIA DE LOS ANGELES HERRERA CAMPOS
Vocal: DRA. MARIA DEL PILAR ORTEGA LARROCEA
Secretario: DR. JOSE JORGE ARANDA GOMEZ
Suplente: DRA. ANA ELENA ESCALANTE HERNANDEZ
Suplente: DRA. GABRIELA VAZQUEZ HURTADO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 25 de mayo de 2016



DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



MCAA/MJFM/ASR/ipp

AGRADECIMIENTOS

Agradezco

al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por el respaldo académico y administrativo,

al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por otorgarme la beca 480156/280496 (CVU/Becario) durante 21 meses de la realización de este proyecto enmarcado en el programa del Posgrado de Ciencias Biológicas,

a la Dra. Rosaluz Tavera Sierra por apoyarme y acompañarme en mi formación académica y en conjunto con el Dr. Hugo Bruno Beraldi Campesi y el Dr. José Jorge Aranda Gomez por acompañarme y cuestionarme con respecto a los cianoprocariontes y su biomineralización.

AGRADECIMIENTOS TÉCNICOS

Agradezco

a la M. en C. Guadalupe Vidal por todo el apoyo en el laboratorio y particularmente en el establecimiento y mantenimiento de los cultivos,

a Chantal López, Silvina Monge y Nikolai Luna por apoyarme en algunas de las recolecciones que realicé en las localidades,

a la Dra. Marina Vega González del Laboratorio de Fluidos Corticales en el Centro de Geociencias de la UNAM en Juriquilla por el apoyo en el procesamiento y obtención de resultados de difracción de rayos X de las muestras analizadas,

a Gabriel Orozco Hoyuela por el apoyo en la observación y toma de fotografías en microscopía confocal en el Instituto de Fisiología Celular de la UNAM,

al M. en C. Andrés Saraleguí Amaro y al Dr. Jaime Arturo Pimentel Cabrera por el apoyo en la observación, toma y análisis de las fotografías en microscopía confocal en el Laboratorio Nacional de Microscopía Avanzada (LNMA) de la UNAM,

al Dr. Omar Novelo y a Josué Romero por el apoyo en el recubrimiento de las secciones de microbialitas incluidas, su observación, por y la toma de las microfotografías y los microanálisis en el Laboratorio Universitario de Microscopía Electrónica (LUME) de la UNAM,

a Juan Tomás Vázquez del Taller de Laminación del Centro de Geociencias de la UNAM en Juriquilla, Querétaro por el apoyo en el corte y pulido de las microbialitas incluidas,

al M. en C. David Salinas de la Facultad de Ciencias de la UNAM y Guadalupe Hernández Centro de Geociencias de la UNAM en Juriquilla por el apoyo en la coordinación de las videoconferencias realizadas.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

De inicio quiero agradecer a Rosaluz, Eberto y Lupita quienes facilitan y guían el desarrollo de un hermoso laboratorio (Laboratorio de Algas Continentales. Ecología y Taxonomía, LACET) que nos enriquece a todos los que participamos en él. A la vez quiero agradecer a todos los que han sido activos en el seminario interno y que con sus exposiciones y comentarios me han permitido dudar y aclarar ideas.

Agradezco mucho el apoyo en la realización y mejora de esta tesis por parte de mi tutora, los miembros del comité tutor y del jurado: Rosaluz Tavera, Hugo Beraldi, José Jorge Aranda, María de los Ángeles Herrera, María del Pilar Ortega, Ana Elena Escalante y Gabriela Vázquez con sus observaciones, comentarios y cuestionamientos.

Paralelamente quiero agradecer con gran alegría y un abrazo a Purificación López-García, Karim Benzerara, Estelle Couradeau, David Moreira, Anabel López, Nina Zeyen y Aurélien Saghāi por su grata compañía durante sus estancias en México, su apoyo y sus comentarios y reflexiones compartidas sobre la biomineralización y sus métodos de estudio.

Quiero también agradecer de corazón abierto a todas las personas que me han ayudado a no perder la alegría¹ y que al acompañarme y al permitirme acompañarlas me han apoyado en cultivarla, en cuestionarme y en resolver. En este gran agradecimiento incluyo a Chantal, Mauricio, Martha Paulina, Marthita, Daniel, Victor, Ale, Alonso, Eva, Monx, Sebastián, Bea, Rosaluz, Laura, Angélica, Paulo, Ivette, Alicia, Memo, Tania, Fernando, Cenia, Ivonne, Karen, Eberto, Leonor, Rox, Germán, Itzel, Lupita, Vladimir, Paulina Natalia, Mon, Julieta, Carlos, Michelle, Julio, Ana, Renata y Esteban. Para quien pregunta, algunos son miembros de LACET, otros son de la bandita del colectivo Pensando la vida en evolución y la mayoría son valedorxs y cómplices de vida.

¹ « Alegría: La fuerza de ser y de sentir. » Catalina Sanín

*Éramos diez
o veinte
o ciento veinte - es difícil contar
con la sangre en los ojos -
Les temblaban las manos
al apuntar.*

*No dictaban las reglas
un dios ni un hombre sabio sino
una simple alambrada.*

Chantal Maillard

Todos los sabios le conceden el apoyo de su ciencia y, si no la viven en sociedad, sí la viven al menos en sus laboratorios, aplicando en sus investigaciones el método del libre examen. De igual modo, lo quieran o no, cada uno de sus descubrimientos aumenta la fuerza de dicha filosofía y derriba la autoridad rutinaria.

Esta filosofía –esta ciencia, diría yo-, que pone al individuo en el centro, dándole por fin su lugar propio, queremos llevarla a la práctica. Queremos sacarla de los libros en los que se había refugiado, de las cátedras en las que se enseñaba a unos pocos privilegiados, de los laboratorios en los que se limitaba a puros experimentos, y arrojarla al terreno múltiple de la vida, en la lucha con los individuos en el campo de experiencias que es el mundo.

A. Libertad

INDICE

| | |
|---|----|
| Agradecimientos..... | 9 |
| Agradecimientos técnicos | 11 |
| Agradecimientos personales | 13 |
| Resumen..... | 19 |
| Abstract | 21 |
| Introducción | 23 |
| Antecedentes | 27 |
| Objetivo general | 33 |
| Objetivos particulares..... | 33 |
| Descripción del sitio de estudio..... | 35 |
| Métodos | 39 |
| Recolección de las microbialitas..... | 39 |
| Métodos aplicados para la descripción de la fracción lítica de las microbialitas | 40 |
| Fábrica y organización interna | 40 |
| Composición mineralógica (Difracción de Rayos X – DRX) | 40 |
| Contenido de humedad de las microbialitas | 40 |
| Temperatura superficial | 41 |
| Métodos aplicados para la descripción de la composición iónica del agua de la Joya de Yuriria | 41 |
| Métodos aplicados para la descripción de las principales especies de las comunidades de cianoprocariontes..... | 41 |
| Material de herbario | 41 |
| Preparaciones semipermanentes..... | 41 |
| Cultivos..... | 41 |
| Observación e identificación de especies..... | 42 |
| Métodos aplicados para la descripción de la relación espacial de las principales especies con la fracción lítica de las microbialitas | 42 |
| Inclusión y sección de las microbialitas | 42 |
| Observaciones en microscopía confocal | 42 |
| Observaciones en microscopía electrónica de barrido (MEB)..... | 43 |
| Método aplicado para el manejo del contexto teórico de los resultados..... | 44 |
| Búsquedas de registros previos de las especies identificadas | 44 |
| Exploración de la determinación de especies por otros métodos | 44 |

| | |
|---|-----|
| Exploración de la diversidad de cianoprocariontes en otras microbialitas no marinas | 44 |
| Resultados | 47 |
| Las microbialitas de la Joya de Yuriria | 47 |
| Las microbialitas de Rincón de Parangueo | 55 |
| Descripción de las especies | 63 |
| Exploración de la diversidad de cianoprocariontes en otras microbialitas no marinas | 88 |
| Discusión | 93 |
| La Joya de Yuriria | 95 |
| Rincón de Parangueo..... | 99 |
| Conclusiones..... | 103 |
| Referencias | 105 |
| Anexo 1: Material suplementario..... | 123 |
| Anexo 2: Glosario | 125 |

RESUMEN

Las microbialitas son estructuras sedimentarias resultantes de la mineralización producida, inducida y/o influenciada por una comunidad bentónica microbiana embebida en sus sustancias exopoliméricas. Las cianoprocariontes (Cyanoprokaryota, Cyanobacteria), que son frecuentemente las más abundantes en las microbialitas de agua dulce y que tienen un rol primordial en la colonización, estabilización y acreción de estos depósitos organosedimentarios, son el tema central de esta tesis. Se estudió la diversidad de este grupo de organismos y su relación con la fracción mineral de las microbialitas de dos lagos de cráter de la región de Valle de Santiago (Guanajuato, México): la Joya de Yuriria y Rincón de Parangueo. Las microbialitas de estos lagos cráter no habían sido estudiadas en cuanto a su formación y no existían registros de las comunidades de microorganismos asociadas. El lago de la Joya de Yuriria es actualmente abastecido de manera artificial, mientras que en Rincón de Parangueo, el abatimiento del nivel del agua ha provocado que las microbialitas ya no se encuentren sumergidas desde hace más de diez años.

En este trabajo se describieron 33 especies a partir de observaciones con microscopía estereoscópica, fotónica y confocal de material silvestre, preservado y de cultivo. Algunas de las especies no habían sido previamente registradas en ambientes organosedimentarios y otras, principalmente de Rincón de Parangueo, no concuerdan morfológica y/o ambientalmente con lo previamente registrado en la literatura por lo que exclusivamente desde el punto de vista morfológico podrían ser consideradas nuevas especies. Paralelamente se caracterizó al lago de la Joya de Yuriria como bicarbonatada sódica donde la calcita se encontró sobresaturada y se describieron las microbialitas de ambas localidades a nivel macroscópico y microscópico, su organización interna, su mineralogía (DRX) y su composición química (EDX). En la Joya de Yuriria las microbialitas son de tipo estromatolíticas con una composición de calcita (CaCO_3) mientras que en Rincón de Parangueo se encontraron microbialitas de aragonita (CaCO_3) e hidromagnesita ($\text{Mg}_5(\text{CO}_3)_4(\text{OH})_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$) con una fábrica interna mixta, trombolítica y estromatolítica. Finalmente se exploró la asociación entre las cianoprocariontes y la fracción lítica en las microbialita, con base en microscopía estereoscópica, fotónica, confocal y electrónica.

El análisis del conjunto de los resultados permitió la descripción de una diversidad única de cianoprocariontes en cada localidad, el evidenciar que actualmente varias de las especies de las microbialitas están involucradas en una mineralización biológicamente mediada y la obtención de indicios sobre la historia de la acreción de las microbialitas de cada localidad.

ABSTRACT

Microbialites are sedimentary structures that are the result of the produced, induced and/or influenced mineralization of a benthic microbial community embedded in its exopolimeric substances. The cyanoprokaryotes (Cyanoprokaryota, Cyanobacteria) are the most abundant group in freshwater microbialites and plays a key role in the settlement, stabilization and accretion of these sedimentary deposits. These organisms are central in this thesis as well as the diversity of this group and its relationship with the lithic fraction of the microbialites from two crater lakes (la Joya de Yuriria and Rincón de Parangueo) from Valle de Santiago (Guanajuato, México). The microbialites of these crater lakes have not been previously studied in terms of their formation and there are no records of the biological communities associated. The lake of la Joya de Yuriria is currently supplied artificially, while in Rincón de Parangueo the water level of the lake has been diminished for over ten years and has caused the microbialites not to be submerged since then.

In this thesis 33 species were described from observations of live, preserved and cultured material in stereoscopic, photonic and confocal microscopy. Some of the species have not been previously registered in organosedimentary environments. Some others, mainly from Rincón de Parangueo, did not agree morphological and/or environmentally with previous reports so exclusively from the morphological point of view they could be considered as new species. La Joya de Yuriria contained bicarbonate-sodium water with over saturated calcite. The microbialites from both localities were described at the macroscopic and microscopic level, as well as their internal organization, their mineralogy (XRD) and their chemistry (EDS). La Joya de Yuriria's microbialites had a stromatolitic fabric and were composed of calcite (CaCO_3), while in Rincón de Parangueo the microbialites were composed of aragonite (CaCO_3) and hydromagnesite ($\text{Mg}_5(\text{CO}_3)_4(\text{OH})_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$) and had an internal thrombolitic and stromatolitic fabric. Finally the association between cyanoprokaryotes and the lithic fraction of the microbialites was explored based on stereoscopic, photonic, confocal and electron microscopy.

The analysis of the overall results allowed to describe a unique diversity of cyanoprokaryotes in each locality, and to show that several of these species are currently involved in a biologically mediated mineralization and to obtain evidence about the accretion's history of the microbialites in each locality.

INTRODUCCIÓN

Las microbialitas son “depósitos organosedimentarios en los que una comunidad microbiana bentónica permite el prendimiento y la unión de sedimento detrítico y/o la nucleación de minerales” (Burne y Moore, 1987). Es decir que las microbialitas son estructuras sedimentarias resultado de la mineralización producida, inducida y/o influenciada por una comunidad bentónica microbiana embebida en sus sustancias exopoliméricas (EPS por sus siglas en inglés) (Dupraz *et al.*, 2011; Couradeau *et al.*, 2013). Esta comunidad está compuesta principalmente por procariontes como bacterias y cianoprocariontes (Cyanoprokaryota, Cyanobacteria), aunque también están presentes eucariontes como hongos, algas y metazoarios (ej. Winsborough y Golubić, 1987; Lamond y Tapanila, 2003; Couradeau *et al.*, 2011; Kaźmierczak *et al.*, 2011; Saghāi *et al.*, 2015). El interés por estudiar la construcción de estas estructuras organosedimentarias en ambientes actuales y sus comunidades microbianas asociadas se nutre por la evidencia de vida en el Arqueano relacionada con la presencia de microbialitas en el registro fósil (Riding, 2000; Schopf *et al.*, 2007), su abundancia en el Proterozoico (Riding, 2000; Zavarzin, 2002; Owen y Daintith, 2004; Palinska, 2008) y por ser considerados los primeros ecosistemas organizados del planeta (Centeno *et al.*, 2012).

La acreción de las microbialitas, es decir su aumento de tamaño, depende del balance del comportamiento metabólico del conjunto de los organismos de cada comunidad asociada y de las características ambientales en las que se encuentran (Dupraz *et al.*, 2009). Así, los organismos a través de su metabolismo pueden favorecer la precipitación de carbonatos al aumentar la alcalinidad circundante (ej. fotosíntesis y reducción de sulfatos), o bien provocar la disolución del carbonato al producir ácidos orgánicos que disminuyen el pH circundante (ej. heterotrofia aeróbica, oxidación de sulfuros y fermentación) (Dupraz *et al.*, 2009). Paralelamente, la matriz de EPS que secretan los organismos aporta sitios favorables a la nucleación de cristales minerales y permite la adhesión y la unión de partículas sedimentarias sobre la comunidad que aumentan con el tiempo sobre o entorno de los organismos (Golubic, 1976; Riding, 2000).

Las cianoprocariontes, que son frecuentemente las más abundantes en las microbialitas de agua dulce (Foster y Green, 2011), tienen un rol primordial en la colonización, estabilización y acreción de los depósitos organosedimentarios (Chacón *et al.*, 2011). Éstas tienen la característica de mantener el potencial de su superficie celular negativo (Bundeleva *et al.*, 2015) y debido a su metabolismo fotosintético oxigénico acoplado con los mecanismos de concentración de carbono inorgánico, incorporan y concentran carbono inorgánico al interior de la célula, lo que provoca un cambio de pH en su entorno celular y hace que el equilibrio del bicarbonato tienda a la precipitación de carbonatos cuando existen cationes libres (ej. Ca^{2+}) (Zavarzin, 2002; Ludwig *et al.*, 2005; Kupriyanova *et al.*, 2007; Shiraishi *et al.*, 2008; Dupraz *et al.*, 2011; Kupriyanova *et al.*, 2013).

De acuerdo a Bundeleva *et al.* (2015), la caracterización de la formación de minerales por los microorganismos puede ser abordada a través de estudios experimentales en condiciones controladas o bien a través de la caracterización de los organominerales y todos los parámetros ambientales asociados con el contexto de biomineralización. Esta tesis parte del supuesto de que el resolver el papel que los microorganismos tienen en la formación y acreción de las microbialitas requiere del conocimiento de la composición de las comunidades microbianas asociadas a estas estructuras.

Las microbialitas han sido registradas en una gran gama de ambientes desde hipersalinos hasta dulceacuícolas y desde tropicales hasta polares (Golubic, 1991; Dupraz *et al.*, 2011). Sin embargo su estudio se ha centrado principalmente en las marinas como son los casos de las de Shark Bay en Australia (ej. Logan,

1961; Papineau *et al.*, 2005) y las de las Bahamas y las Bermudas en el Atlántico (ej. Gebelein, 1969; Foster *et al.*, 2009). En México ha sido registrada la presencia de microbialitas en dos lagunas en Quintana Roo (Muyil y Bacalar) (Centeno *et al.*, 2012), en pozas de Coahuila (Cuatro Ciénegas) (Winsborough y Golubić, 1987; Winsborough *et al.*, 1994; Falcón *et al.*, 2007; Breitbart *et al.*, 2009; Centeno *et al.*, 2012; Nitti *et al.*, 2012) y particularmente en el Eje Neovolcánico se han encontrado en lagos de Michoacán (Pátzcuaro, La Alberca) (Zárate Pedroche *et al.*, 2010) y en lagos de cráteres tipo maar² en Puebla (Alchichica, Atexcac, La Preciosa y Quechulac) y Guanajuato (los lagos de las “Siete Luminarias” de Valle de Santiago) (Chacón *et al.*, 2009; Aranda-Gómez *et al.*, 2013). Éstos últimos son de gran interés porque forman parte de los contados lagos de cráter con microbialitas en el mundo (Tabla 1) y, con la excepción de Alchichica (Tavera y Komárek, 1996; Couradeau *et al.*, 2011; Centeno *et al.*, 2012; Couradeau *et al.*, 2013; Gérard *et al.*, 2013), no han sido estudiados o lo han sido de manera somera en cuanto a la formación de microbialitas sin que tengan registro de las comunidades de microorganismos asociadas (Alcocer *et al.*, 2000; Chacón *et al.*, 2011).

Tabla 1. LAGOS CRÁTER A NIVEL MUNDIAL QUE PRESENTAN MICROBIALITAS.

| Localidad | País | Artículos |
|--|-------------------------------|---|
| Satonda | West Nusa Tenggara, Indonesia | Kempe y Kaźmierczak, 1990; Kempe <i>et al.</i> , 1996; Arp <i>et al.</i> , 2004; Kazmierczak y Kempe, 2004 |
| Kiritimati | República de Kiribati | Schneider <i>et al.</i> , 2013 |
| Atexcac, Puebla | México | Zeyen <i>et al.</i> , 2015 |
| Alchichica, Puebla | México | Tavera y Komárek, 1996; Kaźmierczak <i>et al.</i> , 2011; Couradeau <i>et al.</i> , 2011; Centeno <i>et al.</i> , 2012; Couradeau <i>et al.</i> , 2013; Gérard <i>et al.</i> , 2013; Ragon <i>et al.</i> , 2014 ; Saghāi <i>et al.</i> , 2015 |
| La Preciosa, Puebla | México | Zeyen <i>et al.</i> , 2015 |
| Quechulac, Puebla | México | Zeyen <i>et al.</i> , 2015 |
| Rincón de Parangueo, Guanajuato | México | Chacón <i>et al.</i> , 2009; Aranda-Gómez <i>et al.</i> , 2013 |
| Lago Frying Pan | Nueva Zelanda | Jones <i>et al.</i> , 2005 |
| Lagos en la caldera de Niuafó’ou. | Reino de Tonga | Kazmierczak y Kempe, 2006 |

El caso de los lagos cráter de Guanajuato llama particularmente la atención por su importante degradación y por la alteración consecuente de todo el ecosistema a pesar de encontrarse en áreas naturales protegidas del estado (Fox Quesada *et al.*, 1997; Romero Hicks *et al.*, 2001). Estos lagos de cráter forman parte del campo volcánico de Valle de Santiago (situado en el de Michoacán-Guanajuato) que se encuentra en la parte central del Eje Neovolcánico Transversal (Uribe-Cifuentes y Urrutia-Fucugauchi, 1999; Cano-Cruz y Carrasco-Núñez, 2008; Aranda-Gómez *et al.*, 2013). Las “Siete Luminarias” hacen referencia a los cráteres de siete maares situados al sur del estado de Guanajuato, en los municipios de Valle de Santiago y de Yuriria (Fig 4 B). Esta región ha sido alterada por actividades humanas desde la época precolombina (Alcocer *et al.*, 2000; Escolero y Alcocer, 2005) y la sobre-extracción de agua de los acuíferos de la región (Mejía Gómez y Sandoval Minero, 2004; López Bedolla y Ramírez González, 2010) ha provocado un drástico abatimiento de

² Cráteres que se forman como resultado de explosiones freatomagmáticas en las que existe una intensa interacción agua/magma (Cano-Cruz y Carrasco-Núñez, 2008)

los niveles de los mantos freáticos de la zona evidenciado por la desecación de varios de los lagos cráter, reportada por Alcocer *et al.* (2000).

De los siete lagos de cráter de Valle de Santiago, sólo cuatro albergaban a lagos perennes en 1900 (Ordonez, 1900). De éstos lagos tres funcionan en la actualidad como lagos playa someros: San Nicolás Parangueo, la Hoya de Cíntora y la de Rincón de Parangueo (obs. pers.), y al lago que se forma en la Joya de Yuriria, se le bombea actualmente agua. La desecación o semi-desecación de estos lagos no parece reversible por una superestructura política y económica que se ha sumado a la fragilidad natural de estos ecosistemas (Alcocer *et al.*, 2000; Steffen y Echánove, 2000; Escolero y Alcocer, 2005), de manera que estamos en el umbral para documentar la composición de estas comunidades y su asociación con las microbialitas que conforman.

Esta tesis consistió en estudiar de manera cualitativa a las cianoprocariontes (Cyanoprokaryota, Cyanobacteria) y su relación con la fracción mineral de las microbialitas de dos lagos cráter, contrastantes de esta región: la Joya de Yuriria y Rincón de Parangueo. El primero presenta costras microbialíticas depositadas sobre rocas volcánicas que están sumergidas o parcialmente sumergidas en función de la época del año; y el segundo sitio presenta microbialitas de dos tipos, en forma de coliflor y oncoides, localizadas actualmente fuera del agua cerca del antiguo margen del lago. La microbiota de ambas localidades ha sido estudiada sólo someramente y no existen trabajos que registren la composición específica de la comunidad de las microbialitas de estos lagos de cráter.

ANTECEDENTES

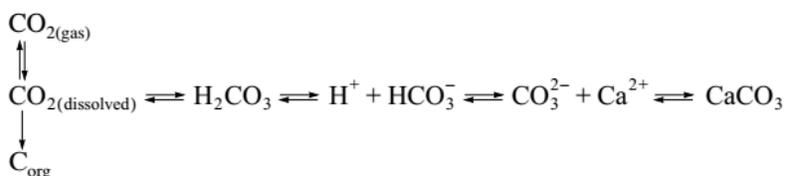
Las cianoprocariontes (Cyanoprokaryota) (Komárek y Golubić, 1990) son organismos procariontes (no tienen organelos) que realizan la fotosíntesis oxigénica (Madigan *et al.*, 2010). Este metabolismo requiere de dióxido de carbono (CO₂) como fuente de carbono, de agua (H₂O) como donadora de electrones y de fotones como fuente de energía, y tiene como productos finales azúcares ([CH₂O]_n) y oxígeno (O₂) (Hoek *et al.*, 1995; Madigan *et al.*, 2010). Es de destacar que en el medio acuoso, el dióxido de carbono tiene un comportamiento particular puesto que al disolverse ocurren una serie de reacciones químicas que involucran también al carbonato (CO₃²⁻) y al bicarbonato (HCO₃⁻):

Reacción 1:



y que dependen del pH (Fig 1) (Lampert y Sommer, 2007). Particularmente el CO₃²⁻ tiene la capacidad de unirse con cationes como es el ion calcio (Ca²⁺), lo que permite la formación y consecuente precipitación de carbonatos de calcio (CaCO₃) que es un punto central de la biomineralización abordada en esta tesis:

Reacción 2 (Zavarzin, 2002):



Las cianoprocariontes tienen la capacidad de favorecer la precipitación de carbonatos a través de un proceso conocido como mecanismo de concentración de carbono (CCM), que provoca un aumento del pH en el entorno celular (por la liberación final de iones OH⁻) y hace que el equilibrio del bicarbonato tienda a la precipitación de carbonatos cuando existen cationes libres, como el del calcio (Reacción 2) (Zavarzin, 2002; Ludwig *et al.*, 2005; Kupriyanova *et al.*, 2007; Shiraiishi *et al.*, 2008; Dupraz *et al.*, 2011; Riding, 2011a; Kupriyanova *et al.*, 2013).

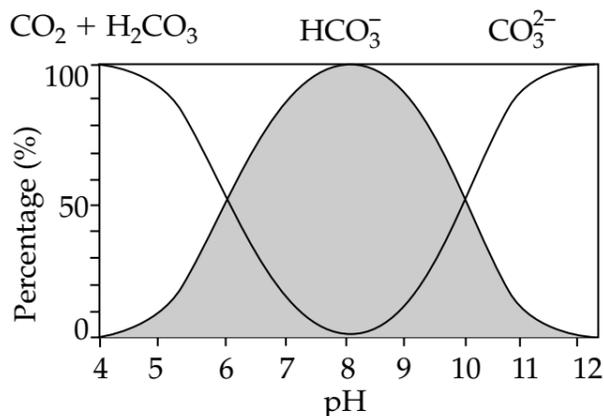


Fig 1. Proporciones relativas de las distintas formas del carbono inorgánico en un medio acuoso en función del pH. Tomado de Lampert y Sommer (2007).

El grupo de las cianoprocariontes es muy diverso al tener alrededor de 2000 especies (Hoek *et al.*, 1995). Su morfología, observable en microscopía fotónica, incluye a organismos cocoides unicelulares o coloniales o bien filamentosos con o sin ramificaciones. De entre las especies filamentosas, algunas tienen la capacidad de formar estructuras que permiten la fijación del nitrógeno atmosférico (N₂) llamadas heterocitos y/o la formación de estructuras de resistencia: los acinetos (Palinska, 2008). El orden Chroococcales incluye a las cianoprocariontes unicelulares o coloniales que no forman filamentos verdaderos con la interferencia fisiológica directa entre células (Komárek y Anagnostidis, 1999), las que son filamentosas sin heterocitos ni acinetos forman parte del orden Oscillatoriales (Komárek y Anagnostidis, 2005). Las especies con heterocitos son filamentosas y pueden tener ramificaciones verdaderas (Stigonematales) o no tenerlas (Nostocales) (Komárek y Anagnostidis, 1989; Anagnostidis y Komárek, 1990).

La proliferación es exclusivamente asexual y consiste en fragmentaciones del tallo (que forma por ejemplo hormogonios) o bien, divisiones celulares binarias o múltiples que pueden ser simétricas o asimétricas y que dan origen a distintos tipos de células como son nuevas células vegetativas, nanocitos, baeocitos o exocitos (Komárek y Anagnostidis 1999, 2005).

Las células presentan una pared celular compuesta de peptidoglicano rodeada por una capa de lipopolisacáridos y frecuentemente secretan sustancias exopoliméricas (mucílago) (Hoek *et al.*, 1995), que en ciertos casos favorecen la precipitación de carbonatos y la incrustación consecuente de las células o filamentos (Golubic, 1976; Riding, 2000; Kawaguchi y Decho, 2002; Couradeau *et al.*, 2013). En el interior de las células, los tilacoides albergan a los pigmentos fotosintéticos³ (clorofila *a*, ficobiliproteínas y carotenoides) que confieren a las células la capacidad de capturar fotones durante la fotosíntesis; el DNA conforma un cromosoma circular y en ciertos casos también algunos plásmidos; y es posible encontrar gránulos de cianoficina (polímeros de arginina y asparagina), de polifosfato, carboxisomas (que contienen a la enzima RuBisCO) e inclusiones de carbonatos (Hoek *et al.*, 1995; Benzerara *et al.*, 2014b).

La diversidad de cianoprocariontes actuales ha sido estudiada en distintas microbialitas no marinas desde aproximaciones morfológicas y/o moleculares (ej. Freytet y Plet, 1996; Sprachta *et al.*, 2001; Couradeau *et al.*, 2011; Foster y Green, 2011). Freytet y Verrecchia (1998) relacionaron algunas algas eucariontes y procariontes de estromatolitos con las morfologías de los cristales que las circundan (ej. micritas, romboedros, agujas) y encontraron 48 especies de cianoprocariontes tanto cocoides como filamentosas con y sin heterocitos. Por otro lado, Foster y Green (2011) revisaron la diversidad de microorganismos de microbialitas marinas y de agua dulce y encontraron que el grupo de las cianobacterias (Cyanoprokaryota) es predominante en las microbialitas actuales y que los organismos más frecuentes son de tipo *Leptolyngbya* seguidos de especies cocoides (ej. *Synechococcus* spp. y *Xenococcus* spp.), e indicaron que las especies heterocitosas son por lo general menos frecuentes.

El factor principal para considerar a una roca carbonatada como microbialita es que su origen y acreción estén relacionados con la participación de una comunidad microbiana; es decir que ocurra una organomineralización en el sentido amplio (Dupraz *et al.*, 2009) (Fig 2). Burne y Moore (1987) reconocieron tres procesos que pueden ocurrir solos o de manera simultánea en el crecimiento de las microbialitas: 1) la precipitación inorgánica de carbonatos 2) el prendimiento y la unión de sedimento detrítico y 3) la calcificación inducida y/o influenciada por la comunidad. Dupraz *et al.* (2009) en su revisión, hicieron una distinción importante entre la mineralización biológicamente inducida y la influenciada. La primera es

³ El género *Gleobacter* es el único de las cianoprocariontes en no presentar tilacoides y los pigmentos fotosintéticos se encuentran en la membrana citoplasmática (Komárek y Anagnostidis, 1999; Palinska, 2008).

debida al aporte directo y *de novo*, de carbonatos como producto del metabolismo de los organismos en conjunto con la influencia de la matriz orgánica conformada por la comunidad. En cambio en la biomineralización influenciada la participación de los microorganismos es pasiva, al punto que éstos pueden estar muertos y la mineralización ocurre gracias a la matriz de materia orgánica generada por la comunidad. La mineralización biológicamente influenciada corresponde con lo entendido por algunos autores como organomineralización en el sentido estricto (Dupraz *et al.*, 2009; Défarge, 2011). Sumado a estos procesos de mineralización, Couradeau *et al.* (2012), a través del estudio de los microorganismos de las microbialitas de Alchichica, identificaron otro proceso de mineralización que corresponde a la formación intracelular de inclusiones de carbonatos por parte de distintos grupos de cianobacterias (Benzerara *et al.*, 2014b).

Es posible distinguir distintos tipos de microbialitas en función del ambiente en el que son generadas, de la proporción relativa en la que actúan los tres procesos previamente mencionados por Burne y Moore (1987) en el crecimiento de la roca, y de su macro y meso estructura. Las hay en ambientes continentales, particularmente en ambientes lóticos como ríos y cascadas, en lagos salinos y de agua dulce, y en suelos (Dupraz *et al.*, 2009). Concretamente es posible distinguir en ambientes usualmente lóticos a los travertinos (en aguas hidrotermales) y las tufas (en aguas no hidrotermales) en los que la acreción de la roca es en gran medida inorgánica y biológicamente inducida o influenciada y en la que las vainas de cianoprocariontes son impregnadas de carbonatos (Burne y Moore, 1987; Dupraz *et al.*, 2009; Kano, 2011; Beraldi-Campesi *et al.*, 2012). En ambientes lénticos, existen estructuras con una importante diversidad de morfologías como son columnares y en forma de domo entre otros, y pueden ser clasificadas en función de su mesoestructura o macrofábrica, de tal manera que es posible distinguir los dendrolitos, trombolitos, estromatolitos y leiolitos (Riding, 2011b) (Fig 3).

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que el desarrollo pasado y presente de las microbialitas de la Joya de Yuriria y de Rincón de Parangueo ha sido y es acompañado por distintas poblaciones de cianoprocariontes involucradas en la mineralización de las estructuras sedimentarias, por lo que efectivamente podemos considerarlas como microbialitas.

| | Organomineralización s.l. ¹ | | Mineralización |
|--|---|---|--|
| | Mineralización biológicamente controlada | Mineralización biológicamente inducida | Mineralización inorgánica |
| Procesos y actores | <i>Intrinseca</i> Control enzimático - Bombeo activo | <i>Intrinseca</i> Metabolismos microbianos - Difusión | <i>Extrinseca</i> Ambientalmente provocada (ej. desgasificación, evaporación) - Difusión |
| Sitios de nucleación | <i>Intrinseca</i> Bomba biológica Endo o exo-esqueleto Organismo Eucariontes Capa carbonatada Mineral Matriz macromolecular genéticamente controlada | <i>Intrinseca</i> Procariontes EPS Grupos ácidos Matriz con organización aleatoria | <i>Extrinseca</i> Procariontes Matriz orgánica Capa carbonatada Mineral EPS Acidic groups Matriz con organización aleatoria |
| Nomenclatura (no exhaustiva) | Biom mineralización - Biom mineral (ej. Mann 2002, Perry et al. 2007) | Organomineral (Perry et al. 2007) | Mineral |
| | Biom mineralización - Biom mineral, e.j. Dove and Weiner 2003 | Organomineralización s.s. ² (Trichet and Défarge 1995) | |
| | BIOMINERAL | ORGANOMINERAL | |
| | Clara morfología (organismo específico) | El origen exacto de la maquinaria alcalina responsable en el registro fósil es difícil de determinar | |
| Organismos vivos necesarios | SI | SI | NO |
| Nivel de control sobre la precipitación | Estricto Las actividades celulares controlan la nucleación, el crecimiento, la morfología, la localización final | Inducido Las actividades metabólicas inducen las condiciones para la precipitación La matriz orgánica influye la morfología y composición de los cristales | Pasivo Mineralización pasiva de la materia orgánica La matriz orgánica influye la morfología y composición de los cristales |
| Productos | Esqueleto interno y externo Es un " biomineral " Evidencia directa de vida | Microbialita Es un " organomineral " Evidencia indirecta de vida | |
| |  |  | |
| | | Escala de micro a nanométrica | |
| | | ej. Espeleotema - Estalagmita, Estalagmita | |

¹ La organomineralización sensu lato refiere al proceso de precipitación mineral sobre una matriz orgánica, que no es genéticamente organizada. El proceso de mineralización puede ser intrínseco (metabolismo microbiano) o extrínseco (ej. desgasificación, evaporación). La organomineralización puede por lo tanto ser activa (biológicamente inducida) o pasiva (biológicamente influenciada).

² La organomineralización sensu stricto (Trichet y Défarge 1995) refiere a la alteración diagenética del rearrreglo de la matriz orgánica durante la precipitación. La mineralización biológicamente influenciada es un concepto más amplio que la organomineralización al incluir el conjunto de la mineralización pasiva de sustratos orgánicos.

Fig 2. CLASIFICACIÓN DE LOS TÉRMINOS Y PROCESOS DE MINERALIZACIÓN EN RELACIÓN CON LA MATERIA ORGÁNICA VIVA Y NO VIVA. En la parte inferior se indican algunos ejemplos de los productos que resultan de las precipitaciones. Tomado de Dupraz et al. (2009) y traducido por Eleonor Cortés López.

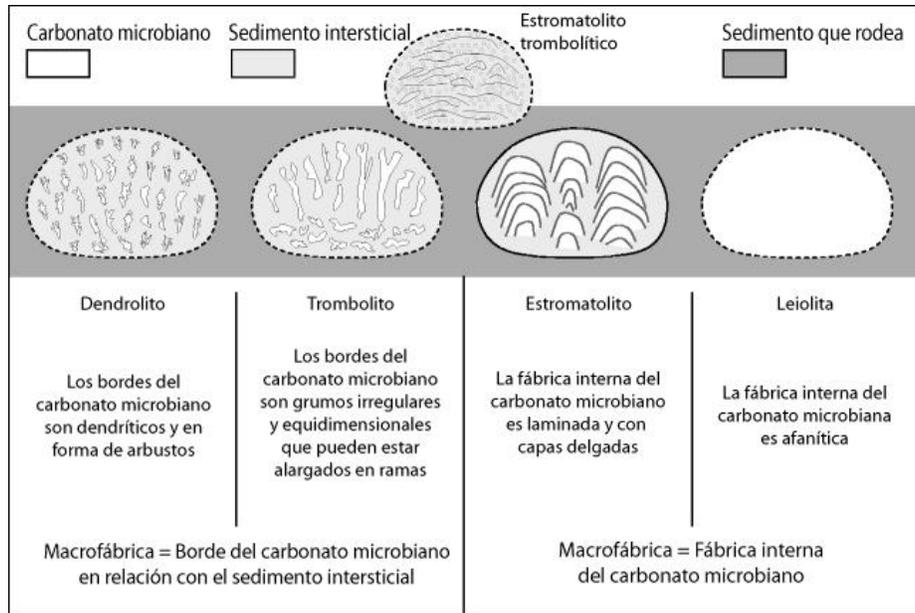


Fig 3. CARBONATOS MICROBIANOS (MICROBIALITAS) DEFINIDOS POR SU MACROFÁBRICA: leiolitos (afaníticos), estromatolitos (laminados), trombolitos (grumosos) y dendrolitos (dendríticos). Los ejemplos muestran domos y el sedimento asociado. No están a escala. Todas las categorías pueden presentar gradaciones en combinación entre ellas. Además de domos y montículos, las formas generales pueden comprender columnas, capas y masas irregulares. Tomado de Riding (2011b) y traducido por Eleonor Cortés López.

OBJETIVO GENERAL

Documentar la composición de especies de cianoprocariontes (Cyanoprokaryota, Cyanobacteria) y su asociación con la fracción mineral de las microbialitas de los lagos cráter de Rincón de Parangueo y la Joya de Yuriria en Guanajuato.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Describir a nivel macroscópico y microscópico las microbialitas de las localidades, su organización interna, su mineralogía y su química con base en microscopía estereoscópica, electrónica de barrido y en el análisis de difracción de rayos X.
- Documentar la presencia de las principales especies de cianoprocariontes (Cyanoprokaryota, Cyanobacteria) que crecen en las microbialitas de los dos sitios a finales de la época seca y lluviosa, con base en microscopía fotónica y con material preservado y de cultivo.
- Documentar la asociación entre las especies de cianoprocariontes y la fracción lítica en las microbialita, con base en microscopía estereoscópica, fotónica, confocal y electrónica.
- Establecer cultivos de las principales especies de cianoprocariontes para apoyar su documentación registrando fases del ciclo de vida y las formas de crecimiento de los talos.

DESCRIPCIÓN DEL SITIO DE ESTUDIO

La Joya de Yuriria y Rincón de Parangueo son dos lagos cráter tipo maar del Cuaternario que se encuentran en los municipios de Yuriria y Valle de Santiago respectivamente, en el estado de Guanajuato. Ambos cráteres forman parte del campo volcánico de Valle de Santiago situado en el campo volcánico de Michoacán-Guanajuato que a su vez se encuentra en la parte central del Eje Neovolcánico Transversal (Uribe-Cifuentes y Urrutia-Fucugauchi, 1999; Cano-Cruz y Carrasco-Núñez, 2008; Aranda-Gómez *et al.*, 2013) (Fig 4. A).

El agua que alimenta estos lagos proviene principalmente de los mantos freáticos que son explotados en la región para fines agrícolas, domésticos e industriales (Mejía Gómez y Sandoval Minero, 2004). Se conocen distintos acuíferos cercanos a las localidades de estudio como son por ejemplo los de Salvatierra, Moroleón-Ciénega Prieta y el de Irapuato-Valle de Santiago (Mejía Gómez y Sandoval Minero, 2004; Aranda-Gómez *et al.*, 2013). Existe un abatimiento importante de los mantos freáticos particularmente de la región de Irapuato-Valle de Santiago relacionada con su sobre-explotación (Mejía Gómez y Sandoval Minero, 2004) la cual explica la drástica disminución en volumen de agua de los lagos de cráter de la zona como el de La Alberca, que actualmente está seco (Aranda-Gómez *et al.*, 2009).

Debido a la preocupación por conservar las características fisiográficas, hidrológicas y biológicas de estos y otros cráteres de la región, ambas localidades se encuentran en áreas naturales protegidas del estado (Fox Quesada *et al.*, 1997; Romero Hicks *et al.*, 2001).

El lago cráter de la Joya de Yuriria (20°12'29.81"-20°12'08.57"N; 101°07'56.33"-101°07'35.60"O) se encuentra actualmente al centro de un espacio recreativo de la ciudad de Yuriria (Fig 4. B). No se han encontrado estudios morfométricos ni hidrológicos del lago, sin embargo las observaciones en la localidad indican que el lecho es prácticamente horizontal con una ligera elevación en el centro. De acuerdo con lo reportado en el *Plan municipal de educación ambiental* (López Bedolla y Ramírez González, 2010), el lago se secó a finales de la década de 1980 y en la administración de 1998-2000 se perforó un pozo para abastecerlo de nuevo, Alcocer *et al.* (2000) mencionaron que esta medida fue la solución implementada para evitar las dificultades respiratorias en la población de la ciudad ocasionadas por el polvo proveniente del lecho seco del lago. Actualmente, se le sigue bombeando agua (Lámina 1 a) y su profundidad no es mayor a un metro. La diversidad microbiológica del lago no había sido previamente estudiada, sin embargo la coloración roja o rojiza característica del agua es atribuida a la presencia de dinoflagelados en el fitoplacton particularmente al género *Peridinium* (*com. pers.* Beatriz Lira).

El lago del cráter de Rincón de Parangueo (20°26'07.84"-20°25'34.35"N; 101°15'16.18"-101°14'35.19"O) se encuentra al noroeste de la ciudad de Valle de Santiago (Fig 4. B). Si bien el lago en 1995 tenía 7.5 m de profundidad (Escolero y Alcocer, 2005), actualmente está reducido a algunos charcos con una profundidad no mayor a 0.5 m (observación personal)(Lámina 1 d-e). Aranda-Gómez *et al.* (2013) caracterizaron el lago como un lago-playa y argumentaron que la forma particular de la base del lago es explicada por su subsidencia que sigue una falla de tipo anular dentro del cráter. Este fallamiento provoca el basculamiento de bloques del antiguo litoral del lago hacia el lecho, evidentes en la zona este y la deformación de los sedimentos lacustres previamente depositados lo que permite la surgencia de montículos de lodo en la zona sur oeste (Rocha-Treviño, 2015). Es de destacar que la localización del sistema de fallas coincide con la distribución de las microbialitas en Rincón de Parangueo (Aranda-Gómez *et al.*, 2014), sin embargo no

existen estudios que evidencien que el proceso de subsidencia del fondo del cráter haya tenido una influencia en la formación de estas estructuras.

Con respecto a la microbiota del lago, Komárek y Komárková-Legnerová (2002) registraron en 1992 y 1993 la presencia de *Arthrospira* cf. *indica* y *A. máxima* en el fitoplacton. Aranda-Gómez *et al.* (2013) describieron la presencia de microbialitas cerca del margen del antiguo lago perenne.

