



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

**CARACTERIZACIÓN ESTRUCTURAL Y FUNCIONAL DE
COMUNIDADES MICROSCÓPICAS FOTOSINTÉTICAS
(AEROBIAS) FORMADORAS DE MICROBIALITAS EN LAGOS DE
ORIGEN VOLCÁNICO. LAGO ATEXCAC MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS
(LIMNOLOGÍA)

PRESENTA:

VLADIMIR ARMANDO BETANCOURT GARCÍA

TUTORA PRINCIPAL:

DRA. ROSALUZ TAVERA SIERRA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DRA. MARGARITA CABALLERO MIRANDA
INSTITUTO DE GEOFÍSICA, UNAM

DR. MIROSLAV MACEK
FES, IZTACALA

MÉXICO, CD. MX., JUNIO, 2018.



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.



**CARACTERIZACIÓN ESTRUCTURAL Y FUNCIONAL DE
COMUNIDADES MICROSCÓPICAS FOTOSINTÉTICAS
(AEROBIAS) FORMADORAS DE MICROBIALITAS EN LAGOS DE
ORIGEN VOLCÁNICO. LAGO ATEXCAC MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS

(LIMNOLOGÍA)

PRESENTA:

VLADIMIR ARMANDO BETANCOURT GARCÍA

TUTORA PRINCIPAL:

DRA. ROSALUZ TAVERA SIERRA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DRA. MARGARITA CABALLERO MIRANDA
INSTITUTO DE GEOFÍSICA, UNAM

DR. MIROSLAV MACEK
FES, IZTACALA

MÉXICO, CD. MX., JUNIO, 2018.

Agradecimientos

Al posgrado en Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM y a todo el personal del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, por darme la oportunidad de realizar mis estudios de maestría en su programa, por el apoyo brindado y por las facilidades prestadas durante mi estancia en el ICMYL.

Al consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para la realización de mis estudios.

Agradezco también a los miembros de mi comité tutor por sus comentarios, apoyo y enseñanzas para enriquecer este trabajo: Dra. Rosaluz Tavera Sierra, Dra. Margarita Caballero Miranda, Dr. Miroslav Macek y Dr. Hugo Beraldi Campesi.

A la Dra. María Aurora Armienta Hernández del Laboratorio de Química Analítica del instituto de Geofísica de la UNAM por los análisis fisicoquímicos de las muestras de agua.

A la Dra. Marina Vega González del Laboratorio de Fluidos Corticales del centro de Geociencias de la UNAM en Juriquilla por el procesamiento de las muestras y obtención de resultados en difracción de rayos X.

Al M. en C. Jaime Díaz Ortega del taller de laminación del instituto de Geología de la UNAM por su apoyo en la preparación y elaboración de láminas delgadas

Al Dr. Jaime Arturo Pimentel Cabrera y M. en C. Andrés Saraleguí Amaro del Laboratorio Nacional de Microscopía Avanzado (LNMA) de la UNAM en Cuernavaca por el apoyo brindado durante la observación, análisis y toma de imágenes en microscopía confocal.

Al M. en C. Manuel Aguilar Franco del laboratorio Central de Microscopia del Instituto de Física de la UNAM por el apoyo en la observación y toma de microfotografías en MEB y análisis EDS.

Al Fis. Josué Ibarra Romero del Laboratorio Universitario de Microscopia Electrónica (LUME) del Instituto de Investigaciones en Materiales de la UNAM por su apoyo en la observación y análisis en MEB.

Al M. en C. Esteban López Sampedro por su apoyo en la recolección de muestras durante la fase de campo.

Agradecimientos Especiales

Quiero expresar mi mayor agradecimiento a mi directora de tesis Doctora Rosaluz Tavera Sierra a quien le debo la culminación de este trabajo. Su constante apoyo, disponibilidad y paciencia fueron indispensables para concretar cada etapa de este proyecto. Muchas gracias por abrirme las puertas de un extraordinario laboratorio y por su continua e inigualable enseñanza.

Dr. Eberto Novelo Maldonado. Por sus enseñanzas, correcciones y excelencia académica, su conocimiento y pasión por el estudio de las microalgas son motivo de admiración y profundo respeto.

M.Sc. Guadalupe Vidal Gaona. Por toda su valiosa colaboración en el laboratorio.

M.Sc. Eleonor Cortés López. Por su continua ayuda y excelentes consejos para mejorar en mi estudio sobre las microbialitas.

A todos los integrantes del Laboratorio de Algas Continentales Ecología y Taxonomía LACET, quienes a través de nuestros seminarios me han ayudado a mejorar en la presentación y discusión de mis resultados.

A mi comité tutorial y miembros del jurado, Dra. Margarita Caballero Miranda, Dr. Miroslav Macek Dra. Luisa Falcón y Dr. Gustavo Montejano. Por las correcciones, recomendaciones y acertados comentarios que mejoraron la estructura y contenido de este documento.

A mis amigos del posgrado, Anita, Naty, Pas, Mariana, Vero y Esteban. Por todos los momentos compartidos dentro y fuera de la universidad.

A Quetzy y Gael. Mi mejor historia. Gracias por formar parte de mi vida y hacer de ella mi lugar máspreciado.

¡¡¡¡A TODOS MUCHAS GRACIAS!!!!.....MI ESTANCIA EN LA UNAM HA SIDO MARAVILLOSA.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	ix
ABSTRACT	xi
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES Y CONTEXTO DEL ESTUDIO	3
OBJETIVOS	10
Objetivo general.....	10
Objetivos particulares	10
MATERIALES Y MÉTODOS	11
Descripción Del Sitio De Estudio	11
Recolección en campo.....	13
Organización interna y composición mineralógica	14
Composición de la comunidad de organismos fotosintéticos oxigénicos	14
Relación espacial de la comunidad de organismos fotosintéticos oxigénicos con las microbialitas.	15
Composición química del agua.....	17
RESULTADOS	18
Distribución y morfología de las microbialitas en Atexcac	18
Composición de la comunidad de organismos fotosintéticos oxigénicos	31
Relaciones entre los organismos de la comunidad fotosintética oxigénica y la fase lítica de las microbialitas.....	69
Composición química del agua.....	78
DISCUSIÓN	81
CONCLUSIONES	90
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	91

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Comparación de cianoprocariontes asociadas a microbialitas en diferentes ambientes	8
Cuadro 2. Diatomeas asociadas a microbialitas del lago cráter Atexcac.....	33
Cuadro 3. Especies de cianoprocariontes en las microbialitas del lago cráter Atexcac.	35
Cuadro 4. Composición química del agua del lago Atexcac en los dos meses de muestreo.	78
Cuadro 5. Composición iónica (en mmol/L) y relación Mg/Ca del Lago Atexcac y otros lagos cráter en México y en el mundo.	88

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Grupos metabólicos implicados en la precipitación y disolución de carbonatos	4
Figura 2. Papel de EPS en la precipitación de carbonato de calcio	5
Figura 3. Modelo que explica los mecanismos de concentración de CO ₂ (CCM) y calcificación en una célula cianoprocarionte	6
Figura 4. Lago cráter Atexcac	11
Figura 5. Variación promedio mensual de precipitación, temperatura y evaporación de 1981 a 2000 en el municipio de San Luis de Atexcac.	12
Figura 6. Imagen satelital del lago Atexcac en 2015	13
Figura 7. Procedimiento para elaboración de láminas delgadas.....	16
Figura 8. Diferentes escalas de investigación en microbialitas	18
Figura 9. Esquema de identificación de la megaestructura de las microbialitas del lago cráter Atexcac.	19
Figura 10. Distribución y morfología de las microbialitas del lago cráter Atexcac.	23
Figura 11. Tapetes microbianos asociados a microbialitas subacuáticas en el lago Atexcac.	24
Figura 12. Características ambientales de las microbialitas subaéreas del lago Atexcac	25
Figura 13. Mesoestructura de microbialitas en AT01 y AT02 del lago cráter Atexcac.	26
Figura 14. Mesoestructura de microbialitas en AT03 y AT04 del lago cráter Atexcac.	27
Figura 15. Mesoestructura de microbialitas en AT05 y AT06 del lago cráter Atexcac.	28
Figura 16. Mesoestructura de microbialitas de Atexcac.	29
Figura 17. Microestructura de microbialitas de Atexcac.....	30
Figura 18. Composición de la comunidad de organismos fotosintéticos oxigénicos en microbialitas subacuáticas del lago Atexcac.	31
Figura 19. Diatomeas asociadas a microbialitas en el lago Atexcac I.	44
Figura 20. Diatomeas asociadas a microbialitas en el lago Atexcac II.	45

Figura 21. Diatomeas asociadas a microbialitas en el lago Atexcac III.	46
Figura 22. Diatomeas asociadas a microbialitas en el lago Atexcac IV.	47
Figura 23. Cianoprocariontes del lago cráter Atexcac I.....	61
Figura 24. Cianoprocariontes del lago cráter Atexcac II.....	62
Figura 25. Cianoprocariontes del lago cráter Atexcac III.....	63
Figura 26. Cianoprocariontes del lago cráter Atexcac IV.....	64
Figura 27. Cianoprocariontes del lago cráter Atexcac V.....	65
Figura 28. Cianoprocariontes del lago cráter Atexcac VI.....	66
Figura 29. Cianoprocariontes del lago cráter Atexcac VII.....	67
Figura 30. Clorofitas del lago cráter Atexcac.....	68
Figura 31. Organización espacial de la comunidad de microorganismos fotosintéticos oxigénicos del lago cráter Atexcac.	71
Figura 32. MEB y EDS de una lámina delgada de un fragmento de microbialita subacuática del lago cráter Atexcac (AT04)..	72
Figura 33. Imágenes en MEB de los componentes fosilizados por la fase mineral de silicato de magnesio.	73
Figura 34. Análisis de una lámina delgada de un fragmento de microbialita subaérea (AT04) a través de diferentes técnicas microscópicas.	74
Figura 35. MEB y EDS de microbialita subaérea (AT02).	75
Figura 36. Micrografía confocal obtenida en fresco, de un fragmento de microbialita subacuática (AT02) del mes de marzo.....	76
Figura 37. Micrografía confocal obtenida en fresco, de un fragmento de microbialita subacuática (AT05) del mes de septiembre.....	77
Figura 38. Análisis gráfico de los datos hidrogeoquímicos.....	80

RESUMEN

Las microbialitas son estructuras que se desarrollan por la interacción de procesos biológicos y químicos que ocurren al interior de un tapete microbiano. Su morfología externa, así como su textura y fábrica interna, proveen indicios de su formación y gracias a ello se puede inferir sobre posibles escenarios paleoambientales y generar información sobre los primeros ambientes y primeras formas de vida de la tierra.

Los ambientes lacustres han sido objeto de modernos estudios relacionados con la acreción de microbialitas y en numerosos casos, una fisicoquímica adecuada ha proporcionado ambientes ideales para el desarrollo y mantenimiento de estas estructuras. El lago Atexcac es un lago atalashalino en el que se han desarrollado microbialitas desde el Pleistoceno. Su química actual se mantiene sin variaciones significativas con respecto a datos de las últimas dos décadas. La disminución en el nivel del lago ha permitido la exposición de un extenso cinturón de microbialitas que recubren la pared inferior del cráter ofreciendo la oportunidad de estudiar y comparar microbialitas subacuáticas en activo crecimiento con aquellas estructuras que han quedado expuestas (subaéreas) por encima del nivel actual del lago. Las microbialitas subacuáticas de Atexcac tienen una estructura trombolítica formada principalmente por aragonita y con laminaciones estromatolíticas justo por debajo del tapete microbiano actual. Las subaéreas, mantienen la misma estructura y evidencian condiciones de formación homogéneas a través del tiempo.

El objetivo principal de este estudio fue el de examinar la riqueza de microorganismos fotosintéticos (oxigénicos) que se desarrollan sobre las estructuras microbialíticas del lago cráter Atexcac y conocer si existe una participación estructural y funcional en su formación. Los estudios se realizaron a través de distintas técnicas de microscopía fotónica entre las que se incluyen estereoscópica, confocal y electrónica. Los resultados evidenciaron una comunidad compuesta por 57 especies constituida por 35 cianoprocariontes, 21 diatomeas y una sola especie de clorófitas. Las cianoprocariontes tuvieron un papel protagónico en la acreción de la estructura lítica promoviendo la precipitación de carbonato de calcio en la inmediatez de su vaina evidenciando que existen procesos importantes de mineralización promovidos biológicamente y que ocurren a través de la precipitación puntual, inducida por su metabolismo.

En microbialitas de Atexcac resaltó la identificación de una fase mineral de silicato de magnesio en donde los microorganismos fotosintéticos oxigénicos han sido fosilizados con una excelente preservación. Las implicaciones paleoambientales de esta observación se consideran trascendentes debido a su importancia como una fase excepcional para la búsqueda de estructuras fósiles en ambientes primitivos y más allá del planeta Tierra.

Por lo anterior, este estudio de microbialitas en el lago Atexcac contribuye con información relevante en apoyo a la comprensión de los procesos biológicos involucrados en la formación de los depósitos sedimentarios.

ABSTRACT

Microbialites are structures that are developed by the interaction of biological and chemical processes that occur inside a microbial mat. External morphology; as well as texture and internal factory, provide indications of formation and thanks to this can be inferred about possible paleoenvironmental settings and generate information about the first environments and first forms of life of the earth.

Lacustrine environments have been the object of modern studies related to the accretion of microbialites; and in many cases, extreme physicochemistry has provided ideal environments for the development and maintenance of these structures. Atexcac is an athalassohaline lake in which have been developed microbialites since the Pleistocene. Its current chemistry remains almost constant and without significant variations with respect to data from the last two decades. The decrease in the level of the lake has allowed the exposure of an extensive belt of microbialites that cover the lower wall of the crater, offering the opportunity to study and compare underwater microbialites in active growth with those structures that have been exposed (subaerial) above the level current lake. The underwater microbialites of Atexcac have a thrombolitic structure formed mainly by aragonite and with stromatolitic laminations just below the current microbial mat. The subaerial maintain the same structure and show homogenous formation conditions over time.

The main objective of this study was to examine the richness of aerobic photosynthesizing microorganisms that are developed on the microbialitic structures of Atexcac crater lake and to know if there is a structural and functional participation in its formation. The studies were carried out through different microscopic techniques (stereoscopic, photonic, confocal and electronic). The results showed a community composed of 57 species consisting of 35 cyanoprocaryotes, 21 diatoms and a single species of chlorophytes. The cyanoprocaryotes played a leading role in the accretion of the lithic structure, promoting the precipitation of calcium carbonate in the immediacy of its sheath, evidence that there are important processes of mineralization promoted biologically and that occur through the punctual precipitation, induced by its metabolism.