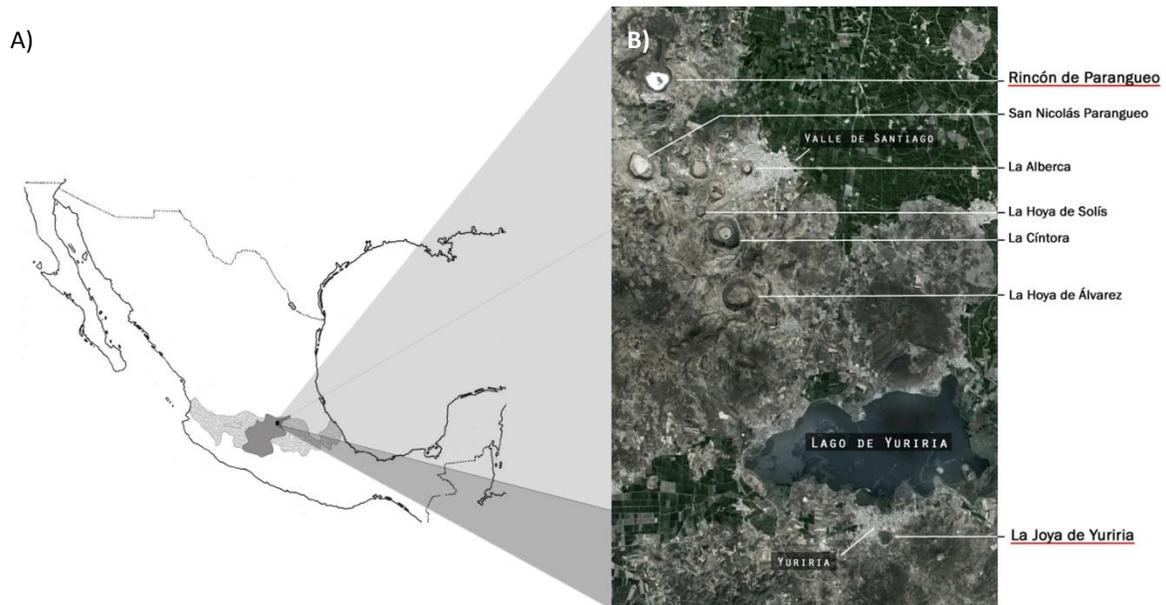


Fig 4. A) LOCALIZACIÓN DE LOS SITIOS DE ESTUDIO EN LA REPUBLICA MEXICANA. En gris claro está señalado el Eje Neovolcánico Transversal y en gris oscuro el campo volcánico de Michoacán-Guanajuato. **B)** IMAGEN DE SATÉLITE (GOOGLE EARTH, 2012) EN LA QUE SE INDICA LA LOCALIZACIÓN DE LAS “SIETE LUMINARIAS”. Las localidades subrayadas en rojo son los lagos de cráter estudiados en este trabajo.



Lámina 1. a-c. LA JOYA DE YURIRIA. **a.** Imagen panorámica del lago al que se le bombea actualmente agua, **b.** imagen de la zona norte de lago en la temporada seca (abril 2013) **c.** misma zona norte del lago de cráter en la temporada lluviosa (octubre 2013). **d-e.** RINCÓN DE PARANGUEO. Fotografías del lago de cráter en la temporada seca (**d**) y la lluviosa (**e**), abril y octubre 2013 respectivamente.

MÉTODOS

RECOLECCIÓN DE LAS MICROBIALITAS

Las recolecciones tuvieron como objetivo obtener el material lítico y biológico de las microbialitas visualmente distinguibles en ambas localidades, así como evaluar las condiciones de temperatura y humedad en las que se encuentran las comunidades de microorganismos.

Se realizaron dos recolecciones prospectivas (septiembre y diciembre 2011) en las que fue estudiada la diversidad de cianoprocariontes presentes en las microbialitas. Se eligió entonces realizar las recolecciones durante el final de la época seca (abril 2013) y del periodo de lluvias (octubre 2013) específicamente para los sitios de estudio con base en la información registrada por el Sistema Meteorológico Nacional (Servicio Meteorológico Nacional, 2012a, 2012b) (Fig 5) para poder abarcar la posible variabilidad estacional en la composición específica de cianoprocariontes. Particularmente en la Joya de Yuriria, se recolectó agua del lago para su descripción iónica en el periodo de lluvias (3 de agosto de 2014), cuando la mayoría de las microbialitas se encuentran sumergidas.

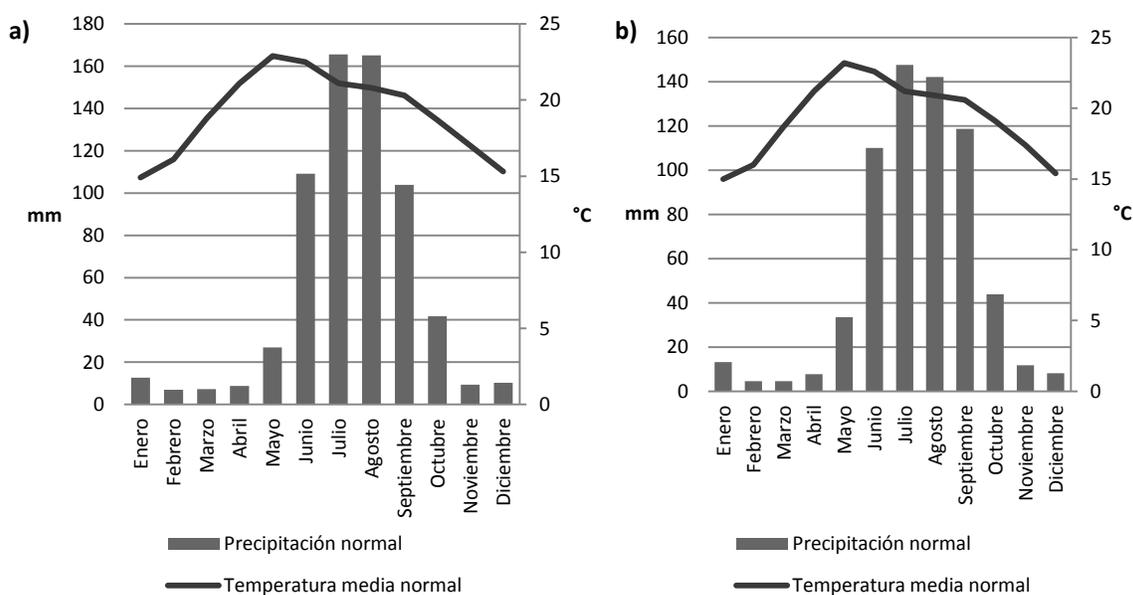


Fig 5. COMPORTAMIENTO PROMEDIO DE PRECIPITACIÓN Y TEMPERATURA. Estaciones meteorológicas de **a)** Santa María Yuriria y de **b)** Valle de Santiago del periodo 1971-2000. Datos tomados del SMN (Servicio Meteorológico Nacional, 2012a, 2012b). El periodo de lluvias está comprendido entre mayo y octubre y la época seca entre noviembre y abril.

Se distinguieron visualmente las distintas morfologías y condiciones de las microbialitas en ambas localidades de tal forma que se muestrearon en total 3 microbialitas sumergidas y 2 fuera del agua en la Joya de Yuriria, y 3 microbialitas en forma de coliflor y 8 oncoides en Rincón de Paranguo.

De cada microbialita (a excepción de los oncoides <3 cm) se obtuvieron fragmentos de las estructuras sedimentarias con ayuda de un cincel para describir la fábrica y la organización interna (un fragmento de entre 3 y 15 cm) de las microbialitas, su composición mineralógica (un fragmento de 2 x 2 cm), su contenido de humedad (un fragmento 2 x 2 cm). Simultáneamente se recolectaron de igual manera fragmentos para la obtención de las cianoprocariontes a cultivar (entre 4 y 12 cm) y a preservar (aproximadamente 2 x 2 cm). En el caso de los oncoides pequeños (<3 cm) se recolectaron entre uno y dos para cada proceso.

La recolección no consideró la distribución espacial de las microbialitas en los cráteres y se basó exclusivamente en las diferencias visualmente distinguibles de las estructuras. Las dimensiones de las muestras corresponden a lo que a juicio se consideró suficiente, sin aplicar ningún criterio cuantitativo o representativo con fines estadísticos.

MÉTODOS APLICADOS PARA LA DESCRIPCIÓN DE LA FRACCIÓN LÍTICA DE LAS MICROBIALITAS

FÁBRICA Y ORGANIZACIÓN INTERNA

Se realizaron secciones pulidas transversales de dos microbialitas de la Joya de Yuriria (una fue recolectada en la zona sumergida o acuática y la otra fuera del agua en una condición subaérea) y de tres microbialitas de Rincón de Parangueo (fragmento de microbialita en forma de coliflor y dos oncoides) para estudiar y describir su mesoestructura (características de la fábrica) (Lewis y McConchie, 1994; Riding, 2011b). Se observaron las secciones con un microscopio estereoscópico Leica SE6 equipado de una cámara fotográfica con la que se obtuvieron fotomicrografías.

COMPOSICIÓN MINERALÓGICA (DIFRACCIÓN DE RAYOS X – DRX)

Se procesó una muestra de cada localidad (GtoRP10 para Rincón de Parangueo y GtoJy10 para la Joya de Yuriria) en el Laboratorio de Fluidos Corticales en el Centro de Geociencias de la UNAM en Juriquilla, para el estudio de su composición mineralógica por difracción de rayos X (DRX). Es de señalar que las rocas sedimentarias pueden estar conformadas por varios minerales como son las distintas formas cristalinas de carbonatos de calcio (CaCO_3) (la calcita, la aragonita y la dolimita) y que pueden ser distinguidas a partir de la información obtenida por DRX de las rocas pulverizadas (Flügel, 2004). Así, se pulverizaron las muestras con mortero de ágata hasta obtener un tamaño de grano homogéneo y se midió en un equipo Miniflex de marca Rigaku con radiación de cobre $\text{K}\alpha$ 1.5406 Å en un intervalo de 5 a 80 grados 2θ a un paso de 0.02 grados con un tiempo de conteo de 0.06 s por punto.

CONTENIDO DE HUMEDAD DE LAS MICROBIALITAS

Se obtuvieron los porcentajes de humedad contenidos en las microbialitas, tras considerar que esta información podría aportar indicios sobre la abundancia del recurso para el desarrollo de las colonias de cianoprocariontes y la precipitación de carbonatos (Pentecost y Whitton, 2002). Para esto se pesaron los fragmentos de roca después de la recolección y posteriormente se desecaron en un horno durante varias horas a $105^\circ\text{C} \pm 10^\circ\text{C}$ hasta que el peso de los fragmentos después de enfriarse fuera el mismo en dos mediciones consecutivas.

TEMPERATURA SUPERFICIAL

Se midió la temperatura superficial de las microbialitas en las localidades con un termómetro de infrarrojo ThermoTrace modelo 15030, realizando entre 4 y 9 mediciones.

MÉTODOS APLICADOS PARA LA DESCRIPCIÓN DE LA COMPOSICIÓN IÓNICA DEL AGUA DE LA JOYA DE YURIRIA

El conocer la composición iónica del agua de la Joya de Yuriria se realizó para saber si había minerales sobresaturados y por lo tanto presuponer o negar su precipitación inorgánica (Albarède, 2013). En este estudio se analizaron muestras obtenidas en la temporada lluviosa (3 de agosto de 2014) que corresponde a la época en la que la mayoría de las microbialitas de la localidad están sumergidas y que son potencialmente más activas en cuanto a deposición de carbonatos. Se siguió el método de Armienta *et al.* (2008): las muestras se obtuvieron sumergiendo los frascos (1000 ml y 500 ml) previamente enjuagados con ácido clorhídrico al 5% y agua destilada, dentro del lago de cráter con el cuidado de remover la menor cantidad de sedimento; la muestra de 500 ml fue acidificada con HNO₃ hasta que su pH fue de 2.2. Ambas muestras fueron refrigeradas inmediatamente y mantenidas en la oscuridad hasta ser procesadas.

Los análisis de laboratorio fueron realizados en el Laboratorio de Química Analítica del Instituto de Geofísica de la UNAM, en los que se evaluó el pH por potenciometría, la concentración de carbonatos (CO₃²⁻) y bicarbonatos (HCO₃⁻) por volumetría y titulación con ácido clorhídrico, de Ca²⁺ y Mg²⁺ por volumetría y titulación con EDTA, de Cl⁻ y F⁻ por potenciometría con electrodos selectivos, de Na⁺ y K⁺ por espectrofotometría de emisión, de SO₄²⁻ por turbidimetría, y de boro y sílice por espectrofotometría UV-visible.

MÉTODOS APLICADOS PARA LA DESCRIPCIÓN DE LAS PRINCIPALES ESPECIES DE LAS COMUNIDADES DE CIANOPROCARIOTES

MATERIAL DE HERBARIO

Se preservaron los microorganismos de los fragmentos de las muestras recolectadas tras sumergirlas y mantenerlas en 2.5% de formol. Se incorporaron al Herbario de la Facultad de Ciencias (FCME), en la sección de Algas Continentales.

PREPARACIONES SEMIPERMANENTES

Se realizaron 3 preparaciones semipermanentes en gelatina glicerizada (González-González y Novelo-Maldonado, 1986) de las muestras recolectadas y descalcificadas durante un intervalo de entre 20 y 45 minutos con una solución de 200 mM de EDTA (Wade y Garcia-Pichel, 2003).

CULTIVOS

A partir de muestras vivas de las localidades, se efectuaron cultivos en medios sólidos seleccionando distintos talos en el microscopio estereoscópico. Los inóculos fueron realizados en medio de cultivo BG-11 (UTEX Culture Collection of Algae, 2009) y BG-0 (BG-11 sin nitrato de sodio) (Waterbury, 2006) en 1.5% agar (Watanabe, 2005) para ambas localidades y se prepararon dos medios de cultivo especiales para Rincón de

Parangueo: BG-11RP y BG-ORP, cada uno enriquecido con un preparado (agua-suelo) de la localidad para aumentar el espectro de especificidad de los medios (Wayne Nichols, 1973). La solución de agua-suelo se preparó dejando reposar 15 g de suelo del sitio en 100 ml de agua destilada, durante la noche. De esta solución se tomaron 60 ml del sobrenadante, para completar un volumen total de medio de cultivo de 250 ml. Tras el crecimiento de las colonias, estas fueron sembradas en nuevas cajas de cultivos con medio estéril con el fin de separar las especies en cultivos unialgales (se han obtenido aproximadamente 42 resiembras unialgales). Cuando fue necesario, se utilizó cicloheximida (C-7698 Sigma-Aldrich) de concentración 50 mg.L⁻¹ para limitar o impedir el crecimiento de organismos eucariontes (Bittencourt-Oliveira, 2003; Prasad *et al.*, 2013).

OBSERVACIÓN E IDENTIFICACIÓN DE ESPECIES

Se realizaron observaciones en microscopía estereoscópica y fotónica de material fresco, material de cultivo y de las preparaciones semipermanentes en dos microscopios: Nikon SMZ1500 y Nikon Eclipse i80 equipado con contraste de diferencia de interferencias. Las colonias fueron fotografiadas con las cámaras Samsung MV800 y Jenoptik ProgRes CT3 en función del microscopio utilizado.

Se revisaron los trabajos de Gardner (1927), Frémy (1929), Geitler (1932), Komárek y Anagnostidis (1999, 2005) y Komárek (2013) para la determinación de las especies; y se contrastaron estos resultados con bibliografía especializada complementaria, que se indica en cada descripción.

MÉTODOS APLICADOS PARA LA DESCRIPCIÓN DE LA RELACIÓN ESPACIAL DE LAS PRINCIPALES ESPECIES CON LA FRACCIÓN LÍTICA DE LAS MICROBIALITAS

En este trabajo, el estudio de la asociación entre las cianoprocariontes y la fracción lítica en las microbialitas se realizó a través de la observación en microscopía confocal y electrónica de barrido de fragmentos de microbialitas frescos e incluidos.

INCLUSIÓN Y SECCIÓN DE LAS MICROBIALITAS

Se realizó la fijación de los talos en las microbialitas sumergiendo los fragmentos de microbialitas en glutaraldehído al 2% en buffer de 0.1M cacodilato de sodio pH 7.4 (Electron Microscopy Sciences, CAT. 11652). La fijación fue seguida por un enjuague de una hora en el mismo buffer. Posteriormente se deshidrataron en etanol al 70% por 2 x 45 minutos para luego incluirlas en resina LR-white (Sigma-Aldrich) (2:1 de LR-White:70% OH x 1 hora, luego LR-white puro por una noche y finalmente un cambio igual x 1 hora). La polimerización fue realizada por calor a 65°C +/- 5°C por 24 horas siguiendo las recomendaciones para la resina. Tanto la deshidratación como la inclusión fueron efectuadas en un desecador.

Las microbialitas incluidas fueron seccionadas y pulidas con pasta de diamante en el Taller de Laminación del Centro de Geociencias de la UNAM en Juriquilla, Querétaro.

OBSERVACIONES EN MICROSCOPIA CONFOCAL

Se recurrió a la microscopía confocal para la observación de muestras frescas e incluidas que fueron de más de 2 µm de espesor ya que aporta una mejor resolución que la microscopía fotónica y la de epifluorescencia (Paddock y Eliceiri, 2014) y permite también la investigación de la relación espacial de elementos

fluorescentes en al menos tres dimensiones de las muestras (Jerome *et al.*, 2011). Con la aplicación de esta microscopía, las cianoprocariontes vivas fueron evidentes por la autofluorescencia de sus pigmentos fotosintéticos (Rost, 1995; Roldán *et al.*, 2014) y algunos minerales de las microbialitas lo fueron por su fotoluminiscencia (Reid *et al.*, 2000; MacRae y Wilson, 2008; Couradeau *et al.*, 2011; Benzerara *et al.*, 2014a).

OBSERVACIONES DE MATERIAL FRESCO

Se observaron fragmentos en fresco de entre 2 y 4 mm³ de microbialitas montadas en agua-agar, con un microscopio Olympus FluoView™ FV1000 equipado con los lentes UPLSAPO 20x O con apertura numérica de 0.85 y PLAPON 60X O con apertura numérica de 1.45 en el Instituto de Fisiología Celular de la UNAM. Se utilizaron tres láseres que emiten una luz de longitud de onda de excitación de 405 nm, 488 nm y 633 nm, y se utilizaron los canales de lectura de emisión 425-475 nm, 500-555 nm y el filtro BA650IF para la detección de la autofluorescencia de los pigmentos fotosintéticos.

Se observaron otras muestras de las mismas medidas y montadas de la misma manera con un microscopio confocal Olympus FV1000 multifotónico (Upright BX61WI) equipado con un lente XLPLN 25x W con apertura numérica de 1.05 en el Laboratorio Nacional de Microscopía Avanzada (LNMA) en el campus Morelos de la UNAM. Las imágenes fueron obtenidas excitando del material a 405, 488 y 635 nm y recabando la fluorescencia emitida en los intervalos 425-475, 500-530 y 655-755 nm respectivamente. Se generaron los espectros de emisión de las cianoprocariontes y del material lítico de las microbialitas a través de la toma de la fluorescencia cada 10 nm en los intervalos [415 – 735] y [515 – 745] nm. En cada caso se determinaron entre 5 y 10 ROIs en las zonas de interés para obtener su fluorescencia promedio. Esto permitió caracterizar la fluorescencia de los materiales autofluorescentes (Roldán *et al.*, 2014).

Las imágenes obtenidas fueron trabajadas y analizadas con el software de código abierto Fiji (Schindelin *et al.*, 2012).

OBSERVACIÓN DE LAS SECCIONES INCLUIDAS DE MICROBIALITAS

Se observaron las secciones de las microbialitas incluidas en un microscopio confocal Olympus FV1000 multifotónico (Upright BX61WI) equipado con un lente XLPLN 25x W con apertura numérica de 1.05 en el Laboratorio Nacional de Microscopía Avanzada (LNMA). Las imágenes fueron obtenidas excitando del material a 405, 488 y 488 nm y recabando la fluorescencia emitida en los intervalos 425-475, 500-600 y 655-755 nm respectivamente. Las imágenes obtenidas fueron trabajadas y analizadas con el software de código abierto Fiji (Schindelin *et al.*, 2012).

OBSERVACIONES EN MICROSCOPIA ELECTRÓNICA DE BARRIDO (MEB)

Se recurrió a la microscopía electrónica de barrido para observar y caracterizar la topografía, la cristalografía y la composición química de las muestras de microbialitas a escala nano y micrométrica (Goldstein *et al.*, 2003).

OBSERVACIÓN DE LA TOPOGRAFÍA DE LAS MICROBIALITAS

Se observaron fragmentos de microbialitas previamente deshidratados de manera paulatina con alcohol (50% x 45 min, 75 % x 45 min, 96 % toda una noche, 96 % x 45 min y 100 % x 45 min x2) (Vázquez Nin y Echeverría, 2000) en un microscopio electrónico de barrido JEOL 7600F en el Laboratorio Universitario de

Microscopía Electrónica (LUME) de la UNAM. Las imágenes fueron obtenidas a partir de la detección de electrones secundarios y electrones retrodispersos.

OBSERVACIÓN DE LAS SECCIONES DE MICROBIALITAS EN MEB Y EDX

Las secciones incluidas de microbialitas fueron recubiertas en oro (cuando las muestras lo ameritaron) y observadas en un microscopio electrónico de barrido JEOL 7600F en el Laboratorio Universitario de Microscopía Electrónica (LUME) de la UNAM el cual tiene integrado un detector EDX que permitió obtener la composición elemental por espectrometría de la dispersión de energía de rayos-X (Goldstein *et al.*, 2003).

MÉTODO APLICADO PARA EL MANEJO DEL CONTEXTO TEÓRICO DE LOS RESULTADOS

Se realizaron distintas búsquedas en relación a los resultados de la diversidad de cianoprocariontes obtenida para poder reconstruir su contexto teórico.

BÚSQUEDAS DE REGISTROS PREVIOS DE LAS ESPECIES IDENTIFICADAS

El número de registros previos a este trabajo y las características de las especies observadas fueron contrastados con lo previamente registrado en la literatura. Se hizo particular énfasis en su potencial capacidad de biomineralizar y en su registro previo en estructuras organosedimentarias. Para ello, se realizaron consultas especializadas empleando los nombres de las especies identificadas en las colecciones de Web of Science (WoS) (Thomson Reuters, 2014, 2015), EBSCOhost (EBSCO Industries, Inc., 2014, 2015), GEOBASE y GeoRef (Elsevier B.V., 2014, 2015), GoogleScholar (Google Inc., 2014, 2015) y Taxfich (Tavera y Novelo, 2011). Se recuperaron todos los registros obtenidos por medio del manejador de bibliografía Zotero (Center for History and New Media, George Mason University, 2014).

EXPLORACIÓN DE LA DETERMINACIÓN DE ESPECIES POR OTROS MÉTODOS

La plausibilidad de determinar con ayuda de marcadores moleculares las especies indeterminadas en este estudio fue explorada realizando una búsqueda del número de secuencias que pertenecen a especies del mismo género en la base de datos de nucleótidos del NCBI (NCBI, 2015).

EXPLORACIÓN DE LA DIVERSIDAD DE CIANOPROCARIONTES EN OTRAS MICROBIALITAS NO MARINAS

Se revisó en la literatura especializada qué especies de cianoprocariontes han sido reportadas para microbialitas no marinas a nivel global. Para ello se realizó una consulta en la base de datos multidisciplinaria Web of Science (WoS) (Thomson Reuters, 2013) que arrojó un total de 3315 registros, los cuales se filtraron y curaron de tal manera que se seleccionaron únicamente los registros de artículos que indicaron especies o géneros de cianoprocariontes de microbialitas no marinas (Tabla 2). Paralelamente se realizó una búsqueda similar en mi hemeroteca personal lo que permitió obtener en total 21 artículos pertinentes (Cuadro 1).

Se revisaron los 21 artículos que cumplieron con las restricciones aplicadas y se recabaron las especies identificadas, o similares a lo previamente determinado, en las distintas microbialitas no marinas, de tal

manera que se generó un listado de especies que permitió contrastar los resultados obtenidos para las microbialitas de la Joya de Yuriria y de Rincón de Parangueo.

Ciertos trabajos reportaron más de una especie que distinguieron dentro de un mismo género, pero sin determinar las especies, por lo que fueron agrupadas como un sólo reporte “*Género sp.*”. Debido a los cambios taxonómicos frecuentes y con el objetivo de evitar la duplicidad de registros, se revisó la validez de las especies reportadas con la AlgaeBase (Guiry y Guiry, 2013) de tal manera que se corrigieron las sinónimas.

Tabla 2. CONSULTAS REALIZADAS EN WEB OF SCIENCE (WOS) (THOMSON REUTERS, 2013) EN SEPTIEMBRE 2013. Se indica los procesos de refinamiento y curación con el número de registros obtenidos en cada etapa.

| | Concepto | N° de registros |
|---------------------------|---|------------------------|
| BUSQUEDA INICIAL | Topic=(microbialite*) OR Topic=(stromatolite*) OR Topic=(thrombolite*) OR Topic=(tufa*) OR Topic=(oolite*) | 3315 |
| REFINAMIENTO 1 | Topic=(freshwater) | 154 |
| REFINAMIENTO 2 | Topic=(diversity OR cyanobacteria) | 41 |
| REFINAMIENTO DE EXCLUSIÓN | Research Areas=(ZOOLOGY) AND Research Areas=(ENGINEERING) AND Research Areas=(MATHEMATICAL COMPUTATIONAL BIOLOGY) | 38 |
| CURACIÓN DE LOS REGISTROS | Exclusión de trabajos que no estudiaron la diversidad de cianoprocariontes. | 19 |

El material gráfico en este trabajo es original de la autora excepto cuando se indica lo opuesto.

Cuadro 1. LISTA DE ARTICULOS REVISADOS PARA LA EXPLORACIÓN DE LA DIVERSIDAD DE CIANOPROCARIOTES EN MICROBIALITAS NO MARINAS. Revisar el apartado de métodos para conocer los criterios de búsqueda y refinamiento.

1. Abed, M, S. Golubic, F. Garcia-Pichel, G. Camoin y S. Sprachta. «Characterization of Microbialite-forming Cyanobacteria in a Tropical Lagoon: Tikehau Atoll, Tuamotu, French Polynesia». *Journal of Phycology* 39, n.º 5 (1 de octubre de 2003):
2. Beltrán-Magos, Y., J. Carmona, G. Vilaclara y M. Bojorge-García. «Calcification of the filamentous cyanobacterium *Blennothrix ganeshii* in calcareous tropical streams of central Mexico region». *Hidrobiológica* 23, n.º 1 (2013): 17–27.
3. Beraldi-Campesi, H., C. Arenas-Abad, F. Garcia-Pichel, O. Arellano-Aguilar, L. Auqué, M. Vázquez-Urbez, C. Sancho, C. Osácar y S. Ruiz-Velasco. «Benthic Bacterial Diversity from Freshwater Tufas of the Iberian Range (Spain)». *FEMS Microbiology Ecology* 80, n.º 2 (2012): 363–379.
4. Caudwell, C., A. Delcourt, J. Lang, y A. Pascal. «Biocoenosis and induration of freshwater *Rivularia* stromatolites in a temperate climate». *Geomicrobiology Journal* 14 (octubre de 1997): 285-298.
5. Couradeau, E., K. Benzerara, D. Moreira, E. Gérard, J. Kaźmierczak, R. Tavera y P. López-García. «Prokaryotic and Eukaryotic Community Structure in Field and Cultured Microbialites from the Alkaline Lake Alchichica (Mexico)». *PLoS ONE* 6, n.º 12 (2011): e28767.
6. Cousin, S. y E. Stackebrandt. «Spatial Bacterial Diversity in a Recent Freshwater Tufa Deposit». *Geomicrobiology Journal* 27, n.º 4 (2010): 275-291.
7. Défarge, C, J. Trichet, A. Maurin y M. Hucher. «Kopara in Polynesian atolls: early stages of formation of calcareous stromatolites». *Sedimentary Geology* 89, n.º 1-2 (1994): 9-23.
8. Grant Ferris, F., J. Thompson y T. Beveridge. «Modern Freshwater Microbialites from Kelly Lake, British Columbia, Canada». *PALAIOS* 12, n.º 3 (1997): 213-219.
9. Foster, J. y S. Green. 2011. «Microbial diversity in modern stromatolites». *In: Tewari, V. y J. Seckbach (eds.). Stromatolites: Interaction of Microbes with Sediments.* Springer. p. 385-406.
10. Freytet, P. y A. Plet. «Modern Freshwater Microbial Carbonates: The Phormidium Stromatolites (tufa-travertine) of Southeastern Burgundy (Paris Basin, France)». *Facies* 34, n.º 1 (1996): 219-237.
11. Freytet, P. y E. Verrecchia. «Freshwater Organisms That Build Stromatolites: a Synopsis of Biocrystallization by Prokaryotic and Eukaryotic Algae». *Sedimentology* 45, n.º 3 (1998): 535-563.
12. Gischler, E, M. Gibson y W. Oschmann. «Giant Holocene Freshwater Microbialites, Laguna Bacalar, Quintana Roo, Mexico». *Sedimentology* 55, n.º 5 (2008): 1293-1309.
13. Merz-Preiß, M. y R. Riding. «Cyanobacterial tufa calcification in two freshwater streams: ambient environment, chemical thresholds and biological processes». *Sedimentary Geology* 126, n.º 1-4 (1999): 103-124.
14. Pentecost, A. y U. Franke. «Photosynthesis and calcification of the stromatolitic freshwater cyanobacterium *Rivularia*». *European Journal of Phycology* 45, n.º 4 (2010): 345-353.
15. Reitner, J., J. Paul, G. Arp y D. Hause-Reitner. «Lake Thetis Domai Microbialites- A Complex Framework of Calcified Biofilms and Organomicrites (Cervantes, Western Australia)» (1996).
16. Sanders, D., W. Wertl y E. Rott. «Spring-associated Limestones of the Eastern Alps: Overview of Facies, Deposystems, Minerals, and Biota». *Facies* 57, n.º 3 (2011): 395-416.
17. Santos, F., A. Peña, B. Nogales, E. Soria-Soria, M. García del Cura, J. González-Martín y J. Antón. «Bacterial diversity in dry modern freshwater stromatolites from Ruidera Pools Natural Park, Spain». *Systematic and Applied Microbiology* 33, n.º 4 (2010): 209-221.
18. Sprachta, S., G. Camoin, S. Golubic y T. Le Campion. «Microbialites in a modern lagoonal environment: nature and distribution, Tikehau atoll (French Polynesia)». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 175, n.º 1-4 (2001): 103-124.
19. Tavera, R. y J. Komárek. «Cyanoprokaryotes in the volcanic lake of Alchichica, Puebla State, Mexico». *Arch. Hydrobiol.(Suppl.)(Algal. Stud.)* 117 (1996): 511–538.
20. Walter, M., S. Golubic y W. Preiss. «Recent stromatolites from hydromagnesite and aragonite depositing lakes near the Coorong Lagoon, South Australia». *Journal of Sedimentary Research* 43, n.º 4 (1973): 1021–1030.
21. Zippel, B, y T. Neu. «Characterization of glycoconjugates of extracellular polymeric substances in tufa-associated biofilms by using fluorescence lectin-binding analysis». *Applied and Environmental Microbiology* 77, n.º 2 (2011): 505-516.

RESULTADOS

Se presentan en un inicio los resultados de cada cráter en apartados separados: en el primero los de la Joya de Yuriria y en el segundo los de Rincón de Parangueo. Posteriormente, se encuentran las descripciones de las especies observadas en ambas localidades y finalmente, se muestran los resultados de la exploración de la diversidad de cianoprocariontes en otras microbialitas no marinas del mundo.

LAS MICROBIALITAS DE LA JOYA DE YURIRIA

Las microbialitas de la Joya de Yuriria se encontraron en el margen norte del lago donde estuvieron sumergidas o parcialmente sumergidas en la temporada de lluvias y fuera del agua en la temporada seca (Lámina 1 b y c) y en el margen sur donde las microbialitas estuvieron sumergidas en ambas épocas.

El agua del lago en temporada lluviosa (cuando las microbialitas estuvieron sumergidas o parcialmente sumergidas) fue de tipo bicarbonatada sódica, con un pH básico (9.2) y una alta conductividad ($1715 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) (Tabla 3). La concentración de cationes siguió el orden de $\text{Na}^+ > \text{K}^+ > \text{Ca}^{2+} \geq \text{Mg}^{2+} > \text{F}^+$ y respecto a los aniones $\text{HCO}_3^- > \text{CO}_3^{2-} > \text{Cl}^- > \text{SO}_4^{2-}$. Es de destacar que la relación entre los iones de magnesio y de calcio fue muy cercana a uno: $[\text{Mg}^{2+}]/[\text{Ca}^{2+}] = 0.9980$.

Tabla 3. COMPOSICIÓN QUÍMICA DEL AGUA DEL LAGO CRÁTER DE LA JOYA DE YURIRIA. Muestra de la temporada lluviosa de 2014. Las concentraciones de los iones están en $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Alk corresponde a la alcalinidad como CaCO_3 .

| pH | Conductividad ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) | CO_3^{2-} | HCO_3^- | SO_4^{2-} | Cl^- | F^- | Na^+ | K^+ | Ca^{2+} | Mg^{2+} | Alk ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) |
|------|---|--------------------|------------------|--------------------|---------------|--------------|---------------|--------------|------------------|------------------|--|
| 9.15 | 1715 | 3.48 | 6.30 | 1.20 | 2.11 | 0.02 | 16.31 | 1.34 | 0.16 | 0.16 | 775.44 |

La calcita estuvo sobresaturada en el lago de acuerdo al cálculo: $SI_{\text{CaCO}_3} = \log_{10} \frac{[\text{Ca}^{2+}][\text{CO}_3^{2-}]}{K_{ps\text{CaCO}_3}} = 2.22 > 1$ (siendo la constante de precipitación del carbonato de calcio $K_{ps\text{CaCO}_3} = 3.36 \cdot 10^{-9}$ de acuerdo a Lide (ed.), 2005). En una precipitación fraccionada, la calcita tendería a precipitar de manera preferencial sobre la magnesita y el carbonato de sodio al requerir una menor cantidad de iones CO_3^{2-} en función del cálculo siguiente (las Kps fueron obtenidas de Lide (ed.), 2005):

$$[\text{CO}_3^{2-}]_{\text{Ca}} = \frac{K_{ps\text{CaCO}_3}}{[\text{Ca}^{2+}]} = \frac{3.36 \times 10^{-9}}{1.61 \times 10^{-4}} = 2.09 \times 10^{-5}$$

$$[\text{CO}_3^{2-}]_{\text{Mg}} = \frac{K_{ps\text{MgCO}_3}}{[\text{Mg}^{2+}]} = \frac{6.82 \times 10^{-6}}{1.60 \times 10^{-4}} = 4.25 \times 10^{-2}$$

$$[\text{CO}_3^{2-}]_{\text{Na}} = \frac{K_{ps\text{NaCO}_3}}{[\text{Na}^+]} = \frac{1.2}{1.63 \times 10^{-2}} = 73.59$$

$$[\text{CO}_3^{2-}]_{\text{Ca}} \ll [\text{CO}_3^{2-}]_{\text{Mg}} \ll [\text{CO}_3^{2-}]_{\text{Na}}$$

Las microbialitas de este lago (Lámina 2) son costras laminadas de hasta un centímetro de espesor adheridas sobre rocas de origen volcánico (Lámina 2 c₁ y c₂). Superficialmente, las microbialitas presentaron una morfología cerebroide (Lámina 2 a y b) y fue posible observar que han habido varios episodios de deposición (al menos 4) en su formación (Lámina 2 d). Las láminas que las componen presentaron un interespaciado regular excepto en uno reciente en el se observó un comportamiento menos regular (Lámina 2 d).

Tabla 4. PARÁMETROS DE TEMPERATURA Y HUMEDAD EVALUADOS EN FUNCIÓN DE LAS MICROBIALITAS Y DE LA TEMPORADA DEL AÑO. SE INDICA LA DESVIACIÓN ESTANDAR OBTENIDA DE LAS DISTINTAS MEDICIONES REALIZADAS PARA LA TEMPERATURA SUPERFICIAL.

| LOCALIDAD | MICROBIALITA | TEMPORADA | TEMPERATURA MEDIA SUPERFICIAL (°C) | HUMEDAD MEDIA (% DE PESO TOTAL) |
|---------------------|--------------|-----------|------------------------------------|---------------------------------|
| LA JOYA DE YURIRA | SUMERGIDA | SECA | 26.0 +/- 1.0 | 6.7 |
| | | LLUVIOSA | 30.5 +/- 1.2 | 12.9 |
| | SUBAÉREA | SECA | 39.7 +/- 1.6 | 0.6 |
| | | LLUVIOSA | 35.8 +/- 1.4 | 1.6 |
| RINCÓN DE PARANGUEO | COLIFLOR | SECA | 37.2 +/- 2.15 | 2.2 |
| | | LLUVIOSA | 21.9 +/- 0.6 | 14.3 |
| | ONCOIDE | LLUVIOSA | ND | 10.5 |

La composición mineral de las microbialitas de esta localidad fue de calcita (CaCO₃) (Lámina 2 e). Si bien el análisis de difracción de rayos X indicó también la presencia de albita, un feldespato sódico, esta fue atribuida al núcleo de roca basáltica que tienen (Jolyon y Chau, 2013).

Se distinguieron dos condiciones distintas en las microbialitas con respecto al nivel del agua del lago y que estuvo relacionado con la proporción de humedad que contenían (Tabla 4): las microbialitas sumergidas o acuáticas y las subaéreas. De la misma forma, fueron observados distintos tipos de biopelículas en las microbialitas: unos que se encontraron dentro del agua (acuáticos) de color verde y verde-pardo con textura mucilaginoso, unos negros azulados de textura sagrinada en la zona de salpicadura del agua; y unos costrosos de color pardo muy oscuro entre y sobre las ranuras de la parte subaérea de las microbialitas.

Los crecimientos de color verde y verde-pardo tuvieron un aspecto de tapete de entre 2 y 4 mm de grosor explicado por la presencia de pedúnculos de diatomeas del género *Gomphonema*, galerías de habitación de una especie de crustáceo, posiblemente un branquiópodo y abundantes filamentos de la especie cianoprocarionte *Calothrix* sp. en ambas temporadas. Además de esta cianoprocarionte heterocitosa dominante, se encontró *Leibleinia epiphytica* epífita de *Calothrix* sp., *Aphanocapsa parasitica*, *Aphanocapsa* sp., *Chroococcus minor* y *Pleurocapsa minor*. Particularmente en la temporada lluviosa se encontraron además *Chlorogloea cuauhtemocii*, *Entophysalis atrata* y *Geitlerinema amphibium* (Tabla 5). Se observaron en conjunto nueve especies en los crecimientos de las microbialitas sumergidas.

Las biopelículas que se encontraron fuera del agua o subaéreas estuvieron compuestas en ambas temporadas únicamente por *Pleurocapsa* sp. Los cultivos obtenidos en medio sólido de las biopelículas negro-azuladas de textura sagrinada en la zona de salpicadura en la temporada lluviosa presentaron también a *Calothrix* sp. y a *Leibleinia epiphytica*, sin embargo en las observaciones de microscopía fotónica de las preparaciones semi-permanentes no fueron evidentes (Tabla 5).

Tres de las especies identificadas (*Chroococcus minor*, *Entophysalis atrata* y *Pleurocapsa minor*) han sido registradas en ambientes en los que ocurre una organomineralización o una biomineralización explícita (Tabla 5) y los detalles se encuentran incorporados en las descripciones correspondientes en este trabajo.

Las observaciones en microscopía confocal del tapete fresco en el que predominó *Calothrix* sp. evidenciaron claramente las células de los tricomas al emitir fotones en el intervalo 655-755 nm al ser excitadas por un láser de 633 nm, lo que corresponde a la autofluorescencia de los pigmentos fotosintéticos. Paralelamente estas observaciones mostraron que la parte basal del talo, las vainas y las primeras células de los tricomas presentaron una condición distinta al resto de los filamentos y que incluyó la presencia en estas estructuras de una molécula que emite fotones en el intervalo 425-475 nm al ser excitada por un láser de 405 nm (Lámina 3). En microscopía fotónica se observó que el tapete presentó entre un 10 y un 15% de partículas minerales y que la fracción basal fue de color blanquecino. En esta fracción basal se distinguieron claramente las paredes de las células, sin que mostraran ningún contenido celular. En cambio, en la parte más superficial del tapete los tricomas fueron de color verde-azul con un contenido celular evidente (Lámina 4 c).

La superficie del tapete fue heterogénea de acuerdo a lo observado en MEB. Las morfologías y medidas de las estructuras permitieron distinguir tricomas de *Calothrix* sp., diatomeas y principalmente filamentos entramados de *Leibleinia epiphytica*, epífita de *Calothrix* sp. (Lámina 4 d-g). Fueron evidentes también depósitos minerales glomerulares, micríticos, romboidales, escalenoédricos y espiculares sobre y entre los filamentos de esta especie, sin observar una tendencia en la morfología de los cristales.

La superficie de las microbialitas subaéreas pareció estar compuesta por un conjunto mineral irregular con algunas micritas y glomérulos evidentes, y presentó posibles moldes de *Calothrix* sp. al haber observado poros de 7.5 μm de ancho con una estructura en su periferia; poros y estructura, en conjunto midieron 12.5 μm (Lámina 5 b). Se encontraron también células cocoides: *Pleurocapsa* sp. (única especie observada en las microbialitas subaéreas) (Lámina 5 a y Tabla 5). Sobre de ellas se encontraron pequeños cristales romboédricos, en forma de glomérulos, de agujas y algunos cristales más grandes escalenoédricos. No se observó un patrón particular de morfología mineral, asociado a los talos.

Al interior de la fracción mineral de las microbialitas sumergidas se observaron estructuras que asemejaron talos algales como podrían ser los de una *Pleurocapsa* (Lámina 5 c-e). Su interior presentó una mayor proporción de carbono con respecto al material circundante, donde dominó el magnesio, el sílice y el oxígeno (Lámina 5 f). Las posibles células tuvieron en su inmediatez una estructura que asemejó encaje (Lámina 5 d-e), posiblemente proveniente de sus sustancias exopoliméricas.

Tabla 5. TABLA DE PRESENCIAS DE ESPECIES DE CIANOPROCARIOTES EN LAS MICROBIALITAS DE LA JOYA DE YURIRIA EN FUNCIÓN DEL SU RELACIÓN CON EL NIVEL DEL AGUA DEL LAGO Y DE LA TEMPORADA DEL AÑO. Las presencias indicadas entre paréntesis se refieren a presencias observadas únicamente en cultivo. Las especies subrayadas corresponden a las especies que han sido registradas en ambientes en los que ocurre una organomineralización o bien una biomineralización.

| | SUMERGIDA | | SUBAÉREA | |
|-----------------------------------|----------------|--------------------|----------------|--------------------|
| | TEMPORADA SECA | TEMPORADA LLUVIOSA | TEMPORADA SECA | TEMPORADA LLUVIOSA |
| CHROOCOCALES | | | | |
| CHROOCOCCACEAE | | | | |
| <u><i>Chroococcus minor</i></u> | + | + | | |
| ENTOPHYSALIDACEAE | | | | |
| <i>Chlorogloea cuauhtemocii</i> | | + | | |
| <u><i>Entophysalis atrata</i></u> | | + | | |
| HYELLACEAE | | | | |
| <u><i>Pleurocapsa minor</i></u> | + | + | | |
| <i>Pleurocapsa sp.</i> | | | + | + |
| MERISMOPEDIACEAE | | | | |
| <i>Aphanocapsa parasitica</i> | + | + | | |
| <i>Aphanocapsa sp. 1</i> | + | + | | |
| NOSTOCALES | | | | |
| RIVULARIACEAE | | | | |
| <i>Calothrix sp.</i> | + | + | | (+) |
| OSCILLATORIALES | | | | |
| PSEUDANABAENACEAE | | | | |
| <i>Geitlerinema amphibium</i> | | + | | |
| <i>Leibleinia epiphytica</i> | + | + | | (+) |
| Total de especies | 6 | 9 | 1 | 1 (3) |
| | | 9 | | 1 (3) |

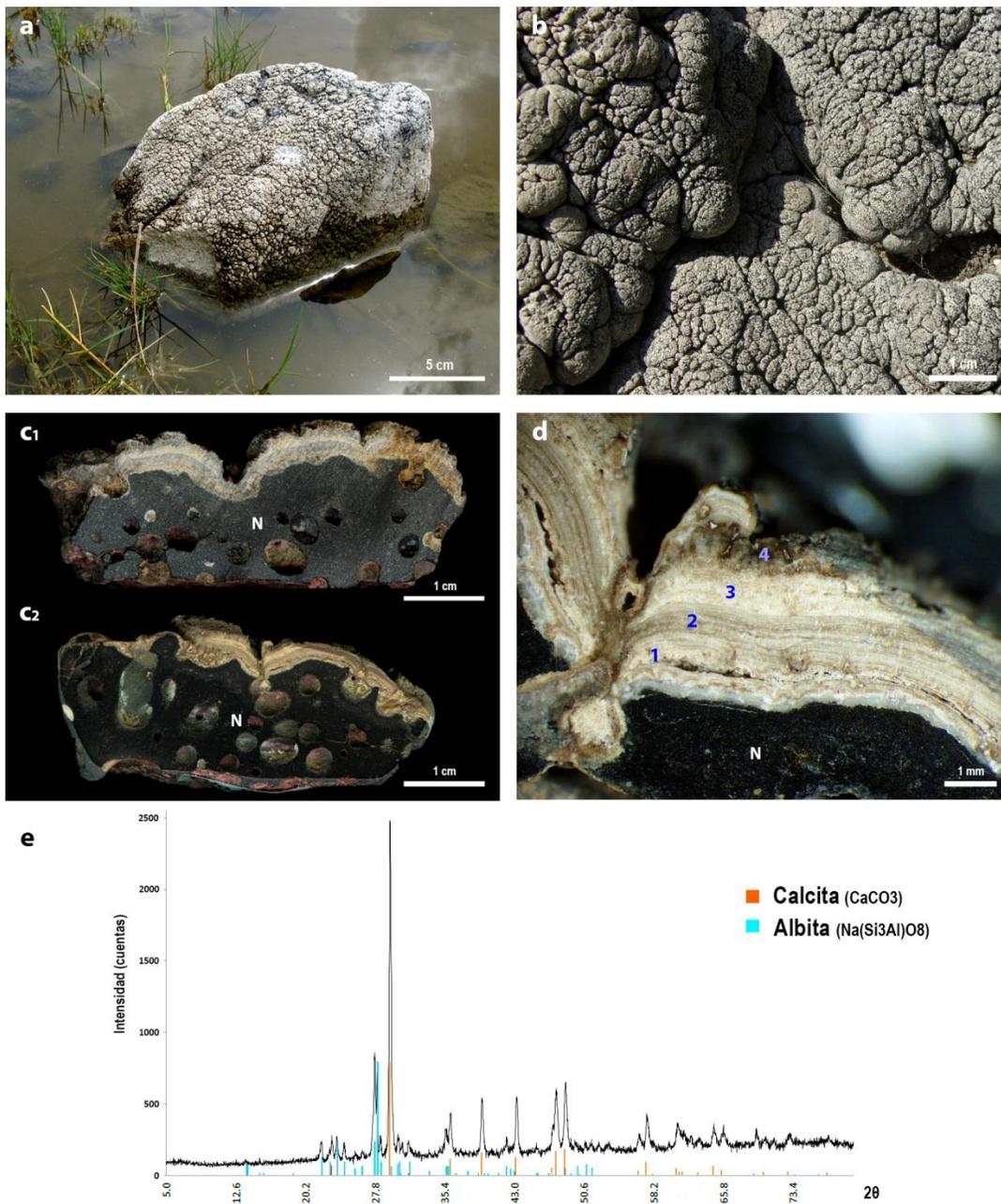


Lámina 2. DESCRIPCIÓN MACROSCÓPICA, MESOSCÓPICA Y MINERALÓGICA DE LAS MICROBIALITAS DE LA JOYA DE YURIRIA. **a.** Microbialita parcialmente sumergida **b.** Superficie cerebroide **c₁** y **c₂.** Secciones de una microbialita y su núcleo de roca basáltica (**N**). **d.** Detalle de la laminación con interespaciado regular en la mayoría de la microbialita y de al menos cuatro episodios de deposición indicados con números. Un episodio reciente (**4**) fue más oscuro y menos regular que los anteriores **e.** Difractograma (DRX) de un fragmento de una microbialita que mostró que su composición fue principalmente de calcita y albita.

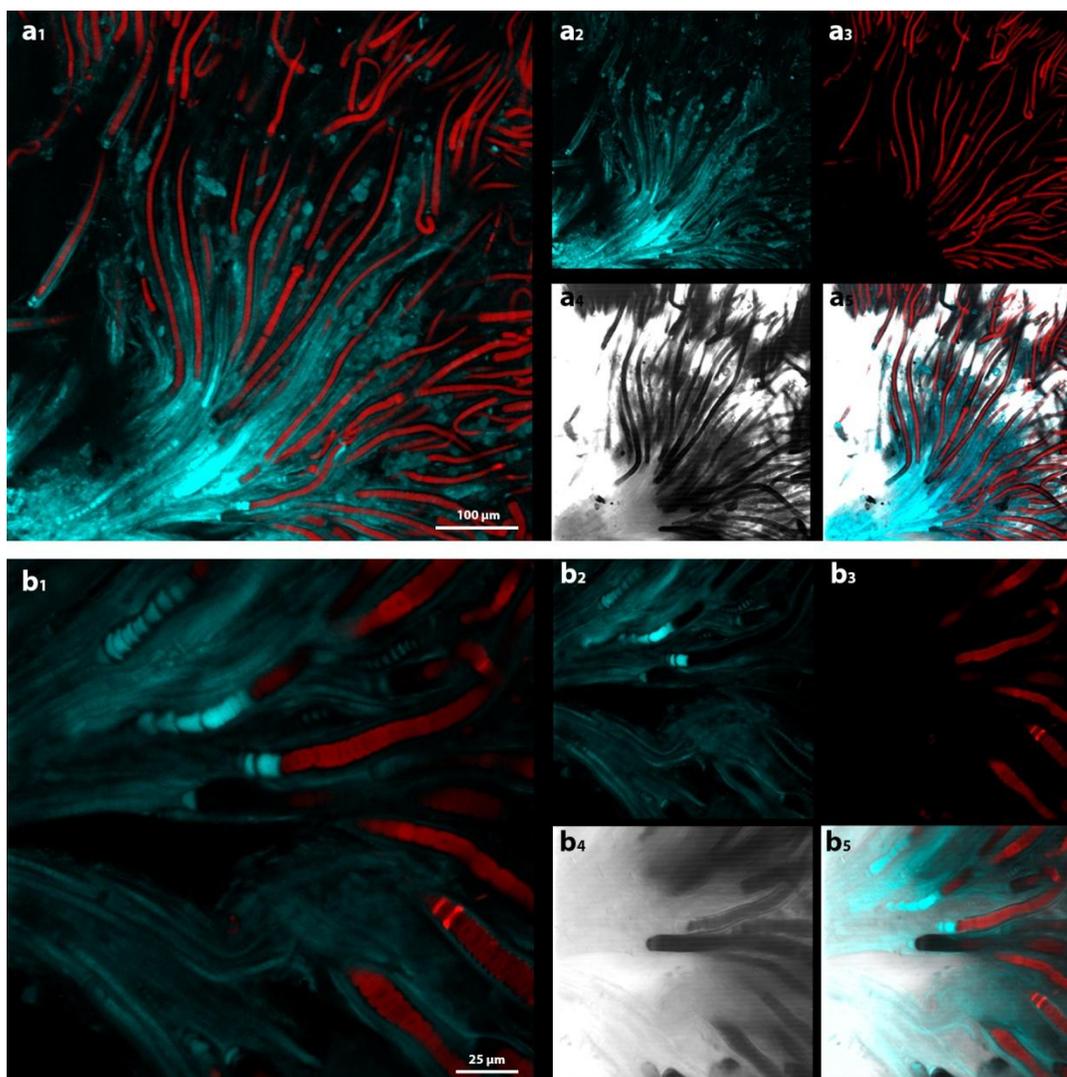


Lámina 3. MICROGRAFÍAS CONFOCALES DE LOS TALOS DE *CALOTHRIX* SP. PRESENTES EN EL TAPETE FRESCO DE LAS MICROBIALITAS SUMERGIDAS DE LA JOYA DE YURIRIA. Los tricomas con células vivas se distinguieron por de la autofluorescencia de los pigmentos fotosintéticos (en rojo). Los cristales minerales y las zonas mineralizadas de los filamentos se distinguieron por su autofluorescencia (en azul). **a₁₋₅**. Los tricomas vivos (en rojo) se distinguieron de los cristales atrapados entre los filamentos y de la parte basal de las vainas mineralizada (en azul). **b₁₋₅**. Acercamiento de la parte basal del crecimiento: las vainas y las células basales de los tricomas estuvieron mineralizadas (en azul). El material fue excitado con láseres a 405 y 633 nm y la fluorescencia fue recabada en los intervalos 425-475 (azul) y 655-755 nm (rojo) respectivamente. **a₁** y **b₁**. Imágenes compuestas por la fluorescencia recabada en ambos intervalos donde fue notable que hacia el exterior del tapete las vainas mostraron muy poca o nula mineralización. **a₂** y **b₂**. Imágenes de la fluorescencia recabada en el intervalo 425-475 nm (azul). **a₃** y **b₃**. Imágenes de la fluorescencia recabada en el intervalo 655-755 nm (rojo). **a₄** y **b₄**. Imágenes de campo claro. **a₅** y **b₅**. Imágenes compuestas de las imágenes de campo claro y de las fluorescencias recabadas en ambos canales.

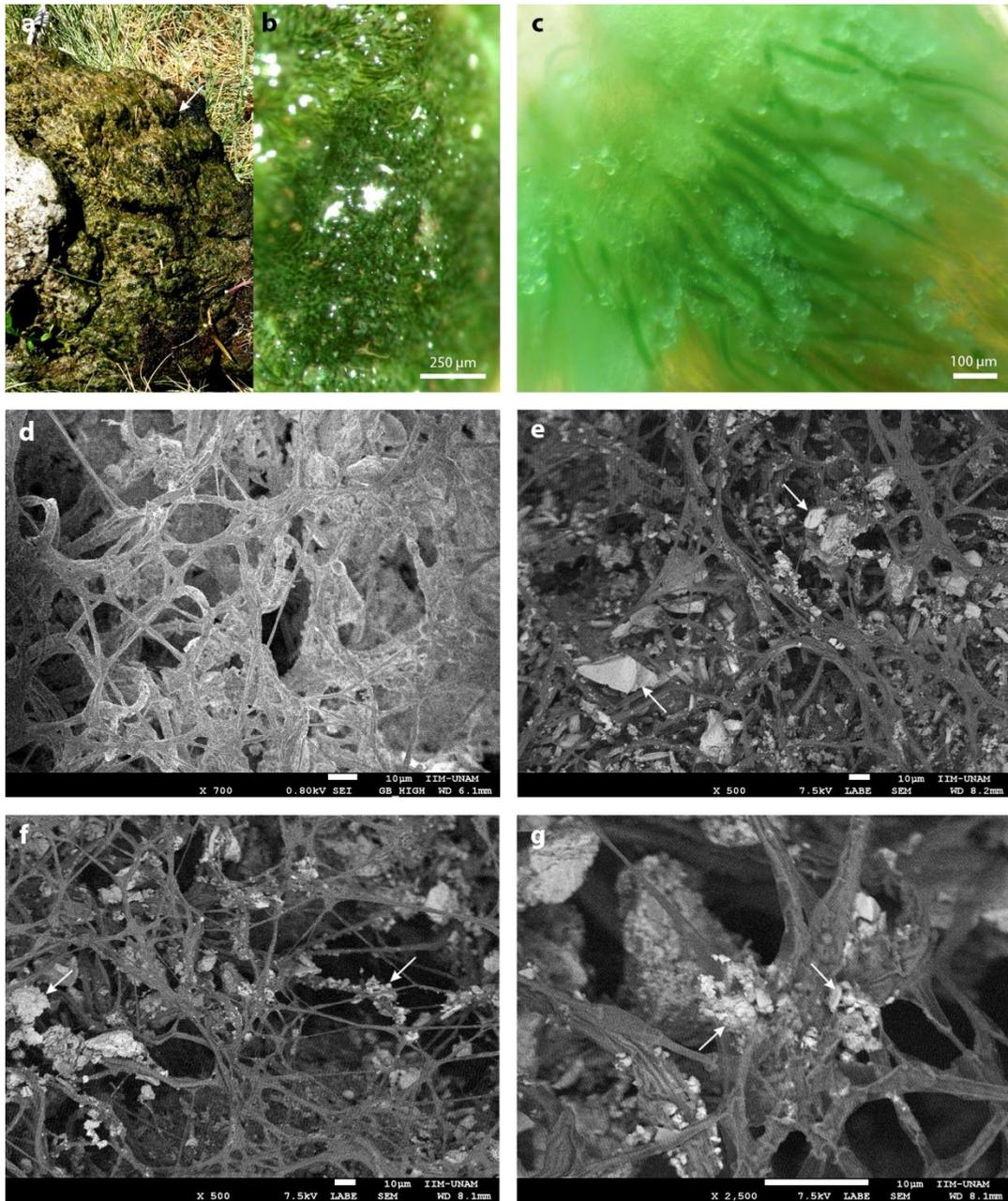


Lámina 4. TALOS DE ESPECIES QUE CRECEN SOBRE LAS MICROBIALITAS SUMERGIDAS DE LA JOYA DE YURIRIA. **a.** Parte sumergida de la microbialita cubierta por un tapete dominado por *Calothrix* sp. (flecha) **b.** El tapete en microscopía estereoscópica y **c.** en microscopía fotónica con iluminación lateral. Se distinguieron los filamentos de *Calothrix* sp. entre partículas minerales y cristales de color blanquecino. **d-g.** Microfotografías electrónicas de barrido de la superficie del crecimiento. Se observó la presencia de una especie filamentososa con crecimiento irregular: *Leibleinia epiphytica*. No se observó una misma morfología de los cristales que se encontraron sobre los filamentos (flechas). Imágenes obtenidas a partir de electrones secundarios (**d**) y de electrones retrodispersos (**e-g**).

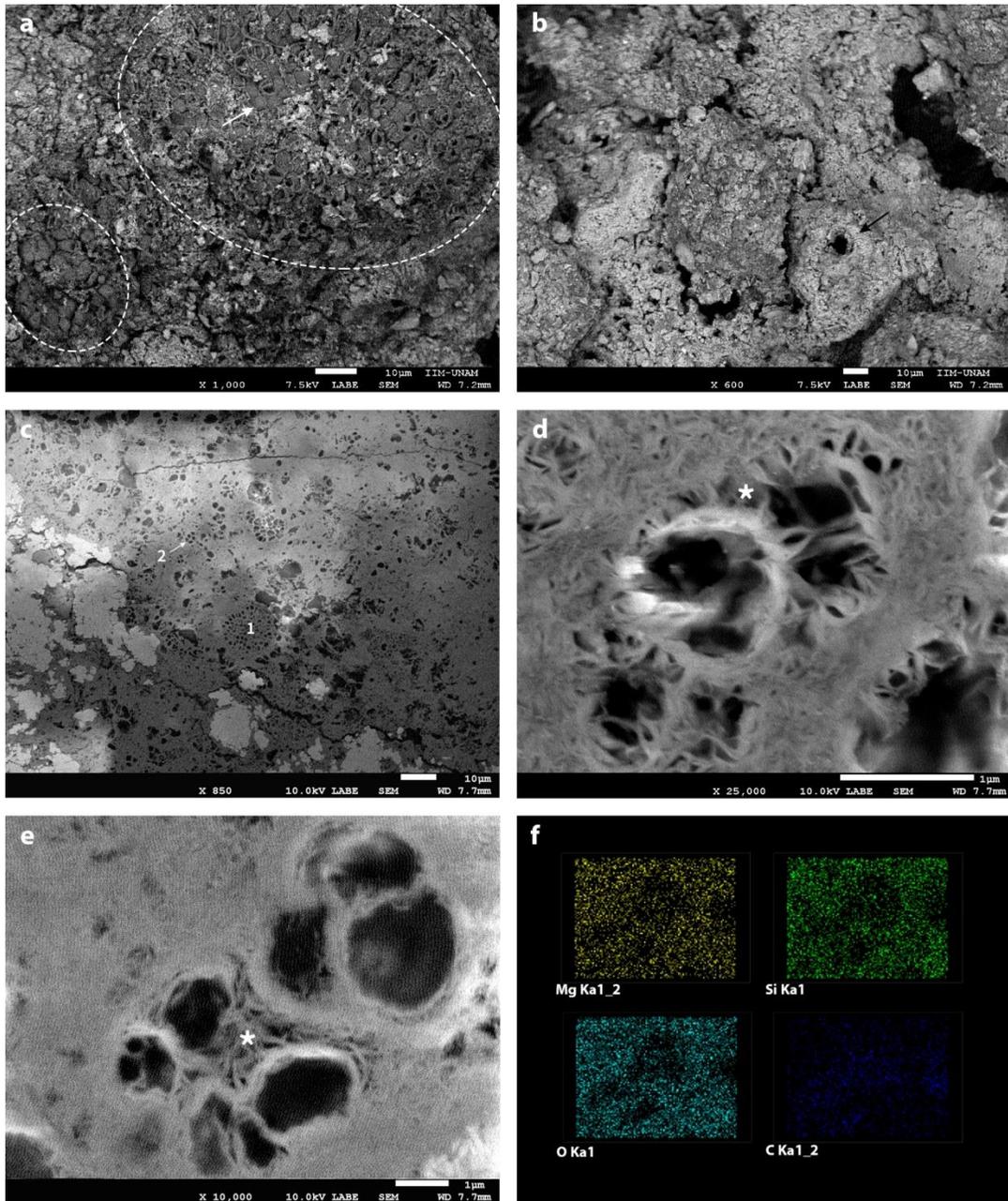


Lámina 5. MICROFOTOGRAFÍAS DE BARRIDO Y MICROANÁLISIS DE EDX DE LAS MICROBIALITAS DE LA JOYA DE YURIRIA. **a-b.** Superficie de las microbialitas subaéreas. Se observaron: **a.** talos de células cocoides de *Pleurocapsa* sp. (la flecha indica una célula, las líneas punteadas parte de unos talos) y **b.** poros de 7.8 μm de diámetro rodeados por una estructura que conjunto con el poro midieron 12.5 μm que podrían corresponder con moldes de filamentos de *Calothrix* sp. (flecha). **c-e.** Microfotografías de secciones de microbialitas sumergidas incluidas donde se observaron estructuras que asemejan talos algales tipo *Pleurocapsa* (**1** y **2** indican algunas partes de talos) rodeadas por una estructura que asemeja encaje (*). **f.** Distribución de los elementos (EDX) indicados en el campo de la microfotografía **e.**

LAS MICROBIALITAS DE RINCÓN DE PARANGUEO

El cráter de Rincón de Parangueo en la temporada seca presentó un pequeño charco de agua y todo el antiguo margen del lago tuvo una apariencia blanquecina (Lámina 1 d). Tras la temporada lluviosa, el charco cubrió una superficie aproximadamente 75% mayor que en la temporada seca (Lámina 1 e). El interior del charco presentó protozoos, bacterias y cianoprocariontes posiblemente del género *Chroococcus* y algunas oscillatoriales (*com. pers.* Anabel López, 2014)

Las microbialitas se encontraron cerca del antiguo margen del lago perenne y fueron de dos tipos. Unas fueron unas estructuras blancas en forma de coliflor que podían alcanzar casi dos metros de altura (Lámina 6 a) y las segundas fueron unas estructuras más o menos esféricas no adheridas al sustrato de entre 2 y 10 cm de diámetro aproximadamente (Lámina 6 b₁ y b₂). Las microbialitas esféricas, u oncoides, se encontraron de manera más abundante en la zona norte del lago.

Se observó que las microbialitas en forma de coliflor presentaron lóbulos en la zona periférica que les confirió su forma característica (Lámina 6 c) y presentaron una superficie con un patrón ortogonal (Lámina 6 d₁ y d₂). El análisis de difracción de rayos X indicó que su composición fue de aragonita (CaCO₃) e hidromagnesita (Mg₅(CO₃)₄(OH)₂·4H₂O) (Lámina 6 e). No se observó un núcleo particular en las microbialitas estudiadas, aunque sí pequeñas rocas volcánicas y fragmentos de ramas integradas a algunas estructuras.

La parte más interna de los lobulos presentó una estructura grumosa irregular de tipo trombolítica y la parte más superficial, de aproximadamente 2 cm, fue laminada de tipo estromatolítica con distintos episodios de deposición (Lámina 7 a). Las láminas presentaron un interespaciado irregular y la más superficial fue delgada y muy blanca (Lámina 7 c). Las secciones pulidas hicieron evidente la presencia de fisuras post-deposicionales que se caracterizaron por cortar transversamente la laminación estromatolítica antes descrita (Lámina 7 c). Cada lóbulo presentó pequeñas cuarteaduras en la superficie en las que se observaron biopelículas pardas oscuras o negras y en los primeros milímetros una banda parda casi por debajo de la superficie y otra un poco más profunda y gruesa de color verde por debajo de esta. En las zonas más superficiales de las fisuras fueron recurrentes unas biopelículas de color verde (Lámina 7 f₁) y en las zonas más internas se encontraron cúmulos de ooides con su respectiva laminación concéntrica (Lámina 7 e₁).

Los oncoides presentaron laminaciones concéntricas con distintos episodios de deposición en la parte periférica y un núcleo grumoso irregular de tipo trombolítico (Lámina 7 b-d). La superficie fue lisa con algunas cuarteaduras en las que se pudieron observar biopelículas microbianas. La misma secuencia de bandas en las biopelículas microbianas que la observada en las microbialitas en forma de coliflor fue evidente en el interior de los oncoides. También se observaron fisuras en las que se encontraron ooides y biopelículas microbianas (Lámina 7 e₂ y f₂).

Las microbialitas en forma de coliflor mantuvieron seis veces más agua en su interior en la temporada lluviosa que en la seca y presentaron un poco más de humedad que los oncoides (Tabla 4).

Con respecto a la composición específica, las microbialitas en forma de coliflor presentaron 22 especies de cianoprocariontes de las cuales *Cyanosarcina* sp. fue observada únicamente en cultivo y tuvieron mayor diversidad en la temporada seca que en la lluviosa. En los oncoides se encontraron 10 especies de las cuales dos fueron exclusivas de estas estructuras: *Phormidium papyraceum* y *Leptolyngbya* sp. 2 (Tabla 6).

Aphanocapsa sp. y *Gloeocapsopsis* sp. 2 fueron observadas únicamente en la temporada lluviosa mientras que *Aphanothece* cf. *saxicola*, *Chondrocystis schauinslandii*, *Leptolyngbya* sp., *Pleurocapsa minor* y *Schizothrix arenaria* sólo en la seca.

Dos de las especies observadas (*Aphanothece* cf. *saxicola* y *Chroococciopsis* cf. *kashaii*) son morfológicamente cercanas a unas previamente descritas en la literatura con algunas diferencias (ver detalles en las descripciones correspondientes) y diez no concuerdan con lo previamente registrado en la literatura (*Cyanosarcina* sp., *Gloeocapsopsis* sp. 1, *Gloeocapsopsis* sp. 2, *Radaisia* sp., *Aphanocapsa* sp. 2, *Gloeothece* sp., *Nostoc* sp., *Leptolyngbya* sp. 1, *Leptolyngbya* sp. 2 y *Schizothrix* sp.) (ver detalles en las descripciones correspondientes).

En las microbialitas en forma de coliflor y en los oncoides se encontraron varias especies que han sido registradas en ambientes en los que ocurre una organomineralización o biomineralización: *Aphanothece castagnei*, *Chondrocystis dermochroa*, *Chroococciopsis fissurarum*, *C. gelatinosum*, *Phormidium papyraceum*, *Pleurocapsa minor* y *Schizothrix arenaria* (Tabla 6).

Las observaciones en microscopía confocal de los fragmentos incluidos y seccionados de las microbialitas evidenciaron la pérdida de una parte importante de los talos algales durante el procesamiento. A pesar de esto, al interior de algunas fisuras de las microbialitas en forma de coliflor fue posible observar talos de cianoprocariontes filamentosos (ej. *Schizothrix* sp.) y cocoides probablemente *Nostoc* sp., algunas de la familia Xenococcaceae y del género *Pleurocapsa* a través de la autofluorescencia de sus pigmentos fotosintéticos (en rojo) (Lámina 8 a₁₋₅). Simultáneamente se observó un conjunto de estructuras (en azul) cuyo arreglo y medidas correspondió con los talos de cianoprocariontes aledaños (en rojo) y que emitió fotones entre 425 y 475 nm con un pico en 450 nm al ser excitado con el láser de 405 nm (Lámina 8 b-c). En algunas zonas estas estructuras y los talos se superpusieron de tal manera que las estructuras parecerían rodear las células de los talos (Lámina 8 a₁). Las oolitas situadas al interior de las fisuras presentaron un núcleo que emite energía en el mismo canal que la autofluorescencia de los pigmentos fotosintéticos sin que fuera posible distinguir estructuras celulares (Lámina 9 c).

Igualmente, las observaciones en microscopía confocal de los fragmentos frescos de los oncoides (Lámina 9 a₁₋₅-b₁₋₂) mostraron cómo unas estructuras (en azul) que emitieron fotones entre 425 y 475 nm con un pico en 450 nm al ser excitadas con el láser de 405 nm parecían rodear células de los talos de las cianoprocariontes (en rojo) (Lámina 9 b₁). El espectro de emisión de las cianoprocariontes, indicó la presencia de ficobiliproteínas al emitir fotones de manera importante a 655 nm al ser excitadas con el láser de 405 nm y a 655 al ser excitadas con el láser de 488 nm (Lámina 9 b₂).

Al interior de los primeros milímetros de las microbialitas en forma de coliflor incluidas y seccionadas, se observaron en MEB abundantes estructuras no angulosas de color gris oscuro que asemejaron células de *Pleurocapsa* (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.** a, c y d). Su composición elemental fue muy distinta al del material que las rodea (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.** b y e): en el interior predominó el magnesio y el sílice, mientras que en su rededor el calcio. El oxígeno se encontró en todo el campo, principalmente en la zona gris oscuro.

Tabla 6. TABLA DE PRESENCIAS DE ESPECIES EN LAS MICROBIALITAS DE RINCÓN DE PARANGUEO EN FUNCIÓN DE LA TEMPORADA DEL AÑO. Las presencias indicadas entre paréntesis se refieren a presencias observadas únicamente en cultivo. Las especies subrayadas corresponden a las especies que han sido registradas en ambientes en los que ocurre una organomineralización o bien una biomineralización.

| | COLIFLOR SECAS | COLIFLOR LLUVIAS | ONCOIDE LLUVIAS |
|---|----------------|------------------|-----------------|
| CHROOCOCCALES | | | |
| CHROOCOCCACEAE | | | |
| <i>Cyanosarcina</i> sp. | (+) | | |
| <i>Gloeocapsopsis cyanea</i> | + | + | |
| <i>Gloeocapsopsis</i> sp. 1 | + | + | + |
| <i>Gloeocapsopsis</i> sp. 2 | | + | + |
| HYELLACEAE | | | |
| <i>Pleurocapsa fusca</i> | + | + | |
| <i>Pleurocapsa hansgirgiana</i> | + | + | + |
| <i>Pleurocapsa minor</i> | + | | |
| <i>Radaisia</i> sp. | + | + | + |
| MERISMOPEDIAEAE | | | |
| <i>Aphanocapsa salina</i> | + | + | |
| <i>Aphanocapsa</i> sp. 2 | | + | |
| MICROCYSTACEAE | | | |
| <i>Chondrocystis schauinslandii</i> | + | | |
| <i>Chondrocystis dermochroa</i> | + | + | |
| SYNECHOCOCCACEAE | | | |
| <i>Aphanothece castagnei</i> | + | + | + |
| <i>Aphanothece</i> cf. <i>saxicola</i> | + | | |
| <i>Gloeothece</i> sp. | | + | |
| XENOCOCCACEAE | | | |
| <i>Chroococciopsis</i> cf. <i>kashaii</i> | + | + | |
| <i>Chroococciopsis fissuratum</i> | + | + | + |
| <i>Chroococcidium gelatinosum</i> | + | + | |
| NOSTOCALES | | | |
| NOSTOCACEAE | | | |
| <i>Nostoc</i> sp. | + | + | + |
| OSCILLATORIALES | | | |
| PHORMIDIACEAE | | | |
| <i>Phormidium papyraceum</i> | | | + |
| PSEUDANABAENACEAE | | | |
| <i>Leptolyngbya</i> sp. 1 | + | | |
| <i>Leptolyngbya</i> sp. 2 | | | + |
| SCHIZOTRICHACEAE | | | |
| <i>Schizothrix arenaria</i> | + | | + |
| <i>Schizothrix</i> sp. | + | + | |
| TOTAL DE ESPECIES | 19 | 16 | 10 |

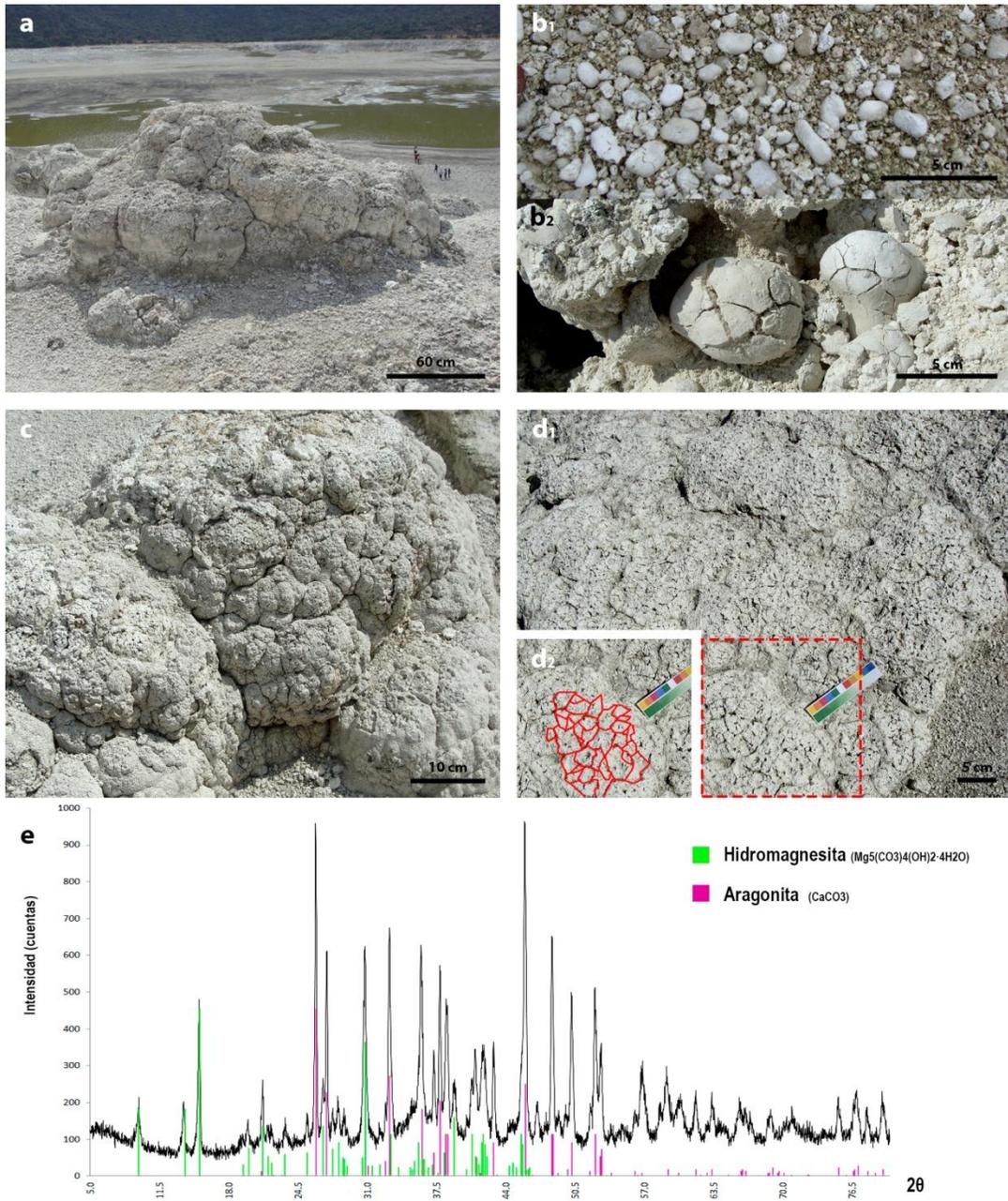


Lámina 6. DESCRIPCIÓN MACROSCÓPICA Y MINERALÓGICA DE LAS MICROBIALITAS DE RINCÓN DE PARANGUEO. **a.** Microbialitas en forma de coliflor que se encontraron cerca del antiguo margen del lago **b₁₋₂**. Oncoides **c**. Lóbulos periféricos de las microbialitas en forma de coliflor **d₁₋₂**. Patrón ortogonal en la superficie de las microbialitas en forma de coliflor que evidenció su meteorización. Se resalta el patrón en **d₂** de la zona que corresponde al recuadro marcado en rojo en **d₁**. **e.** Difractograma de una microbialita en forma de coliflor (DRX) en el que se mostró que su composición mineral es principalmente de aragonita e hidromagnesita.

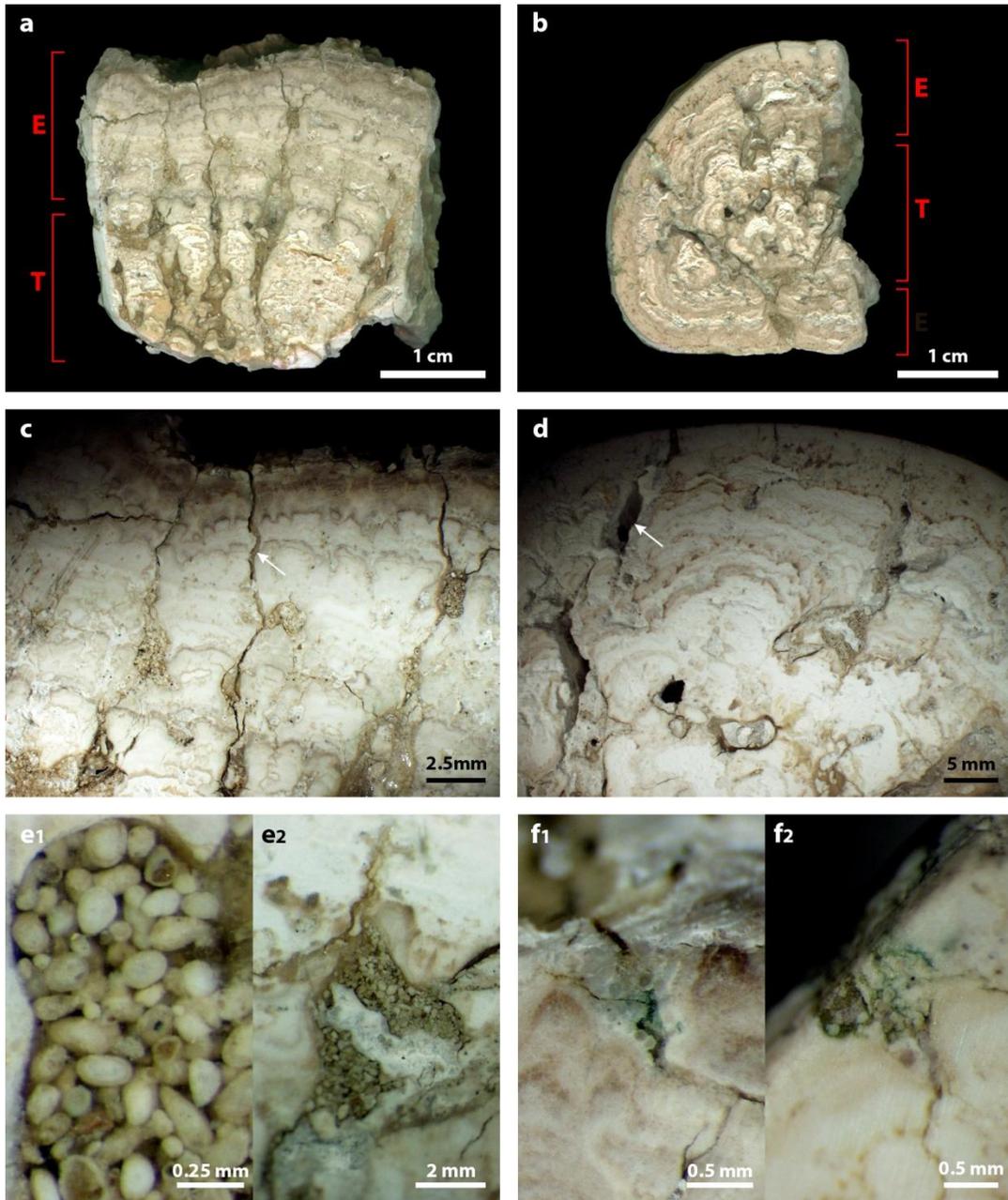


Lámina 7. DESCRIPCIÓN MESOSCÓPICA DE LAS MICROBIALITAS DE RINCÓN DE PARANGUEO. **a-b.** La parte interna de las microbialitas fue grumosa irregular de tipo trombolítica (T) y la externa fue laminada de tipo estromatolítica (E). **c-d.** Fisuras post-deposicionales en las microbialitas (flechas). **e₁-e₂** Ooides al interior de las fisuras. **f₁-f₂.** Fragmentos verdes de la biopelícula de microorganismos al interior de las fisuras. **a, c, e₁ y f₁.** Fotografías de la sección pulida de un lóbulo de una microbialita en forma de coliflor. **b, d, e₂ y f₂.** Fotografías de la sección pulida de un oncoide.

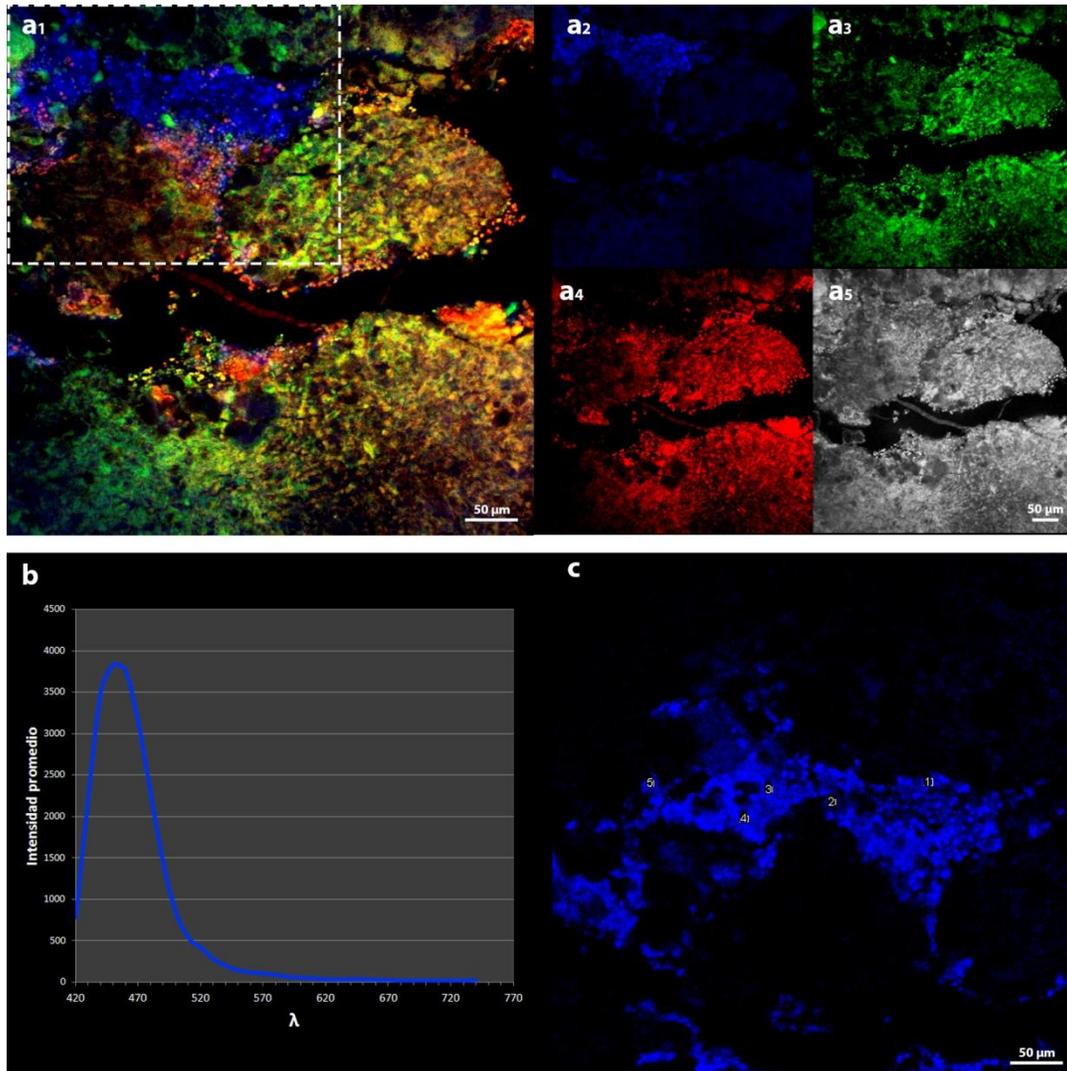


Lámina 8. MICROGRAFÍAS CONFOCAL Y ESPECTRO DE EMISIÓN DE SECCIONES INCLUIDAS DE UNA MICROBIALITA EN FORMA DE COLIFLOR DE RINCÓN DE PARANGUEO. **a₁**. Campo de observación en el que se encontraron cianoprocariontes vivos cocoides y filamentosas (rojo) y una zona (recuadro blanco) en la que células cocoides parecieron estar en un proceso de mineralización (azul). **b**. Espectro de emisión promedio de las ROI indicadas en c, al excitar el material con el láser de 405 nm. La autofluorescencia del material tuvo un pico de emisión a 450 nm. **c**. Acercamiento de la zona (azul) indicada en **a₁** y la localización de los 5 ROI que permitieron obtener el espectro promedio de emisión. **a₁₋₅**. El material fue excitado con láseres de 405 y 488 nm, y la fluorescencia fue recabada en los intervalos 425-475, 500-600 y 655-755 nm. **a₁**. Imagen compuesta por la fluorescencia recabada en los tres intervalos. **a₂**. Fluorescencia en 425-475 nm (azul). **a₃**. Fluorescencia en 500-600 nm (verde) **a₄**. Fluorescencia en 655-755 nm (rojo) **a₅**. Imagen compuesta de la suma de las intensidades de grises de las fotografías de la fluorescencia recabada en los tres canales.