A mineral phase of magnesium silicate was also identified where aerobic photosynthetic microorganisms have been fossilized with excellent preservation. The paleoenvironmental implications of this finding are considered transcendent due to their importance as an exceptional phase for the search of fossil structures in primitive environments and beyond the planet Earth.

Therefore, this study of microbialites in Lake Atexcac contributes with relevant information in support of the understanding of the biological processes involved in the formation of sedimentary deposits and serves as a modern analog of primitive microbialites.

INTRODUCCIÓN

La formación de biopelículas o tapetes microbianos (“biofilms”) es una importante adaptación funcional para la vida microbiana (Prieto et al. 2018). Su estudio permite identificar el papel que desempeñan las comunidades de microorganismos al interior de estructuras líticas, y en lo que respecta a este trabajo, en el desarrollo de las microbialitas. Uno de los mayores intereses con respecto a la formación de microbialitas es la interacción entre los microorganismos (formando comunidades complejas) y su actividad metabólica en el marco de las condiciones ambientales que los rodean.

Las microbialitas son litoestructuras (estructuras rocosas) que se han formado desde el Arqueano hasta nuestros días (Riding, 2000). Estas estructuras se generan debido a la actividad biológica de microorganismos, principalmente arqueas, bacterias y cianoprocariontes y en menor medida, por organismos eucariontes; en el ambiente, influyen fundamentalmente las condiciones de saturación de carbonato de calcio (Riding, 2000). Las biopelículas formadas por los microorganismos funcionan (con una diversidad de papeles ecológicos), como generadoras de las microbialitas, produciendo los carbonatos y atrapando además el sedimento en suspensión; el mucílago que las acompaña proporciona estabilidad a las partículas atrapadas dando el tiempo suficiente a los microorganismos para la precipitación de otras sustancias y crecimiento de la microbialita. Esta actividad genera en las estructuras formadas, ciertas características morfológicas que pueden ser identificadas. La comparación de estas estructuras en los ambientes actuales, con las que se han formado en el pasado (desde hace millones de años), pueden conducir a formulaciones determinantes sobre la evolución de la vida en el planeta (Dupraz et al. 2009; Zeyen et al. 2015).

El papel que cumplen los microorganismos en la formación de estas estructuras ha sido muy estudiado en ambientes marinos, en cambio en los sistemas lacustres este conocimiento aun es un tanto escaso por lo que es importante extender los estudios de diversidad microbiana a otros sistemas de microbialitas, abarcando los ambientes continentales no salinos y salinos, para tratar de entender el papel de los microorganismos en la formación de microbialitas, cuya presencia es tan evidente, que en algunos sitios llegan a determinar la fisiografía de los lagos. Existe una base importante para esta consideración, pues varios estudios han mostrado que las microbialitas lacustres pueden ser mejores análogos a los estromatolitos arqueanos (Van Kranendonk et al. 2008; Buick, 2008; Lepot et al. 2008; Awramik y Buchheim, 2009).

En México, Alchichica (entre los estados de Puebla y Veracruz) es el lago con la mayoría estudios en este aspecto (Tavera y Komárek, 1996; Falcón et al. 2002; Kazmierczak et al. 2011; Beltrán et al. 2012; Centeno et al. 2012; Couradeau et al. 2013; Benzerara et al. 2014; Gérard et al. 2013; Saghai et al. 2015; Valdespino-Castillo et al. 2018); sus condiciones particulares como la alcalinidad y profundidad, albergan microbialitas prominentes que se desarrollan hasta alrededor de 30 metros de profundidad (Aguila, 2018). También el sistema de Cuatro Ciénegas (en el estado de Coahuila) posee un interesante registro de estudios relacionados con la diversidad y función de organismos asociados a microbialitas (Dinger et al. 2006; Falcón et al. 2007; Breitbart et al. 2009; Domínguez-Escobar et al. 2011; Centeno et al. 2012; Beltrán et al. 2012).

Tal vez Atexcac (en el estado de Puebla) sea el segundo lago (después de Alchichica) con mayor presencia de microbialitas en México y hasta ahora, no se había realizado un estudio que presente un registro de microorganismos fotosintéticos oxigénicos asociados a estas estructuras organosedimentarias. El lago Atexcac por sus características hidrogeoquímicas, posee elementos adecuados que permiten realizar investigaciones en formación de microbialitas, lo cual proporciona una herramienta de comparación interesante con los procesos de formación de microbialitas en otros lagos mexicanos y de diferentes lugares del mundo, con condiciones similares. El análisis de la diversidad de microorganismos fotosintéticos oxigénicos a través de diferentes técnicas microscópicas, y su relación con la fase mineral aporta evidencia de la participación de esta comunidad en la formación de microbialitas.

La idea general sostiene que las cianoprocariontes son los principales microorganismos constructores de microbialitas dentro de los tapetes microbianos modernos y en Atexcac esta premisa no fue la excepción. La mayoría de especies identificadas corresponden a esta comunidad y varias de ellas ya han sido registradas en asociación con microbialitas. Si bien las cianoprocariontes tuvieron el principal protagonismo en la formación de las microbialitas, no se debe dejar de lado la contribución que realizan otros microorganismos fotosintéticos oxigénicos, en especial las diatomeas, que debido a su aporte local de sílice ya han demostrado poseer un papel importante en los procesos diagenéticos en las microbialitas de este lago (Zeyen et al. 2015).

El tema de esta tesis consistió en la identificación de especies fotosintéticas oxigénicas en microbialitas de Atexcac y la posibilidad de formular explicaciones sobre su participación en la formación de estas estructuras. La relación espacial de las especies con la parte mineral (dimensión vertical), así como las modificaciones temporales de esa relación apoya una propuesta de estructura

de la comunidad conformada por microorganismos fotosintéticos oxigénicos con respecto a la fase mineral.

ANTECEDENTES Y CONTEXTO DEL ESTUDIO

Desde que Kalkowsky (1908) utilizó por primera vez el término estromatolito, la naturaleza biótica de estas estructuras ha estado en permanente debate. Actualmente se utiliza el término microbialita (Burne y Moore, 1987) para agrupar aquellas estructuras líticas formadas por la participación de una comunidad béntica microbiana (por ej estromatolito, trombolito, leiolito). Su acreción como se ha demostrado ampliamente, depende de una precipitación mineral *in situ* y/o el prendimiento y unión de partículas por la comunidad microbiana en una matriz de sustancias poliméricas extracelulares (EPS, por sus siglas en inglés, *extracellular polymeric substances*) (Decho, 1990; Dupraz et al. 2009)

La conclusión más reconocida hasta el momento en cuanto a la formación de microbialitas, es que se da por la mineralización y posterior litificación de un tapete microbiano mediante la conjunción de dos factores: la actividad metabólica de la comunidad microbiana que conforma el tapete y un escenario con condiciones ambientales particulares (Ferris et al. 1997; Last et al. 2010). La intervención de uno o ambos factores conduce a la precipitación o disolución de carbonatos; y por consiguiente, una inclinación hacia la precipitación conduce a la formación de microbialitas (Visscher y Stolz 2005).