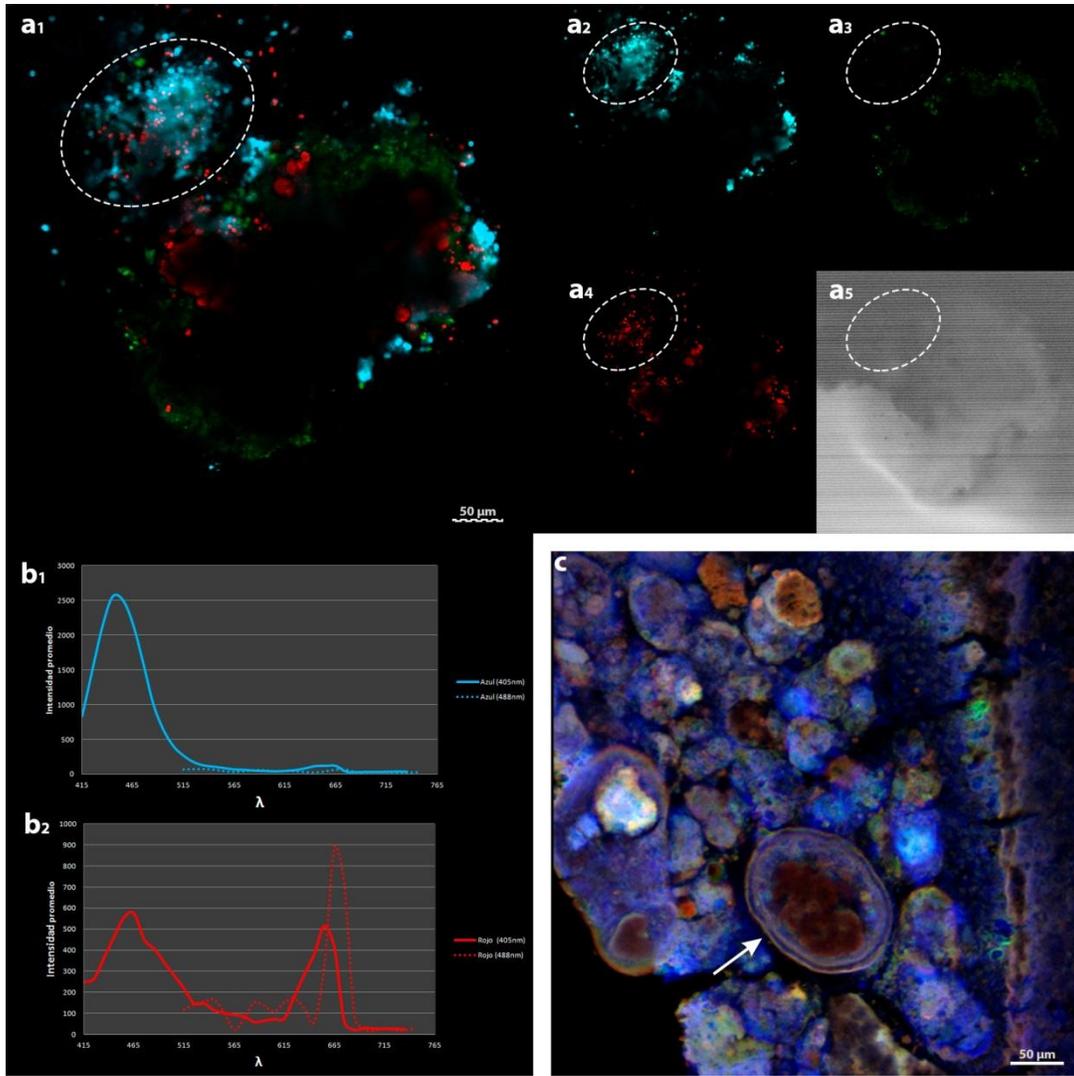


Lámina 9. MICROGRAFÍAS CONFOCAL Y ESPECTRO DE EMISIÓN DE ONCOIDES DE RINCÓN DE PARANGUEO. Las células vivas al interior del oncoide se observaron a través de la fluorescencia de los pigmentos fotosintéticos (en rojo). En azul fue evidente la autofluorescencia de un mineral, posiblemente CaCO_3 . **a₁₋₅**. Fragmento fresco de un oncoide. Varios crecimientos de cianoprocariontes cocoides (elipse punteada) al interior de la microbialita estuvieron rodeados por el mineral autofluorescente en azul. El material fue excitado con láseres a 405, 488 y 635 nm y la fluorescencia fue recabada en los intervalos 425-475, 500-530 y 655-755 nm. **a₁**. Imagen compuesta por la fluorescencia en los tres intervalos. **a₂**. Fluorescencia en 425-475 nm (azul). **a₃**. Fluorescencia en 500-530 nm (verde) **a₄**. Fluorescencia en 655-755 nm (rojo) **a₅**. Campo claro. **b₁-b₂**. Espectros de emisión promedio de 10 ROI en zonas azules y rojas respectivamente escogidas en **a₁** al excitar el material con los láseres 405 (línea continua) y 466 nm (línea punteada). **b₁**. El material señalado en azul tuvo un pico de emisión a 450 nm como la calcita. **b₂**. Las células en rojo tuvieron tres picos importantes de emisión 465, 655 y 665 nm, los dos últimos correspondieron a la autofluorescencia de las ficobiliproteínas y la clorofila a. **c**. Sección incluida de un oncoide donde los ooides tuvieron un núcleo amorfo con autofluorescencia similar a la de las células vivas (flecha: corte óptico de un ooide). El material fue excitado con láseres a 405 y 488 nm y la fluorescencia fue recabada en los intervalos 425-475 (azul), 500-600 (verde) y 655-755 (rojo) nm.

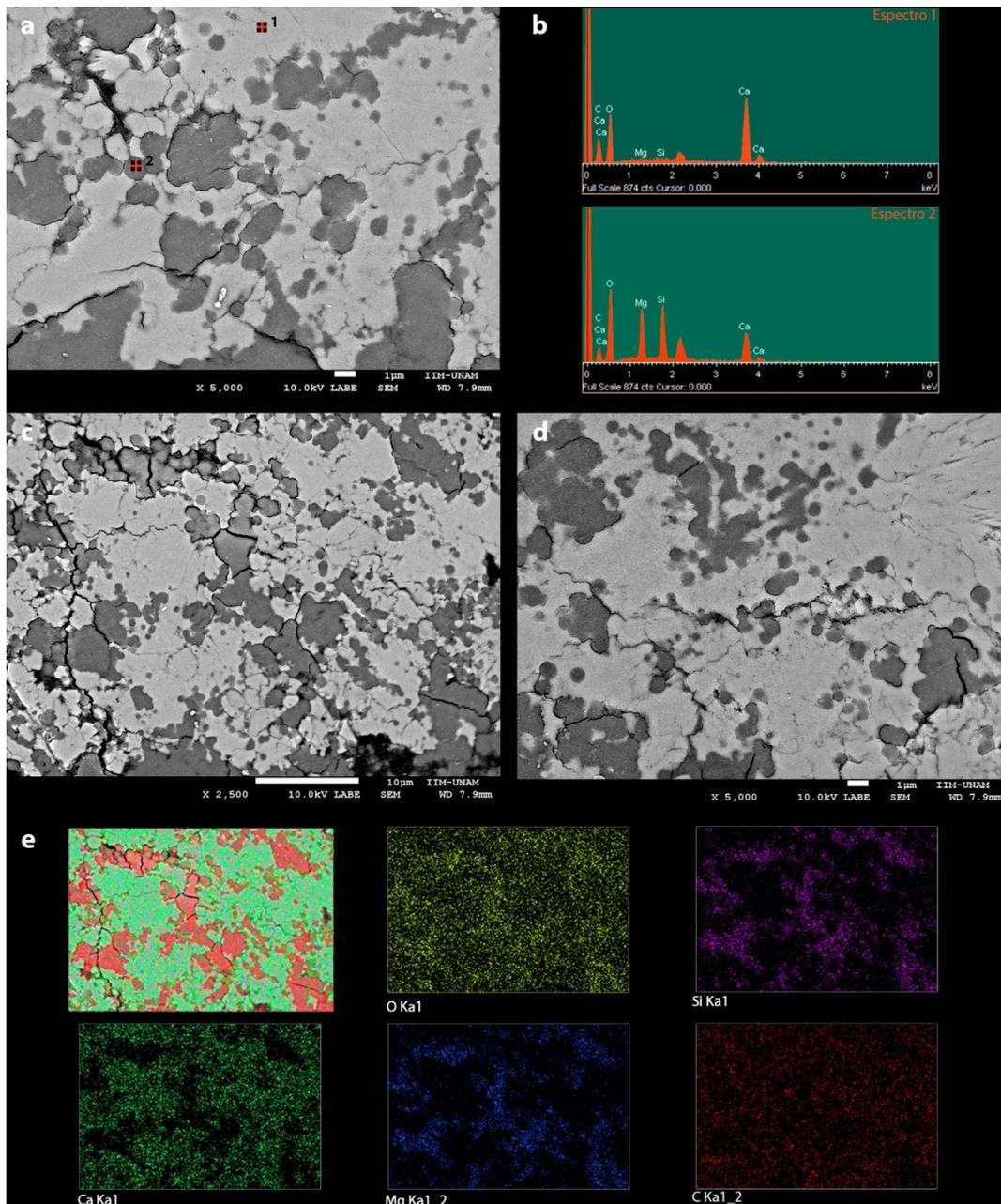


Lámina 10. MICROFOTOGRAFÍAS DE BARRIDO Y MICROANÁLISIS DE EDX DE SECCIONES DE UNA MICROBIALITA EN FORMA DE COLIFLOR DE RINCÓN DE PARANGUEO. **a, c y d.** Microfotografías de barrido en las que se observaron estructuras semejantes a células (no angulosas) más oscuras que el resto del material. **b.** Espectros de energía de rayos-X señalados en a. Se observó una presencia importante de magnesio y de sílice en la zona 2 en contraste con la zona 1. **e.** Distribución de los elementos (EDX) indicados del campo de la microfotografía **c**. El mapa superior izquierdo fue el resultado de la conjunción de los demás mapas. Es notable la composición diferencial del interior de las estructuras que asemejan células, dominado por sílice y magnesio y el resto en el que abunda el calcio.

DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES

CHROOCOCCALES VON WETTSTEIN VON WESTERHEIM 2002

CHROOCOCCACEAE RABENHORST 1863

***Chroococcus minor* (KÜTZING) NÄGELI 1849 [LÁMINA 11 a]**

≡ *Protococcus minor* KÜTZING 1845, *Pleurococcus minor* (KÜTZING) RABENHORST 1863, *Gloeocapsa minor* (KÜTZING) HOLLERBACH 1937

Observaciones: GtoJy04, GtoJy05, GtoJy10

Colonias pequeñas, compuestas por células ordenadas en pares o tétradas densa e irregularmente dispuestas dentro de un mucílago incoloro, hialino y difluente. Células esféricas o hemiesféricas (tras la división celular) de color verde azulado y de entre 2 y 3 µm de diámetro.

Chroococcus minor fue poco frecuente en las microbialitas sumergidas de la Joya de Yuriria en la temporada lluviosa y en la seca (Tabla 5).

Los talos observados presentaron células ligeramente más pequeñas que lo descrito por Nägeli (1849) y Komárek y Anagnostidis, (1999), quienes describen a las células de la especie con medidas de 3 a 4 µm de diámetro. Sin embargo, se encontraron en condiciones ecológicas similares (en rocas húmedas cercanas a la superficie o bien de forma metafítica en cuerpos de agua someros).

Chroococcus minor ha sido una especie frecuentemente registrada: su búsqueda en las bases de datos arrojó 564 referencias, de las cuales 41 están Taxfich (Tabla 7). Existen algunos reportes de la especie en el plancton de lagos de cráter como es el caso de lo reportado por Satyanarayan *et al.* (2008), y ha sido registrada en estromatolitos de los lagos Salgada y Pernambuco en Brasil (Silva e Silva *et al.*, 2005, 2008). No se le ha atribuido una participación particular en la precipitación mineral.

***Cyanosarcina* sp. [LÁMINA 11 b]**

Talo de color púrpura intenso obtenido en cultivo, compuesto por colonias grandes más o menos globulares (hasta 40 µm) de muchas células densamente dispuestas, envueltas por una vaina común delgada incolora. Células subesféricas o poligonales redondeadas debido a la presión entre las células, de color violeta rojizo a violeta azulado y medidas de 3.5 µm de diámetro.

La especie fue encontrada únicamente en cultivos no mono-específicos con medio BG-ORP sólido, obtenidos de una muestra de las microbialitas en forma de coliflor de Rincón de Parangueo en una salida prospectiva (diciembre 2011) (Tabla 6).

El talo no correspondió con las características especies previamente descritas (Komárek y Anagnostidis, 1999) por lo que no fue posible atribuirle una identidad específica.

***Gloeocapsopsis cyanea* (KRIEGER) KOMÁREK Y ANAGNOSTIDIS 1994 [LÁMINA 11 c]**

≡ *Gloeocapsa cyanea* KRIEGER 1944

Observaciones: GtoRP11, GtoRP16

Talos irregulares compuestos por grupos de 2-8 células densamente dispuestas de forma subesférica o redonda alargada por la presión entre ellas. Células de color azul verdoso, medidas de entre 2 y 2.5 μm de diámetro y rodeadas por una vaina incolora y firme que sigue el margen de las células.

Esta especie fue poco frecuente en las microbialitas en forma de coliflor de Rincón de Parangueo en la temporada seca y la lluviosa (Tabla 6).

Las características de los talos observadas correspondieron con lo descrito por Komárek y Anagnostidis (1999) a diferencia de las medidas de las células que fueron más pequeñas en esta localidad que lo reportado por estos autores (3 a 4 μm de diámetro).

Gloeocapsopsis cyanea ha sido caracterizada como aerofítica y epilítica en arenisca húmeda (Komárek y Anagnostidis, 1999) y ha sido registrada en muros de cuevas en Grecia (Komárek y Anagnostidis, 1999; Lamprinou *et al.*, 2014), en un río en Brasil (Fonseca, 2008) y en Ucrania (Коваленко y Кислова, 2007). En México ha sido registrada en la Ciudad de México como parte del metafiton de un lago (Tavera y Novelo, 2011) y en muros de la zona arqueológica de Palenque en Chiapas (Loyo Espíndola, 2015). No se le ha atribuido una participación particular en la precipitación mineral.

***Gloeocapsopsis* sp. 1 [LÁMINA 11 d-f]**

Observaciones: GtoRP08zPa, GtoRP08zVe, GtoRP11, GtoRP16, GtoRP25

Talo amorfo de color amarillo u ocre compuesto por subcolonias globosas o irregulares. Subcolonias rodeadas por un mucílago denso de incoloro a ocre (Lámina 11 e). Las ocreas con un mucílago más denso que las incoloras y con una superficie ligeramente rugosa (Lámina 11 d). Células hemiesféricas, subesféricas y en ciertos casos alargadas probablemente tras la división celular. Contenido celular homogéneo de color ámbar o verde-azul pálido. Diámetro de las células 1.33-4 μm . Células con vaina delgada hialina incolora o ligeramente amarilla. Cercanos a los talos se observaron grupos de pequeñas células (<1 μm) de color naranja o rojo pálido que podrían ser los nanocitos (Lámina 11 f).

Esta especie fue más o menos abundante en los oncolitos de Rincón de Parangueo y se observaron talos poco frecuentes en las microbialitas en forma de coliflor de la misma localidad en la temporada seca y la lluviosa (Tabla 6).

Gloeocapsopsis sp. 1 fue cercana morfológicamente a *Gloeocapsopsis crepidinium*, *G. pleurocapsoides*, *G. dvorakii* y *G. magma* (Komárek y Anagnostidis, 1999). Komárek y Anagnostidis (1999) indicaron que las medidas de *G. crepidinium* son (2.5) 4-8 μm , de *G. pleurocapsoides*, (4) 4.8-11 (20) μm , de *G. dvorakii*, 3.5-11.5 (17.7) μm y de *G. magma* 3-7 (18) μm de diámetro mientras que *Gloeocapsopsis* sp. 1 presentaron células más pequeñas. Además difirió de *G. crepidinium* y *G. magma* en la diferenciación de coloración de la vaina externa y la vaina individual de las células; de *G. pleurocapsoides* y *G. dvorakii* en la presencia de gránulos al interior de las células. Esta última, es la única que de acuerdo a la descripción presentó una vaina externa granulosa. Komárek y Anagnostidis (1999) registraron la presencia de nanocitos únicamente en *G. magma*.

***Gloeocapsopsis* sp. 2 [LÁMINA 12 a-b]**

Observaciones: GtoRP16, GtoRP25

Talo amorfo de color pardo claro u oscuro compuesto por subcolonias irregulares y en ciertos casos globosas. Subcolonias rodeadas por un mucílago denso hialino de incoloro a pardo claro. Células

hemiesféricas o subesféricas, con contenido homogéneo de color amarillo claro o bien ámbar rosado y con medidas de 2-5 μm de diámetro. Células con vaina delgada hialina incolora o ligeramente amarilla y en ciertos casos con gránulos de color pardo oscuro que en función de su densidad le confieren a la vaina una coloración parda oscura en su superficie. Este carácter, sumado a las medidas, distinguen esta especie de *Gloeocapsopsis* sp. 1 de esta localidad.

Esta especie se encontró en las microbialitas en forma de coliflor y en los oncoides de Rincón de Paranguero en la temporada lluviosa (Tabla 6).

La presencia de granulaciones en las vainas individuales de algunas células es un carácter distintivo del género *Asterocapsa* (Komárek y Anagnostidis, 1999), sin embargo, la distribución irregular de los gránulos y la disposición de las células dentro de las subcolonias irregulares permitió atribuir esta especie al género *Gloeocapsopsis*. *Gloeocapsopsis* sp. 2 fue morfológicamente cercana a *G. crepidinium* (Komárek y Anagnostidis, 1999) por las medidas y la diferenciación de coloración entre la vaina externa y la individual de las células y el contenido celular homogéneo; sin embargo su descripción no incluye la presencia de gránulos pardos en las vainas individuales y crece en ambientes distintos (zonas supralitorales rociadas por el agua de mares o cuerpos de agua continentales salinos Komárek y Anagnostidis, 1999).

ENTOPHYSALIDACEAE GEITLER 1925

Chlorogloea cuauhtemocii KOMÁREK Y MONTEJANO 1994 [LÁMINA 12 c-d]

Observaciones: GtoJy06

Talo mucilaginoso y globoso irregular compuesto por subcolonias ordenadas a manera de abanico. Células densamente dispuestas en la parte central y en la periférica de manera laxa. En la parte media, alineaciones celulares resultantes de la repetición de un mismo plano de división evidentes (Lámina 12 d). Mucílago difluente, hialino negruzco en la zona central cercana al sustrato mineral, y hialino incoloro en la parte periférica. Células esféricas o ligeramente elipsoidales, de 2.5 μm de diámetro, de color verde azul y de contenido homogéneo. Vainas confluentes y observables solo en algunas zonas del talo. Se observaron algunas células muy pequeñas dentro del talo que como lo descrito por Komárek y Montejano (1994) podrían ser nanocitos o bien otra cianoprocarionte endogleica.

La especie fue encontrada en las microbialitas sumergidas de la Joya de Yuriria recolectadas en una recolección prospectiva en la temporada lluviosa (Tabla 5), sin presentar una precipitación mineral evidente, como es característico de la especie.

Los caracteres morfológicos correspondieron con lo descrito para *Chlorogloea cuauhtemocii* a diferencia del color de la vaina en la parte central o antigua del talo: Komárek y Montejano (1994) lo describieron como amarillo-pardo mientras que el de esta población es hialino negruzco. La población tipo de esta especie se encontró sobre rocas volcánicas de una fuente en la Ciudad de México y poblaciones similares han sido observadas en un lago alcalino en Hidalgo, en un cenote en Yucatán (Komárek y Montejano, 1994), y en Puebla en canales artificiales. Esta especie presentó pocos registros de acuerdo a nuestra búsqueda en colecciones especializadas (Tabla 7).

Entophysalis atrata TAVERA Y KOMÁREK 1996 [LÁMINA 12 e-f]

Observaciones: GtoJy04, GtoJy14

Talo mucilaginoso gris claro y gris oscuro a negro en los márgenes, compuesto por subcolonias o agregados de forma alargada y delimitados por una vaina firme y estratificada jamás difluente. En los agregados se observan arreglos de 2 ó 4 células dispuestos en hileras. Células de esféricas a ligeramente elipsoidales, verde azuladas, con contenido homogéneo y cromoplasma periférico, de 2.5 a 4 µm de diámetro y con vaina individual hialina, grisácea o negra (en la periferia del talo).

Esta especie fue observada en la temporada lluviosa en las microbialitas sumergidas de la Joya de Yuriria (Tabla 5), donde crecía cercana a la fracción mineral y entre filamentos de *Calothrix* sp.

La especie ha sido registrada y descrita para microbialitas de lagos cráter en Alchichica, Puebla (Tavera y Komárek, 1996) en donde los autores presupusieron que tuvo una participación activa en la precipitación de carbonatos. Fue una especie poco registrada de acuerdo a nuestra búsqueda en colecciones especializadas (Tabla 7).

HYELLACEAE BORZI 1914

***Pleurocapsa fusca* GODWARD 1937 [LÁMINA 12 g-h]**

≡ *Scopulonema fuscum* (GODWARD) STARMACH 1966

Observaciones: GtoRP10, GtoRP16

Talos negruzcos compuestos por grupos de células densamente dispuestas que en ciertos casos forman pseudofilamentos. Cada grupo de células rodeado por una vaina hialina y negra, firme y evidente. Células de diversas formas como hemiesféricas, elípticas, elípticas alargadas y principalmente poligonales y poligonales redondeadas; de contenido homogéneo, de color verde-amarillo y de entre 2.9 y 4.9 µm de ancho. Vainas hialinas e incoloras en el interior y hialinas negruzcas al exterior. Baeocitos esféricos de 1.95 µm de diámetro.

La especie se observó en las microbialitas en forma de coliflor de Rincón de Parangueo en la temporada seca y la lluviosa (Tabla 6).

Los talos observados coincidieron con lo descrito por Komárek y Anagnostidis (1999) para los estadios iniciales de esta especie, es decir talos en los que no dominan los pseudofilamentos. A diferencia de lo registrado por los mismos autores, la población de Rincón de Parangueo formó una mayor cantidad de baeocitos por célula, presentó una coloración celular distinta y no se encontró en la zona de salpicadura de lagos no contaminados. La especie ha sido registrada escasamente (tres registros de acuerdo a nuestra búsqueda) (Tabla 7), ninguno de ellos en ambientes en los que es explícita una biomineralización y de acuerdo a Taxfich (Tavera y Novelo, 2011) en México no existen registros de la especie.

***Pleurocapsa hansgirgiana* (ERCEGOVIC) KOMÁREK Y ANAGNOSTIDIS 1995 [LÁMINA 13 a]**

≡ *Scopulonema hansgirgianum* ERCEGOVIC 1930

Observaciones: GtoRP10, GtoRP16, GtoRP25

Talos de color amarillo intenso, compuestos por agregados de pseudofilamentos. Células agrupadas irregularmente (en las partes basales) o en hileras, donde observó la divergencia del crecimiento de manera pseudodicotómica o lateral. Células elípticas, poligonales redondeadas, jamás esféricas, de contenido homogéneo de color azul grisáceo y de 1.98 a 3.3 µm de ancho. Vainas claramente delimitadas, firmes, sin lamelación evidente, de color amarillo intenso. Se observaron baeocitos abundantes.

Esta especie se encontró en las microbialitas de tipo coliflor en la temporada seca y la lluviosa, y en los oncoides de Rincón de Parangueo (Tabla 6).

Los talos observados difirieron con lo descrito por Komárek y Anagnostidis (1999) para esta especie en las medidas de las células, ya que los autores indicaron que son de 5 a 9 μm de ancho y en el ambiente en el que se encontró al haber sido descrita para la zona de salpicadura de rocas calcáreas del Mar Mediterráneo. De acuerdo a Taxfich (Tavera y Novelo, 2011) no existen registros para México de esta especie y las consultas en bases de datos especializadas no arrojaron ningún resultado (Tabla 7). Paralelamente su sinónimo *Scopulonema hansgirgianum* ERCEGOVIC 1930 ha sido poco registrado.

***Pleurocapsa minor* HANSGIRG 1891 [LÁMINA 13 b-c]**

≡ *Scopulonema minus* (HANSGIRG) GEITLER 1942

POBLACIÓN DE LA JOYA DE YURIRA [LÁMINA 13 b]

Observaciones: GtoJy03, GtoJy05, GtoJy06, GtoJy10

Talos compuestos por pseudofilamentos uni o multiseriados, simples a veces con pseudoramificaciones dicotómicas y en ciertas ocasiones unidos lateralmente. Células de formas diversas (esféricas, elípticas, en forma de barril y poligonales redondeadas) y a veces asimétricas, de contenido homogéneo de color verde-azul, verde olivo claro o gris-violáceo, de 3.3 a 8.8 μm de diámetro. Células con su vaina individual delgada, firme y difluente, incolora o en ciertas ocasiones amarillosa. Se observaron baeocitos esféricos de 2.6 μm de diámetro y grupos (13.2 μm de diámetro) de células elípticas de 5.3 a 6.6 μm de diámetro.

Esta especie se encontró en las microbialitas sumergidas de la Joya de Yuriria, principalmente en la zona verde de la microbialita en la temporada seca y la lluviosa (Tabla 5).

Las características morfológicas observadas correspondieron con la descripción de la especie (Komárek y Anagnostidis, 1999) y difirieron de *P. minor* de Rincón de Parangueo en la textura del contenido celular y las medidas de los baeocitos.

POBLACIÓN DE RINCÓN DE PARANGUEO [LÁMINA 13 c₁₋₂]

Observaciones: GtoRP08zPa, GtoRP10

Talos compuestos por pseudofilamentos multiseriados. Células de formas diversas (esféricas, elípticas, en forma de barril y poligonales redondeadas) y a veces asimétrica, de contenido rugoso de color verde-azul o violeta claro y de 2.4 a 6.8 μm de diámetro. Células con vaina individual delgada, firme e incolora. Se observaron baeocitos esféricos de 1.32 a 2 μm de diámetro (Lámina 13 c₂).

Los talos son escasos en las microbialitas en forma de coliflor durante la temporada seca (Tabla 6).

Las características morfológicas observadas correspondieron con la descripción de la especie (Komárek y Anagnostidis, 1999) y difirieron de *P. minor* de la Joya de Yurira en la textura del contenido celular y las medidas de los baeocitos.

La especie tiene una distribución ecológica y geográfica muy amplia que se refleja en el número de registros obtenidos en las bases de datos especializadas (Tabla 7). La especie ha sido encontrada en el bentos de ríos

(Loza *et al.*, 2013), en tapetes microbianos de aguas termales (Wickstrom y Castenholz, 1978; Freytet y Plet, 1996; Freytet y Verrecchia, 1998; Arif, 1997) en tufas y microbialitas no marinas (Freytet y Plet, 1996; Freytet y Verrecchia, 1998; Couradeau *et al.*, 2011) y en microbialitas de un atolón (Arp *et al.*, 2004).

***Pleurocapsa* sp. [LÁMINA 13 d]**

Observaciones: GtoJy11, GtoJy15

Colonias formadoras de pequeñas costras o grumos pardos negruzcos sobre las microbialitas subaéreas o entre sus recovecos. Talos de color ámbar en la parte más cercana al sustrato y pardo oscuro o negro en la parte periférica, compuestos por grupos de células densamente dispuestas, con una cierta alineación y con un mucílago firme de color amarillo o ámbar. Células esféricas, elípticas o elípticas alargadas de color verde azul pálido o verde amarillento pálido y medidas de entre 1.5 y 4.9 μm . Células con vaina individual firme, no muy gruesa, incolora, ámbar, amarilla o negra grisácea. Los baecitos fueron frecuentes y midieron aproximadamente 0.6 μm .

Esta especie se encontró en la temporada seca y la lluviosa en las microbialitas subaéreas de la Joya de Yurira (Tabla 5).

Esta especie fue morfológicamente cercana a *Pleurocapsa fusca* que se ha encontrado en rocas de lagos no contaminados (Komárek y Anagnostidis, 1999) y a *P. muralis*, descrita a partir de talos de una roca caliza en Quito (Geitler, 1932). Sin embargo tanto las condiciones ecológicas como las medidas de las células de la especie de la Joya de Yuriria no correspondieron a las características de estas especies.

***Radaisia* sp. [LÁMINA 13 e₁₋₃]**

Observaciones: GtoRP08zNe, GtoRP10, GtoRP11, GtoRP16, GtoRP25

Talos amplios (200 μm) de color negro en la superficie y al interior verde pálido, principalmente nematoparenquimatosos y con pseudofilamentos cortos no tan evidentes en el conjunto de la colonia. Vainas de los conjuntos celulares hilanas incoloras o negruzcas. Células de color verde azul pálido, de forma globosa irregular, poligonal angulosa o poligonal redondeada, y con una vaina individual hialina incolora poco evidente al interior del talo. Medidas celulares de 1.5 a 5 μm de ancho. Se observaron células diferenciadas en baecitos aún en la vaina de la célula que los originó y otros (<1 μm) abundantes entre los pseudofilamentos.

Esta especie se encontró en las microbialitas en forma de coliflor en la temporada seca y lluviosa; y en los oncoides de Rincón de Parangueo (Tabla 6).

Radaisia sp. al no haber presentado pseudofilamentos largos puede ser confundida con una especie de *Hydrococcus*, sin embargo la presencia de baecitos la situó en la familia Hyellaceae (Komárek y Anagnostidis, 1999; Tandon *et al.*, 2014). La distinción entre el género *Radaisia* y *Pleurocapsa* es poco clara; la formación de pseudofilamentos que pueden estar ramificados de manera irregular o pseudodicotómica parece ser un carácter diacrítico de *Pleurocapsa* (Komárek y Anagnostidis, 1999) mientras que, de acuerdo a Bourrelly, (1985), las células del talo de *Radaisia* presentan un mucílago común. Estas precisiones, contrastadas con las observaciones, indicaron que efectivamente la especie de Rincón de Parangueo forma parte del género *Radaisia* SAUVAGEAU 1985. Sin embargo, las características ambientales, las medidas y las coloraciones celulares no corresponden con las especies previamente descritas (Frémy, 1929; Gardner, 1927; Komárek y Anagnostidis, 1999). De acuerdo a Taxfich (Tavera y Novelo, 2011) no existen registros

previos de especies del género en México y no se encontraron referencias que registren a sus especies como calcificantes.

MERISMOPEDIACEAE ELENKIN 1933

***Aphanocapsa parasitica* (KÜTZING) KOMÁREK & ANAGNOSTIDIS 1995 [LÁMINA 14 a]**

≡ *Microcystis parasitica* KÜTZING 1843, *Anacystis parasitica* (KÜTZING) TREVISAN 1848, *Microcystis pulvereae* f. *parasitica* (KÜTZING) ELENKIN 1938

Observaciones: GtoJy04, GtoJy05, GtoJy10, GtoJy12

Colonias irregulares y difluentes sobre los filamentos de *Calothrix* sp., compuestas por células dispuestas de manera más o menos densa, en un mucílago incoloro, hialino y difluente. Células esféricas, de color verde pálido y de entre 2 y 2.2 µm de diámetro.

Esta especie fue poco abundante en las microbialitas sumergidas de la Joya de Yuriria en la temporada seca y lluviosa (Tabla 5).

Las poblaciones observadas presentaron un morfología acorde a lo descrito por Komárek y Anagnostidis (1999), sin embargo los autores caracterizaron a la especie como epifítica de plantas en cuerpos de agua no contaminados y consideraron que las poblaciones fuera de Europa son dudosas. En concordancia con la revisión de los registros de la especie, el único país tropical en el que ha sido registrada es Brasil (Fonseca y Rodrigues, 2005; Algarte *et al.*, 2007; Biolo y Rodrigues, 2011; Ferreira *et al.*, 2011).

***Aphanocapsa salina* VORONICHIN 1929 [LÁMINA 14 b]**

≡ *Microcystis salina* (VORONICHIN) ELENKIN 1938

Observaciones: GtoRP11, GtoRP16

Colonias mucilaginosas amorfas, rara vez globosas, compuestas por células pequeñas dispuestas irregularmente en un mucílago incoloro y hialino y a veces difluente. Células esféricas o ligeramente alargadas, de color verde pálido o verde-azul pálido de 1.5 a 1.7 µm de diámetro.

La especie fue observada en las microbialitas en forma de coliflor de Rincón de Parangueo en la temporada lluviosa y en la seca (Tabla 6).

Las poblaciones observadas presentaron una morfología acorde con lo descrito por Komárek y Anagnostidis (1999) a diferencia de las medidas de las células que fueron ligeramente más grandes ya que los autores indicaron que sus medidas son 0.8-1.2 µm de diámetro. *A. salina* ha sido caracterizada, a diferencia de la especie de Rincón de Parangueo, como bentónica de lagos salobres en Europa; sin embargo ha sido encontrada en estromatolitos en Brasil (Silva *et al.*, 2004).

***Aphanocapsa* sp. 1 [LÁMINA 14 c]**

Observaciones: GtoJy04, GtoJy06, GtoJy10

Colonias irregulares globosas y difluentes, compuestas por células muy pequeñas dispuestas en tétradas, en un mucílago amplio incoloro, hialino y difluente. Células esféricas, de color verde pálido y de hasta 1 µm de diámetro.

Aphanocapsa sp. 1 fue poco abundante en las microbialitas sumergidas de la Joya de Yuriria en la temporada lluviosa y la seca (Tabla 5).

Esta especie fue similar a *A. delicatissima* al concordar en medidas y distribución, sin embargo el arreglo en tétradas no es un carácter mencionado por Komárek y Anagnostidis (1999) y es caracterizada como planctónica. Geitler (1932) describió a *A. koordersii*, una especie del género con el arreglo en tétradas similar a lo observado en la Joya de Yurira, sin embargo, las células de *A. koordersii* son mucho más grandes (2.2 a 2.8 µm de diámetro) que lo observado en la Joya de Yuriria y forman parte del fitoplancton.

***Aphanocapsa* sp. 2 [LÁMINA 14 d]**

Observaciones: GtoRP16

Colonias mucilaginosas amorfas compuestas por células laxamente dispuestas por pares o individuales en un mucílago incoloro y hialino con margen firme. Células esféricas o ligeramente alargadas, de contenido homogéneo y de color verde pálido de entre 2 y 3 µm de diámetro. Fue posible distinguir en ciertas partes del talo la vaina amplia y difluente de las células.

Los talos fueron escasos en las microbialitas en forma de coliflor de Rincón de Parangueo durante la temporada lluviosa (Tabla 6).

Esta especie fue cercana morfológicamente a lo descrito por Geitler (1932) para *Aphanocapsa montana* CRAMER 1862 que es considerada como una sinonimia de *Aphanocapsa musicola* (MENEHINI) WILLE 1919 (Komárek y Anagnostidis, 1999). Sin embargo la descripción de *A. musicola* enfatiza la disposición densa de las células en el mucílago y no menciona el arreglo de células individuales o en pares (Anagnostidis y Pantazidou, 1991), caracteres mencionados por Geitler (1932) para *A. montana*. Estas discrepancias de la especie de Rincón de Parangueo con respecto a los caracteres diagnósticos de *A. musicola* sumadas a las escasas observaciones obtenidas no permitieron atribuirle la identidad.

MICROCYSTACEAE ELENKIN 1933

***Chondrocystis schauinslandii* LEMMERMANN 1899 [LÁMINA 14 e₁₋₂]**

Observaciones: GtoRP11

Talos mucilaginosos de color naranja rosado más o menos globosos, más frecuentemente poligonales, compuestos por grupos celulares de 17-25 µm de ancho y delimitados por un mucílago hialino e incoloro firme y evidente. Células dispuestas de manera irregular o más o menos regular formando en ciertas ocasiones arreglos cúbicos o prismáticos. Células esféricas o elípticas, de contenido homogéneo, cromoplasma periférico, de color anaranjado pálido o ambar-amarillo. Medidas celulares de 3 a 5 µm. Cada célula con una vaina individual evidente, hialina incolora (Lámina 14 e₁) o bien negruzca en ciertas partes del talo (Lámina 14 e₂). Se observaron células esféricas muy pequeñas dentro de algunos crecimientos que podrían corresponder a nanocitos.

La especie se observó en las microbialitas en forma de coliflor de Rincón de Parangueo durante la temporada seca (Tabla 6).

Las características morfológicas de la especie de Rincón de Parangueo correspondieron, a diferencia de la coloración negruzca de la vaina individual de algunas células, con lo descrito por Lemmermann (1899) para la especie *Chondrocystis schauinslandii* a partir de crecimientos en el litoral de un cuerpo de agua altamente

salino en la isla de Laysan en Hawaii. Lemmermann (1899) indicó que los talos pueden estar calcificados en las partes basales. Moore y Carter (1923) registraron la presencia de la especie en un lago de agua dulce al norte de Estados Unidos y no existen registros previos de la especie para México (Tavera y Novelo, 2011).

***Chondrocystis dermochroa* (NÄGELI) KOMÁREK & ANAGNOSTIDIS 1995 [LÁMINA 14 f]**

≡ *Gloeocapsa dermochroa* NÄGELI EX KÜTZING 1849

Observaciones: GtoRP11, GtoRP16

Talos de forma más o menos globosa, compuestos por grupos celulares densamente dispuestos de forma poligonal redondeada, delimitados por una vaina no muy amplia, incolora y firme y de +/- 13.6 µm de tamaño. Células elípticas o esféricas, de contenido homogéneo, cromoplasma periférico, de color verde azulado o verde-azul pálido y medidas de 2.6 a 4 µm de diámetro. Cada célula con una vaina individual, incolora y a veces poco evidente.

Esta especie se encontró en las microbialitas en forma de coliflor de Rincón de Parangueo en la temporada lluviosa y la seca (Tabla 6).

Komárek y Anagnostidis (1999) registraron la especie como subaérea de rocas calcáreas con flujos periódicos de agua o en la zona litoral de lagos en Europa central. Loyo Espíndola (2009) y Guiamet *et al.* (2008) la registraron en muros en Chiapas y Quintana Roo respectivamente; y Mulec *et al.* (2007) en estalactitas de una cueva en Eslovenia en las que los autores discutieron su posible participación en la deposición de carbonatos en conjunto con las demás cianoprocariontes de la localidad.

SYNECHOCOCCACEAE KOMÁREK Y ANAGNOSTIDIS 1995

***Aphanothece castagnei* (KÜTZING) RABENHORST 1865 [LÁMINA 15 a]**

≡ *Palmella castagnei* KÜTZING 1846, *Coccochloris castagnei* (KÜTZING) F.E.DROUET & W.A.DAILY 1948

= *Gloeothece heufleri* GRUNOW EX RABENHORST 1865

Observaciones: GtoRP08zPa, GtoRP16, GtoRP25

Talos compuestos por colonias mucilaginosas esféricas irregulares o amorfas de color amarillo pardo a rojizo. Margen del mucílago colonial firme, ligeramente estratificado y más oscuro que en el interior. Células dispuestas de manera irregular y con una vaina individual incolora, amarilla parda u ocre. Células en la periferia de las colonias con disposición más densa y con vaina individual más evidente y usualmente más oscura que en la zona interna. Zona interna de las colonias con células con vainas confluentes y más claras que en la periferia. Células elípticas de color verde pálido a amarillo y medidas sin vaina de 1.5 – 2.5 x 2 – 3.9 µm. Nanocitos abundantes en la periferia de las colonias y de 1µm de ancho aproximadamente.

Aphanothece castagnei fue muy abundante en las microbialitas en forma de coliflor de Rincón de Parangueo y poco frecuente en los oncolitos de las misma localidad (Tabla 6).

Las células de los talos observados en Rincón de Parangueo fueron más pequeñas que lo descrito por Komárek y Anagnostidis (1999), Choudhary (2009) y Loyo Espíndola (2009) quienes indicaron respectivamente que sus medidas son (3.8) 4-8 x (2) 3-4.8 (5.5) µm, 4-8 x 2-3.6 µm y (3) 4-5.3 (8) x (2) 2.6-3.5 (4) µm. La especie ha sido caracterizada como subaérea y posiblemente cosmopolita (Komárek y Anagnostidis, 1999), se ha registrado como parte de la comunidad de suelos (Johansen y St. Clair, 1986), de suelos de arrozales (Tiwari, 1972; Singh, 1977; Choudhary, 2009), de muros calcáreos de monumentos

mayas en México (Loyo Espíndola, 2009, 2015) y de tufas y microbialitas (Cousin y Stackebrandt, 2010; Freytet y Plet, 1996; Freytet y Verrecchia, 1998). Existen también varios registros de la especie como planctónica (Tavera y Novelo, 2011) y de acuerdo a Komárek y Anagnostidis (1999) son identificaciones erróneas. Freytet y Verrecchia (1998) indicaron que la especie ha sido asociada con la precipitación de grandes cristales de calcita.

***Aphanothece cf. saxicola* NÄGELI 1849 [LÁMINA 15 b]**

Observaciones: GtoRP10, GtoRP11

Colonias mucilaginosas esféricas incoloras con margenes firmes, ligeramente estratificados. Células dispuestas de manera irregular y con una vaina individual incolora y frecuentemente difluente. Células elípticas de contenido homogéneo y color verde pálido, con medidas sin vaina de 1.9-2 x 3 µm.

Los talos fueron escasos en las microbialitas en forma de coliflor de Rincón de Parangueo durante la temporada seca (Tabla 6).

Aphanothece saxicola ha sido caracterizada como aerofítica y subaerofítica en rocas húmedas principalmente no calcáreas y Komárek y Anagnostidis (1999) indicaron que los registros tropicales deberían de ser revisados. Estas dos particularidades no permiten afirmar con certeza la identidad de la especie.

De acuerdo a Taxfich (Tavera y Novelo, 2011) existen varios registros de *A. saxicola* para México en ríos, muros húmedos y en canales. Freytet y Verrecchia (1998) la registraron asociada con la precipitación de micritas y Hägele *et al.* (2006) la registraron en la “parte blanda” (no calcificada) de la biopelícula que rodea a los oncoides de un río en Alemania.

***Gloeothece* sp. [LÁMINA 15 c]**

Observaciones: GtoRP16

Colonias mucilaginosas globosas (hasta al menos 37 µm de diámetro), con mucílago común homogéneo, hialino e incoloro, y compuestas por grupos de células (2-4) rodeados por su propio mucílago también hialino, incoloro y homogéneo. Células elípticas o cilíndricas con los ápices redondeados y en ciertos casos ligeramente arqueadas, con contenido celular homogéneo de color verde-amarillo pálido y medidas de 1 – 1.5 x 2 – 3.3 µm. Se observaron pequeñas células esféricas < 1 µm adyacentes a las pocas colonias observadas que podrían ser nanocitos.

Los talos fueron muy escasos en las microbialitas en forma de coliflor en Rincón de Parangueo durante la temporada lluviosa (Tabla 6).

La forma del talo de *Gloeothece* sp. fue similar a lo descrito para *Gloeocapsa sphaerica* GARDNER 1927 encontrada en rocas calcáreas (Gardner, 1927), sin embargo la forma alargada de las células vegetativas de la especie de Rincón de Parangueo permitió atribuir su identidad al género *Gloeothece*. Morfológicamente *Gloeothece* sp. coincidió con lo descrito para *Gloeothece subtilis* SKUJA 1964, pero esta especie es epipélica, metafítica y planctónica (Komárek y Anagnostidis, 1999), lo cual difiere de lo observado en Rincón de Parangueo. Existen varios registros de especies del género *Gloeothece* en microbialitas y tufas (Freytet y Verrecchia, 1998; Cousin y Stackebrandt, 2010; Sanders *et al.*, 2011) y particularmente en microbialitas del Eje Neovolcánico Transversal también (Couradeau *et al.*, 2011).

XENOCOCCACEAE ERCEGOVIC 1932

Chroococidiopsis cf. kashaii FRIEDMANN 1961 [LÁMINA 15 d]

Observaciones: GtoRP01, GtoRP10, GtoRP11, GtoRP16

Talos irregulares compuestos por grupos de dos o más células densamente dispuestas con una vaina común firme, homogénea y hialina de incolora a negra. Células con formas variadas (subesféricas, poligonales redondeadas o ligeramente alargadas), de color verde amarillento con contenido homogéneo y vaina individual incolora o grisácea. Medidas celulares comprendidas entre 1.9 a 4.9 μm de ancho.

La especie fue observada en las microbialitas en forma de coliflor de Rincón de Parangueo en las temporadas lluviosa y seca (Tabla 6).

La población de Rincón de Parangueo es cercana morfológicamente a lo descrito por Friedmann (1961) para *Chroococidiopsis kashaii* con algunas diferencias: el autor indica que la especie tiene pared incolora y con gránulos de cianoficina y su registro proviene de cuevas cársticas con alta concentración de nitrógeno (Friedmann, 1962).

Chroococidiopsis kashaii ha sido registrada en España (Asencio y Aboal, 2001, 2004; Uher *et al.*, 2005), Grecia (Lamprinou *et al.*, 2012) e Israel (Friedmann, 1961, 1962; Wasser *et al.*, 1995; Vinogradova *et al.*, 1998; Tsarenko *et al.*, 2000; Vinogradova *et al.*, 2000) y se ha encontrado en muros y en cuevas de manera epilítica (Friedmann, 1961, 1962; Wasser *et al.*, 1995; Vinogradova *et al.*, 1998, 2000; Lamprinou *et al.*, 2012) y fisurícula (Asencio y Aboal, 2001; Uher *et al.*, 2005). No se conocen registros para México (Tavera y Novelo, 2011) y a nivel mundial no existen registros previos en microbialitas o en ambientes en los que ocurra explícitamente una biomineralización.