En términos generales, un tapete microbiano, es un conjunto de microorganismos acomodados verticalmente sobre un sustrato sólido en íntima asociación formando una estructura física cohesiva (Cohen, 1989; Wachendorfer et al. 1994; Stolz, 2000; Decho, 2000; Krumbein et al. 2003). Estos microorganismos se encuentran embebidos en una matriz extracelular que además de brindarles soporte y protección, desempeña un papel predominante en la organomineralización¹. Los tapetes microbianos son el conjunto de diversas comunidades compuestas por taxa que son metabólica y filogenéticamente distintos, los cuales llevan a cabo procesos biogeoquímicos que favorecen la precipitación o disolución de carbonatos dependiendo de la disponibilidad de luz y de las condiciones fisicoquímicas locales (Figura 1).

¹ Utilizamos la definición propuesta por Dupraz et al. (2009) en sentido amplio, quienes indican que es la precipitación mineral sobre una matriz orgánica, abarcando procesos intrínsecos (metabolismo microbiano) y extrínsecos (condiciones ambientales). Por tanto, puede ser un proceso activo (biológicamente inducido) y no solo pasivo (biológicamente influenciado).

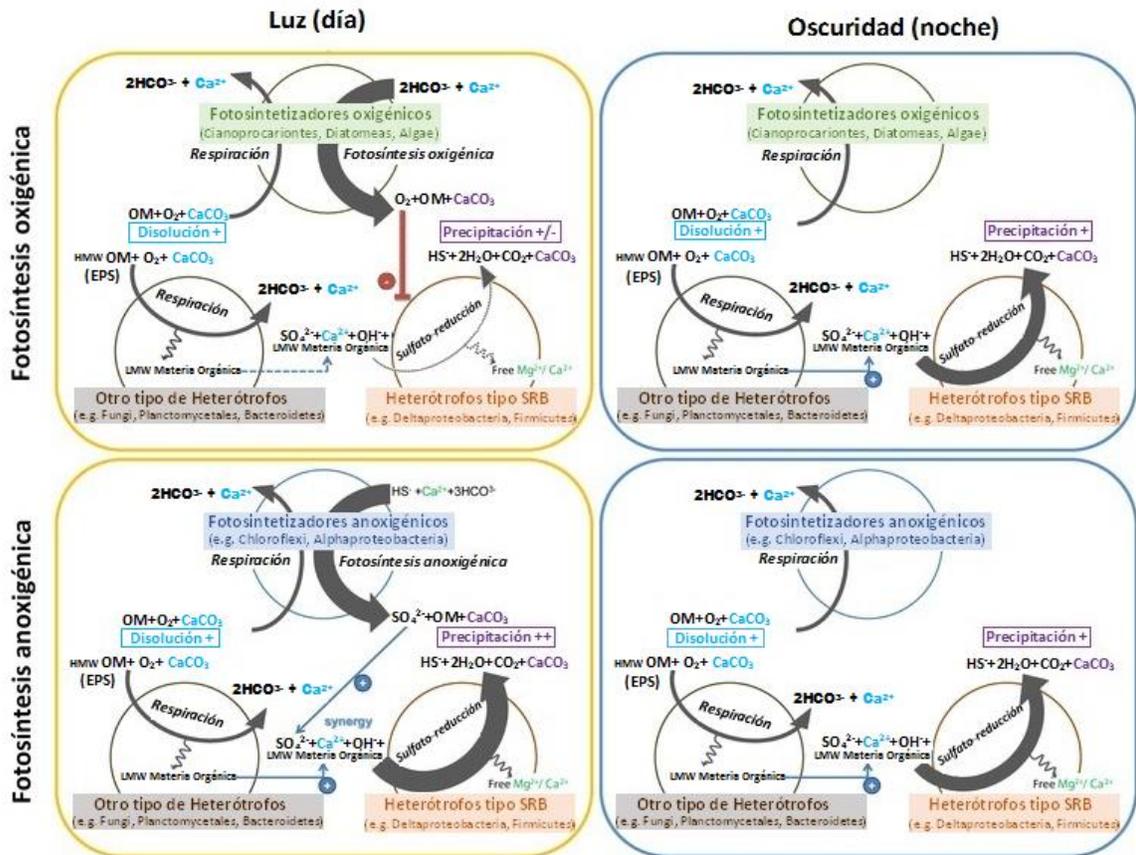


Figura 1. Modelo de formación de microbialitas que incluye los grupos metabólicos implicados en la precipitación y disolución de carbonatos. La figura muestra las principales rutas metabólicas y gradientes geoquímicos en un tapete microbiano durante fluctuaciones diurnas que causan diferencias locales en la precipitación de carbonatos. Las siglas HMW y LMW hacen referencia a la materia orgánica de alto peso molecular (high molecular weight) y materia orgánica de bajo peso molecular (low molecular weight), respectivamente. Modificado de Couradeau et al. 2011.

Los microorganismos fotosintéticos oxigénicos tales como cianoprocariontes y algas unicelulares son los más abundantes en la formación de tapetes microbianos (Arp et al. 2001); de estos, las cianoprocariontes tienen un papel fundamental en la formación y mantenimiento de la estructura microbialítica (Goh et al. 2009). Aunque no se conoce exactamente el papel de las diatomeas en la precipitación de carbonatos, su presencia en las microbialitas es recurrente y en los últimos años han tomado mayor importancia sobre todo en la diagénesis de la estructura carbonatada (Zeyen et al. 2015). Al respecto, se ha demostrado que la matriz en la que se encuentran embebidos, es secretada principalmente por cianoprocariontes (Decho, 1990; Kawaguchi y Decho, 2000; Stal, 2000; Decho et al. 2005) aunque las diatomeas también producen EPS durante periodos de estrés ambiental como

condiciones de alta irradiación, por lo que existe una estrecha relación entre la producción coloidal de EPS y la fotosíntesis (Underwood, 2006).

La EPS puede cumplir una amplia variedad de funciones benéficas para los organismos como prevenir la desecación, conservar nutrientes esenciales, protección contra la radiación UV y proveer canales de agua para el transporte de metabolitos y otros compuestos de señalización (Decho, 2000; Decho et al. 2005; Remis et al. 2010); sin embargo, su rol primordial en la acreción de microbialitas se basa en la inhibición o estimulación de la formación de carbonatos; además de ser el lugar donde se da la nucleación y crecimiento de los minerales (Figura 2 y Figura 3).