Chroococidiopsis fissurarum (ERCEGOVIĆ) KOMÁREK & ANAGNOSTIDIS 1995 [LÁMINA 15 e-f]

≡ *Pleurocapsa fissurarum* ERCEGOVIC 1932

Observaciones: GtoRP10, GtoRP11, GtoRP16, GtoRP25

Talo compuesto por familias de mucílago incoloro, hialino, firme y evidente, y menos frecuentemente subcolonias con mucílago rosado hialino. Subfamilias más o menos globosas y compuesta de 8 (¿menos?) a muchas más células densamente dispuestas, en ciertas ocasiones con un aparente alineamiento que forma una cuadrícula. Células elipsoidales, poligonales redondeadas y a veces ligeramente alargadas, de color verde a verde amarillo y medidas de entre 2 y 4 μm de ancho. Células con vaina individual incolora muy poco evidente. Baeocitos presentes.

Esta especie se encontró de manera abundante en las microbialitas en forma de coliflor en la temporada seca y lluviosa, y en las oolitas de Rincón de Parangueo (Tabla 6). Sus características morfológicas corresponden con lo descrito por Komárek y Anagnostidis (1999) a excepción de la coloración rosada de algunas subcolonias.

Se obtuvieron varios cultivos monoespecíficos de esta especie en medios BG-11 y BG-11RP sólidos. Es interesante mencionar que a pesar de formar talos aparentemente firmes, el roce de las colonias con un objeto rígido provoca la descomposición y dispersión de las subcolonias. Esto sugiere que la especie en Rincón de Parangueo probablemente sea desplazada fácilmente en las fisuras de las microbialitas.

La especie ha sido caracterizada como fisurícula en rocas calcáreas en la zona supralitoral (Komárek y Anagnostidis, 1999) y endolítica en muros por Orava (2009). Silva *et al.* (2004) registraron la especie en estromatolitos de Brasil. De acuerdo a la base de datos de Taxfich (Tavera y Novelo, 2011) no existen registros previos para México.

***Chroococcidium gelatinosum* GEITLER 1933 [LÁMINA 16 a]**

≡ *Chroococcopsis gelatinosa* (GEITLER) BOURRELLY 1970

Observaciones: GtoRP10, GtoRP11, GtoRP16

Talo compuesto por células de distintos tamaños. Células organizadas en grupos de 2-4-8, delimitados por un mucílago incoloro definido. Células de color verde claro ligeramente amarillo, de contenido homogéneo, de forma elíptica o poligonal por el contacto con otras células de la misma familia. Cada célula con vaina individual incolora y con medidas sin vaina de 1.7-2.9 µm x 2.9-4 µm de ancho. Nanocitos esféricos de 1.9 µm de diámetro.

Esta especie se encontró en las microbialitas en forma de coliflor de Rincón de Parangueo en la temporada seca y la lluviosa (Tabla 6).

Las poblaciones observadas son muy similares en cuanto a ambiente, morfología y medidas a lo descrito por Tavera y Komárek (1996), sin embargo Geitler y Ruttner (1935) caracterizaron a la especie con células más grandes (10 a 18 µm de diámetro).

Chroococcidium gelatinosum ha sido registrada sobre plantas sumergidas o en rocas calcáreas de agua dulce, en lagos de cráter de Indonesia y en México, particularmente en las microbialitas de Alchichica, sin tener aparentemente ninguna participación en la precipitación de minerales (Tavera y Komárek, 1996). Montejano *et al.* (2005) la registraron como una especie tropical.

NOSTOCALES CAVALIER-SMITH 2002

NOSTOCACEAE EICHLER 1886

***Nostoc* sp. [LÁMINA 16 b-c₁₋₃]**

Observaciones: GtoRP01, GtoRP10, GtoRP11, GtoRP16, GtoRP25

Talos compuestos por colonias globosas o amorfas microscópicas, rodeadas por una vaina hialina de incolora a amarillenta y a veces rugosa. Filamentos dispuestos de manera más o menos laxa, curvados regularmente y sin tener aparentemente un acomodo particular, ni una orientación específica en el interior del mucílago común. Filamentos con vaina evidente, en ciertos casos con gránulos oscuros que confieren a la colonia una coloración parda oscura. Células esféricas o ligeramente oblongas, sin aerotopos, de color verde azulado. Algunas células en cultivo con contenido grumoso. Medidas celulares de 3.9 µm de diámetro en las observaciones de campo y en cultivo células más pequeña de hasta 2 µm de diámetro. Heterocitos elipsoidales o rectangulares muy redondeados y en posición intercalar o terminal con medidas de 4 x 5.89 µm. Fases aseriadas presentes en la localidad (Lámina 16 c₂₋₃).

La especie fue abundante en las microbialitas de tipo coliflor en las temporadas lluviosa y seca, y en los oncoides de Rincón de Parangueo (Tabla 6).

Las observaciones de la especie no concuerdan con lo previamente registrado (Komárek, 2013), por lo que son necesarios mayores tratamientos en cultivo para observar los acinetos de la especie y otras fases del ciclo de vida, así como complementar estos resultados con caracterizaciones moleculares. El género *Nostoc* ha sido frecuentemente registrado en tufas y microbialitas continentales (ej. Défarge *et al.*, 1994; Freytet y Plet, 1996; Freytet y Verrecchia, 1998; Santos *et al.*, 2010; Sanders *et al.*, 2011; Beraldi-Campesi *et al.*, 2012).

RIVULARIACEAE BORNET Y FLAHAULT 1886

***Calothrix* sp. [LÁMINA 16 d-f]**

Observaciones: GtoJy03, GtoJy04, GtoJy05, GtoJy10, GtoJy12, GtoJy14

Talos formadores de tapetes verdes evidentes a simple vista o compuestos por filamentos dispuestos radialmente difíciles de observar a simple vista, sobre microbialitas sumergidas o en la zona de salpicadura. Filamentos largos y rectos de hasta 300 μm de largo y de 12.5 a 22 μm de grosor, rara vez atenuados, únicamente en filamentos muy jóvenes. Filamentos con disposición densa y perpendicular al sustrato cuando abundantes, y dispersos o unidos por la parte basal cuando poco abundantes. Vaina laminada, incolora, amarilla o parda y en ciertos casos anillada. Tricomas engrosados en la parte basal de 8 a 10 μm de grosor, con atenuamiento continuo y a veces con pelo apical. Tricomas con uno o varios heterocitos basales. Cuando se observó una amplia densidad de filamentos, se observaron también heterocitos intercalares seguidos por un tricoma espiraloide que posiblemente haya sido el resultado de la germinación de hormogonios que no fueron liberados. Células de 3 μm de largo, de color verde-azul con contenido granuloso, cromoplasma periférico y con o sin constricción. Heterocitos esféricos, cónicos o cilíndricos. Células necridiales frecuentes. Propagación por medio de hormogonios principalmente, aunque se observaron estructuras que posiblemente hayan sido hormocitos al tener la pared muy engrosada. Se observaron, en ejemplares de cultivo, unas estructuras cilíndricas ligeramente engrosadas en posición basal después del o los heterocitos y que podrían ser acinetos inmaduros.

Esta especie fue la más abundante en las microbialitas sumergidas de la Joya de Yuriria en las temporadas lluviosa y seca (Tabla 5). Presentó depósitos minerales entre los filamentos, y las vainas basales y las células basales de los tricomas se encontraron posiblemente mineralizados (Lámina 3 y Lámina 4c).

Las observaciones de esta especie no concordaron con lo registrado para las especies del género (Komárek, 2013), por lo que es necesario complementarlas con una caracterización molecular que permitirá discernir su identidad. Al haber presentado posiblemente acinetos (Lámina 16 f.), la especie podría formar parte de un clado genético distinto y cuyos miembros se encuentran usualmente sumergidos (excepto *C. capitularis* y *C. santapau* que se encuentran en rocas húmedas y en el mucilago de otras algas respectivamente) (Komárek, 2013).

Existen varias localidades continentales en las que se ha registrado la presencia de especies de *Calothrix* en microbialitas y tufas (Walter *et al.*, 1973; Freytet y Plet, 1996; Tavera y Komárek, 1996; Ferris *et al.*, 1997; Freytet y Verrecchia, 1998; Santos *et al.*, 2010; Foster y Green, 2011; Beraldi-Campesi *et al.*, 2012).

OSCILLATORIALES CAVALIER-SMITH 2002

PHORMIDIACEAE ANAGNOSTIDIS Y KOMÁREK 1988

***Phormidium papyraceum* GOMONT EX GOMONT 1892 [LÁMINA 17 a-b]**

≡ *Lyngbya papyracea* (GOMONT EX GOMONT) P.A.C.SENNA 1983

= *Oscillatoria papyracea* C.AGARDH 1824

Observaciones: GtoRP25

Filamentos largos a veces curvados y entrelazados entre ellos de manera laxa. Vainas delgadas, incoloras, hialinas y firmes, que asemejan tubos de papel. Tricomas verdes de 3.5 µm de ancho. Células ligeramente constreñidas, sin gránulos en los septos, isodiamétricas de 3.5 µm con contenido celular reticular característico del arreglo de tilacoides en el género. Células apicales cónicas sin caliptra. Se observaron varios hormogonios.

Se obtuvo el cultivo de la especie [Ec/AC-GtoRP025-010314] en medio sólido BG-11. Los filamentos en cultivo crecieron más curvados que en las poblaciones silvestres, llegaron a medir 7 µm de ancho y las células presentaron gránulos distribuidos irregularmente.

La especie fue observada en los oncoides de Rincón de Parangueo (Tabla 6).

Esta especie es descrita como subaerofítica y cosmopolita (Komárek y Anagnostidis, 2005), ha sido frecuentemente registrada de acuerdo a nuestra búsqueda (Tabla 7) y aunque no ha sido previamente encontrada en microbialitas, lo ha sido en aguas termales de Bulgaria en donde participa en la precipitación de carbonatos (Lukavský *et al.*, 2011).

PSEUDANABAENACEAE ANAGNOSTIDIS Y KOMÁREK 1988

***Geitlerinema amphibium* (AGARDH EX GOMONT) ANAGNOSTIDIS 1989 [LÁMINA 17 c]**

≡ *Lyngbya amphibia* (C.AGARDH) HANS GIRG 1884, *Oscillatoria amphibia* C.AGARDH EX GOMONT 1892, *Lyngbya amphibia* (C.AGARDH) HANS GIRG EX GOMONT 1892, *Lyngbya laminosa* var. *amphibia* (C.AGARDH) HANS GIRG EX ELENKIN 1949, *Phormidium amphibium* (C.AGARDH EX GOMONT) ANAGNOSTIDIS & KOMÁREK 1988

= *Oscillatoria amphibia* f. *contorta* G.S.WEST 1909, *Oscillatoria amphibia* f. *circinata* ANAGNOSTIDIS 1961, *Geitlerinema unigranulatum* (R.N.SINGH) J.KOMÁREK & M.T.P.AZEVEDO 2000

Observaciones: GtoJy04, GtoJy14

Filamentos de color verde azul, rectos o irregularmente curvos. Tricomas de (1.32)-2 µm de ancho, con una vaina a veces poco evidente, hialina, incolora y no estratificada. Constricciones en los septos ausentes, atenuación del filamento ausente y caliptra ausente. Células de 2 a 2.5 veces más largas que anchas, de contenido homogéneo o ligeramente granuloso, de color verde azul y con 2 gránulos de cada lado de los septos. Células apicales redondeadas.

Los filamentos fueron poco frecuentes en las microbialitas sumergidas de la Joya de Yuriria en la época lluviosa (Tabla 5).

Esta especie es probablemente considerada como cosmopolita y principalmente perifítica en cuerpos de agua dulce (Komárek y Anagnostidis, 2005). En México ha sido registrada en el Estado de México, Puebla, Querétaro y Chiapas en distintos ambientes acuáticos como canales y lagos, en suelos y en muros (Tavera y Novelo, 2011; Loyo Espíndola, 2015). De acuerdo con nuestra revisión, no existen registros de la especie en ambientes donde ocurra una biomineralización.

***Leibleinia epiphytica* (HIERONYMUS) COMPÈRE 1985 [LÁMINA 17 d]**

≡ *Lyngbya epiphytica* HIERONYMUS 1898

Observaciones: GtoJy03, GtoJy04, GtoJy05, GtoJy10, GtoJy12, GtoJy14

Filamentos solitarios o en pequeños grupos entorno a los filamentos de *Calothrix* sp. Ancho de filamentos de 1.3 a 2 μm , con una vaina incolora y hialina generalmente muy evidente. Tricomas con células verde pálido, isodiamétricas o ligeramente más largas que anchas de 1.2-2.6 μm , tenuemente constreñidas y con cromoplasma periférico. Células apicales redondeadas, sin atenuación y sin caliptra.

Esta especie fue recurrentemente observada en las microbialitas sumergidas en la Joya de Yurira en la temporada seca y la lluviosa (Tabla 5).

De acuerdo con Komárek y Anagnostidis (2005) esta especie es cosmopolita y se encuentra frecuentemente como epífita sobre filamentos de *Calothrix* lo que coincide con lo que se observó en la Joya de Yurira. De acuerdo con el breve análisis bibliométrico realizado, la mayoría de los registros de la especie ha sido de países tropicales y subtropicales y la mayoría la registró como perifítica o epifítica aunque existen registros de la especie como epilítica (Sorokovikova *et al.*, 2013), aerofítica (Давыдов, 2014), marina bentónica (Lein *et al.*, 1999) y edáfica (Давыдов, 2014). La especie ha sido registrada en distintas localidades en México (Tavera y Novelo, 2011). No se le ha atribuido una participación particular con respecto a la precipitación mineral.

***Leptolyngbya* sp. 1 [LÁMINA 17 e]**

Observaciones: GtoRP10, GtoRP11

Filamentos en grupos principalmente amplios, dispuestos de manera más o menos paralela. Vainas muy delgadas, firmes, hialinas e incoloras. Tricomas de 1 μm de grosor, constricciones ausentes o muy tenues, granulaciones en los septos ausentes, ápices rectos y sin caliptra. Células de 3 a 5 veces más largas que anchas y hasta 5 μm de largo. Células apicales redondeadas.

Esta especie se encontró en las microbialitas de tipo coliflor de Rincón de Parangueo en la temporada seca (Tabla 6), en frecuentes ocasiones cercana a *Schizothrix* sp.

La especie fue similar morfológicamente a *L. treleasei* (GOMONT) ANAGNOSTIDIS & KOMÁREK 1988 y a *L. orientalis* (G.S.WEST) ANAGNOSTIDIS & KOMÁREK 1988 siendo esta última la más cercana en medidas y con registros en países tropicales (Komárek y Anagnostidis, 2005). Es frecuente encontrar especies de este género en tufas y microbialitas no marinas (Défarge *et al.*, 1994; Freytet y Verrecchia, 1998; Sprachta *et al.*, 2001; Abed *et al.*, 2003; Gischler *et al.*, 2008; Cousin y Stackebrandt, 2010; Santos *et al.*, 2010; Couradeau *et al.*, 2011; Foster y Green, 2011; Zippel y Neu, 2011; Beraldi-Campesi *et al.*, 2012).

***Leptolyngbya* sp. 2 [LÁMINA 17 f]**

Observaciones: GtoRP25

Talos de color rosado con filamentos entremezclados irregularmente entre ellos de entre 3 y 4 μm de diámetro. Vainas evidentes, más o menos gruesas, firmes, incoloras y hialinas. Tricomas con constricciones en los septos sin granulaciones, sin atenuación, células apicales redondeadas y de 2.5 μm de diámetro. Células isodiamétricas o ligeramente más largas que anchas (hasta 3 μm de largo) de contenido celular homogéneo verde-amarillo pálido. Células necridiales eventuales.

Esta especie se encontró en los oncoides de Rincón de Parangueo (Tabla 6).

Esta especie fue cercana morfológicamente a *Leptolyngbya cebennensis* (GOMONT) UMEZAKI ET M. WATANABE 1994 y a *L. compacta* (KÜTZING EX HANSGIRG) KOMÁREK IN ANAGNOSTIDIS 2001. Difirió de la primera en el arreglo de los filamentos que de acuerdo a las descripciones e ilustraciones de Gomont (1899) y Komárek y Anagnostidis (2005) están enlazados o bien paralelos; y de la segunda por sus ligera o ausente constricción en los septos de los tricomas y en las medidas que son ligeramente más pequeñas (1.5 a 2.5 μm de diámetro) que lo encontrado en Rincón de Parangueo (Komárek y Anagnostidis, 2005). Ambas especies han sido descritas como subaerofíticas en rocas húmedas y otros sustratos (Komárek y Anagnostidis, 2005). Fue posible distinguir esta especie de la otra del género *Leptolyngbya* de la localidad por el arreglo de los filamentos en los talos, el grosor de las vainas, la constricción y las medidas de las células. Es frecuente encontrar especies de este género en tufas y microbialitas no marinas (Défarge *et al.*, 1994; Freytet y Verrecchia, 1998; Sprachta *et al.*, 2001; Abed *et al.*, 2003; Gischler *et al.*, 2008; Cousin y Stackebrandt, 2010; Santos *et al.*, 2010; Couradeau *et al.*, 2011; Foster y Green, 2011; Zippel y Neu, 2011; Beraldi-Campesi *et al.*, 2012).

SCHIZOTRICHACEAE EX GOMONT 1892

***Schizothrix arenaria* GOMONT 1892 [LAMINA 18 a-b]**

= *Scytonema arenarium* BERKELEY 1839

Observaciones: GtoRP11, GtoRP25

Cultivo con un crecimiento bien desarrollado de talos conformados por tricomas desnudos, laxamente dispuestos, enroscados. En ciertos casos, filamentos con varios tricomas (carácter diacrítico de la familia). Vainas hialinas, incoloras, firmes y con un margen irregular. Talos silvestres (en los oncólitos) de filamentos escasos y compuestos por un solo tricoma con vainas firmes, hialinas e incoloras. Sin pseudoramificaciones. Tricomas de color verde-azul o verde-azul pálido, de 1.2 a 1.8 μm de ancho. Células de entre 2 y 3 veces más largas que anchas y distintivamente constreñidas. En cultivo algunas células con uno o dos gránulos sin regularidad en su posición. Célula apical cónica.

La identificación de la especie y su descripción se logró gracias a la obtención del cultivo en medio BG-11RP sólido proveniente de microbialitas en forma de coliflor de Rincón de Parangueo de la temporada seca, a pesar de no haber detectado la especie en las preparaciones de esas muestras. Se observaron filamentos escasos en los oncoides de la misma localidad (Tabla 6).

La presencia de gránulos al interior de las células ha sido registrado en estudios de cultivo de la especie (Baker y Bold, 1970) aunque no sea un carácter indicado en la descripción original (Gomont, 1892; Komárek y Anagnostidis, 2005). *Schizothrix arenaria* se distinguió de *Schizothrix* sp. de Rincón de Parangueo por tener células más grandes y usualmente por no conformar filamentos con varios tricomas. Los tricomas de *S. arenaria* en la localidad pudieron ser distinguidos de los de *Leptolyngbya* sp. 1 al ser más grandes, con constricciones en los septos y no encontrarse en crecimientos importantes con filamentos paralelos.

Komárek y Anagnostidis (2005) caracterizaron a *S. arenaria* como subaerofítica en suelos, rocas y clastos (posiblemente calcáreos) húmedos y sobre tufas y semi-cuevas en cascadas. Existen registros de la especie, entre otros, en ambientes salinos (Rothschild y Mancinelli, 2001; Iespa y Iespa, 2009) y en estromatolitos en Brasil (Silva e Silva *et al.*, 2007; Silva *et al.*, 2013).

***Schizothrix* sp. [LÁMINA 18 c-d]**

Observaciones: GtoRP01, GtoRP011

Filamentos largos de color verde evidentes entre gránulos y fragmentos líticos y entrelazados entre ellos. Vaina amplia, firme e incolora con una fina lamelación a veces poco evidente. Filamentos de hasta aproximadamente 10 tricomas con un ligero enrollamiento. Tricomas de color verde y con células más largas que anchas, a veces isodiamétricas, con una ligera constricción en los septos. Medidas de entre 4.9 y 7.8 μm de largo por 2.6 a 3.6 μm de ancho con cromoplasma periférico. Célula apical cónica. Cada tricoma con una delgada vaina individual incolora.

La especie se observó en las microbialitas en forma de coliflor de Rincón de Parangueo en la temporada seca y lluviosa (Tabla 6).

Esta especie fue cercana morfológicamente a *Schizothrix dailyi* DROUET 1943 sin embargo no presentó un contenido celular granuloso como la describe Drouet (1943), sus células fue ligeramente más largas y sus células apicales son claramente cónicas. Varias de las especies de este género se han encontrado incrustadas en carbonato de calcio (subgénero: *Inactis*) (Komárek y Anagnostidis, 2005) y varias han sido observadas en tufas y microbialitas no marinas (Drouet, 1943; Walter *et al.*, 1973; Freytet y Plet, 1996; Freytet y Verrecchia, 1998; Sanders *et al.*, 2011).

Tabla 7. NÚMERO DE REGISTROS OBTENIDOS EN LAS BÚSQUEDAS DE LAS ESPECIES IDENTIFICADAS EN LAS COLECCIONES WEB OF SCIENCE (WoS) (Thomson Reuters, 2014, 2015), EBSCOHOST (EBSCO Industries, Inc., 2014, 2015), GEOBASE Y GEOREF (Elsevier B.V., 2014, 2015), GOOGLESCHOLAR (Google Inc., 2014, 2015) Y TAXFICH (Tavera y Novelo, 2011).

| TÉRMINO DE BÚSQUEDA | FECHA | EBSCOHOST | GEOBASE Y GEOREF | GOOGLE SCHOLAR | TAXFICH | WoS |
|-------------------------------------|------------|-----------|------------------|----------------|---------|-----|
| <i>Aphanocapsa castagnei</i> | 25/03/2015 | 0 | 0 | 7 | 17 | 1 |
| <i>Aphanocapsa parasitica</i> | 25/06/2014 | 1 | 0 | 36 | 0 | 3 |
| <i>Aphanocapsa salina</i> | 25/03/2015 | 1 | 1 | 21 | 0 | 8 |
| <i>Aphanothece saxicola</i> | 10/03/2015 | 1 | 3 | 205 | 14 | 13 |
| <i>Chlorogloea cauhtemocii</i> | 22/06/2014 | 0 | 0 | 3 | 4 | 0 |
| <i>Chondrocystis dermochroa</i> | 22/06/2014 | 0 | 0 | 23 | 1 | 0 |
| <i>Chondrocystis schauinslandii</i> | 18/03/2015 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 |
| <i>Chroococciopsis fissurarum</i> | 23/06/2014 | 0 | 0 | 11 | 0 | 0 |
| <i>Chroococciopsis kashaii</i> | 23/06/2014 | 3 | 1 | 51 | 0 | 5 |
| <i>Chroococcidium gelatinosum</i> | 23/06/2014 | 0 | 0 | 4 | 2 | 0 |
| <i>Chroococcus minor</i> | 03/07/2014 | 33 | 6 | 458 | 41 | 26 |
| <i>Entophysalis atrata</i> | 22/06/2014 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 |
| <i>Geitlerinema amphibium</i> | 20/03/2015 | 9 | 1 | 276 | 6 | 21 |
| <i>Gloeocapsopsis cyanea</i> | 13/01/2015 | 0 | 0 | 9 | 1 | 0 |
| <i>Leibleinia epiphytica</i> | 25/06/2014 | 4 | 0 | 50 | 8 | 3 |
| <i>Phormidium papyraceum</i> | 23/06/2014 | 7 | 1 | 95 | 20 | 7 |
| <i>Pleurocapsa fusca</i> | 08/04/2015 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 |
| <i>Pleurocapsa hansgirgiana</i> | 22/06/2014 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pleurocapsa minor</i> | 22/06/2014 | 21 | 2 | 225 | 24 | 7 |
| <i>Radaisia</i> | 20/01/2015 | 4 | 0 | 58 | 0 | 1 |
| <i>Schizothrix arenaria</i> | 10/03/2015 | 0 | 0 | 134 | 8 | 1 |

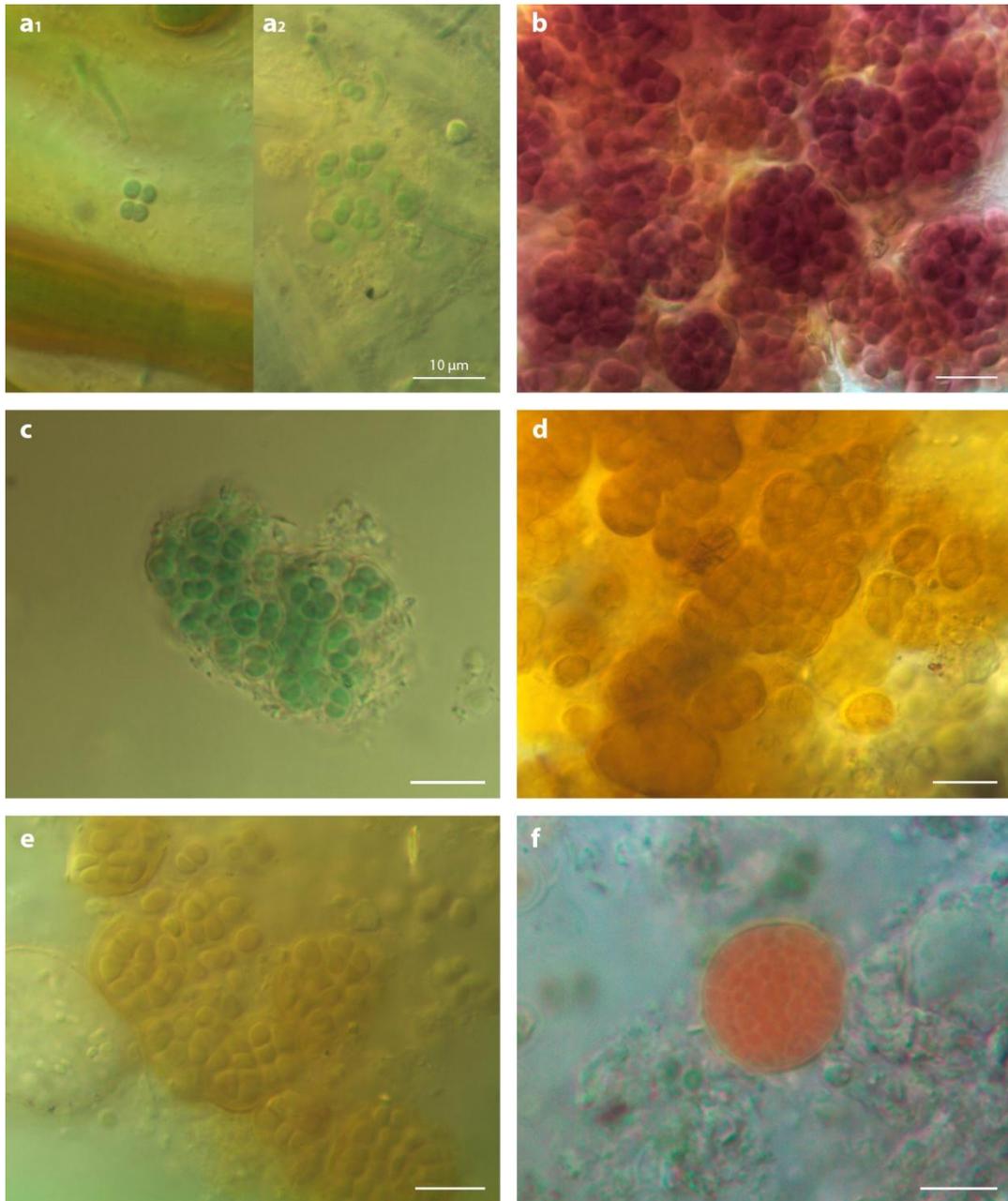


Lámina 11. **a₁₋₂.** *Chroococcus minor* (KÜTZING) NÄGELI 1849 **b.** *Cyanosarcina* sp. **c.** *Gloeocapsopsis cyanea* (KRIEGER) KOMÁREK Y ANAGNOSTIDIS 1994 **d - e.** *Gloeocapsopsis* sp. 1 **f.** Posibles nanocitos de *Gloeocapsopsis* sp. 1 aledaños a los talos. Microscopía fotónica con contraste de diferencia de interferencias. Las barras indican 10 μ m.

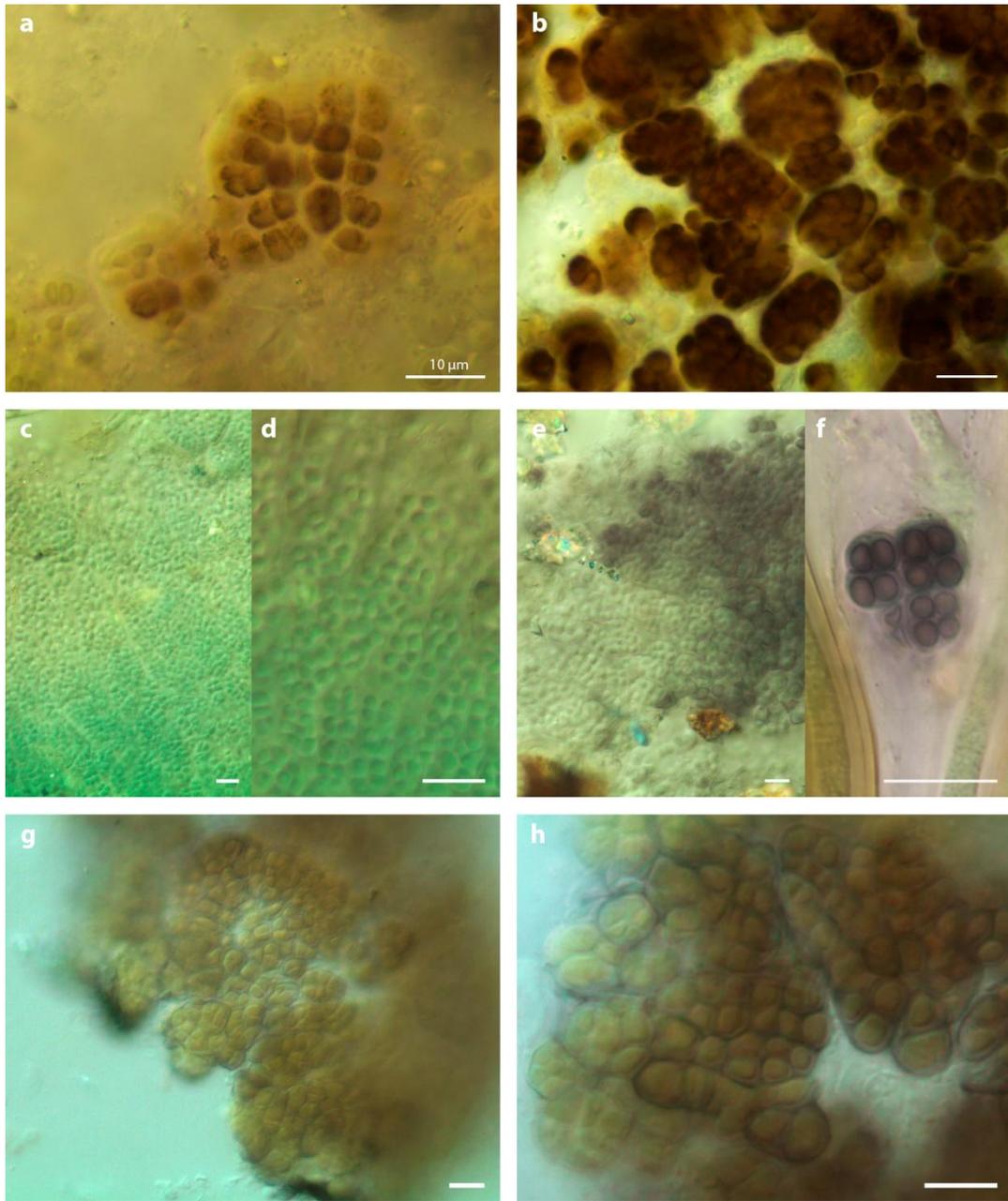


Lámina 12. a-b. *Gloeocapsopsis* sp. 2: **a.** talo con poca densidad de gránulos pardos en la vaina, **b.** talo con gran densidad de gránulos pardos en la vaina. **c-d.** *Chlorogloea cuauhtemocii* KOMÁREK Y MONTEJANO 1994 **e-f.** *Entophysalis atrata* TAVERA Y KOMÁREK 1996 **g-h.** *Pleurocapsa fusca* GODWARD 1937. Microscopía fotónica con contraste de diferencia de interferencias. Las barras indican 10 µm.

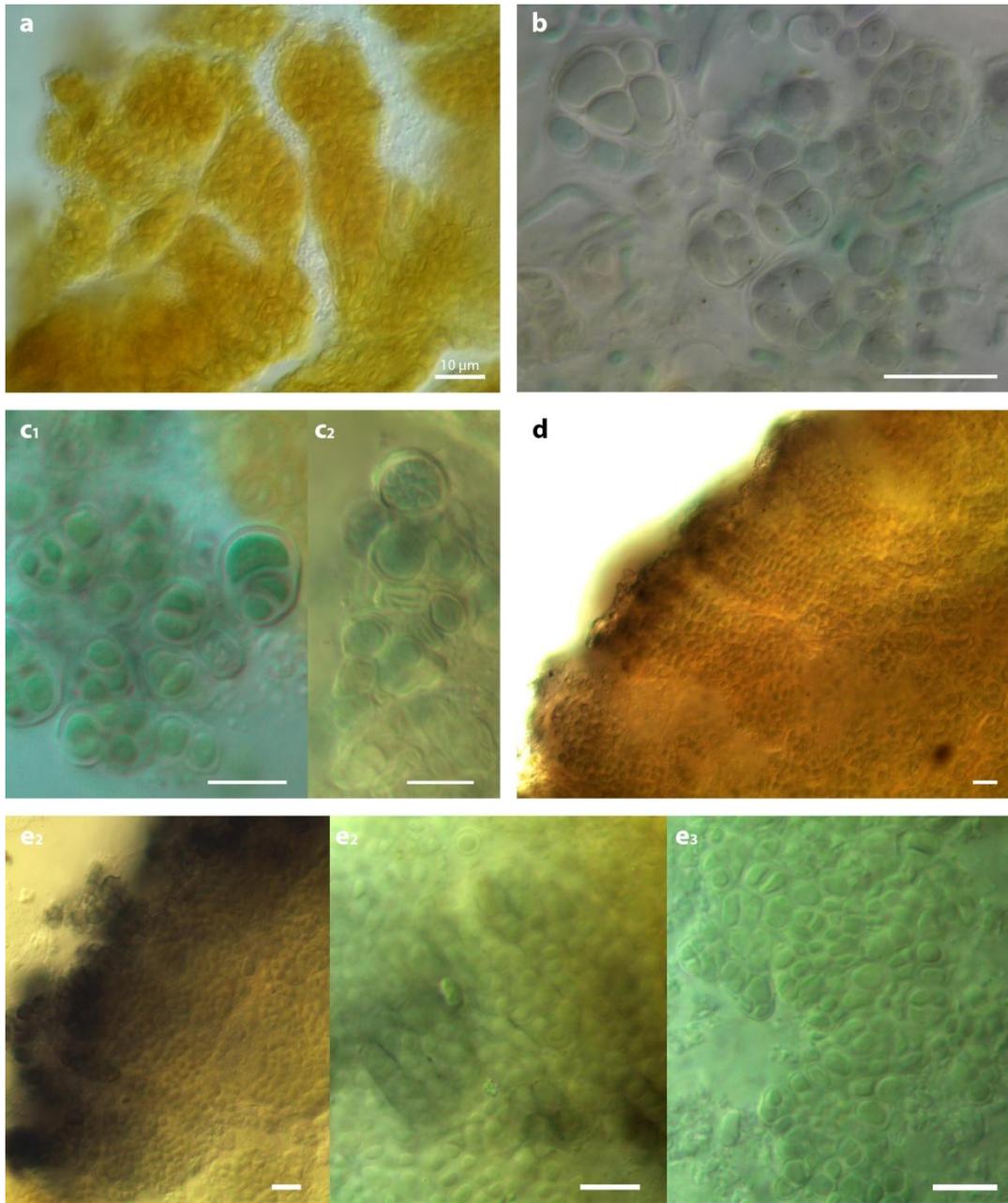


Lámina 13. **a.** *Pleurocapsa hansgirgiana* (ERCEGOVIC) KOMÁREK Y ANAGNOSTIDIS 1995; **b,** **c₁** y **c₂.** *Pleurocapsa minor* HANSGIRG 1891, población de la Joya de Yuriria (**b**), población de Rincón de Parangueo (**c₁₋₂**); **d.** *Pleurocapsa* sp. **e₁₋₃.** *Radaisia* sp. Microscopía fotónica con contraste de diferencia de interferencias. Las barras indican 10 µm.

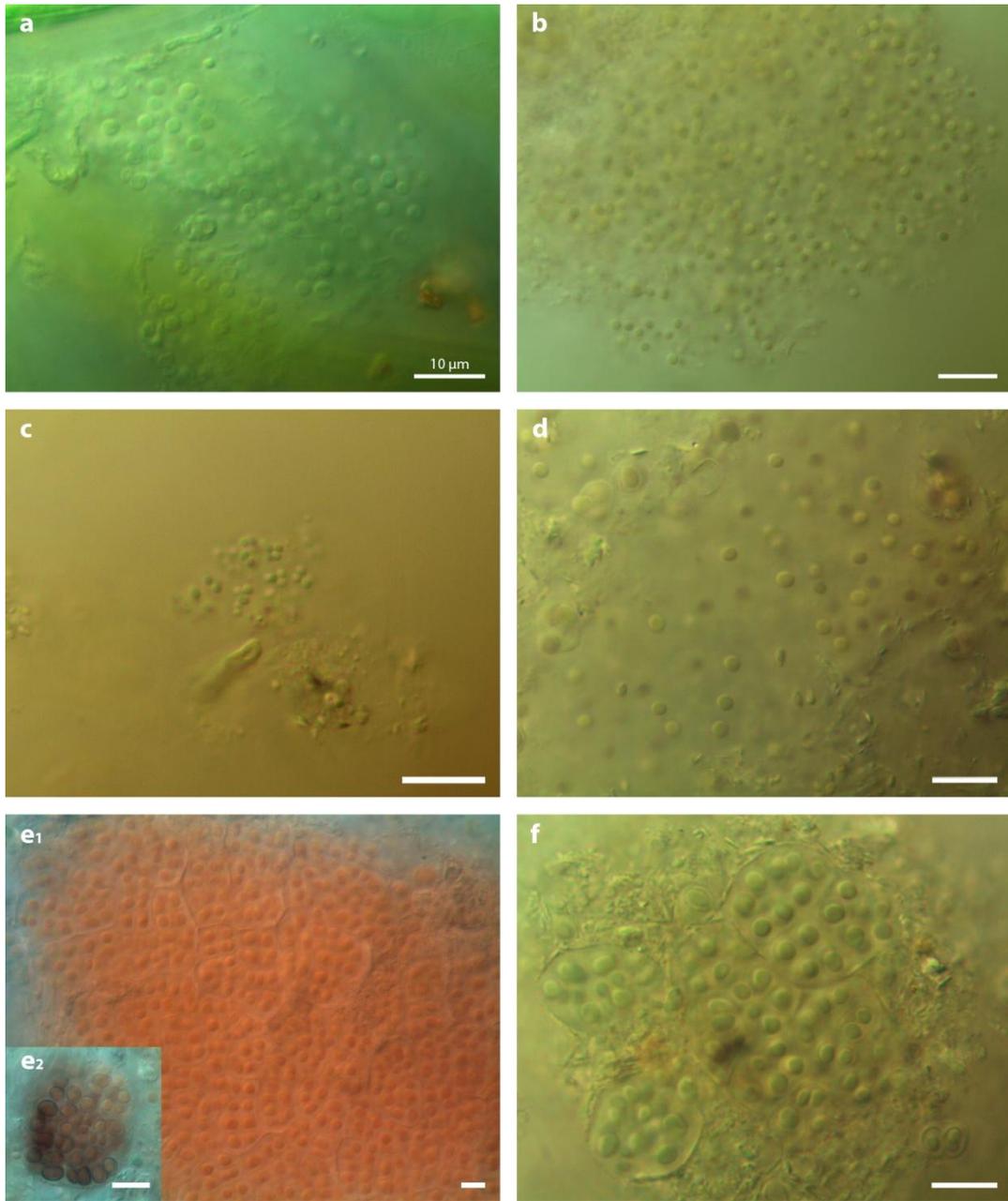


Lámina 14. **a.** *Aphanocapsa parasitica* (KÜTZING) KOMÁREK & ANAGNOSTIDIS 1995 **b.** *Aphanocapsa salina* VORONICHIN 1929 **c.** *Aphanocapsa* sp. 1 **d.** *Aphanocapsa* sp. 2 **e₁₋₂.** *Chondrocystis schauinslandii* LEMMERMANN 1899 **f.** *Chondrocystis dermochroa* (NÄGELI) KOMÁREK & ANAGNOSTIDIS 1995. Microscopía fotónica con contraste de diferencia de interferencias. Las barras indican 10 μ m.

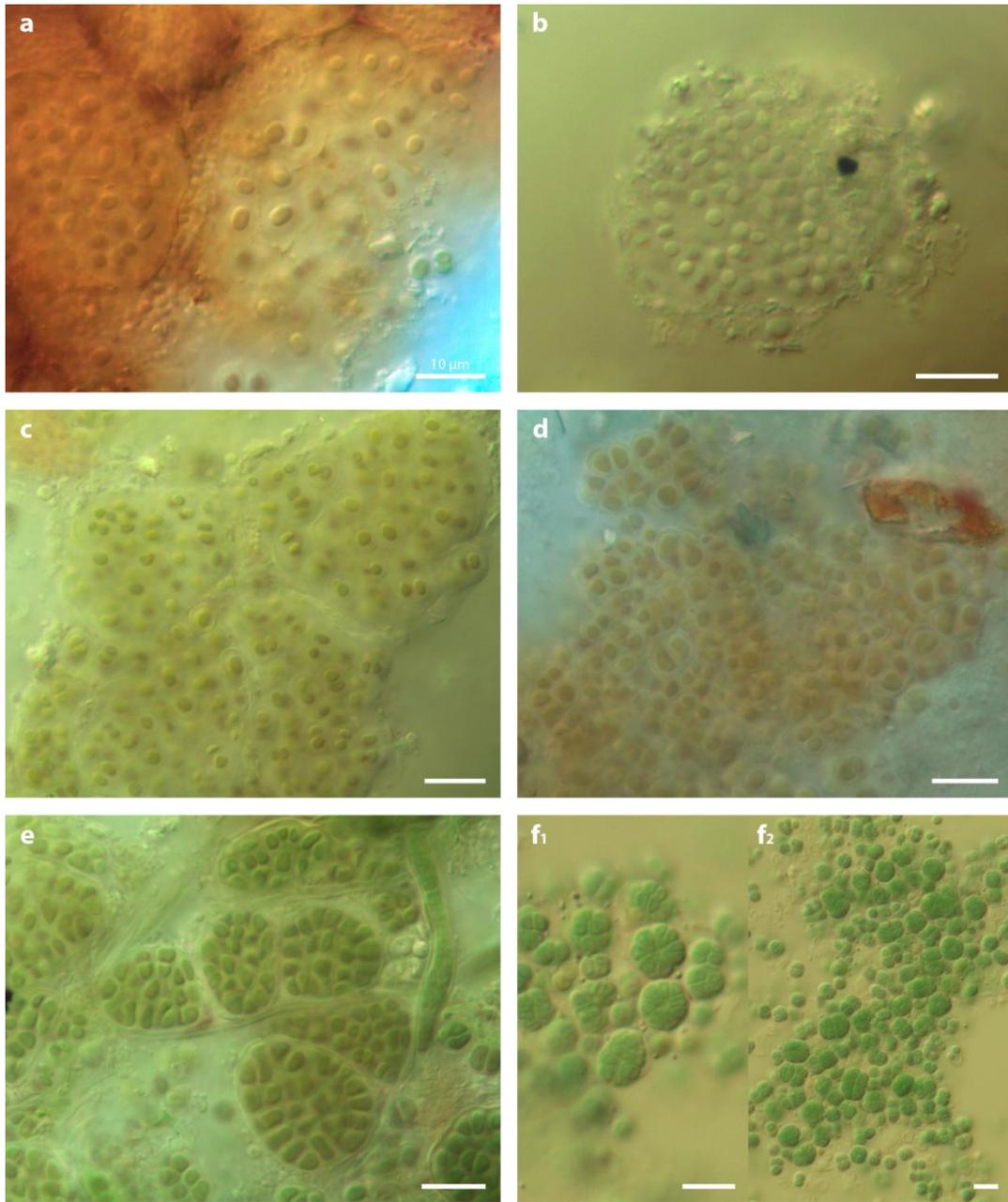


Lámina 15. **a.** *Aphanothece castagnei* (KÜRTZING) RABENHORST 1865 **b.** *Aphanothece* cf. *saxicola* NÄGELI 1849 **c.** *Gloeotheca* sp. **d.** *Chroococidiopsis* cf. *kashaii* FRIEDMANN 1961 **e-f.** *Chroococidiopsis fissurarum* (ERCEGOVIĆ) KOMÁREK & ANAGNOSTIDIS 1995. Se observa en **e** los talos de las muestras de Rincón de Parangueo y en **f₁₋₂** los talos en cultivo con su tipo de división celular característico del género. Microscopía fotónica con contraste de diferencia de interferencias. Las barras indican 10 µm.