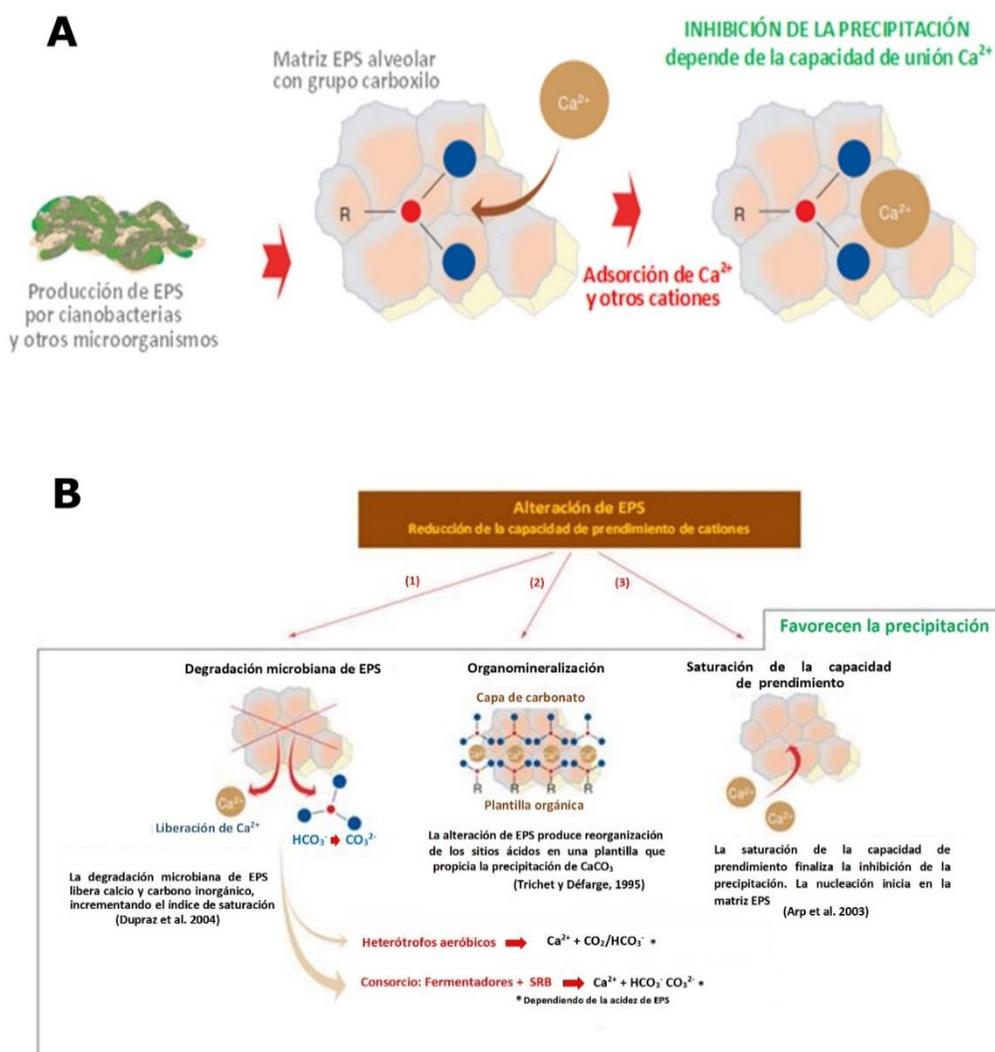


Figura 2. Papel de EPS en la precipitación de carbonato de calcio. A: Producción de EPS por la comunidad microbiana (especialmente por cianoprocariontes) y captura de iones Ca²⁺ lo cual inhibe la precipitación. B: alteración química o microbiana que evidencia las tres formas en las cuales se favorece la precipitación de CaCO₃. Modificado de Dupraz y Vissler (2005).

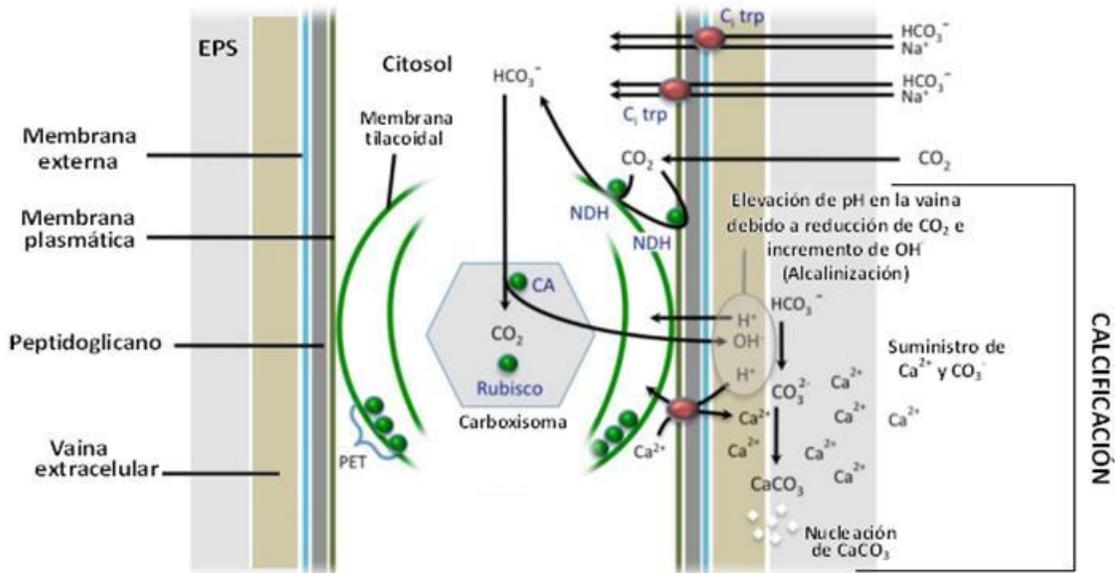


Figura 3. Modelo que explica los mecanismos de concentración de CO_2 (CCM) y calcificación en una célula cianoprocarionte. Los CCM involucran el importe de carbono por la absorción de CO_2 y el transporte activo de HCO_3^- al interior de la célula, donde la enzima anhidrasa carbónica (CA) convierte CO_2 en HCO_3^- que difunde hacia el carboxisoma. En el carboxisoma, CA vuelve a convertir HCO_3^- en CO_2 . Esto libera iones OH^- que se liberan desde la célula. La calcificación es estimulada por la captación fotosintética de CO_2 y HCO_3^- y liberación de OH^- que eleva el pH de la vaina extracelular. En esta elevación de pH, el HCO_3^- extracelular se convierte en CO_3^{2-} , incrementando el estado de saturación con respecto a los minerales de CaCO_3 y favoreciendo su nucleación en la vaina. Modificado de Kamennaya et al. 2012 y Riding, 2006.

El proceso de prendimiento y unión que ocurre al interior de la matriz EPS es un mecanismo importante en la formación y acreción de microbialitas; aunado a esto es necesario un proceso cementante inducido por la precipitación *in situ* de minerales (organomineralización). La precipitación de minerales de carbonato en los tapetes microbianos depende de tres factores: (1) la disponibilidad de iones carbonato, (2) presencia de iones específicos como Ca^{2+} y Mg^{2+} y (3) sitios de nucleación (Dupraz et al. 2009). La precipitación depende del índice de saturación SI el cual es una función de la constante de solubilidad de los productos K_{sp}

$$SI = \text{Log} (IAP/K_{sp})$$

Donde IAP es el producto de la actividad iónica y K_{sp} es la solubilidad del producto, es decir, del mineral correspondiente. Para calcular el índice de saturación del CaCO_3 , se toman en cuenta los aniones de carbonato y la actividad de los cationes disponibles (Stumm y Morgan, 1996)

$$SI_{\text{CaCO}_3} = \text{Log}(\{\text{Ca}^{2+}\} \times \{\text{CO}_3\}/K_{sp})$$

Arp et al. (2001) determinaron que una solución esta sobresaturada con respecto a un determinado mineral, cuando $S_i > 1$. Este es un prerrequisito para iones como el Ca^{2+} en la precipitación de carbonatos en ambientes no marinos.