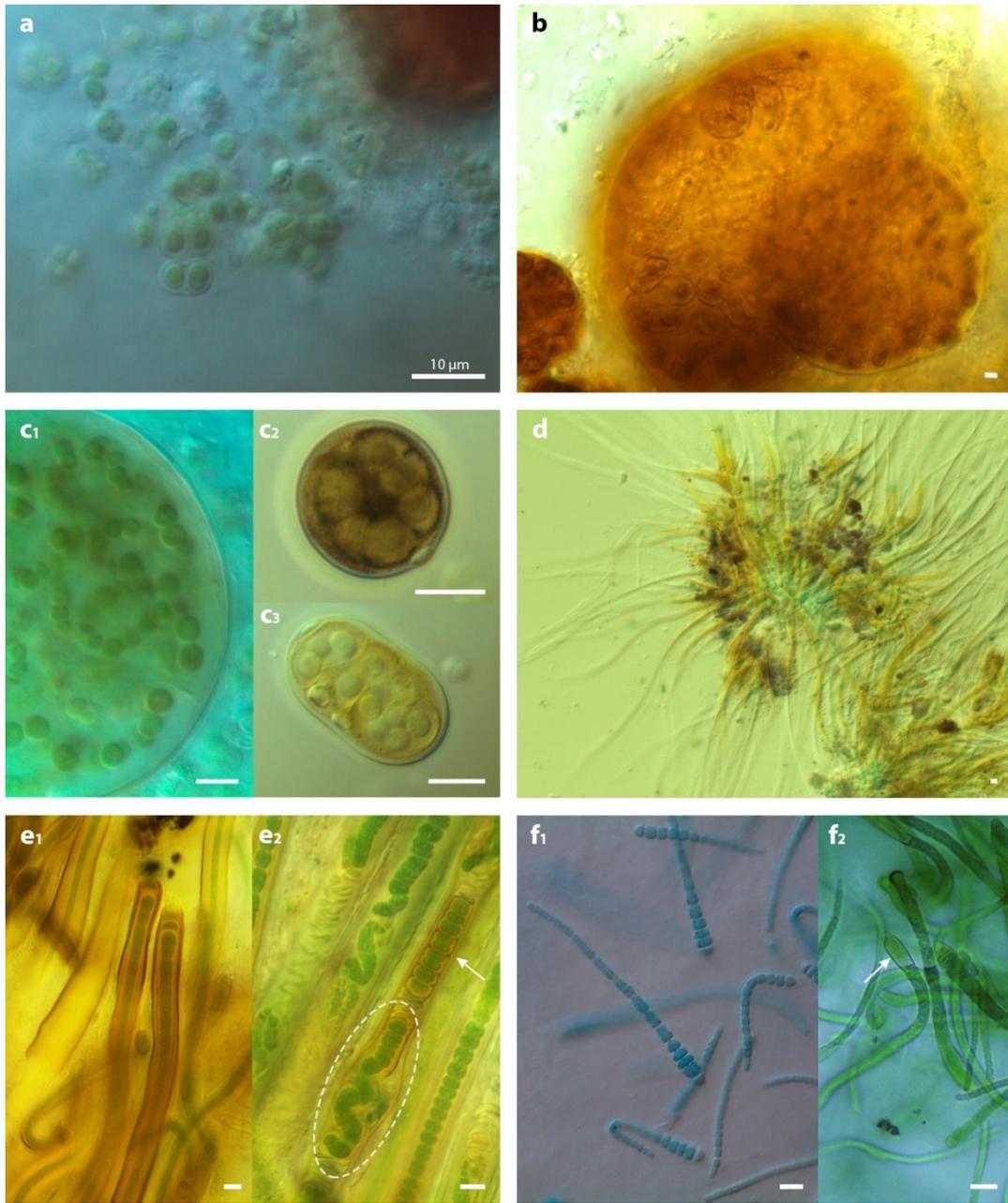


Lámina 16. **a.** *Chroococcidium gelatinosum* GEITLER 1933 **b-c.** *Nostoc* sp. La población de Rincón de Parangueo presentó talos a veces amarillos (**b**) o pardos por la presencia de pequeños gránulos en la vaina (**c₁₋₃**). Se observaron fases aseriadas de la especie también con pequeños gránulos en la vaina (**c₂₋₃**). **d-f.** *Calothrix* sp. **d.** Talo con Chroococcales en la base, principalmente *Entophysalis atrata*. **e₂** Zonas densas del talo donde es posible observar heterocitos intercalares seguidos por un tricoma espiraloide (elipse) y hormocitos (flecha). **f₁₋₂**. Tricomas en cultivo. **f₂**. Posibles acinetos inmaduros (flecha). Microscopía fotónica con contraste de diferencia de interferencias. Las barras indican 10 μ m.

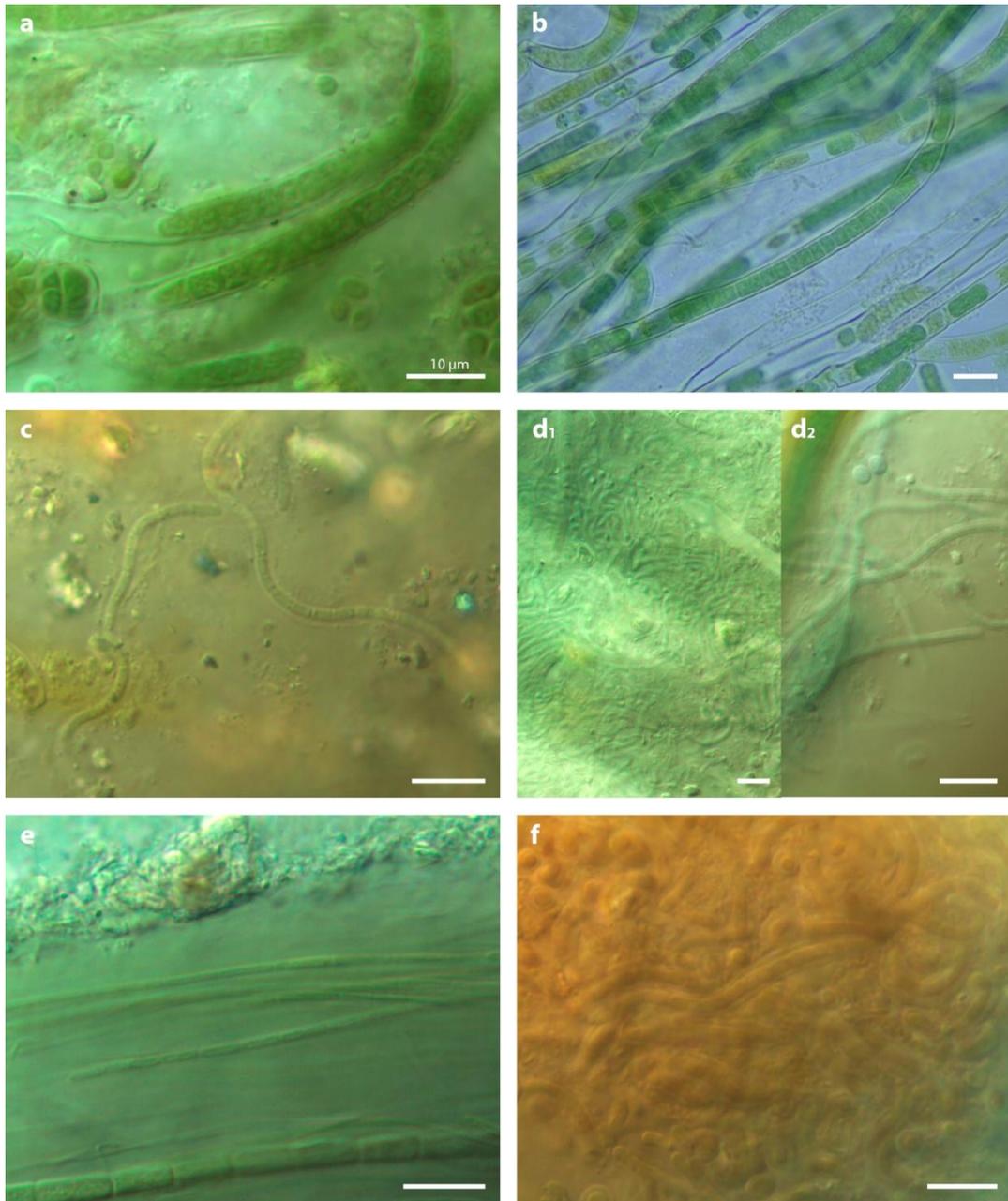


Lámina 17. a-b. *Phormidium papyraceum* GOMONT EX GOMONT 1892, crecimientos observados en la localidad de Rincón de Parangueo entre Chroococcales (a) y en cultivo (b) **c.** *Geitlerinema amphibium* (AGARDH EX GOMONT) ANAGNOSTIDIS 1989 **d₁₋₂.** *Leibleinia epiphytica* (HIERONYMUS) COMPÈRE 1985 **e.** *Leptolyngbya* sp. 1 **f.** *Leptolyngbya* sp. 2. Microscopía fotónica con contraste de diferencias de interferencias. Las barras indican 10 µm.

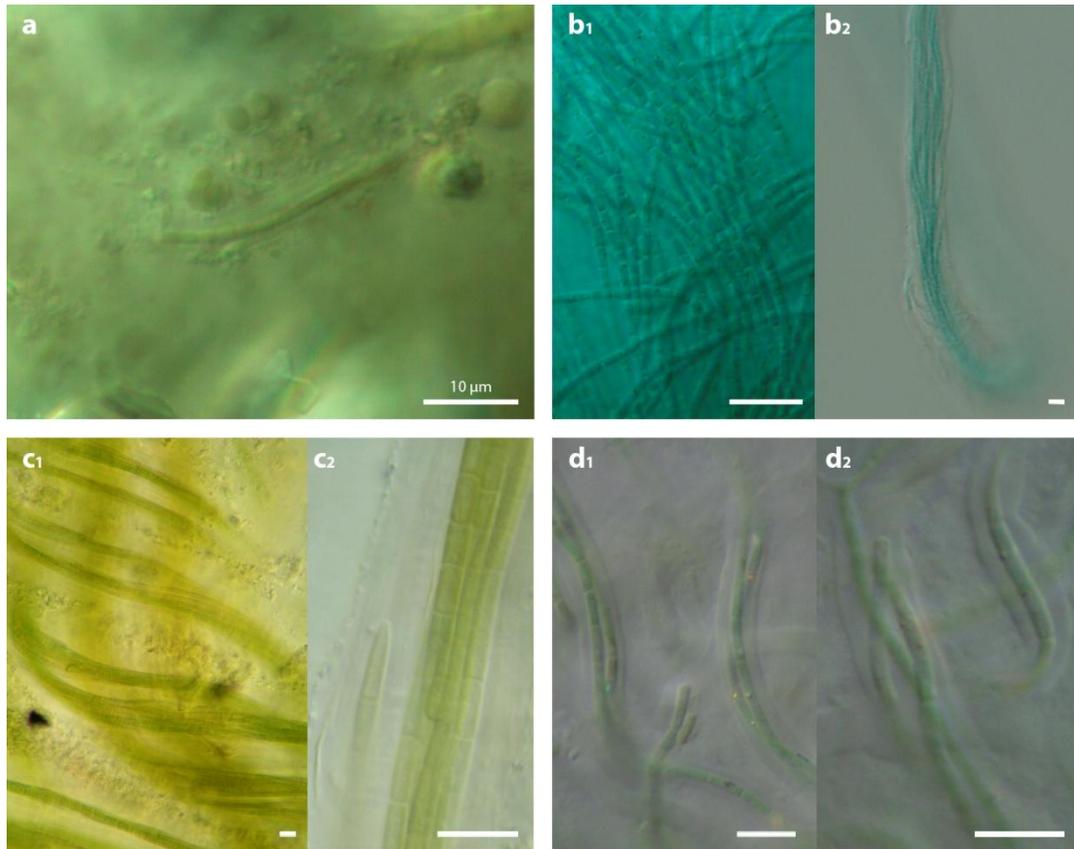


Lámina 18. a-b. *Schizothrix arenaria* GOMONT 1892 La especie en la localidad se observó como filamentos con un solo tricoma (a), mientras que en cultivo se observaron los filamentos con múltiples tricomas (b₁₋₂) c-d. *Schizothrix* sp. en Rincón de Paranguero (c₁₋₂) y en cultivo (d₁₋₂). Microscopía fotónica con contraste de diferencia de interferencias. Las barras indican 10 µm.

EXPLORACIÓN DE LA DIVERSIDAD DE CIANOPROCARIONTES EN OTRAS MICROBIALITAS NO MARINAS

La revisión de los artículos que indicaron especies de cianoprocariontes de microbialitas no marinas (Cuadro 1) permitió obtener un listado de especies que se han encontrado en microbialitas no marinas (Cuadro 2). Los resultados mostraron que más del 60% de los registros correspondieron a especies filamentosas que pertenecen mayoritariamente a los géneros de Oscillatoriales: *Leptolyngbya*, *Phormidium* y *Schizothrix*; y a los géneros de especies de Nostocales: *Calothrix*, *Nostoc*, *Rivularia* y *Scytonema* (Gráfico 1). Con respecto a los registros de las especies no filamentosas, es decir las que forman talos coloniales, la mayoría pertenecieron a especies de los géneros *Gloeocapsa*, *Chroococcus*, *Aphanothece*, *Pleurocapsa*, *Entophysalis* y *Gloeotheca* (Gráfico 1).

Paralelamente, los resultados mostraron que el 80% de las especies fueron registradas en un solo trabajo (Cuadro 2), mientras que las especies más registradas, y que podrían ser consideradas como comunes de microbialitas no marinas, fueron *Phormidium incrustatum* (Phormidiaceae), *Pleurocapsa minor* (Hyellaceae)

con cuatro registros y *Aphanothece castagnei* (Synechococcaceae), *Chroococcus turgidus* (Chroococcaceae), *Lyngbya majuscula* (Oscillatoriaceae), *Rivularia haematites* (Rivulariaceae) y *Symplocastrum coccineum* (Oscillatoriaceae) con tres registros (Cuadro 2).

Cuadro 2. Especies registradas en los artículos revisados. Los números de la derecha indican el número de artículos que las reportaron.

| | | | | | | |
|-------------------|-------------------------------------|---|--------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------|---|
| Ammatoideaceae | <i>Homoeothrix caespitosa</i> | 1 | Gloeothece sp. | 3 | | |
| | <i>Homoeothrix sp.</i> | 1 | | Nostocaceae | <i>Anabaena oscillarioides</i> | 1 |
| | <i>Pseudoscytonema sp.</i> | 1 | | | <i>Cyanospira rippkae</i> | 1 |
| Chamaesiphonaceae | <i>Chamaesiphon sp.</i> | 1 | <i>Nodularia harveyana</i> | | 1 | |
| Chroococcaceae | <i>Chroococcus membraninus</i> | 1 | <i>Nodularia spumigena</i> | | 1 | |
| | <i>Chroococcus minutes</i> | 1 | <i>Nostoc parmelloides</i> | | 1 | |
| | <i>Chroococcus schizodermaticus</i> | 1 | <i>Nostoc punctiforme</i> | | 1 | |
| | <i>Chroococcus turgidus</i> | 3 | <i>Nostoc sp.</i> | | 4 | |
| | <i>Chroococcus turicensis</i> | 1 | <i>Nostoc sphaericum</i> | | 2 | |
| Entophysalidaceae | <i>Entophysalis atrata</i> | 1 | <i>Nostoc verrucosum</i> | | 1 | |
| | <i>Entophysalis lithophila</i> | 1 | <i>Trichormus sp.</i> | | 1 | |
| | <i>Entophysalis sp.</i> | 3 | Oscillatoriaceae | <i>Blennothrix cantharidosmum</i> | 2 | |
| | <i>Johannesbaptistia pellucida</i> | 1 | | <i>Blennothrix ganeshii</i> | 1 | |
| Fischerellaceae | <i>Fischerella sp.</i> | 1 | | <i>Lyngbya aestuarii</i> | 1 | |
| Hydrococcaceae | <i>Hydrococcus rivularis</i> | 1 | | <i>Lyngbya calcárea</i> | 2 | |
| | <i>Solentia sp.</i> | 1 | | <i>Lyngbya confervoides</i> | 1 | |
| Hyellaceae | <i>Hyella Fontana</i> | 2 | | <i>Lyngbya majuscula</i> | 3 | |
| | <i>Hyella sp.</i> | 1 | | <i>Lyngbya martensiana</i> | 1 | |
| | <i>Pleurocapsa minor</i> | 4 | | <i>Lyngbya sp.</i> | 2 | |
| | <i>Pleurocapsa sp.</i> | 2 | | <i>Oscillatoria sancta</i> | 1 | |
| Loriellaceae | <i>Geitleria calcarea</i> | 1 | | <i>Oscillatoria sp.</i> | 2 | |
| Merismopediaceae | <i>Aphanocapsa biformis</i> | 2 | <i>Symplocastrum coccineum</i> | 3 | | |
| | <i>Aphanocapsa parietina</i> | 1 | Phormidiaceae | <i>Arthrospira platensis</i> | 1 | |
| | <i>Aphanocapsa sp.</i> | 2 | | <i>Coleofasciculus chthonoplastes</i> | 2 | |
| | <i>Microcystis concharum</i> | 1 | | <i>Microcoleus paludosus</i> | 1 | |
| | <i>Microcystis richteriana</i> | 1 | | <i>Microcoleus rushforthii</i> | 1 | |
| | <i>Microcystis smithii</i> | 1 | | <i>Microcoleus sp.</i> | 1 | |
| Microchaetaceae | <i>Petalonema densum</i> | 1 | | <i>Microcoleus steenstrupii</i> | 1 | |
| Microcystaceae | <i>Gloeocapsa alpine</i> | 1 | | <i>Oxynema acuminatum</i> | 1 | |
| | <i>Gloeocapsa atrata</i> | 1 | | <i>Phormidesmis molle</i> | 1 | |
| | <i>Gloeocapsa compacta</i> | 1 | | <i>Phormidium aerugineo-caeruleum</i> | 1 | |
| | <i>Gloeocapsa punctata</i> | 1 | | <i>Phormidium ambiguum</i> | 1 | |
| | <i>Gloeocapsa rupestris</i> | 1 | <i>Phormidium animale</i> | 1 | | |
| | <i>Gloeocapsa sanguinea</i> | 1 | <i>Phormidium autumnale</i> | 1 | | |
| | <i>Gloeocapsa sp.</i> | 3 | <i>Phormidium bohnerei</i> | 1 | | |
| | <i>Gloeothece confluens</i> | 1 | <i>Phormidium breve</i> | 1 | | |
| | <i>Gloeothece fuscolutea</i> | 1 | <i>Phormidium corallinae</i> | 1 | | |

| | | | | | |
|---------------------------|---|---|-------------------------|--|---|
| | <i>Phormidium incrustatum</i> | 4 | | <i>Calothrix sp.</i> | 4 |
| | <i>Phormidium laysanense</i> | 2 | | <i>Dichothrix gypsophila</i> | 1 |
| | <i>Phormidium lumbricale</i> | 1 | | <i>Rivularia atra</i> | 1 |
| | <i>Phormidium pristleyi</i> | 1 | | <i>Rivularia biasolettiana</i> | 2 |
| | <i>Phormidium sp.</i> | 7 | | <i>Rivularia cf. haematites</i> | 1 |
| | <i>Phormidium subfuscum</i> | 1 | | <i>Rivularia haematites</i> | 3 |
| | <i>Planktothricoides raciborskii</i> | 1 | | <i>Rivularia rufescens</i> | 1 |
| | <i>Plectonema sp.</i> | 2 | | <i>Rivularia sp.</i> | 1 |
| | <i>Pseudophormidium phormidioides</i> | 1 | Schizotrichaceae | <i>Schizothrix calcicola</i> | 2 |
| | <i>Pseudophormidium tenue</i> | 1 | | <i>Schizothrix constricta</i> | 1 |
| | <i>Symploca atlántica</i> | 1 | | <i>Schizothrix creswelli</i> | 1 |
| | <i>Symploca hydroides</i> | 2 | | <i>Schizothrix fasciculata</i> | 2 |
| | <i>Trichodesmium erythraeum</i> | 1 | | <i>Schizothrix gracilis</i> | 1 |
| | <i>Tychonema bourellyi</i> | 1 | | <i>Schizothrix lardácea</i> | 1 |
| | <i>Tychonema sp.</i> | 1 | | <i>Schizothrix lateritia</i> | 1 |
| Pseudoanabaenaceae | <i>Halomicronema sp.</i> | 1 | | <i>Schizothrix pulvinata</i> | 2 |
| | <i>Leptolyngbya angustissima</i> | 1 | | <i>Schizothrix sp.</i> | 2 |
| | <i>Leptolyngbya antártica</i> | 2 | | <i>Schizothrix splendida</i> | 1 |
| | <i>Leptolyngbya badia</i> | 1 | | <i>Schizothrix vaginata</i> | 1 |
| | <i>Leptolyngbya cf. crosbyana</i> | 1 | | <i>Trichocoleus tenerimus</i> | 1 |
| | <i>Leptolyngbya ectocarpus</i> | 1 | Scytonemataceae | <i>Scytonema alatum</i> | 1 |
| | <i>Leptolyngbya erebi</i> | 1 | | <i>Scytonema crustaceum var. Incrustatum</i> | 1 |
| | <i>Leptolyngbya foveolara</i> | 2 | | <i>Scytonema mirabile</i> | 1 |
| | <i>Leptolyngbya fragilis</i> | 1 | | <i>Scytonema myochrous</i> | 1 |
| | <i>Leptolyngbya gracillima/gloeophila</i> | 1 | | <i>Scytonema sp.</i> | 2 |
| | <i>Leptolyngbya hendersonii</i> | 2 | Synechococcaceae | <i>Aphanothece anodontae</i> | 1 |
| | <i>Leptolyngbya sp.</i> | 7 | | <i>Aphanothece castagnei</i> | 3 |
| | <i>Leptolyngbya tenuis</i> | 1 | | <i>Aphanothece pallida</i> | 1 |
| | <i>Leptolyngbya valderiana</i> | 1 | | <i>Aphanothece sp.</i> | 2 |
| | <i>Nodosilinea nodulosa</i> | 1 | | <i>Cyanothece sp.</i> | 2 |
| | <i>Prochlorothrix hollandica</i> | 1 | | <i>Synechococcus (lividus?)</i> | 1 |
| | <i>Pseudanabaena frígida</i> | 2 | | <i>Synechococcus sp.</i> | 3 |
| | <i>Pseudanabaena sp.</i> | 3 | Xenococcaceae | <i>Chroococciopsis sp.</i> | 1 |
| | <i>Spirulina labyrinthiformis</i> | 1 | | <i>Chroococcidium gelatinosum</i> | 1 |
| | <i>Spirulina major</i> | 1 | | | |
| | <i>Spirulina sp.</i> | 1 | | | |
| | <i>Spirulina subsalsa</i> | 2 | | | |
| | <i>Spirulina subtilissima</i> | 1 | | | |
| Rivulariaceae | <i>Calothrix anómala</i> | 1 | | | |
| | <i>Calothrix cf. parietina</i> | 1 | | | |
| | <i>Calothrix crustaceae</i> | 1 | | | |
| | <i>Calothrix fusca</i> | 1 | | | |
| | <i>Calothrix parietina</i> | 1 | | | |

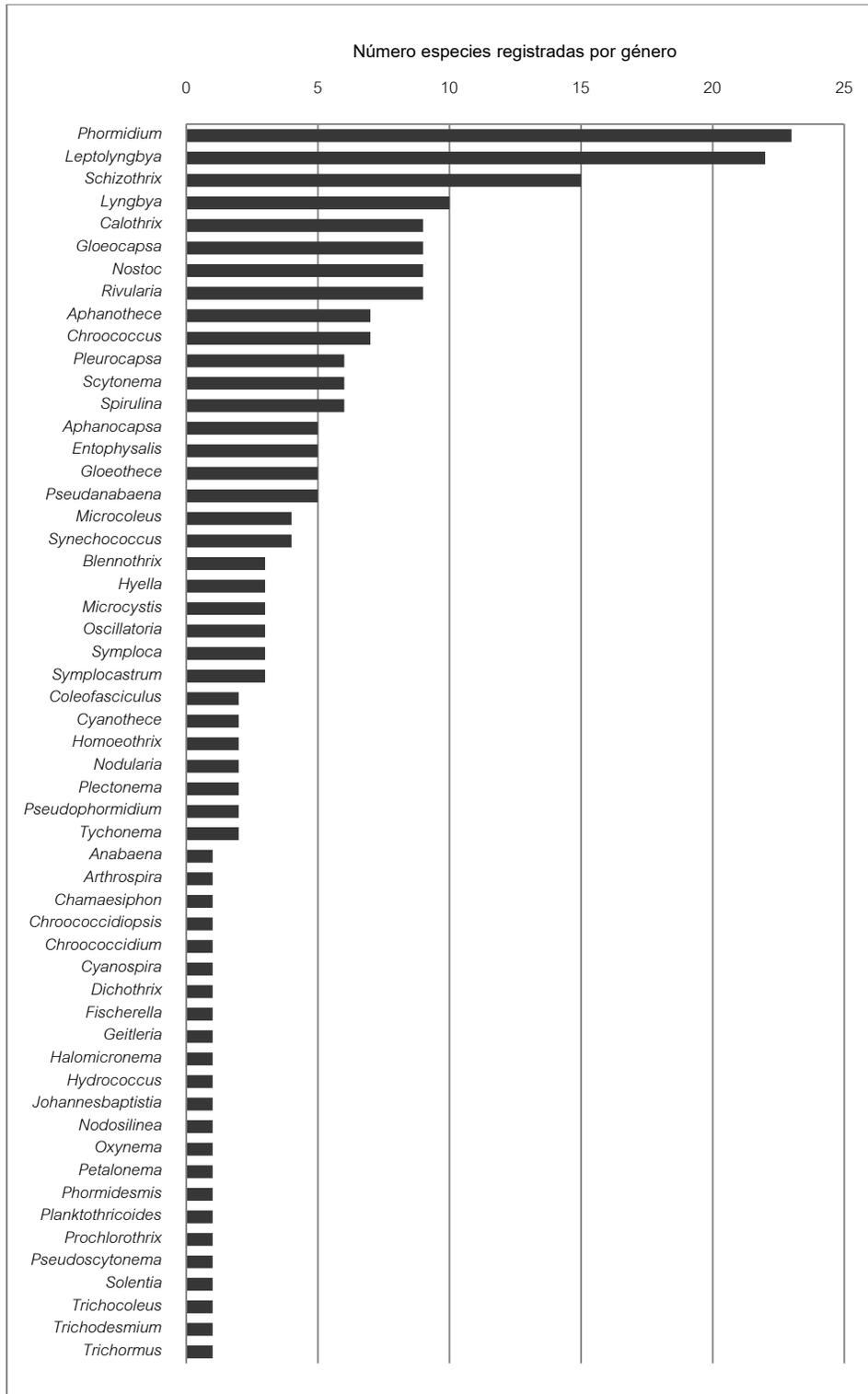


Gráfico 1. Número de registros de especies de cada género de cianoprocariontes de microbialitas no marinas

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que las estructuras sedimentarias estudiadas de la Joya de Yuriria y de Rincón de Parangueo, son la consecuencia de la mineralización producida, inducida y/o influenciada por una comunidad microbiana en la que las cianoprocariontes, embebidas en sus sustancias exopoliméricas, tienen y han tenido una participación activa. Por ello es posible considerarlas como microbialitas de acuerdo con las definiciones aquí expuestas.

Con respecto a las especies encontradas, cuatro de ellas (*Chroococidiopsis fissurarum*, *Pleurocapsa fusca*, *P. hansgirgiana* y *Radaisia* sp.) no habían sido registradas previamente para México, lo que permite aumentar el registro de especies para el país y particularmente para el estado Guanajuato la diversidad observada permite aumentar número de especies registradas que para 2011 contaba con 10 (Tavera y Novelo, 2011).

Varias de las poblaciones actuales de cianoprocariontes de las microbialitas de la Joya de Yuriria y de Rincón de Parangueo corresponden a especies difíciles de identificar, debido a que los caracteres diacríticos que permiten distinguirlas de otras cercanas morfológicamente son poco evidentes en las poblaciones estudiadas, y a que existen pocas o nulas descripciones de poblaciones en microbialitas que permitan conocer su variabilidad. Además, varias de ellas no concuerdan morfológica y/o ambientalmente con lo previamente registrado en la literatura por lo que exclusivamente desde el punto de vista morfológico podrían ser consideradas nuevas especies. Sin embargo, será necesario continuar con los estudios en cultivos y complementar su caracterización a través de métodos moleculares para decidir su estatus taxonómico.

Los resultados sobre la diversidad actual de cianoprocariontes de las microbialitas de la Joya de Yuriria y de Rincón de Parangueo son consistentes con lo obtenido en la revisión de la diversidad de cianoprocariontes de microbialitas no marinas en el mundo, al haber encontrado 16 especies que forman parte de los géneros mayormente representados (*Leptolyngbya*, *Phormidium* y *Schizothrix* de Oscillatoriales, *Calothrix*, *Nostoc*, *Rivularia* y *Scytonema* de Nostocales y *Gloeocapsa*, *Chroococcus*, *Aphanothece*, *Pleurocapsa*, *Entophysalis* y *Gloeotheca* de Chroococcales) (Gráfico 1) a excepción de *Gloeocapsa*, *Rivularia* y *Scytonema* de los cuales no se observó ninguna especie (Tabla 5 y Tabla 6). Es relevante que la diversidad actual de las microbialitas de la Joya de Yuriria y de Rincón de Parangueo incluye especies que no habían sido previamente registradas en microbialitas (*Gloeocapsopsis cyanea*, *Chlorogloea cuauhtemocii*, *Pleurocapsa fusca*, *P. hansgirgiana*, *Radaisia* sp. y *Geitlerinema amphibium*). Esto permite afirmar que las microbialitas presentan comunidades de cianoprocariontes únicas.

Las especies que han sido más reportadas en las microbialitas no marinas (*Phormidium incrustatum*, *Pleurocapsa minor*, *Aphanothece castagnei*, *Chroococcus turgidus*, *Lyngbya majuscula*, *Rivularia haematites* y *Symplocastrum coccineum*) (Cuadro 2) son especies de amplia distribución y no son exclusivas de microbialitas (Frémy, 1929; Komárek y Anagnostidis, 1999, 2005). Dos de estas especies, *A. castagnei* y *P. minor*, fueron encontradas en las microbialitas de la Joya de Yuriria y de Rincón de Parangueo y su presencia y recurrencia en este tipo de ambiente sugieren que participan en la construcción de las microbialitas. Además, varias especies encontradas en nuestros sitios de recolección han sido registradas en otros ambientes en los que ocurre una biomineralización (Tabla 5 y Tabla 6) y algunas son partícipes (*Entophysalis atrata*, *Chondrocystis dermochroa*, *Aphanothece castagnei* y *Phormidium papyraceum*) (Tavera y Komárek, 1996; Mulec *et al.*, 2007; Cousin y Stackebrandt, 2010; Lukavský *et al.*, 2011). Parece claro que para

argumentar a favor de esta hipótesis sería necesario estimar de la dominancia de estas especies en las microbialitas.

La composición específica, la organización macroscópica y la relación con el sustrato de las comunidades actuales estudiadas en las microbialitas de los dos lagos de cráter son muy diferentes entre ellas: en las costras microbialíticas de la Joya de Yuriria, las dos comunidades de cianoprocariontes (sumergida y subaérea) crecen sobre la fracción lítica de las microbialitas y forman en un caso un tapete de cianoprocariontes y en otro pequeñas costras sobre las microbialitas. En cambio en Rincón de Parangueo, donde las microbialitas ya no están sumergidas en agua, la comunidad de cianoprocariontes se encuentra principalmente en las fisuras de las microbialitas y se desarrolla en el perfil de la fase lítica de ellas, sin tener una cohesión a manera de biopelícula. Esta clara distinción entre las comunidades de microbialitas de ambas localidades es clara y no permite analizarlas de manera conjunta por lo que se presenta la discusión de los resultados de cada localidad por separado.

LA JOYA DE YURIRIA

El lago cráter de la Joya de Yuriria y sus costras microbialíticas con las cianoprocariontes asociadas no habían sido estudiadas previamente. Este lago es un caso singular debido a que el agua que lo alimenta es añadida de manera artificial. Si bien el análisis de la composición iónica del agua no permite conocer su variabilidad a través del tiempo al haber analizado solo una muestra del periodo de lluvias, los resultados obtenidos en términos descriptivos recalcan su singularidad al ser comparados con los de otros lagos de cráter en los que se han encontrado microbialitas. La Joya de Yuriria presenta un pH menor que lo que fue registrado por Armienta *et al.*, (2008) para las Hoyas de la Alberca y de Rincón de Parangueo de Valle de Santiago, pero mayor a otros lagos de cráter con microbialitas (Kempe y Kaźmierczak, 1990; Kazmierczak y Kempe, 2006; Armienta *et al.*, 2008; Kaźmierczak *et al.*, 2011); y presenta la característica de que la relación entre Mg^{2+}/Ca^{2+} es casi de uno mientras que en los demás lagos de cráter con microbialitas en el mundo la proporción es del doble, al menos (por ejemplo Aljojutla y Tecuitlapa en Puebla, Armienta *et al.*, 2008) y puede alcanzar casi 40 veces más, como en Alchichica (Armienta *et al.*, 2008). No obstante en el agua de la Joya de Yuriria, la dominancia del sodio como catión y de los bicarbonatos, carbonatos y el cloro como aniones, corresponde con lo característico de lagos de cráter tipo maar en México (Armienta *et al.*, 2008) con la diferencia de que en la Joya de Yuriria se encuentran dominantes los bicarbonatos y carbonatos sobre los iones cloro.

La alta concentración de Na^+ obtenida en este estudio, proviene probablemente del intemperismo de las rocas volcánicas alcalinas, calc-alcalinas y Na-alcalinas del campo volcánico y de la región de Valle de Santiago (Hasenaka y Carmichael, 1987; Ortega-Gutiérrez *et al.*, 2014), lo que indicaría que el pozo del cual se bombea agua al lago se encuentra cercano y en el mismo campo volcánico. De la misma forma, los iones bicarbonato y carbonato tienen posiblemente un origen similar que corresponde al intemperismo de las mismas rocas o bien de rocas sedimentarias posiblemente del paleolago que existió en la región (Aranda-Gómez *et al.*, 2013).

Las microbialitas que se encuentran en esta localidad presentan una laminación interna típicamente estromatolítica (Dupraz *et al.*, 2011; Riding, 2011b), y tienen una morfología particular al estar depositadas sobre otras rocas volcánicas (Lámina 2 c-d). Esta característica es usualmente observada en microbialitas del tipo travertinos y tufas, sin embargo la Joya de Yuriria dista de ser un ambiente lótico, por lo que no es posible caracterizarlas de esta manera. Microbialitas de este tipo, similares morfológicamente, han sido descritas por Kazmierczak y Kempe (2006) para estromatolitos de unos lagos de cráter de Tonga (Polinesia). De la misma manera que en la Joya de Yuriria, estos autores reportaron que algunas microbialitas o fragmentos de ellas no se encontraban sumergidas y distinguieron dos comunidades de cianoprocariontes distintas entre las microbialitas sumergidas y las subaéreas.

La composición de calcita ($CaCO_3$) de las microbialitas de la Joya de Yuriria puede ser explicada por las características hidroquímicas evaluadas del lago, al encontrarse este mineral sobresaturado en el lago ($SI_{CaCO_3} = 2.22$) y al existir una precipitación preferencial de él sobre la magnesita y los carbonatos de sodio ($NaCO_3$). Debido a la falta de registros previos sobre la hidroquímica del lago y al conocimiento de la variabilidad que podría presentar, no es posible saber si estas condiciones hidroquímicas prevalecían antes de su desecación y si se han mantenido en los últimos años. Son por lo tanto, necesarios mayores estudios sobre la historia hidroquímica del lago para conocer el proceso de acreción de estas microbialitas incluso antes de la desecación del lago.

Si bien la precipitación de calcita (CaCO_3) puede ser actualmente favorecida por factores abióticos, nuestras observaciones en las microbialitas sugieren que existe una mediación biológica por parte de la comunidad de cianoprocariontes que permite la organomineralización de la calcita (CaCO_3) y la captura de partículas minerales previas a su unión; y que los procesos han podido ser recurrentes en la historia de su acreción (Dupraz *et al.*, 2009).

La presencia de dos comunidades claramente discernibles en las microbialitas (acuática y subaérea) puede ser explicada por los intervalos de tolerancia a condiciones ambientales y a la disponibilidad de recursos propias de las especies de cada comunidad. En efecto, las condiciones de temperatura y sobretodo de humedad son contrastantes entre la zona acuática y la subaérea (Tabla 4) y son factores ambientales que aunados con el pH, la salinidad y la intensidad lumínica influyen la sobrevivencia y el desarrollo de cianoprocariontes de estromatolitos de acuerdo con Brock (1976).

La comunidad acuática presenta una mayor diversidad específica que la subaérea y está dominada por los filamentos de *Calothrix* sp. entre y sobre los cuales se encuentran la mayoría de las otras especies que son caracterizadas como perifíticas o epifíticas. Esta especie de *Calothrix* al presentar posiblemente acinetos (observaciones de material de cultivo, Lámina 16 f), podría formar parte de un clado genético distinto y cuyos miembros se encuentran usualmente sumergidos (excepto *C. capitularis* y *C. santapau* que se encuentran en rocas húmedas y en el mucilago de otras algas respectivamente) (Komárek, 2013). Los talos en conjunto, conforman un tapete de cianoprocariontes que si bien se encuentra en la temporada lluviosa y la seca, su composición varía. En efecto, las especies de Entophysalidaceae fueron encontradas únicamente en la época lluviosa lo que indica que son particularmente sensibles a cambios ambientales relacionados con la estacionalidad en la localidad (Tabla 5).

La comunidad subaérea, en cambio, es monoespecífica y comprende a una especie de *Pleurocapsa* que es epilítica y que también crece como fisurícola, encontrada en ambas temporadas y cuya identidad debe ser analizada más profundamente, utilizando otras herramientas como las moleculares (conocer su cercanía filogenética con otras especies conocidas para este género) y fisiológicas (establecer su ciclo de vida para caracterizar la producción de estructuras reproductoras). Los resultados de cultivo sugieren que en la temporada de lluvias al menos dos especies de la comunidad acuática (*Calothrix* sp. y *Leibleinia epiphytica*) se dispersan hacia la zona subaérea de las microbialitas a través de estructuras como hormogonios u hormocitos, sin establecer crecimientos evidentes.

Las observaciones en microscopía confocal del material fresco del tapete de cianoprocariontes, que se encuentra en la zona acuática, (Lámina 3) permiten distinguir la parte viva de los talos de *Calothrix* sp. que presenta pigmentos fotosintéticos y la parte muerta, la basal, que ya no los presenta (Rost, 1995; Roldán *et al.*, 2014). Esta fracción basal muestra de manera regular en las células y las vainas una molécula que no se encuentra en la fracción viva superior del crecimiento. Esta molécula al emitir fotones entre 425 y 475 nm podría corresponder a la luminiscencia de la calcita cuyo activador sería el CO_3^{2-} y que emite fotones a 450 nm (MacRae y Wilson, 2008), lo que sugiere que la parte basal del talo de *Calothrix* sp. se encuentra mineralizada. Simultáneamente de acuerdo a las mismas observaciones, los filamentos vivos presentan la misma molécula luminiscente únicamente en las vainas más cercanas a la zona basal mineralizada y no en la zona superior o externa. Esto indica que los talos de *Calothrix* sp. inducen su propia mineralización a una velocidad que permite el crecimiento de los filamentos en la parte superior del tapete, antes de su completa mineralización y muerte en la zona basal.

Sumada a esta mineralización inducida, la presencia de pequeños cristales entre los filamentos de *Calothrix* sp., observada en microscopía estereoscópica y fotónica (Lámina 4 a-c), indica que la estructura misma del tapete facilita la acumulación de partículas minerales en su interior. *Leibleinia epiphytica*, que es una especie recurrente en la parte superior del tapete (Lámina 4 d-g) y entre los filamentos de *Calothrix* sp., podría conformar una red física que evitaría la sedimentación en el cuerpo de agua de partículas detríticas y/o de organominerales y permitiría la acreción de las microbialitas de esta localidad por estabilización y predimio de partículas (Burne y Moore, 1987; Riding, 2000; Dupraz *et al.*, 2009).

Es de destacar, que la mineralización por parte de tapetes dominados por especies de la familia Rivulariaceae (a la que pertenece el género *Calothrix*) ha sido registrada en varios ambientes como son estalagmitas, tufas y microbialitas continentales (ej. Caudwell *et al.* 1997, Freytet y Verrecchia 1998, Mulec *et al.* 2007, Pentecost y Franke, 2010) mientras que no existen registros en los que a *Leibleinia epiphytica* le sea atribuida una participación particular con respecto a la precipitación mineral.

Los procesos de mineralización observados en la actualidad podrían haber ocurrido también antes de la desecación del lago, cuando las rocas volcánicas y sus costras microbialitas se encontraban completamente sumergidas en el agua al estar posiblemente recubiertas por un tapete dominado por *Calothrix* sp. Los poros en la superficie de las microbialitas subaéreas, evidentes a través de MEB (Lámina 5 b), que corresponden en medidas con los filamentos de *Calothrix* sp. y que podrían ser moldes de estos organismos (Schopf, 1975), sugieren esta hipótesis. No obstante, el haber observado en las secciones publicadas de las costras microbialitas, episodios de deposición con distintas tonalidades podría indicar que existieron cambios en las condiciones bióticas relacionadas con la acreción de las microbialitas: los episodios más oscuros podrían contener una mayor cantidad de materia orgánica que los claros, como lo reportado por Guido *et al.* (2012) o bien podrían indicar que han habido cambios en la dominancia de especies (cocoides y filamentosas) del tapete como lo propuso Tribovillard (1998) para biolaminitas del Kimmeridgian tardío (Jurásico). Por lo tanto, son necesarios mayores estudios sobre la historia biológica del lago para conocer el proceso de acreción de estas costras microbialitas, anterior a la desecación del lago.