La diversidad microbiana (en la que se incluyen los fotosintéticos oxigénicos) asociada a microbialitas ha sido estudiada en diversos ambientes continentales, los estudios incluyen análisis morfológicos y moleculares (Tavera y Komárek, 1996; Neilan et al. 2002; Ley et al. 2006; Gischler et al. 2008; Couradeau et al. 2011; Centeno et al. 2012; Saghāi et al. 2015; Cortés, 2016; Valdespino-Castillo et al. 2018; Aguila, 2018). En ellos se ha podido observar la presencia de algunos géneros de cianoprocariontes filamentosas y cocoides sugiriendo un papel clave en la formación de tapetes microbianos y microbialitas. Alrededor del mundo existen diversos ambientes con diferentes tipos de estructuras y la mayoría de ellas (si no, todas) están relacionadas con la presencia de estos organismos (algunos ejemplos se presentan en el Cuadro 1).

Las microbialitas constituyen uno de los vestigios más antiguos de la vida sobre el planeta (Allwood et al. 2006; Schopf et al. 2007; Schopf, 2014) su estudio provee información de las interacciones entre microorganismos y medio ambiente por lo que constituyen herramientas importantes en la reconstrucción paleoambiental. (Camoin et al. 2006; Collin et al. 2015). Un amplio rango de microestructuras (algunas abióticas y otras microbianas) han sido caracterizadas alrededor del mundo tratando de asociarlas a un ambiente deposicional específico; el estudio actual de microbialitas es extensivo y ha proporcionado información muy valiosa en cuanto a tipos, formas de crecimiento y ambiente.

Las formas microbialíticas más comunes y más reconocidas (y por lo tanto más estudiadas) son los estromatolitos y trombolitos. Los estromatolitos poseen una estructura laminada plana y uniforme que puede ser ondulada o rugosa; mientras que los trombolitos poseen una estructura interna principalmente caracterizada por una fábrica mesoscópica coagular (Aitken, 1967; Kennard y James, 1986). Estas estructuras fueron más comunes en ecosistemas antiguos de lo que son hoy en día. Actualmente el estudio de las microbialitas ha presentado significativos avances debido a la modernidad de instrumentos y métodos de análisis, sin embargo, los procesos de formación aún siguen en discusión.

Cuadro 1. Comparación de cianoprocariontes asociadas a microbialitas en diferentes ambientes. Adaptado de Dupraz et al. 2009; Chagas et al. 2016

Tipo de ambiente	Ejemplo	Cianoprocariontes registrados	Referencias
Marino	Highbourne Cay (Bahamas) salinidad: 35; pH: neutral	<i>Schizothrix, Solentia</i>	Reid et al. 2003
Hipersalino	Lago Storr (El Salvador) salinidad: 38 - 93.5; pH: 8.5	<i>Scytonema, Phormidium, Entophysalis, Gloeocapsa</i>	Fowler, 2011
	Eleuthera (Bahamas) salinidad: 83 - 209; pH: 7.2 - 9.0	<i>Microcoleus, Phormidium, Spirulina, Entophysalis, Gloeocapsa</i>	Dupraz et al. 2004; Glunk et al. 2011
Epicontinentales	Alchichica (México) salinidad: 8.8; pH: 8.0 - 9.0	<i>Calothrix, Entophysalis, Leptolyngbya</i>	Tavera y Komárek, 1996; Kazmierczak et al. 2011
	Satonda (Indonesia) salinidad: 31.4 - 41.7; pH: 7.0 - 8.5	Pleurocapsales	Arp et al. 2003
Costero	Laguna Vermelha (Brasil) salinidad: 17.8 - 57.3; pH: 7.4 - 8.3	<i>Gloeocapsa, Spirulina, Microcoleus</i>	Vasconcelos et al. 2006
Cárstico	Laguna Bacalar (México) salinidad: 1.7 - 2.2; pH: 7.8	<i>Homeothrix, Leptolyngbya</i>	Gischler et al. 2008
"Agua dulce"	Lago Pavilion (Canadá) salinidad: 0.2 - 0.3; pH: 8.2 - 8.3	<i>Gloeocapsa, Synechococcus, Fischerella, Calothrix</i>	Laval et al. 2000

Con el presente estudio se pretende brindar información que apoye la aclaración de esta discusión, pues los resultados encontrados en Atexcac soportan el argumento generalizado de la participación fotosintética en la construcción de estas estructuras. En los pasos siguientes, merecerá la pena ahondar en los procesos bioquímicos involucrados en el interior de la célula y del EPS y en el uso de técnicas moleculares para una identificación más completa de los organismos pertenecientes a la comunidad microbiana asociada a las microbialitas de Atexcac, además de la ecología y la geoquímica

que los rodea. Hasta ahora, su papel como generadoras de la fase mineral es altamente posible dada la condición geológica, pero también la condición ecológica e hidroquímica de este lago y que lo sitúan como uno de los lagos con el mayor desarrollo de microbialitas en la Faja Volcánica Transmexicana (Zeyen et al. 2017).

OBJETIVOS

Objetivo general

El objetivo primordial del proyecto es caracterizar la participación estructural y funcional de los microorganismos fotosintéticos oxigénicos en la formación de las microbialitas en el lago Atexcac.

Objetivos particulares

- Determinar las especies que componen la comunidad fotosintética oxigénica de microorganismos de microbialitas.
- Determinar la composición mineral de microbialitas mediante el uso de la técnica de difracción de rayos X (XRD)
- Determinar la microestructura de las microbialitas mediante un analizador de dispersión de rayos X combinado con el microscopio electrónico de barrido (MEB y EDX)
- Medir las condiciones fisicoquímicas del agua para relacionarlas con las condiciones determinantes de los procesos de formación de microbialitas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción Del Sitio De Estudio

El lago cráter Atexcac se encuentra ubicado cerca del extremo Este de la Faja Volcánica Transmexicana junto al poblado de San Luis Atexcac, entre los $19^{\circ} 20' N$ y $97^{\circ} 27' O$ en el estado de Puebla, a una altitud de 2510 m s.n.m al norte de la montañas Las Derrumbadas y al suroeste de la sierra de Techachalco en el área que corresponde a los llanos de San Juan (Arredondo-Figueroa et al. 1983; Carrasco-Núñez et al. 2006; Macek et al. 1994) (Figura 4). El lago Atexcac pertenece a un conjunto de lagos de origen volcánico tipo maar conocidos con el nombre de axalapazcos, entre los cuales ocupa la quinta posición en área superficial y volumen (Arredondo-Figueroa et al. 1983). El clima del área se ha determinado como templado subhúmedo (García, 2004), con temperaturas medias normales que oscilan entre $11^{\circ}C$ y $17^{\circ}C$ y con precipitación anual total de 500 mm y evaporación total de 1500 mm (Servicio Meteorológico Nacional, 2016). La zona de estudio comprende un patrón de precipitación caracterizado por un periodo de lluvias de mayo a octubre y un periodo de secas de noviembre a abril (Figura 5).