Si bien las observaciones en microscopía confocal no permiten adjudicar un rol en la precipitación mineral a las especies cocoides actuales en la Joya de Yuriria (Lámina 3), las observaciones en MEB de los cortes de los primeros milímetros de las microbialitas sumergidas evidencian la presencia de talos muy similares a alguna especie del género *Pleurocapsa* en proceso de ser mineralizados (Lámina 5 c-f). En estas observaciones las posibles células presentan un recubrimiento que correspondería a su vaina o EPS, su contenido tiene altas cantidades de carbono en contraste con lo que las rodea y morfológicamente corresponden a lo descrito por Couradeau *et al.* (2013) para *Pleurocapsales* en proceso de mineralización en las microbialitas de Alchichica (Anexo 1, Fig 6). Esta similitud permite afirmar que la especie de *Pleurocapsa* observada en el interior de las microbialitas de la Joya de Yuriria ha participado en la organomineralización de estas estructuras (Dupraz *et al.*, 2009; Défarge, 2011).

Debido a los mecanismos de concentración de carbono que tienen las cianoprocariontes (Riding, 2011a; Kupriyanova *et al.*, 2013; Rae *et al.*, 2013), todas las especies de cianoprocariontes del tapete de las costras microbialíticas sumergidas tienen la potencialidad de inducir la precipitación carbonatos. Actualmente en la Joya de Yuriria, es evidente que la participación de *Calothrix* sp. es más importante que la de las demás especies de cianoprocariontes, lo que podría ser explicado por el tipo de EPS (posiblemente con cargas negativas) de *Calothrix* sp. y un fuerte movimiento de Ca^{2+} entre el interior y el exterior de las células de los filamentos (Kamennaya *et al.*, 2012) o bien la degradación de estas mismas EPS que permitiría la liberación

de Ca^{2+} y la consecuente nucleación de calcita en las EPS (Arp *et al.*, 1999). Son necesarios mayores estudios sobre los mecanismos de concentración de carbono de esta especie y la composición de sus EPS, así como un estudio de la dinámica de los iones de calcio entre los filamentos y el interior del tapete para explicar el rol preponderante de *Calothrix* sp. en la mineralización de las costras microbialíticas.

RINCÓN DE PARANGUEO

Las morfologías de las microbialitas observadas en Rincón de Parangueo (en forma de coliflor y oncoides) han sido descritas previamente en otras localidades del mundo: la que se describe aquí como en forma de coliflor, coincide con la descripción que hicieron (Braithwaite y Zedef, 1994, 1996) para algunas de las microbialitas del lago Salda Gölü en Turquía. Los oncoides, por su parte, han sido caracterizados como tales desde el inicio del siglo XX (Logan *et al.*, 1964) y su generación requiere del movimiento del agua en las que se encuentran de tal forma que permita que rueden (Scholle y Ulmer-Scholle, 2003). Con respecto a su composición, las microbialitas de esta localidad se suman a las pocas microbialitas registradas compuestas por hidromagnesita en el mundo (Walter *et al.*, 1973; Braithwaite y Zedef, 1994, 1996; Kaźmierczak *et al.*, 2011), y son las segundas registradas para México, siendo las primeras, las de Alchichica (Kaźmierczak *et al.*, 2011). El depósito de varias estructuras sedimentarias de hidromagnesita ha sido asociado con la participación de una comunidad biológica (ej. Renault y Stead, 1990; Braithwaite y Zedef, 1996; Cañveras *et al.*, 2001; Shirokova *et al.*, 2013) lo que es consistente con el origen biológicamente mediado de las microbialitas de Rincón de Parangueo.

La laminación típicamente estromatolítica (Dupraz *et al.*, 2011; Riding, 2011b) observada en las microbialitas en forma de coliflor y los oncoides (Lámina 7 a y b) sugiere que estas estructuras fueron formadas en un ambiente acuático y en relación con una biopelícula o un tapete microbiano que permitió su acreción a través de la mineralización biológica, y en menor medida, del prendimiento y la unión de sedimento detrítico (Riding, 2000). Esta propuesta es robustecida por la presencia de posibles células permineralizadas observadas en MEB al interior de las microbialitas (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**) que podrían evidenciar la presencia de talos de la familia Hyellaceae (de los géneros *Pleurocapsa* o *Radaisia*) durante de la acreción de la microbialita. La forma redondeada de las estructuras, sus medidas y su composición alta en sílice, claramente contrastante con respecto al resto de la roca (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**), sugieren que podría haber ocurrido un proceso de fosilización que permitió el depósito de iones de sílice y de magnesio al interior de las células (Schopf, 1975; Briggs, 2003). Su presencia de manera constante en las microbialitas y su posible permineralización sumadas a la estructura estromatolítica observada en las secciones pulidas (Lámina 7 a, b), confirman el origen de estas estructuras sedimentarias mediado por microorganismos que conformaban un tapete microbiano cuando se encontraba aún el antiguo lago.

Es de destacar que la presencia de microorganismos permineralizados por fases poco cristalinas de silicatos ricos en magnesio ha sido descrita en otras microbialitas de lagos de cráter, en Puebla, en donde los fósiles presentaron un muy buen nivel de conservación (Zeyen *et al.*, 2015). En Rincón de Parangueo la preservación de las estructuras celulares no fue tan buena, sin embargo, mayores estudios sobre los silicatos presentes en las microbialitas podría aportar mayores herramientas para interpretar los procesos y condiciones de formación de microbialitas fósiles.

Las observaciones y los resultados obtenidos muestran que las microbialitas de Rincón de Parangueo han tenido al menos dos etapas cruciales en su historia. La primera corresponde con su proceso de acreción, cuando el lago estaba presente y los microorganismos que conformaban un tapete microbiano permitían la conformación y el crecimiento de las estructuras organosedimentarias en condiciones acuáticas. De acuerdo a Levresse *et al.* (2014), el ritmo de acreción de las microbialitas fue de 0.4 mm por año desde hace al menos 548 +/- 33 años y concluyó seguramente en la década de 1970 a partir de la cual empezó a disminuir el nivel del lago (Aranda-Gómez *et al.*, 2013) e inició la segunda etapa de las microbialitas. En esta

etapa, las microbialitas dejaron de estar sumergidas, el tapete microbiano dejó de estar presente, las microbialitas dejaron de estar en un proceso de acreción y fueron expuestas a condiciones subaéreas.

En la segunda etapa de las microbialitas, después de la desecación del lago, las variaciones en la temperatura además de la desecación misma pudieron ser responsables de una meteorización física (Tarbuck y Lutgens, 2004) de las microbialitas al crear fracturas que fueron evidentes en el patrón ortogonal de la superficie (Gerdes *et al.*, 1993) de las microbialitas en forma de coliflor (Lámina 6 d₁₋₂). Paralelamente, las deposiciones atmosféricas (precipitación pluvial y deposiciones secas), que en la región han sido registradas como ligeramente ácidas cercanas a la neutralidad (Baez y Belmont, 1987; Cerón *et al.*, 2012), y su percolación a través de las microbialitas han podido provocar una meteorización química al disolver los carbonatos que las componen (Tarbuck y Lutgens, 2004; Nichols, 2009) permitiendo que se profundicen y/o engruesen las fisuras post-deposicionales (Lámina 7 c, d). Tras la disolución de los carbonatos de las microbialitas por la percolación de agua, es de esperarse entonces que el agua de su interior presente una alta concentración de iones Ca^{2+} , Mg^{2+} y CO_3^{2-} la cual favorecería la formación de los ooides dentro de las fisuras (Lámina 7 e₁₋₂, f₁₋₂) (Scholle y Ulmer-Scholle, 2003).

Los ooides son granos de esféricos a elípticos de 0.25 a 2 mm de diámetro que presentan capas concéntricas (Scholle y Ulmer-Scholle, 2003). Su formación aunque atribuida inicialmente a factores abióticos tiene un componente biológico importante demostrado y discutido en varias investigaciones (ej. Davies *et al.*, 1978; Davaud y Girardclos, 2001; Katarzyna A. y Wolfgang E., 2004; Plee *et al.*, 2008; Paction *et al.*, 2012). La formación de los ooides resulta de una combinación entre la sobresaturación iónica del ambiente, su turbulencia y los microorganismos que permiten que ocurra una organomineralización en sentido estricto (Défarge, 2011; Plee *et al.*, 2008) (Fig 2). Así, en Rincón de Parangueo, el agua al interior de las fisuras que presenta posiblemente unas altas concentraciones iónicas, su movimiento, ocasionado por gravedad y/o capilaridad, que provoca una micro-turbulencia de las partículas en las fisuras y la comunidad de microorganismos que en ellas habita, permitiría la cementación y el redondeo de los carbonatos (Nichols, 2009) depositados (y precipitados) sobre la materia orgánica (de manera importante formada por cianoprocariontes) y sobre los carbonatos previamente cementados. Esto explicaría la recurrente presencia de ooides en las fisuras de las microbialitas y su posible núcleo orgánico (Lámina 9 c). Las especies que no forman talos fuertemente consolidados, como *Chroococcidiopsis fissurarum* observada en cultivos, podrían tener un rol importante en este proceso. Si bien es común que la formación de estromatolitos sea precedida o acompañada por la formación de ooides (Dahanayake *et al.*, 1985; Paul *et al.*, 2011), el caso de Rincón de Parangueo es particular ya que su formación ocurre como un proceso diagenético de las microbialitas previamente consolidadas y acotado principalmente a la temporada lluviosa cuando hay un aporte más importante de agua a la localidad (Fig 5, Tabla 4). Es necesario estudiar más a fondo el origen y las dinámicas de las oolitas en Rincón de Parangueo para confirmar esta propuesta.

Paralelamente a la formación de los ooides al interior de las fisuras, nuestras observaciones en microscopía confocal sugieren que en las microbialitas de Rincón de Parangueo ocurre actualmente una organomineralización (Dupraz *et al.*, 2009) mediada por ciertas Chroococcales (Lámina 8 y Lámina 9 a, b). El material autofluorescente con un pico de emisión de fotones a 450 nm (en azul), que pareció rodear a las células de los talos de las cianoprocariontes (en rojo), podría estar conformado de una molécula mineral, por ejemplo, de carbonato de calcio (MacRae y Wilson, 2008). Lo observado podría entonces corresponder a distintas etapas en la mineralización de ciertos talos, primero las EPS y posteriormente las células como ha sido observado por ejemplo en el atolón de Satonda (Kazmierczak *et al.*, 1996; Kazmierczak y Kempe, 2004) y en Alchichica (Couradeau *et al.*, 2013). Sin embargo es necesaria una mayor caracterización del mineral a

través del uso por ejemplo de espectroscopía RAMAN (Dupraz *et al.*, 2009) como lo han realizado Gérard *et al.*, (2013) quienes han encontrado una mayor relación entre algunas células de Pleurocapsales con la aragonita, que con la hidromagnesita en las microbialitas de Alchichica. El alcance de nuestros resultados no permite resolver cuáles especies son las que participan de manera directa en esta organomineralización post-deposicional, ni saber si éstas son las mismas que participaron en la acreción de las microbialitas cuando se encontraban sumergidas.

La mayoría de las especies actuales de cianoprocariontes registradas en las microbialitas de Rincón de Parangueo son epilíticas o fisurícolas. Es posible que las características de la morfología de las microbialitas en forma de coliflor (una superficie con fisuras y cuarteaduras mayores que las de los oncoides y una mayor profundidad del sustrato) permitan albergar una mayor cantidad de especies que los oncoides, al favorecer el desarrollo de distintos microambientes.

El que algunas especies (*Phormidium papyraceum* y *Leptolyngbya* sp. 2) (Tabla 6) se encuentren en los oncoides y no en las microbialitas en forma de coliflor puede ser explicado por las afinidades particulares de estas especies a determinadas condiciones microambientales que se encuentran exclusivamente en los oncoides como podría ser la luz que los penetra (Whitton, 2002; Wynn-Williams, 2002); o bien por la distribución de las especies en el cráter. En efecto, en este trabajo nuestras recolecciones fueron en función de las macromorfologías de las microbialitas y no en función de su posición en el cráter. El haber encontrado al menos una especie en cultivo que no fue observada en las muestras de la localidad sugiere que existen especies que crecen con una baja densidad en las microbialitas o que son aportadas por dispersión a estas estructuras desde otra comunidad. El estudio de la fisiología de *Phormidium papyraceum* y de *Leptolyngbya* sp. 2 acoplado con el estudio de la distribución de las especies de cianoprocariontes en el cráter y la evaluación de las microcondiciones en donde se encuentran podrían resolver estas cuestiones.

La aproximación al estudio de las cianoprocariontes actuales de las microbialitas de Rincón de Parangueo realizada en este trabajo no había sido hecha previamente. Es evidente una diversidad importante con varias especies sin una identidad certera que deberán ser caracterizadas con varias herramientas. Es relevante destacar que dado el escaso estudio de marcadores moleculares de varias de las especies de los género encontrados (Anexo 1, Tabla 8), será necesario trabajar intensamente con cultivos y con cepas adquiridas de ceparios para obtener información suficiente que establezca sus relaciones filogenéticas.

CONCLUSIONES

La documentación y estudio de las principales especies de cianoprocariontes de las distintas microbialitas de los lagos cráter de Rincón de Parangueo y la Joya de Yuriria en Guanajuato ha permitido la descripción de una diversidad única de cianoprocariontes en cada localidad y el evidenciar la participación actual y pasada de especies de este grupo en la formación de estas estructuras. Se encontraron un total de 33 especies de las cuales varias han sido previamente registradas en ambientes organosedimentarios (*Aphanothece castagnei*, *Chondrocystis dermochroa*, *Chroococciopsis fissurarum*, *C. gelatinosum*, *Chroococcus minor*, *Entophysalis atrata*, *Phormidium papyraceum*, *Pleurocapsa minor* y *Schizothrix arenaria*) y otras que nunca lo habían sido (*Chlorogloea cuauhtemocii*, *Aphanocapsa parasítica*, *Chlorogloea cuauhtemocii*, *Geitlerinema amphibium*, *Gloeocapsopsis cyanea*, *Leibleinia epiphytica*, *Pleurocapsa fusca* y *P. hansgiriana*).

Particularmente en la Joya de Yuriria, se encontró que un tapete actual dominado por *Calothrix* sp. permite la acreción de las costras microbialíticas de tipo estromatolíticas en las zonas acuáticas: *Calothrix* sp. tiende a inducir la mineralización en calcita de la parte basal de los talos y *Leibleinia epiphytica* (una especie recurrente en la parte superior del tapete y entre los filamentos de *Calothrix* sp.) conforma una red física que facilita la estabilización y el predimiento de partículas sedimentarias al interior del tapete. La mineralización observada en la actualidad sumada con la participación de alguna especie del género *Pleurocapsa* podrían haber ocurrido de manera simultánea antes de la desecación del lago, cuando no se le bombeaba agua al cráter, y las microbialitas se encontraban completamente sumergidas.

En Rincón de Parangueo el estudio de las microbialitas y la diversidad de cianoprocariontes asociadas mostró que, tanto las microbialitas en forma de coliflor como los oncoides, han tenido al menos dos etapas cruciales en su historia. La primera corresponde con su proceso de acreción, cuando el lago estaba presente y los microorganismos que conformaban un tapete microbiano, que incluía a especies de la familia Hyellaceae (de los géneros *Pleurocapsa* o *Radaisia*), participaron en la conformación y el crecimiento de las estructuras organosedimentarias en condiciones acuáticas. La segunda etapa que inició después de la desecación del lago, coincide con la meteorización física y química de las microbialitas que presuntamente formó las fisuras y la subsecuente saturación iónica del agua en su interior. Estas condiciones permiten a las cianoprocariontes actuales (la mayoría epilíticas o fisurícolas) participar en una organomineralización, como proceso diagenético de las microbialitas, que ha formado los ooides observados al interior de las fisuras. Las especies que no forman talos fuertemente consolidados, como *Chroococciopsis fissurarum* (observada en cultivo) son susceptibles de tener un rol importante en este proceso.

Los resultados obtenidos han puesto sobre la mesa varias perspectivas de estudio sobre la caracterización de los posibles biominerales, la fisiología de las especies y el estatus taxonómico de las que no fueron determinadas.

REFERENCIAS

Abed, R. M. M., Golubic, S., Garcia-Pichel, F., Camoin, G. F. y Sprachta, S. (2003). Characterization of Microbialite-forming Cyanobacteria in a Tropical Lagoon: Tikehau Atoll, Tuamotu, French Polynesia. *Journal of Phycology*, 39 (5), p.862-873. [En línea]. Disponible en: doi:10.1046/j.1529-8817.2003.02180.x.

Albarède, F. (2013). *Geochemistry*. 2 edition. Cambridge University Press.

Alcocer, J., Escobar, E. y Lugo, A. (2000). Water use (and abuse) and its effects on the crater-lakes of Valle de Santiago, Mexico. *Lakes & Reservoirs: Research & Management*, 5 (3), p.145-149. [En línea]. Disponible en: doi:10.1046/j.1440-1770.2000.00113.x.

Algarte, V. M., Moresco, C. y Rodrigues, L. (2007). Algas do perifíton de distintos ambientes na planície de inundação do alto rio Paraná-DOI: 10.4025/actascibiolsci. v28i3. 216. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 28 (3), p.243–251.

Anagnostidis, K. y Komárek, J. (1990). Modern approach to the classification system of Cyanophytes. 5 - Stigonematales. *Algological Studies/Archiv für Hydrobiologie, Supplement Volumes*, p.1-73.

Anagnostidis, K. y Pantazidou, A. (1991). Marine and aerophytic Cyanosarcina, Stanieria and Pseudocapsa (Chroococcales) species from Hellas (Greece). *Algological Studies*, 64.

Aranda-Gómez, J. J., Chacón-Baca, E., Charles-Polo, M., Solorio-Munguía, J. G., Vega-González, M., Moreno-Arredondo, A. y Origel-Gutiérrez, G. (2009). *Collapse structures at the bottom of a recently desiccated maar lake: Rincón de Parangueo maar, Valle de Santiago, México*. En: 12, 2009, Malargüe, Argentina: Asociación Geológica Argentina Publicaciones Especiales, p.3-4.

Aranda-Gómez, J. J., Levresse, G., Martínez, J. P., Ramos-Leal, J. A., Carrasco-Núñez, G., Chacón-Baca, E., González-Naranjo, G., Chávez-Cabello, G., Vega-González, M. y Origel, G. (2013). Active sinking at the bottom of the Rincón de Parangueo Maar (Guanajuato, México) and its probable relation with subsidence faults at Salamanca and Celaya. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 65 (1), p.169–188.

Aranda-Gómez, J. J., Rocha-Treviño, L. y Pacheco-Martínez, J. (2014). *Detailed geologic map of the bottom of Rincón de Parangueo maar, México: evidence of active subsidence*. En: 2014, Querétaro, México, p.143-144. [En línea]. Disponible en: http://www.researchgate.net/profile/Jesus_Pacheco2/publication/270647933_Detailed_geologic_map_of_the_bottom_of_Rincn_de_Parangueo_maar_Mxico_evidence_of_active_subsidence/links/54b1a76a0cf2318f0f93ee55.pdf.

Arif, I. A. (1997). Composition of blue-green algal mats and water chemistry of the Bani Malik hot spring (Gizan Province), Saudi Arabia. *Kuwait Journal of Science & Engineering*, 24 (1), p.109-122.

Armienta, M. A., Vilaclara, G., De la Cruz-Reyna, S., Ramos, S., Cenicerros, N., Cruz, O., Aguayo, A. y Arcega-Cabrera, F. (2008). Water chemistry of lakes related to active and inactive Mexican volcanoes. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 178 (2), p.249-258. [En línea]. Disponible en: doi:16/j.jvolgeores.2008.06.019.

Arp, G., Reimer, A. y Reitner, J. (1999). Calcification in cyanobacterial biofilms of alkaline salt lakes. *European Journal of Phycology*, 34 (4), p.393-403. [En línea]. Disponible en: doi:10.1080/09670269910001736452.

Arp, G., Reimer, A. y Reitner, J. (2004). Microbialite Formation in Seawater of Increased Alkalinity, Satonda Crater Lake, Indonesia. *Journal of Sedimentary Research*, 73 (1), p.105-127. [En línea]. Disponible en: doi:10.1306/071002730105.

Asencio, A. y Aboal, M. (2001). Biodeterioration of wall paintings in caves of Murcia (SE Spain) by epilithic and chasmoendolithic. *Algological Studies*, 103, p.131-142.

Asencio, A. D. y Aboal, M. (2004). Cell inclusions in the chasmoendolithic cyanophytes from cave-like environments in Murcia (SE Spain). *Archiv fuer Hydrobiologie Supplement*, 153 (August), p.117-127.

Baez, A. P. y Belmont, R. (1987). Comparative study of the chemical composition of rain of three different zones in Mexico. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 3 (1), p.25-36.

Baker, A. F. y Bold, H. C. (1970). *Phycological Studies. X. Taxonomic Studies in the Oscillatoriaceae*. The University of Texas Publication. [En línea]. Disponible en: <http://repositories.lib.utexas.edu/handle/2152/25820>.

Benzerara, K., Couradeau, E., Gérard, E., Tavera, R., Lopez-Archilla, A. I., Moreira, D. y Lopez-Garcia, P. (2014a). Geomicrobiological study of modern microbialites from Mexico: towards a better understanding of the ancient fossil record. Ollivier, M. y Maurel, M.-C. (eds.). *BIO Web of Conferences*, 2, p.2002. [En línea]. Disponible en: doi:10.1051/bioconf/20140202002.

Benzerara, K., Skouri-Panet, F., Li, J., Férard, C., Gugger, M., Laurent, T., Couradeau, E., Ragon, M., Cosmidis, J., Menguy, N., Margaret-Oliver, I., Tavera, R., López-García, P. y Moreira, D. (2014b). Intracellular Ca-carbonate biomineralization is widespread in cyanobacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111 (30), p.10933-10938. [En línea]. Disponible en: doi:10.1073/pnas.1403510111.

Beraldi-Campesi, H., Arenas-Abad, C., Garcia-Pichel, F., Arellano-Aguilar, O., Auqué, L., Vázquez-Urbez, M., Sancho, C., Osácar, C. y Ruiz-Velasco, S. (2012). Benthic bacterial diversity from freshwater tufas of the Iberian Range (Spain). *FEMS Microbiology Ecology*, 80 (2), p.363-379. [En línea]. Disponible en: doi:10.1111/j.1574-6941.2012.01303.x.

Biolo, S. y Rodrigues, L. (2011). Composition of periphytic algae (except Bacillariophyceae) in different substrates of a semilotic environment from the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 34 (3), p.307-319.

Bittencourt-Oliveira, M. do C. (2003). Detection of potential microcystin-producing cyanobacteria in Brazilian reservoirs with a mcyB molecular marker. *Harmful Algae*, 2 (1), p.51-60. [En línea]. Disponible en: doi:10.1016/S1568-9883(03)00004-0.

Bourrelly, P. (1985). *Les algues d'eau douce. Initiation à la systématique. Tome III: Les algues bleues et rouges. Les Eugléniens, Peridiniens et Cryptomonadines*, Les algues d'eau douce. Paris: Société Nouvelle des Éditions Boubée.

Braithwaite, C. J. R. y Zedef, V. (1994). Living hydromagnesite stromatolites from Turkey. *Sedimentary Geology*, 92 (1-2), p.1-5. [En línea]. Disponible en: doi:10.1016/0037-0738(94)90051-5.

Braithwaite, C. J. R. y Zedef, V. (1996). Hydromagnesite stromatolites and sediments in an alkaline lake, Salda Golu, Turkey. *Journal of Sedimentary Research*, 66 (5), p.991-1002. [En línea]. Disponible en: doi:10.1306/D426845F-2B26-11D7-8648000102C1865D.

Breitbart, M., Hoare, A., Nitti, A., Siefert, J., Haynes, M., Dinsdale, E., Edwards, R., Souza, V., Rohwer, F. y Hollander, D. (2009). Metagenomic and stable isotopic analyses of modern freshwater microbialites in Cuatro Ciénegas, Mexico. *Environmental Microbiology*, 11 (1), p.16–34. [En línea]. Disponible en: doi:10.1111/j.1462-2920.2008.01725.x.

Briggs, D. E. G. (2003). The Role of Decay and Mineralization in the Preservation of Soft-Bodied Fossils. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 31 (1), p.275-301. [En línea]. Disponible en: doi:10.1146/annurev.earth.31.100901.144746.

Brock, T. D. (1976). Environmental Microbiology of Living Stromatolites. En: Walter, M. R. (ed.), *Stromatolites*, Elsevier Science Ltd, p.143-148.

Bundeleva, I. A., Shirokova, L. S., Kompantseva, E. I., Bénézeth, P., Ménez, B., Marin, F. y Pokrovsky, O. S. (2015). Experimental modeling of bacterially-induced Ca carbonate precipitation: new insights on possible mechanisms. *Bioinertization: from fundamentals to biomaterials & environmental issues*, 672, p.21-39.

Burne, R. V. y Moore, L. S. (1987). Microbialites; organosedimentary deposits of benthic microbial communities. *Palaios*, 2 (3), p.241-254. [En línea]. Disponible en: doi:10.2307/3514674.

Cano-Cruz, M. y Carrasco-Núñez, G. (2008). Evolución de un cráter de explosión (maar) riolítico: Hoya de Estrada, campo volcánico Valle de Santiago, Guanajuato, México. *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 25 (3), p.549-564.

Cañaveras, J. C., Sanchez-Moral, S., Sloer, V. y Saiz-Jimenez, C. (2001). Microorganisms and Microbially Induced Fabrics in Cave Walls. *Geomicrobiology Journal*, 18 (3), p.223-240. [En línea]. Disponible en: doi:10.1080/01490450152467769.

Caudwell, C., Delcourt, A., Lang, J. y Pascal, A. (1997). Biocoenosis and induration of freshwater Rivularia stromatolites in a temperate climate. *Geomicrobiology Journal*, 14, p.285-298. [En línea]. Disponible en: doi:10.1080/01490459709378053.

Centeno, C. M., Legendre, P., Beltrán, Y., Alcántara-Hernández, R. J., Lidström, U. E., Ashby, M. N. y Falcón, L. I. (2012). Microbialite genetic diversity and composition relate to environmental variables. *FEMS Microbiology Ecology*, 82 (3), p.724–735. [En línea]. Disponible en: doi:10.1111/j.1574-6941.2012.01447.x.

Center for History and New Media, George Mason University. (2014). *Zotero*. Fairfax, Virginia, USA: Center for History and New Media, George Mason University.

Cerón, R. M., Cerón, J. G., Carballo, C. G., Aguilar, C., Montalvo, C., Vargas, C., Ortinez, J. A., Cárdenas, B., Córdova, A. V. y Rodríguez, M. A. (2012). Chemical characterization of dry deposition of pollutants in one industrial site in Guanajuato, Mexico. *INTERNATIONAL JOURNAL of ENERGY and ENVIRONMENT*, 6 (5), p.532-539.

Chacón, E., Berrendero, E., Montejano, G., Malda, J. y Sánchez-Ramos, M. (2011). Are cyanobacterial mats precursors of stromatolites? En: Tewari, V. C. y Seckbach, J. (eds.), *Stromatolites: Interaction of Microbes with Sediments*, Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology, 18, Springer Netherlands, p.313-341. [En línea]. Disponible en: http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-007-0397-1_14.

Chacón, E., Sánchez-Ramos, M. A., Charles-Polo, M. y Aranda-Gómez, J. J. (2009). Microbialites from Rincon de Parangueo in the volcanic complex of Central Mexico. En: *A204*, 2009. [En línea]. Disponible en: <http://goldschmidtabstracts.info/2009/204.pdf>.

Choudhary, K. K. (2009). Occurrence of Chroococcaceae during rice cultivation in North Bihar, India. *Bangladesh Journal of Plant Taxonomy*, 16 (1). [En línea]. Disponible en: doi:10.3329/bjpt.v16i1.2747.

Couradeau, E., Benzerara, K., Gérard, E., Estève, I., Moreira, D., Tavera, R. y López-García, P. (2013). Cyanobacterial calcification in modern microbialites at the submicrometer-scale. *Biogeosciences Discussions*, 10 (2), p.3311-3339. [En línea]. Disponible en: doi:10.5194/bgd-10-3311-2013.

Couradeau, E., Benzerara, K., Gerard, E., Moreira, D., Bernard, S., Brown, G. E. y Lopez-Garcia, P. (2012). An Early-Branching Microbialite Cyanobacterium Forms Intracellular Carbonates. *Science*, 336 (6080), p.459-462. [En línea]. Disponible en: doi:10.1126/science.1216171.

Couradeau, E., Benzerara, K., Moreira, D., Gérard, E., Kaźmierczak, J., Tavera, R. y López-García, P. (2011). Prokaryotic and Eukaryotic Community Structure in Field and Cultured Microbialites from the Alkaline Lake Alchichica (Mexico). *PLoS ONE*, 6 (12), p.e28767. [En línea]. Disponible en: doi:10.1371/journal.pone.0028767.

Cousin, S. y Stackebrandt, E. (2010). Spatial Bacterial Diversity in a Recent Freshwater Tufa Deposit. *Geomicrobiology Journal*, 27 (4), p.275-291. [En línea]. Disponible en: doi:10.1080/01490450903410449.

Dahanayake, K., Gerdes, G. y Krumbein, W. E. (1985). Stromatolites, oncolites and oolites biogenically formed in situ. *Naturwissenschaften*, 72 (10), p.513-518. [En línea]. Disponible en: doi:10.1007/BF00367596.

Davaud, E. y Girardclos, S. (2001). Recent freshwater ooids and oncoids from western Lake Geneva (Switzerland): Indications of a common organically mediated origin. *Journal of Sedimentary Research*, 71 (3), p.423-429.

Davies, P. J., Bubela, B. y Ferguson, J. (1978). The formation of ooids. *Sedimentology*, 25 (5), p.703-730. [En línea]. Disponible en: doi:10.1111/j.1365-3091.1978.tb00326.x.

Défarage, C. (2011). Organomineralization. En: Reitner, J. y Thiel, V. (eds.), *Encyclopedia of Geobiology*, Encyclopedia of Earth Sciences Series, Springer Netherlands, p.697-701. [En línea]. Disponible en: http://link.springer.com/referenceworkentry/10.1007/978-1-4020-9212-1_159.

Défarage, C., Trichet, J., Maurin, A. y Hucher, M. (1994). Kopara in Polynesian atolls: early stages of formation of calcareous stromatolites. *Sedimentary Geology*, 89 (1-2), p.9-23. [En línea]. Disponible en: doi:10.1016/0037-0738(94)90080-9.

Drouet, F. (1943). New Species of Oscillatoriaceae. *American Midland Naturalist*, 29 (1), p.51-54. [En línea]. Disponible en: doi:10.2307/2420978.

Dupraz, C., Reid, R. P., Braissant, O., Decho, A. W., Norman, R. S. y Visscher, P. T. (2009). Processes of carbonate precipitation in modern microbial mats. *Earth-Science Reviews*, 96 (3), p.141-162. [En línea]. Disponible en: doi:10.1016/j.earscirev.2008.10.005.

Dupraz, C., Reid, R. P. y Visscher, P. (2011). Microbialites, Modern. En: *Encyclopedia of Geobiology*, Encyclopedia of Earth Sciences Series, Springer Netherlands, p.617-635. [En línea]. Disponible en: http://link.springer.com/referenceworkentry/10.1007%2F978-1-4020-9212-1_195/fulltext.html.

EBSCO Industries, Inc. (2014). *EBSCOhost*. [En línea]. Disponible en: <https://www.ebscohost.com/>.

EBSCO Industries, Inc. (2015). *EBSCOhost*. [En línea]. Disponible en: <https://www.ebscohost.com/>.

Elsevier B.V. (2014). *Engineering Village: GEOBASE & GeoRef*. [En línea]. Disponible en: <http://www.engineeringvillage.com/>.

Elsevier B.V. (2015). *Engineering Village: GEOBASE & GeoRef*. [En línea]. Disponible en: <http://www.engineeringvillage.com/>.

Escolero, Ó. y Alcocer, J. (2005). Deseccación de los lago cráter del Valle de Santiago, Guanajuato. En: *El agua en México vista desde la academia*, Digital, México: Academia Mexicana de Ciencias, p.99-115.

Falcón, L. I., Cerritos, R., Eguiarte, L. E. y Souza, V. (2007). Nitrogen Fixation in Microbial Mat and Stromatolite Communities from Cuatro Ciénegas, Mexico. *Microbial Ecology*, 54 (2), p.363-373. [En línea]. Disponible en: doi:10.1007/s00248-007-9240-3.

Ferreira, F. A., Mormul, R. P., Biolo, S. y Rodrigues, L. (2011). Podostemum rutifolium subsp. rutifolium como estructurador da comunidade de algas perifíticas em um rio neotropical. *Rodriguesia-Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro*, 62 (4). [En línea]. Disponible en: <http://www.rodriguesia-seer.jbrj.gov.br/index.php/rodriguesia/article/view/252>.

Ferris, F. G., Thompson, J. B. y Beveridge, T. J. (1997). Modern Freshwater Microbialites from Kelly Lake, British Columbia, Canada. *PALAIOS*, 12 (3), p.213-219. [En línea]. Disponible en: doi:10.2307/3515423.

Flügel, P. D. E. (2004). Methods. En: *Microfacies of Carbonate Rocks*, Springer Berlin Heidelberg, p.53-72. [En línea]. Disponible en: http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-662-08726-8_3.

Fonseca, I. A. (2008). *Composição, recrutamento e potencialidade toxigênica de cianobactérias em um tributário do reservatório de Rosana, Paraná, Brasil*. Doctorado en ciencias ambientales, Maringá, Brasil: Programa de PósGraduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá. [En línea]. Disponible en: http://www.livrosgratis.com.br/arquivos_livros/cp092935.pdf.

Fonseca, I. A. y Rodrigues, L. (2005). Cianobactérias perifíticas em dois ambientes lênticos da planície de inundação do alto Rio Paraná, PR, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 28 (4), p.821-834.

Foster, J. S. y Green, S. J. (2011). Microbial Diversity in Modern Stromatolites. En: Tewari, V. y Seckbach, J. (eds.), *STROMATOLITES: Interaction of Microbes with Sediments*, Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology 18, Springer Netherlands, p.383-405. [En línea]. Disponible en: http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-007-0397-1_17.

Foster, J. S., Green, S. J., Ahrendt, S. R., Golubic, S., Reid, R. P., Hetherington, K. L. y Bebout, L. (2009). Molecular and morphological characterization of cyanobacterial diversity in the stromatolites of Highborne Cay, Bahamas. *The ISME Journal*, 3 (5), p.573-587. [En línea]. Disponible en: doi:10.1038/ismej.2008.129.

Fox Quesada, V., Martín Huerta, R. y Ascencio Hernández, C. (1997). Decreto Gubernativo n°79 - Se declara como Área Natural Protegida en la categoría de Monumento Natural, «la región volcánica Siete Luminarias», ubicada en el municipio de Valle de Santiago. *Periódico Oficial*.

Frémy, P. (1929). *Les Myxophycées de l'Afrique équatoriale française*, Archives de botanique Tome III. Caen.

Freytet, D. P. y Plet, P. A. (1996). Modern freshwater microbial carbonates: the Phormidium stromatolites (tufa-travertine) of southeastern Burgundy (Paris Basin, France). *Facies*, 34 (1), p.219-237. [En línea]. Disponible en: doi:10.1007/BF02546166.

Freytet, P. y Verrecchia, E. P. (1998). Freshwater organisms that build stromatolites: a synopsis of biocrystallization by prokaryotic and eukaryotic algae. *Sedimentology*, 45 (3), p.535-563. [En línea]. Disponible en: doi:10.1046/j.1365-3091.1998.00155.x.

Friedmann, I. (1961). Chroococciopsis Kashaii sp. n. and the genus Chroococciopsis (Studies on cave algae from Israel III). *Österreichische botanische Zeitschrift*, 108 (4-5), p.354-367. [En línea]. Disponible en: doi:10.1007/BF01289743.

Friedmann, I. (1962). The ecology of the atmophytic nitrate-alga chroococciopsis Kashaii Friedmann. *Archiv für Mikrobiologie*, 42 (1), p.42-45. [En línea]. Disponible en: doi:10.1007/BF00425188.

Gardner, N. L. (1927). *New myxophyceae from Porto Rico*. New York: New York Botanical Garden.

Gebelein, C. D. (1969). Distribution, Morphology, and Accretion Rate of Recent Subtidal Algal Stromatolites, Bermuda. *Journal of Sedimentary Research*, 39 (1). [En línea]. Disponible en: <http://archives.datapages.com/data/sepm/journals/v38-41/data/039/039001/0049.htm>.

Geitler, L. (1932). *Cyanophyceae von Europa unter Berücksichtigung der anderen Kontinente*, Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Reprint 1985. Leipzig; Koenigstein: Akademische Verlagsgesellschaft Koeltz Scientific Books.

Geitler, L. y Ruttner, F. (1935). *Die Cyanophyceen der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition, ihre Morphologie, Systematik und Ökologie*. Stuttgart: Schweizerbart.

Gérard, E., Ménez, B., Couradeau, E., Moreira, D., Benzerara, K., Tavera, R. y López-García, P. (2013). Specific carbonate–microbe interactions in the modern microbialites of Lake Alchichica (Mexico). *The ISME Journal*, 7 (10), p.1997-2009. [En línea]. Disponible en: doi:10.1038/ismej.2013.81.

Gerdes, D. G., Claes, M., Dunajtschik-Piewak, K., Riege, H., Krumbein, P. D. W. E. y Reineck, P. D. H.-E. (1993). Contribution of microbial mats to sedimentary surface structures. *Facies*, 29 (1), p.61-74. [En línea]. Disponible en: doi:10.1007/BF02536918.

Gischler, E., Gibson, M. A. y Oschmann, W. (2008). Giant Holocene Freshwater Microbialites, Laguna Bacalar, Quintana Roo, Mexico. *Sedimentology*, 55 (5), p.1293-1309. [En línea]. Disponible en: doi:10.1111/j.1365-3091.2007.00946.x.

Goldstein, J. I., Newbury, D. E., Echlin, P., Joy, D. C., Lyman, C. E., Lifshin, E., Sawyer, L. y Michael, J. R. (2003). *Scanning electron microscopy and x-ray microanalysis*. Nueva York: Springer.

Golubic, S. (1976). Organisms that build stromatolites. En: Walter, M. R. (ed.), *Stromatolites*, Development in sedimentology 20, Elsevier, p.113-126.

Golubic, S. (1991). Modern Stromatolites: A Review. En: Riding, D. R. (ed.), *Calcareous Algae and Stromatolites*, Springer Berlin Heidelberg, p.541-561. [En línea]. Disponible en: http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-52335-9_23.

Gomont, M. (1892). Monographie des Oscillariées (Nostocacées homocystées). *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, 15, p.263-368.

Gomont, M. M. (1899). Sur quelques Oscillariées nouvelles. *Bulletin de la société botanique de France*, 46 (1), p.25-41.

González-González, J. y Novelo-Maldonado, E. (1986). Técnicas especiales de recolección y preparación de ejemplares de grupos selectos de plantas: Algas. En: Lot, A. y Chiang, F. (eds.), *Manual de herbario*, México: Consejo nacional de la Flora de México, A.C., p.47-54.

Google Inc. (2014). *Google Scholar*. [En línea]. Disponible en: <https://scholar.google.com/>.

Google Inc. (2015). *Google Scholar*. [En línea]. Disponible en: <https://scholar.google.com/>.

Guiamet, P. S., de Saravia, S. G. G. y Nuñez, G. (2008). DETERIORO BIOLÓGICO DE DIFERENTES SITIOS ARQUEOLÓGICOS. EL PATRIMONIO MAYA COMO CASO DE ESTUDIO. *Apuntes del CEAR*, p.73.

Guido, A., Mastandrea, A., Demasi, F., Tosti, F. y Russo, F. (2012). Organic matter remains in the laminated microfabrics of the Kess-Kess mounds (Hamar Laghdad, Lower Devonian, Morocco). *Sedimentary Geology*, 263–264, p.194-201. [En línea]. Disponible en: doi:10.1016/j.sedgeo.2011.12.010.

Guiry, M. D. y Guiry, G. M. (2013). *AlgaeBase*. National University of Ireland, Galway. [En línea]. Disponible en: <http://www.algaebase.org>.

Hägele, D., Leinfelder, R., Grau, J., Burmeister, E.-G. y Struck, U. (2006). Oncoids from the river Alz (southern Germany): Tiny ecosystems in a phosphorus-limited environment. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 237 (2–4), p.378-395. [En línea]. Disponible en: doi:10.1016/j.palaeo.2005.12.016.

Hasenaka, T. y Carmichael, I. S. E. (1987). The Cinder Cones of Michoacán-Guanajuato, Central Mexico: Petrology and Chemistry. *Journal of Petrology*, 28 (2), p.241-269. [En línea]. Disponible en: doi:10.1093/petrology/28.2.241.

Heim, C. (2011). Microbial Biomineralization. En: Reitner, J. y Thiel, V. (eds.), *Encyclopedia of Geobiology*, Encyclopedia of Earth Sciences Series, Springer Netherlands, p.586-592. [En línea]. Disponible en: http://link.springer.com/referenceworkentry/10.1007/978-1-4020-9212-1_33.

Hoek, C., Mann, D. G. y Jahns, H. M. (1995). *Algae. An introduction to phycology*. Cambridge University Press.

Ilespa, A. A. C. y Ilespa, C. M. D. (2009). Cyanobacterial and sedimentary composition in polygonal microbial mats from Pernambuco lagoon, Rio de Janeiro, Brasil. *J. Geoscience.*–2009.–5, (1), p.35–41.

Jerome, W. G. (Jay), Fuseler, J. y Price, R. L. (2011). Specimen Preparation. En: Price, R. L. y Jerome, W. G. (Jay) (eds.), *Basic Confocal Microscopy*, Springer New York, p.61-77. [En línea]. Disponible en: http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-0-387-78175-4_4.

Johansen, J. R. y St. Clair, L. L. (1986). Cryptogamic soil crusts: recovery from grazing near Camp Floyd State Park, Utah, USA. *Western North American Naturalist*, 46 (4), p.632-640.

Jolyon, R. y Chau, I. (2013). Albite. *Mindat.org is an online information resource dedicated to providing free mineralogical information to all*. [En línea]. Disponible en: <http://www.mindat.org/min-96.html>.

Jones, B., Renaut, R. W. y Konhauser, K. O. (2005). Genesis of large siliceous stromatolites at Frying Pan Lake, Waimangu geothermal field, North Island, New Zealand. *Sedimentology*, 52 (6), p.1229–1252. [En línea]. Disponible en: doi:10.1111/j.1365-3091.2005.00739.x.

Kamennaya, N., Ajo-Franklin, C., Northen, T. y Jansson, C. (2012). Cyanobacteria as Biocatalysts for Carbonate Mineralization. *Minerals*, 2 (4), p.338-364. [En línea]. Disponible en: doi:10.3390/min2040338.

Kano, A. (2011). Tufa, Freshwater. En: Reitner, J. y Thiel, V. (eds.), *Encyclopedia of Geobiology*, Encyclopedia of Earth Sciences Series, Springer Netherlands, p.889-891. [En línea]. Disponible en: http://link.springer.com/referenceworkentry/10.1007/978-1-4020-9212-1_211.

Katarzyna A., P. y Wolfgang E., K. (2004). Laboratory cultures of calcifying biomicrospheres generate ooids - A contribution to the origin of oolites. *Carnets de géologie (Notebooks on geology)*, (Lettres). [En línea]. Disponible en: doi:10.4267/2042/309.

Kawaguchi, T. y Decho, A. W. (2000). Biochemical Characterization of Cyanobacterial Extracellular Polymers (EPS) from Modern Marine Stromatolites (Bahamas). *Preparative Biochemistry and Biotechnology*, 30, p.321-330. [En línea]. Disponible en: doi:10.1080/10826060008544971.

Kawaguchi, T. y Decho, A. W. (2002). A laboratory investigation of cyanobacterial extracellular polymeric secretions (EPS) in influencing CaCO₃ polymorphism. *Journal of Crystal Growth*, 240 (1–2), p.230-235. [En línea]. Disponible en: doi:10.1016/S0022-0248(02)00918-1.