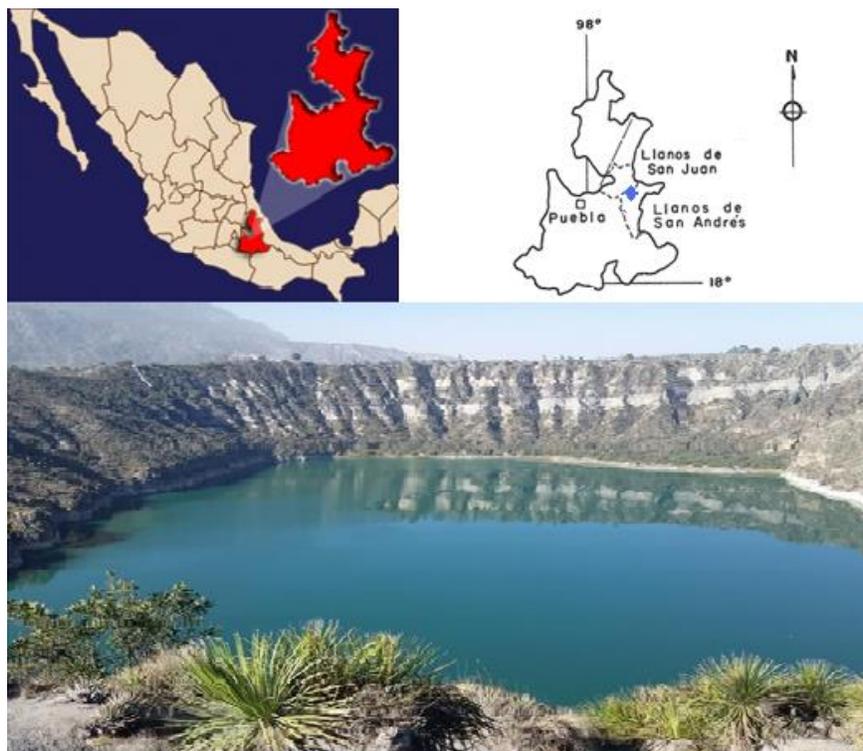


Figura 4. Lago cráter Atexcac. Arriba: localización del lago en el estado de Puebla. Modificado de Ramírez-García y Novelo (1984). Abajo: fotografía panorámica del lago tomada por el autor en marzo de 2015.

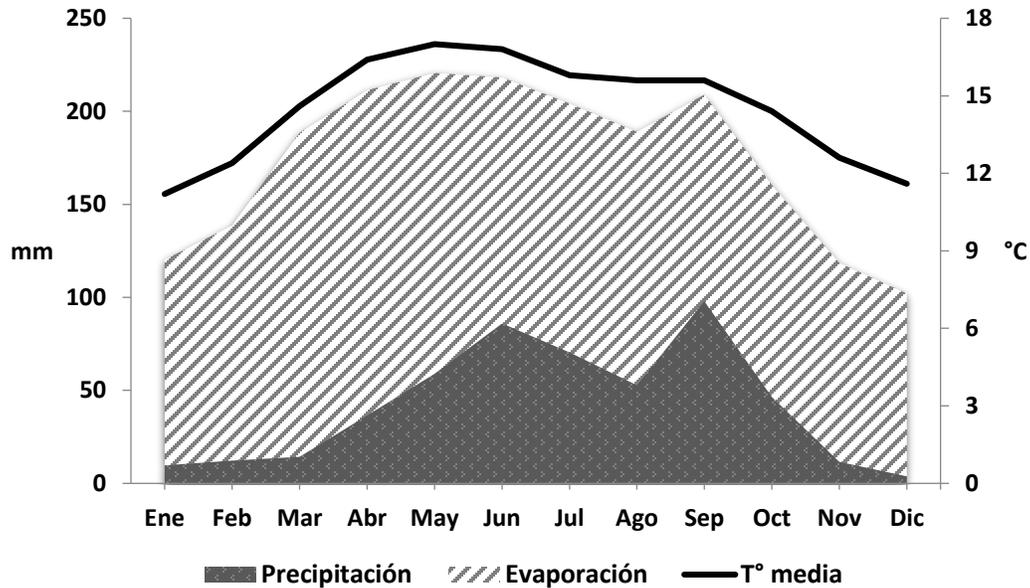


Figura 5. Variación promedio mensual de precipitación, temperatura y evaporación de 1981 a 2000 en el municipio de San Luis de Atexcac. Valores tomados del Servicio Meteorológico Nacional. En la gráfica se pueden distinguir la época de secas (noviembre a abril) y la época de lluvias (mayo a octubre).

La edad exacta de formación del lago es desconocida; sin embargo, se ha sugerido que pertenece al Pleistoceno tardío con una edad menor a 30 mil años (Negendank et al. 1985). Tiene una forma casi elíptica (diámetro de 1.15 km) y longitud de su eje más largo de 780 m (Carrasco-Núñez et al. 2006). Es un lago atalashalino (Alcocer y Escobar, 1993), monomíctico cálido, hiposalino (salinidad entre 6 -7 g.L⁻¹) con catión Na⁺¹ y anión Cl⁻¹ como dominantes y con una importante concentración de Mg²⁺. El pH oscila entre 8.1 – 9.2 y la conductividad entre 11000 - 12000 µS/cm (Vilaclara et al. 1993; Macek et al. 1994; Armienta et al. 2008; Arellano y González, 2011; Zeyen et al. 2015).

Debido a que el lago se encuentra en una región donde la evaporación es mayor que la precipitación, se presenta un déficit de agua (Arredondo-Figueroa et al. 1983); en efecto es posible apreciar sobre las paredes del cráter marcas que demuestran una disminución en el nivel del agua. Alcocer et al. (2005) exponen que los lagos volcánicos de esta región se mantienen gracias a los aportes provenientes de un manto acuífero extenso. En el lago también es común observar episodios de emblanquecimiento, relacionados con la precipitación de carbonato de calcio, este fenómeno sucede en el periodo de estratificación, principalmente entre los meses de mayo y junio; aunque para el último año se evidenció un retraso en su aparición por lo cual se presentó en septiembre (Vizuet, 2015).

Recolección en campo

Para llevar a cabo la recolección del material de estudio se determinaron seis puntos de muestreo alrededor de las paredes del cráter del lago (Figura 6). En tanto que no se tienen antecedentes sobre la biota asociada a las microbialitas, los puntos fueron escogidos tratando de obtener muestras representativas del sitio, en conjunto. La recolección se efectuó en dos salidas de campo: marzo de 2015 y septiembre de 2015 (correspondiente con la época de secas y de lluvias respectivamente). En cada uno de los puntos seleccionados se eligieron microbialitas de forma arbitraria; se tomaron porciones de roca de aproximadamente 15-20 cm de la pared exterior así como de la sumergida, por medio de remoción física o con ayuda de herramienta de campo. Cada muestra se almacenó en recipientes plásticos herméticos. Todas las muestras se mantuvieron en un recipiente con hielo durante su transporte al Laboratorio de Algas Continentales Ecología y Taxonomía de la Facultad de Ciencias, UNAM.