Kazmierczak, J., Coleman, M. L., Gruszczynski, M. y others. (1996). Cyanobacterial key to the genesis of micritic and peloidal limestones in ancient seas. *Acta Palaeontologica Polonica*, 41, p.319–330.

Kazmierczak, J. y Kempe, S. (2004). Microbialite Formation in Seawater of Increased Alkalinity, Satonda Crater Lake, Indonesia: Discussion. *Journal of Sedimentary Research*, 74 (2), p.314-317. [En línea]. Disponible en: doi:10.1306/061303740314.

Kazmierczak, J. y Kempe, S. (2006). Genuine modern analogues of Precambrian stromatolites from caldera lakes of Niuafu'ou Island, Tonga. *Naturwissenschaften*, 93 (3), p.119-126. [En línea]. Disponible en: doi:10.1007/s00114-005-0066-x.

Kaźmierczak, J., Kempe, S., Kremer, B., López-García, P., Moreira, D. y Tavera, R. (2011). Hydrochemistry and microbialites of the alkaline crater lake Alchichica, Mexico. *Facies*, 57 (4), p.543-570. [En línea]. Disponible en: doi:10.1007/s10347-010-0255-8.

Kearey, P. (2001). *The New Penguin Dictionary of Geology*. 2nd edition. London: Penguin UK.

Kempe, S. y Kaźmierczak, J. (1990). Chemistry and stromatolites of the sea-linked Satonda Crater Lake, Indonesia: A recent model for the Precambrian sea? *Chemical Geology*, 81 (4), p.299-310. [En línea]. Disponible en: doi:10.1016/0009-2541(90)90052-9.

Kempe, S., Kazmierczak, J., Reimer, A., Landmann, G. y Reitner, J. (1996). Microbialites and hydrochemistry of the Crater Lake of Satonda—a status report. *Global and Regional Controls on Biogenic Sedimentation. I. Reef Evolution. Research Reports: Göttinger Arbeiten zur Geologie und Paläontologie, Sonderband, 2*, p.59–63.

Knoll, A. H. (2012). The Fossil Record of Microbial Life. En: Knoll, A. H., Canfield, D. E. y Konhauser, K. O. (eds.), *Fundamentals of Geobiology*, John Wiley & Sons, Ltd, p.297-314. [En línea]. Disponible en: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9781118280874.ch16/summary>.

Komárek, J. (2013). *Cyanoprokaryota: Part 3: Heterocytous Genera*, Süßwasserflora von Mitteleuropa Bd. 19/3. Springer.

Komárek, J. y Anagnostidis, K. (1989). Modern approach to the classification system of Cyanophytes 4-Nostocales. *Algological Studies/Archiv für Hydrobiologie, Supplement Volumes*, 56, p.247–345.

Komárek, J. y Anagnostidis, K. (1999). *Cyanoprokaryota: Part 1: Chroococcales*, Süßwasserflora von Mitteleuropa. Heidelberg: Spektrum, Akad. Verl.

Komárek, J. y Anagnostidis, K. (2005). *Cyanoprokaryota: Part 2: Oscillatoriales*, Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/2. Büdel, B., Krienitz, Gärtner, G. y Schagerl, M. (eds.). Fischer.

Komárek, J. y Golubić, S. (1990). *Guide to the nomenclature and formal taxonomic treatment of oxyphototroph prokaryotes (Cyanoprokaryotes) - Proposal*. [En línea]. Disponible en: <http://www.cyanodb.cz/files/CyanoGuide.pdf>.

Komárek, J. y Komárková-Legnerová, J. (2002). Contribution to the knowledge of planktic cyanoprokaryotes from central Mexico. *Preslia Prague*, 74 (3), p.207-233.

Komárek, J. y Montejano, G. (1994). Taxonomic evaluation of several *Chlorogloea*-species (Cyanoprokaryota) from inland biotopes. *Algological Studies/Archiv für Hydrobiologie, Supplement Volumes*, 74, p.1-26.

Konhäuser, K. y Riding, R. (2012). Bacterial Biomineralization. En: Knoll, A. H., Canfield, D. E. y Konhäuser, K. O. (eds.), *Fundamentals of Geobiology*, John Wiley & Sons, Ltd, p.105-130.

Kupriyanova, E. V., Sinetova, M. A., Cho, S. M., Park, Y.-I., Los, D. A. y Pronina, N. A. (2013). CO₂-concentrating mechanism in cyanobacterial photosynthesis: organization, physiological role, and evolutionary origin. *Photosynthesis Research*, 117 (1-3), p.133-146. [En línea]. Disponible en: doi:10.1007/s11120-013-9860-z.

Kupriyanova, E., Villarejo, A., Markelova, A., Gerasimenko, L., Zavarzin, G., Samuelsson, G., Los, D. A. y Pronina, N. (2007). Extracellular carbonic anhydrases of the stromatolite-forming cyanobacterium *Microcoleus chthonoplastes*. *Microbiology*, 153 (4), p.1149-1156. [En línea]. Disponible en: doi:10.1099/mic.0.2006/003905-0.

Lamond, R. E. y Tapanila, L. (2003). Embedment Cavities in Lacustrine Stromatolites: Evidence of Animal Interactions from Cenozoic Carbonates in U.S.A. and Kenya. *PALAIOS*, 18 (4-5), p.445-453. [En línea]. Disponible en: doi:10.1669/0883-1351(2003)018<0445:ECILSE>2.0.CO;2.

Lampert, W. y Sommer, U. (2007). *Limnoecology*. Oxford University Press.

Lamprinou, V., Danielidis, D. B., Economou-Amilli, A. y Pantazidou, A. (2012). Distribution survey of Cyanobacteria in three Greek caves of Peloponnese. *International Journal of Speleology*, 41 (2), p.267-272. [En línea]. Disponible en: doi:10.5038/1827-806X.41.2.12.

Lamprinou, V., Danielidis, D. B., Pantazidou, A., Oikonomou, A. y Economou-Amilli, A. (2014). The show cave of Diros vs. wild caves of Peloponnese, Greece-distribution patterns of Cyanobacteria. *International Journal of Speleology*, 43 (3), p.10.

Lein, T. E., Bruntse, G., Gunnarsson, K., Nielsen, R. y B\ a amstedt, U. (1999). New records of benthic marine algae for Norway, with notes on some rare species from the Florø district, western Norway. *Sarsia*, 84 (1), p.39-53.

Lemmermann, E. (1899). *Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific (H. Schauinsland, 1896/97): Planktonalgen*, 16. Alemania: Abhandlungen herausgegeben vom Naturwissenschaftlichen zu Bremen.

Levresse, G., Aranda-Gómez, J. J., Rollion Bard, C., Cerca-Martínez, M., Rocha-Treviño, L., Pacheco-Martínez, J., Ramos-Leal, J. A., Vsevolod, Y. y Arazte-Flores, J. (2014). *C-O-B isotopic evolution of lacustrine microbialites of Rincón de Parangueo maar, México*. En: 2014, Querétaro, México.

Lewis, D. W. y McConchie, D. (1994). Textures. En: *Analytical Sedimentology*, Springer US, p.92-129. [En línea]. Disponible en: http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4615-2636-0_7.

Lide, D. R. (ed.). (2005). *CRC Handbook of Chemistry and Physics*. Internet Version. Boca Raton, FL: CRC Press. [En línea]. Disponible en: <http://www.hbcnetbase.com>.

Logan, B. W. (1961). Cryptozoon and associate stromatolites from the Recent, Shark bay, Western Australia. *The Journal of Geology*, p.517–533.

Logan, B. W., Rezak, R. y Ginsburg, R. N. (1964). Classification and Environmental Significance of Algal Stromatolites. *The Journal of Geology*, 72 (1), p.68-83.

López Bedolla, M. de los Á. y Ramírez González, L. (2010). Plan Municipal de Educación Ambiental. Yuriria, Guanajuato. 2009-2012. *Periódico Oficial*, p.49-95.

Loyo Espíndola, E. S. (2009). *Distribución de Chroococcales (Cyanoprokaryota) en el conjunto murciélagos en la Zona Arqueológica de Palenque, Chiapas*. Licenciatura en Biología, México, DF: UNAM, Facultad de Ciencias. [En línea]. Disponible en: <http://132.248.9.195/ptd2009/marzo/0641585/Index.html>.

Loyo Espíndola, E. S. (2015). *Ecología de algas epilíticas de la zona arqueológica de Palenque, Chiapas*. Maestría en Ciencias Biológicas (Biología ambiental), México DF: UNAM, Facultad de Ciencias. [En línea]. Disponible en: <http://132.248.9.195/ptd2015/marzo/300151118/Index.html>.

Loza, V., Berrendero, E., Perona, E. y Mateo, P. (2013). Polyphasic characterization of benthic cyanobacterial diversity from biofilms of the Guadarrama river (Spain): morphological, molecular, and ecological approaches. *Journal of Phycology*, 49 (2), p.282-297. [En línea]. Disponible en: doi:10.1111/jpy.12036.

Ludwig, R., Al-Horani, F. A., De Beer, D. y Jonkers, H. M. (2005). Photosynthesis-controlled calcification in a hypersaline microbial mat. *Limnology and Oceanography*, 50 (6), p.1836–1843.

Lukavský, J., Furnadzhieva, S. y Pilarski, P. (2011). Cyanobacteria of the thermal spring at Pancharevo, Sofia, Bulgaria. *Acta Botanica Croatica*, 70 (2). [En línea]. Disponible en: doi:10.2478/v10184-010-0015-4.

MacRae, C. M. y Wilson, N. C. (2008). Luminescence database I—minerals and materials. *Microscopy and Microanalysis*, 14 (2), p.184–204.

Madigan, M. T., Martinko, J. M., Stahl, D. y Clark, D. P. (2010). *Brock Biology of Microorganisms*. 13.^a ed. Benjamin Cummings.

Mejía Gómez, J. y Sandoval Minero, R. (2004). Uso del agua subterránea en la región acuífera Irapuato-Valle de Santiago (México) y su impacto sobre el sistema hidrogeológico. *Boletín Geológico y Minero*, 115, p.311–318.

Montejano, G., Gold-Morgan, M. y León-Tejera, H. (2005). Surveying the diversity of Cyanoprokaryotes in poorly known regions: the case of the central region of Mexico. *Algalological Studies*, 117 (1), p.329–338.

Moore, G. T. y Carter, N. (1923). Algae from Lakes in the Northeastern Part of North Dakota. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 10 (4), p.393-422. [En línea]. Disponible en: doi:10.2307/2394119.

Mulec, J., Kosi, G. y Vrhovšek, D. (2007). Algae promote growth of stalagmites and stalactites in karst caves (Škocjanske Jame, Slovenia). *Carbonates and Evaporites*, 22 (1), p.6-9. [En línea]. Disponible en: doi:10.1007/BF03175841.

Nägeli, C. (1849). *Gattungen einzelliger Algen physiologisch und systematisch bearbeitet*. Zürich, Friedrich Schulthess. [En línea]. Disponible en: <http://archive.org/details/gattungeneinzell00ng>.

NCBI. (2015). *Nucleotide Database*. [En línea]. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucore> [Accedido: 4 febrero 2015].

Nichols, G. (2009). *Sedimentology and Stratigraphy*. 2 edition. Chichester, UK ; Hoboken, NJ: Wiley-Blackwell.

Nitti, A., Daniels, C. A., Siefert, J., Souza, V., Hollander, D. y Breitbart, M. (2012). Spatially Resolved Genomic, Stable Isotopic, and Lipid Analyses of a Modern Freshwater Microbialite from Cuatro Ciénegas, Mexico. *Astrobiology*, 12 (7), p.1-14. [En línea]. Disponible en: doi:10.1089/ast.2011.0812.

Orava, J. (2009). *Životní cykly zástupců subaerických cyanobakteriálních biodeteriogenů v přírodních populacích a kulturách*. Bakalářská práce studijního programu Biologie oboru Obecná biologie – směr Mikrobiologie, Brno: Masarykova univerzita v Brně.

Ordóñez, E. (1900). Les volcans du Valle de Santiago. *Memorias de la Sociedad Científica «Antonio Alzate» (México)*, XIV, p.299-326.

Ortega-Gutiérrez, F., Gómez-Tuena, A., Elías-Herrera, M., Solari, L. A., Reyes-Salas, M. y Macías-Romo, C. (2014). Petrology and geochemistry of the Valle de Santiago lower-crust xenoliths: Young tectonothermal processes beneath the central Trans-Mexican volcanic belt. *Lithosphere*, 6 (5), p.335-360. [En línea]. Disponible en: doi:10.1130/L317.1.

Owen, E. y Daintith, J. (2004). *Dictionary of Evolutionary Biology (Facts on File Science Dictionary)*. illustrated edition. Facts on File Inc.

Pacton, M., Ariztegui, D., Wacey, D., Kilburn, M. R., Rollion-Bard, C., Farah, R. y Vasconcelos, C. (2012). Going nano: A new step toward understanding the processes governing freshwater ooid formation. *Geology*, 40 (6), p.547-550. [En línea]. Disponible en: doi:10.1130/G32846.1.

Paddock, S. y Eliceiri, K. (2014). Laser Scanning Confocal Microscopy: History, Applications, and Related Optical Sectioning Techniques. En: Paddock, S. W. (ed.), *Confocal Microscopy*, Methods in Molecular Biology 1075, Springer New York, p.9-47. [En línea]. Disponible en: http://dx.doi.org/10.1007/978-1-60761-847-8_2.

Palinska, K. A. (2008). Cyanobacteria. Digital. *Encyclopedia of life sciences (ELS)*, Chichester: John Wiley & Sons, Ltd. [Accedido: 28 noviembre 2011].

Papineau, D., Walker, J. J., Mojzsis, S. J. y Pace, N. R. (2005). Composition and Structure of Microbial Communities from Stromatolites of Hamelin Pool in Shark Bay, Western Australia. *Applied and Environmental Microbiology*, 71 (8), p.4822-4832. [En línea]. Disponible en: doi:10.1128/AEM.71.8.4822-4832.2005.

Paul, J., Peryt, T. M. y Burne, R. V. (2011). Kalkowsky's Stromatolites and Oolites (Lower Buntsandstein, Northern Germany). En: *Advances in Stromatolite Geobiology*, Lecture Notes in Earth Sciences 131, Springer Berlin Heidelberg, p.13-28. [En línea]. Disponible en: http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-10415-2_2.

Pentecost, A. y Franke, U. (2010). Photosynthesis and calcification of the stromatolitic freshwater cyanobacterium *Rivularia*. *European Journal of Phycology*, 45 (4), p.345-353. [En línea]. Disponible en: doi:10.1080/09670262.2010.492914.

Pentecost, A. y Whitton, B. A. (2002). Limestones. En: Whitton, B. A. y Potts, M. (eds.), *The Ecology of Cyanobacteria*, Springer Netherlands, p.257-279. [En línea]. Disponible en: http://link.springer.com/chapter/10.1007/0-306-46855-7_9.

Plee, K., Ariztegui, D., Martini, R. y Davaud, E. (2008). Unravelling the microbial role in ooid formation – results of an in situ experiment in modern freshwater Lake Geneva in Switzerland. *Geobiology*, 6 (4), p.341–350. [En línea]. Disponible en: doi:10.1111/j.1472-4669.2007.00140.x.

Prasad, R. N., Sanghamitra, K., Antonia, G.-M., Juan, G.-V., Benjamin, R.-G., Luis, I.-M. J. y Guillermo, V.-V. (2013). Isolation, Identification and Germplasm Preservation of Different Native <i>Spirulina</i> Species from Western Mexico. *American Journal of Plant Sciences*, 4 (12), p.65-71. [En línea]. Disponible en: doi:10.4236/ajps.2013.412A2009.

Rae, B. D., Long, B. M., Badger, M. R. y Price, G. D. (2013). Functions, Compositions, and Evolution of the Two Types of Carboxysomes: Polyhedral Microcompartments That Facilitate CO₂ Fixation in Cyanobacteria and Some Proteobacteria. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 77 (3), p.357-379. [En línea]. Disponible en: doi:10.1128/MMBR.00061-12.

Ragon, M., Benzerara, K., Moreira, D., Tavera, R. y López-García, P. (2014). 16S rDNA-based analysis reveals cosmopolitan occurrence but limited diversity of two cyanobacterial lineages with contrasted patterns of intracellular carbonate mineralization. *Frontiers in Microbiology*, 5, p.331. [En línea]. Disponible en: doi:10.3389/fmicb.2014.00331.

Reid, R. P., Visscher, P., Decho, A., Stolz, J. F., Bebout, B., Dupraz, C., Macintyre, I., Paerl, H., Pinckney, J., Prufert-Bebout, L. y others. (2000). The role of microbes in accretion, lamination and early lithification of modern marine stromatolites. *Nature*, 406 (6799), p.989–992.

Renault, R. W. y Stead, D. (1990). Recent Magnesite-Hydromagnesite Sedimentation in Playa Basins of the Cariboo Plateau, British Columbia (92P). *BC Ministry of Energy, Mines and Petroleum Resources*, p.1991–1.

Riding, R. (2000). Microbial carbonates: the geological record of calcified bacterial–algal mats and biofilms. *Sedimentology*, 47, p.179-214. [En línea]. Disponible en: doi:10.1046/j.1365-3091.2000.00003.x.

Riding, R. (2011a). Calcified Cyanobacteria. En: Reitner, J. y Thiel, V. (eds.), *Encyclopedia of Geobiology*, Encyclopedia of Earth Sciences Series, Springer Netherlands, p.211-223. [En línea]. Disponible en: http://link.springer.com/referenceworkentry/10.1007/978-1-4020-9212-1_63.

Riding, R. (2011b). Microbialites, Stromatolites, and Thrombolites - Springer. En: Reitner, J. y Thiel, V. (eds.), *Encyclopedia of Geobiology*, Encyclopedia of Earth Sciences Series, Springer, p.635-654. [En línea]. Disponible en: http://link.springer.com/referenceworkentry/10.1007%2F978-1-4020-9212-1_196/fulltext.html.

Rocha-Treviño, L. (2015). *Análisis de la deformación y hundimiento activo causado por la desecación del lago del maar Rincón de Parangueo (Guanajuato, México) mediante modelos análogos y perfiles de Radar de Penetración Terrestre (RPT)*. Maestría en Ciencias de la Tierra, Centro de Geociencias, CGEO, Querétaro, México: Universidad Nacional Autónoma de México.

Roldán, M., Ascaso, C. y Wierzchos, J. (2014). Fluorescent Fingerprints of Endolithic Phototrophic Cyanobacteria Living within Halite Rocks in the Atacama Desert. *Applied and Environmental Microbiology*, 80 (10), p.2998-3006. [En línea]. Disponible en: doi:10.1128/AEM.03428-13.

Romero Hicks, J. C., Olivia Ramírez, J. M. y Romero Pacheco, G. (2001). Decreto Gubernativo n°04 - Se declara como Área Natural Protegida en la categoría de Parque Ecológico, la zona conocida como lago-cráter La Joya, del municipio de Yuriria. *Periódico Oficial*, 16 segunda parte.

Rost, F. W. D. (1995). *Fluorescence Microscopy*. 1.^a ed. Cambridge University Press.

Rothschild, L. J. y Mancinelli, R. L. (2001). Life in extreme environments. *Nature*, 409 (6823), p.1092–1101.

Saghaï, A., Zivanovic, Y., Zeyen, N., Moreira, D., Benzerara, K., Deschamps, P., Bertolino, P., Ragon, M., Tavera, R., López-Archilla, A. I. y López-García, P. (2015). Metagenome-based diversity analyses suggest a significant contribution of non-cyanobacterial lineages to carbonate precipitation in modern microbialites. *Frontiers in Microbiology*, 6. [En línea]. Disponible en: doi:10.3389/fmicb.2015.00797.

Sanders, D., Wertl, W. y Rott, E. (2011). Spring-associated limestones of the Eastern Alps: overview of facies, deposystems, minerals, and biota. *Facies*, 57 (3), p.395-416. [En línea]. Disponible en: doi:10.1007/s10347-010-0252-y.

Santos, F., Peña, A., Nogales, B., Soria-Soria, E., García del Cura, M. Á., González-Martín, J. A. y Antón, J. (2010). Bacterial diversity in dry modern freshwater stromatolites from Ruidera Pools Natural Park, Spain. *Systematic and Applied Microbiology*, 33 (4), p.209-221. [En línea]. Disponible en: doi:10.1016/j.syapm.2010.02.006.

Satyanarayan, S., Chaudhari, P. R. y Dhadse, S. (2008). Limnological Study on Lonar Lake: A Unique Brackish Crater Lake in India. *Proceedings of Taal 2007: The 12th World Lake Conference*, p.2061-2066.

Schindelin, J., Arganda-Carreras, I., Frise, E., Kaynig, V., Longair, M., Pietzsch, T., Preibisch, S., Rueden, C., Saalfeld, S., Schmid, B., Tinevez, J.-Y., White, D. J., Hartenstein, V., Eliceiri, K., Tomancak, P. y Cardona, A. (2012). Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nature Methods*, 9 (7), p.676-682. [En línea]. Disponible en: doi:10.1038/nmeth.2019.

Schneider, D., Arp, G., Reimer, A., Reitner, J. y Daniel, R. (2013). Phylogenetic Analysis of a Microbialite-Forming Microbial Mat from a Hypersaline Lake of the Kiritimati Atoll, Central Pacific. *PLoS ONE*, 8 (6), p.e66662. [En línea]. Disponible en: doi:10.1371/journal.pone.0066662.

Scholle, P. A. y Ulmer-Scholle, D. S. (2003). *A Color Guide to the Petrography of Carbonate Rocks: Grains, Textures, Porosity, Diagenesis*. Tulsa, Ok, USA: American Association of Petroleum Geologists.

Schopf, J. M. (1975). Modes of fossil preservation. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 20 (1–2), p.27-53. [En línea]. Disponible en: doi:10.1016/0034-6667(75)90005-6.

Schopf, J. W., Kudryavtsev, A. B., Czaja, A. D. y Tripathi, A. B. (2007). Evidence of Archean life: Stromatolites and microfossils. *Precambrian Research*, 158 (3-4), p.141-155. [En línea]. Disponible en: doi:10.1016/j.precamres.2007.04.009.

Servicio Meteorológico Nacional. (2012a). *Normales climatológicas de la estación 00011071 de Santa María Yuriria en el estado de Guanajuato, durante el periodo 1971-2010*. Comisión Nación de Aguas. [En línea]. Disponible en: <http://smn.cna.gob.mx/climatologia/normales/estacion/gto/NORMAL11071.TXT> [Accedido: 8 octubre 2012].

Servicio Meteorológico Nacional. (2012b). *Normales climatológicas de la estación 00011079 de Valle de Santiago en el estado de Guanajuato, durante el periodo 1971-2010*. Comisión Nación de Aguas. [En línea]. Disponible en: <http://smn.cna.gob.mx/climatologia/normales/estacion/gto/NORMAL11079.TXT> [Accedido: 8 octubre 2012].

Shiraishi, F., Bissett, A., de Beer, D., Reimer, A. y Arp, G. (2008). Photosynthesis, Respiration and Exopolymer Calcium-Binding in Biofilm Calcification (Westerhöfer and Deinschwanger Creek, Germany). *Geomicrobiology Journal*, 25 (2), p.83-94. [En línea]. Disponible en: doi:10.1080/01490450801934888.

Shirokova, L. S., Mavromatis, V., Bundeleva, I. A., Pokrovsky, O. S., Bénézeth, P., Gérard, E., Pearce, C. R. y Oelkers, E. H. (2013). Using Mg Isotopes to Trace Cyanobacterially Mediated Magnesium Carbonate Precipitation in Alkaline Lakes. *Aquatic Geochemistry*, 19 (1), p.1-24. [En línea]. Disponible en: doi:10.1007/s10498-012-9174-3.

Silva, L. H. da S., Alves, S. A. P. M. do N., Magina, F. C. y Gomes, S. B. V. C. (2013). Composição cianobacteriana e química dos estromatólitos da lagoa Salgada, Neógeno do estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Geologia USP. Série Científica*, 13 (1), p.95-106.

Silva e Silva, L. H., Andrade Cavalcanti Iespab, A., Moreira Damazio, C., Carvalhal, S. B. V. y Monteiro do Nascimento Alves, S. A. P. (2005). Confronto entre estruturas estromatolíticas domais (composição cianobacteriana) das lagoas Pernambuco e Salgada, Brasil. *Revista de Geologia*, 18 (2), p.159-49.

Silva e Silva, L. H. da, Iespa, A. A. C. y Iespa, C. M. D. (2007). Estromatólitos estratiformes da lagoa Pernambuco, Rio de Janeiro, Brasil. *Gaea-Journal of Geoscience*, 3 (2), p.87-92.

Silva e Silva, L. H. da, Iespa, A. A. C. y Iespa, C. M. D. (2008). Composição dos estromatólitos estratiformes da lagoa Salgada, Rio de Janeiro, Brasil. *Anuário do Instituto de Geociências*, 31 (2), p.42-49.

Silva, Silva, Senra, Faruolo, Carvahal, Alves, Damazio, Shimizu, Santos y Iespa. (2004). Composição paleobiológica e tipos morfológicos das construções estromatolíticas da Lagoa Vermelha, RJ, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7 (2), p.193-198.

Singh, P. K. (1977). Growth and nitrogen fixation of unicellular blue-green algaaphanothece castagnei. *Biologia Plantarum*, 19 (2), p.156-157. [En línea]. Disponible en: doi:10.1007/BF02926759.

Sorokovikova, E. G., Belykh, O. I., Gladkikh, A. S., Kotsar, O. V., Tikhonova, I. V., Timoshkin, O. A. y Parfenova, V. V. (2013). Diversity of cyanobacterial species and phylotypes in biofilms from the littoral zone of Lake Baikal. *Journal of Microbiology*, 51 (6), p.757-765.

Sprachta, S., Camoin, G., Golubic, S. y Le Campion, T. (2001). Microbialites in a modern lagoonal environment: nature and distribution, Tikehau atoll (French Polynesia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 175 (1-4), p.103-124. [En línea]. Disponible en: doi:10.1016/S0031-0182(01)00388-1.

Steffen, C. y Echánove, F. E. (2000). Sobreviviendo a la apertura comercial: el caso de los ejidatarios productores de granos. *Sociológica*, 15 (44), p.69-96.

Tandon, R., Kant, R., Dwivedi, V. K. y Tiwari, G. L. (2014). Morphological Distinction of Cyanodermatium (Hydrococcaceae) and Radaisia (Hyellaceae) of Chroococcales (Cyanoprokaryota). *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences*, 84 (3), p.481-486. [En línea]. Disponible en: doi:10.1007/s40011-014-0305-z.

- Tarback, E. J. y Lutgens, F. K. (2004). *Ciencias de la tierra: una introducción a la geología física*. 6.^a ed. España: Pearson Educación.
- Tavera, R. y Komárek, J. (1996). Cyanoprokaryotes in the volcanic lake of Alchichica, Puebla State, Mexico. *Arch. Hydrobiol.(Suppl.)(Algol. Stud.)*, 117, p.511–538.
- Tavera, R. y Novelo, E. (2011). Un panorama gráfico de las algas de agua dulce de México. *Hidrobiológica*, 21 (3), p.333-341.
- Thomson Reuters. (2013). *Web of Science*. [En línea]. Disponible en: <http://www.webofknowledge.com/>.
- Thomson Reuters. (2014). *Web of Science*. [En línea]. Disponible en: <http://isiknowledge.com/>.
- Thomson Reuters. (2015). *Web of Science*. [En línea]. Disponible en: <http://isiknowledge.com/>.
- Tiwari, G. L. (1972). A study of the blue-green algae from paddy field soils of India. *Hydrobiologia*, 39 (3), p.335-350. [En línea]. Disponible en: doi:10.1007/BF00046649.
- Tribovillard, N.-P. (1998). Cyanobacterially generated peloids in laminated, organic-matter rich, limestones: an unobtrusive presence. *Terra Nova*, 10 (3), p.126-130. [En línea]. Disponible en: doi:10.1046/j.1365-3121.1998.00177.x.
- Tsarenko, P. M., Vinogradova, O. N., Stupina, V. V., Wasser, S. P. y Nevo, E. (2000). Diversity of algae in the continental part of Israel. *International Journal on Algae*, 2 (4). [En línea]. Disponible en: <http://www.dl.begellhouse.com/journals/7dd4467e7de5b7ef,704fce5f32fef5b4,23750d942acce99e.html>.
- Uher, B., Aboal, M. y Kovacik, L. (2005). Epilithic and chasmoendolithic phycoflora of monuments and buildings in South-Eastern Spain. *Cryptogamie, Algologie*, 26 (3), p.275-308.
- Uribe-Cifuentes, R. M. y Urrutia-Fucugauchi, J. (1999). Paleomagnetic study of the Valle de Santiago volcanics, Michoacán-Guanajuato volcanic field, Mexico. *Geofísica Internacional*, 38 (4), p.217–230.
- UTEX Culture Collection of Algae. (2009). BG-11 Medium. *UTEX Culture Collection of Algae*. [En línea]. Disponible en: <http://www.sbs.utexas.edu/utex/mediaDetail.aspx?mediaID=26> [Accedido: 31 agosto 2009].
- Vázquez Nin, G. y Echeverría, O. (2000). *Introducción a la microscopía electrónica aplicada a las ciencias biológicas*. UNAM.
- Vinogradova, O. N., Kovalenko, O. V., Nevo, E. y Weinstein-Evron, M. (2000). Cyanoprocaryotes/Cyanobacteria of Jamal Cave, Nahal Me'arot Nature Reserve, Mount Carmel, Israel. *International Journal on Algae*, 2 (1). [En línea]. Disponible en: <http://www.dl.begellhouse.com/journals/7dd4467e7de5b7ef,3ca43a283104c578,4af9ddf14c3057c9.html>.
- Vinogradova, O. N., Kovalenko, O. V., Wasser, S. P., Nevo, E. y Weinstein-Evron, M. (1998). Species Diversity Gradient to Darkness Stress in Blue-Green Algae/Cyanobacteria: A Microscale Test in a Prehistoric Cave, Mount Carmel, Israel. *Israel Journal of Plant Sciences*, 46 (3), p.229-238. [En línea]. Disponible en: doi:10.1080/07929978.1998.10676732.
- Wade, B. D. y Garcia-Pichel, F. (2003). Evaluation of DNA Extraction Methods for Molecular Analyses of Microbial Communities in Modern Calcareous Microbialites. *Geomicrobiology Journal*, 20, p.549-561. [En línea]. Disponible en: doi:10.1080/713851168.

Walter, M. R., Golubic, S. y Preiss, W. V. (1973). Recent stromatolites from hydromagnesite and aragonite depositing lakes near the Coorong Lagoon, South Australia. *Journal of Sedimentary Research*, 43 (4), p.1021–1030.

Wasser, S. P., Nevo, E., Vinogradova, O. N., Navrotskaya, I. L., Ellanskaya, I. A., Volz, P. A., Virchenko, V. M., Tsarenko, P. M. y Kondratyuk, S. Y. (1995). Diversity of cryptogamic plants and fungi in «Evolution Canyon», Nahal Oren, Mount Carmel Natural Preserve, Israel. *Israel Journal of Plant Sciences*, 43 (4), p.367–383.

Watanabe, M. M. (2005). Freshwater Culture. En: Andersen, R. A. (ed.), *Algal culturing techniques*, China: Elsevier Academic Press, p.13-20. [En línea]. Disponible en: <https://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=qWHAwAAQBAJ&oi=fnd&pg=PA13&dq=%22Freshwater+Culture+Media%22+watanabe&ots=XoqrCbuoP0&sig=t7oFUijUZSxl7Gn6GqtFikSobWY>.

Waterbury, J. B. (2006). The Cyanobacteria—Isolation, Purification and Identification. En: Dr, M. D. P., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, K.-H. y Stackebrandt, E. (eds.), *The Prokaryotes*, Springer US, p.1053-1073. [En línea]. Disponible en: http://link.springer.com/referenceworkentry/10.1007/0-387-30744-3_38.

Wayne Nichols, H. (1973). Growth media - freshwater. En: Stein, J. R. (ed.), *Handbook of phycological methods, culture methods and growth measurements*, Londres: Cambridge University Press, p.7-24.

Whitton, B. A. (2002). Soils and Rice-Fields. En: Whitton, B. A. y Potts, M. (eds.), *The Ecology of Cyanobacteria*, Springer Netherlands, p.233-255.

Wickstrom, C. E. y Castenholz, R. W. (1978). ASSOCIATION OF PLEUROCAPSA AND CALOTHRIX (CYANOPHYTA) IN A THERMAL STREAM. *Journal of Phycology*, 14 (1), p.84-88. [En línea]. Disponible en: [doi:10.1111/1529-8817.ep11557242](https://doi.org/10.1111/1529-8817.ep11557242).

Winsborough, B. M. y Golubić, S. (1987). The Role of Diatoms in Stromatolite Growth: Two Examples from Modern Freshwater Settings1. *Journal of Phycology*, 23 (2), p.195-201. [En línea]. Disponible en: [doi:10.1111/j.1529-8817.1987.tb04444.x](https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1987.tb04444.x).

Winsborough, B., Seeler, J., Golubic, S., Folk, R. y Maguire Jr, B. (1994). Recent fresh-water lacustrine stromatolites, stromatolitic mats and oncoids from northeastern Mexico. En: *Phanerozoic stromatolites II*, p.71–100.

Wynn-Williams, D. D. (2002). Cyanobacteria in Deserts — Life at the Limit? En: Whitton, B. A. y Potts, M. (eds.), *The Ecology of Cyanobacteria*, Springer Netherlands, p.341-366.

Zárate Pedroche, S., Israde Alcántara, I., Bischoff, J., Sedov, S., Ostrooumov, M., Taver, R. y Novelo, E. (2010). *La actividad microbiana en la dinámica hidrogeoquímica de carbonatos en el lago de Pátzcuaro*. Morelia, Michoacán, México. [En línea]. Disponible en: http://www.academia.edu/374359/LA_ACTIVIDAD_MICROBIANA_EN_LA_DINAMICA_HIDROGEOQUIMICA_DE_CARBOATOS_EN_EL_LAGO_DE_PATZCUARO [Accedido: 27 febrero 2014].

Zavarzin, G. A. (2002). Microbial Geochemical Calcium Cycle. *Microbiology*, 71 (1), p.1-17. [En línea]. Disponible en: [doi:10.1023/A:1017945329951](https://doi.org/10.1023/A:1017945329951).

Zeyen, N., Benzerara, K., Li, J., Groleau, A., Balan, E., Robert, J.-L., Estève, I., Tavera, R., Moreira, D. y López-García, P. (2015). Formation of low-T hydrated silicates in modern microbialites from Mexico and implications for microbial fossilization. *Biogeoscience*, p.64. [En línea]. Disponible en: [doi:10.3389/feart.2015.00064](https://doi.org/10.3389/feart.2015.00064).

Zippel, B. y Neu, T. R. (2011). Characterization of glycoconjugates of extracellular polymeric substances in tufa-associated biofilms by using fluorescence lectin-binding analysis. *Applied and Environmental Microbiology*, 77 (2), p.505-516. [En línea]. Disponible en: doi:10.1128/AEM.01660-10.

Давыдов, Д. А. (2014). Цианопрокариоты зональных и горных тундр Мурманской области. *Труды Карельского научного центра РАН*, 2, p.66–76.

Коваленко, О. В. y Кислова, О. А. (2007). Новые данные о Cyanophyta (Cyanoprocarvota) Национального природного парка «Подольские Товтры»(Украина). *Альгология*. [En línea]. Disponible en: <http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/68063>.

ANEXO 1: MATERIAL SUPLEMENTARIO

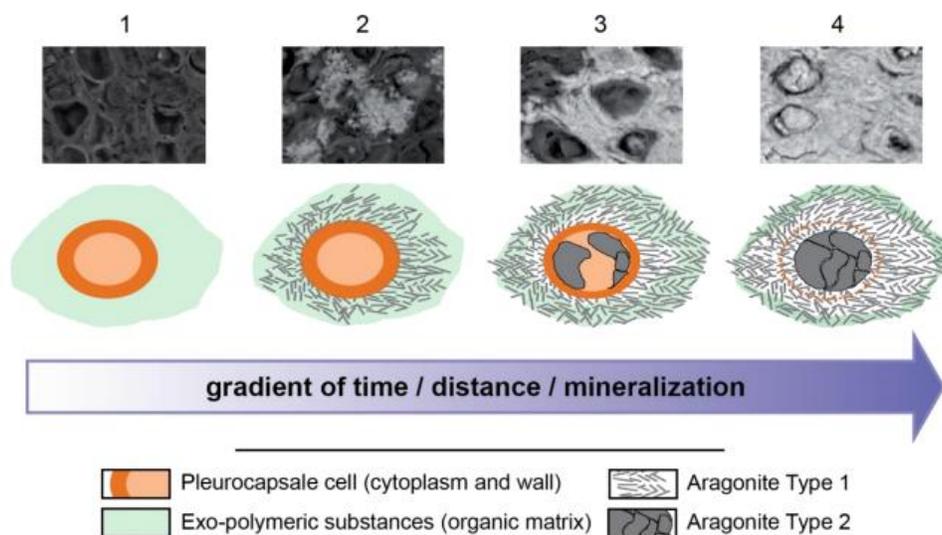


Fig 6. ESQUEMA RECAPITULATIVO DE LA ENCRUSTACIÓN DE PLEUROCAPSALES EN ARAGONITA. Cada paso es ilustrado con una microfotografía de barrido. El gradiente de mineralización aumenta de izquierda a derecha. (1) Colonias vivas de Pleurocapsales. (2) Nucleación y crecimiento de agujas de aragonita del tipo 1 en la superficie de las células de Pleurocapsales. (3) Crecimiento de aragonita tipo 1 en torno a la la célula que ordena la transición de una célula encrustada a otra. La parte interna de la célula sigue siendo orgánica y empieza a ser reemplazada por aragonita tipo 2. (4). Al final, la célula está completamente llena de aragonita y la pared orgánica que separa los dos tipos de aragonita es preservada temporalmente. Tomado de Couradeau *et al.* (2013).

Tabla 8. NÚMERO DE SECUENCIAS EN LA BASE DE DATOS DEL NCBI (2015) POR GÉNERO Y ESPECIES. Las búsquedas fueron realizadas el 02/04/2015.

| GÉNERO | NÚMERO DE SECUENCIAS | |
|------------------------|-----------------------------|------|
| <i>Chondrocystis</i> | TOTAL | 1 |
| | sp. | 1 |
| <i>Chroococciopsis</i> | TOTAL | 1464 |
| | <i>cf. cubana</i> | 1 |
| | <i>cubana</i> | 10 |
| | otros | 8 |
| | <i>polansiana</i> | 4 |
| | sp. | 1413 |
| | <i>thermalis</i> | 28 |
| <i>Cyanosarcina</i> | TOTAL | 1 |
| | sp. | 1 |
| <i>Gloeocapsopsis</i> | TOTAL | 15 |
| | <i>crepidinium</i> | 9 |
| | <i>pleurocapsoides</i> | 2 |
| | sp. | 4 |
| <i>Gloeotheca</i> | TOTAL | 53 |
| | <i>membranacea</i> | 27 |
| | otros | 2 |
| | <i>rupestris</i> | 1 |
| | <i>samoensis</i> | 1 |
| | sp. | 22 |
| <i>Radaisia</i> | TOTAL | 0 |
| <i>Schizothrix</i> | TOTAL | 20 |
| | <i>aff. septentrionalis</i> | 3 |
| | <i>arenaria</i> | 2 |
| | <i>calcicola</i> | 3 |
| | <i>cf. arenaria</i> | 1 |
| | otros | 2 |
| | sp. | 9 |

ANEXO 2: GLOSARIO

Acreción – Proceso por el cual un objeto inanimado aumenta de tamaño por la adición de material en su superficie (Kearey, 2001).

Baeocitos – pequeñas células reproductivas que se diferencian de la célula madre tras fisiones múltiples simultáneas o sucesivas, envueltas por una vaina firme que se rompe o gelatiniza al momento de su liberación (Komárek y Anagnostidis, 1999).

Biomíneralización microbiana – Proceso que describe la formación y deposición de minerales por la acción directamente mediada o indirectamente inducida o influenciada por microorganismos (Dupraz *et al.*, 2009; Heim, 2011; Konhauser y Riding, 2012).

Cráter maar – Cráteres que se forman como resultado de explosiones freatomagmáticas en las que existe una intensa interacción agua/magma (Cano-Cruz y Carrasco-Núñez, 2008).

Diagénesis – Todos los procesos biológicos, físicos y químicos que ocurren en un sedimento después de su deposición y previos a su metamorfismo (Kearey, 2001).

Disolución – Proceso diagenético por el cual un sólido es disuelto en el fluido de poro acuoso y que forma poros en la roca inicial (Kearey, 2001).

EPS – (siglas en inglés de *sustancias poliméricas extracelulares*) Las sustancias exopoliméricas son principalmente polisacáridos, proteínas y glucolípidos (Dupraz *et al.*, 2011) secretadas por microorganismos como las cianoprocariontes. Sinónimo: mucílago o vaina mucilaginoso (Riding, 2011a). Las EPS pueden presentar sitios de unión aniónicos que tienen una influencia en la nucleación y precipitación de minerales como los carbonatos de calcio (Kawaguchi y Decho, 2000, 2002).

Heterocitos – células especializadas que presentan una pared celular engrosada, un aparato fotosintético incompleto (no tienen el fotosistema II) y un sistema enzimático que permite la asimilación de nitrógeno gaseoso. A veces son erróneamente llamados “heterocistos” (Komárek, 2013).

Nanocitos – pequeñas células reproductivas que se diferencian de la célula madre tras fisiones múltiples simultáneas o sucesivas al interior de un mucílago fino y gelatinoso (Komárek y Anagnostidis, 1999).

Oncoide – En sentido biológico, un oncoide es un grano de más de 2 mm de diámetro con un núcleo algal (excepto de algas rojas) o microbiano. Es una forma esferoide de estromatolito microbiano con laminaciones concéntricas que son el resultado de movimientos mecánicos de rotación que permiten la exposición de superficies al crecimiento de microorganismos y/o algas (Scholle y Ulmer-Scholle, 2003).

Oncolito – Roca compuesta por oncoides aunque erróneamente es utilizado como sinónimo de oncoide (Scholle y Ulmer-Scholle, 2003).

Ooide – Grano de esférico a elipsoidal inferior a los 2 mm con un núcleo cubierto por capas precipitadas concéntricas cuyos cristales que las constituyen tienen una orientación radial y/o concéntrica (Scholle y Ulmer-Scholle, 2003).

Oolita – Roca cuyo componente principal son ooides. El término es utilizado erróneamente para describir ooides (Scholle y Ulmer-Scholle, 2003).

Organomineralización – *en sentido estricto* – Proceso por el cual la formación de minerales es mediada por materia orgánica, independientemente del organismo del cual la materia orgánica provenga y de si está vivo o no (Défarge, 2011) (sinónimo: mineralización biológicamente influenciada) (Dupraz *et al.*, 2009).

en sentido amplio – Proceso por el cual la formación de minerales es inducida de manera activa por el metabolismo de unos microorganismos (sinónimo: mineralización biológicamente inducida) (Dupraz *et al.*, 2009).

(Ver Fig 2)

Permineralización – Proceso por el cual la materia orgánica de organismos es preservada por la precipitación de minerales infiltrados en las células o tejidos. Los minerales más comunes involucrados en la permineralización son silicatos (SiO₂), minerales de hierro y carbonatos (Kearey, 2001; Knoll, 2012)

Precipitación (mineral) – Proceso por el cual ocurre la deposición de un mineral autigénico a partir de una solución o un fluido de poro sobresaturados. La deposición puede ocurrir por medio de la cristalización en forma sólida o por medio de la floculación en gel seguida por la cristalización del mineral. La nucleación y el crecimiento de los cristales son dos procesos fundamentales en la precipitación (Kearey, 2001).

Sustancias exopoliméricas – Ver *EPS*.