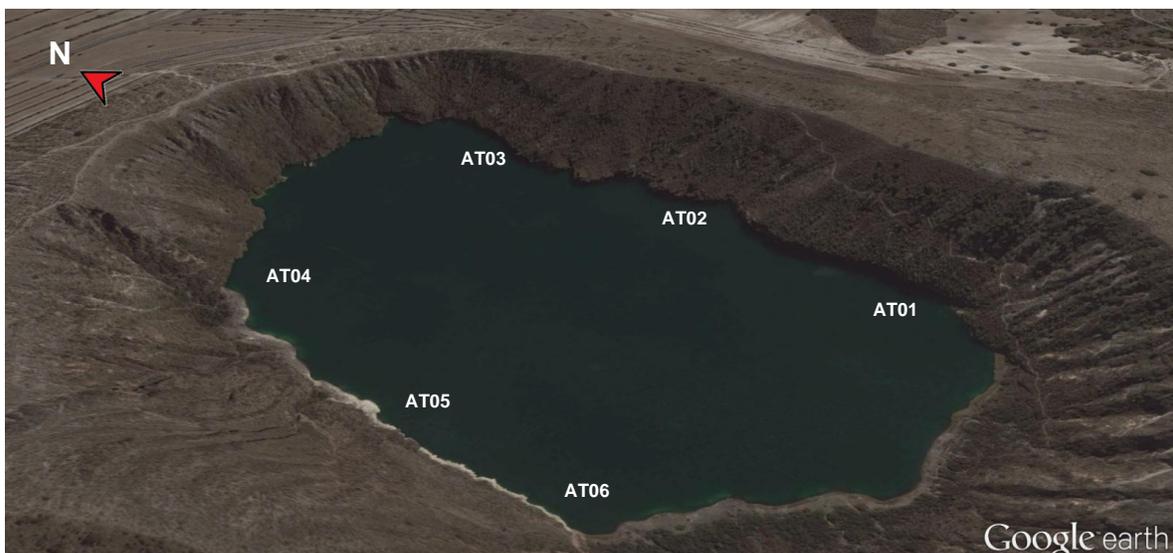


Figura 6. Imagen satelital del lago Atexcac en 2015, con los correspondientes puntos de monitoreo (Modificado de Google Earth NASA, 2015).

De acuerdo con los objetivos propuestos en este trabajo, se realizaron descripciones y análisis a nivel macroscópico, mesoscópico y microscópico de las microbialitas. Los procesamientos de las muestras recolectadas se efectuaron de la siguiente manera:

Organización interna y composición mineralógica

La composición mineral se determinó pulverizando fragmentos de microbialitas de cada punto muestreado (2 gramos) y se enviaron al laboratorio de fluidos corticales en el centro de Geociencias de la UNAM en Juriquilla (Querétaro) donde se realizó un análisis de difracción de rayos X (XRD) en un equipo Miniflex-Rigaku.

Para determinar su fábrica y organización interna se realizaron secciones pulidas de fragmentos secados a temperatura ambiente, los cuales se impregnaron posteriormente con resina epóxica en un recipiente contenedor de forma rectangular. Las muestras se colocaron en una cámara de vacío a 25 bars durante 20 minutos con el fin de extraer todo el aire. Al cabo de una semana el bloque endurecido fue cortado transversalmente utilizando una sierra circular de disco adiamantado refrigerado por agua. Finalmente se pulió una de las caras mediante una secuencia de lijas de agua de grano 200, 400 y 1000 finalizando con un abrillamiento en una pulidora rotatoria. Las observaciones se llevaron a cabo en un microscopio estereoscópico Leica SE6.

Composición de la comunidad de organismos fotosintéticos oxigénicos

La identificación de los organismos asociados a las microbialitas se realizó a través de observaciones en microscopia fotónica tomando como referencia los trabajos realizados por Komárek y Anagnostidis (1999, 2005), Komárek (2013) para cianoprocariontes, Krammer y Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991) para diatomeas y Starmach (1972) para clorofitas. Además, se realizaron consultas para contrastar registros previos y características de las especies registradas en este trabajo en TAXFICH (Novelo y Tavera, 2011).

Los procedimientos realizados en laboratorio incluyen:

Herbario

Pequeños trozos de roca (2cm x 2cm) con contenido algal fueron depositados en frascos plásticos de 20 ml con agua de la localidad para las muestras sumergidas y con agua del grifo para las muestras exteriores, para preservarlas con formalina a una concentración final de 2.5% como documento de herbario.

Cultivos

Se realizó una separación en el microscopio estereoscópico de los distintos crecimientos observados sobre las microbialitas; estos se sembraron en medios de cultivo sólido (BG11) en cajas Petri. Los crecimientos observados se resembraron en nuevas cajas de cultivo tratando de obtener cultivos unialgales.

Preparaciones Semipermanentes

Se hicieron raspados de la superficie de la microbialita donde se observaron crecimientos algales y se colocaron en una lámina portaobjetos. Posteriormente, se agregó solución descalcificadora 200 mM EDTA para eliminar el carbonato (Wade y García-Pichel, 2003). Finalmente se realizaron los montajes con gelatina glicerinada (González-González y Novelo-Maldonado, 1986). Los micropreparados fueron observados en microscopía fotónica a diferentes aumentos con el fin de describir e identificar las especies. Se utilizó además, el método de limpieza y montaje indicado por Johansen (1940) para identificar diatomeas.

Relación espacial de los organismos fotosintéticos oxigénicos con las microbialitas.

Para determinar la organización de la comunidad en las microbialitas, se realizaron cortes a inclusiones de las muestras en resina LR-white. De las muestras incluidas en resina LR-white se obtuvieron laminas delgadas que fueron analizadas en el microscopio electrónico de barrido JEOL 5600F del instituto de física de la UNAM para determinar la ultraestructura de la roca y observar la distribución de la comunidad algal. Además, se determinó la composición elemental por espectrometría de dispersión de rayos X (EDS) a través de un detector marca Thermo. Las láminas fueron recubiertas con carbono y oro y se obtuvieron imágenes con un espectro de energía de electrones retrodispersados.

Protocolo De Inclusión En Resina LR-White

El proceso se realizó en cinco pasos cuidando que la deshidratación e inclusión se efectuaran en un desecador. (1) Fijación: los fragmentos de microbialita se sumergieron en glutaraldehído al 2% en cacodilato de sodio pH 7.4 durante 4 horas. (2) Enjuague: posteriormente se sumergieron los fragmentos de microbialita en cacodilato de sodio sin fijador. El tiempo de enjuague fue de una hora. (3) Deshidratación: las muestras se dejaron en etanol al 70% por dos horas realizando un solo recambio en una hora. (4) Inclusión: el proceso de impregnación de la resina se llevó a cabo haciendo

una primera inclusión en proporción 2:1 de resina LR-white y etanol al 70% durante una hora; luego LR-white puro durante toda la noche y finalmente un último recambio igualmente en LR-white puro durante una hora. (5) Polimerización: las muestras permanecieron en un horno a 60 °C por 24 horas (Figura 7)

Protocolo De Elaboración De Láminas Delgadas

Los cilindros obtenidos en la polimerización se pulieron por una de sus caras mediante una secuencia de lijas con abrasivo No 100, 200, 400 y 1000 finalizando con un abrillantamiento en una pulidora rotatoria. Luego fue montado en un portaobjetos petrográfico utilizando una resina epóxica y se dejó secar por media hora. Posteriormente se cortó una lámina delgada de aproximadamente 100 micras de espesor utilizando una cortadora circular de diamante lubricada con agua. La lámina delgada se pulió con una serie de abrasivos de polvo de carburo de silicio 200, 600 y 1000 μm hasta obtener un grosor de 30 micras (Figura 7). Obtenidas las láminas se llevaron a microscopía electrónica para su posterior análisis.

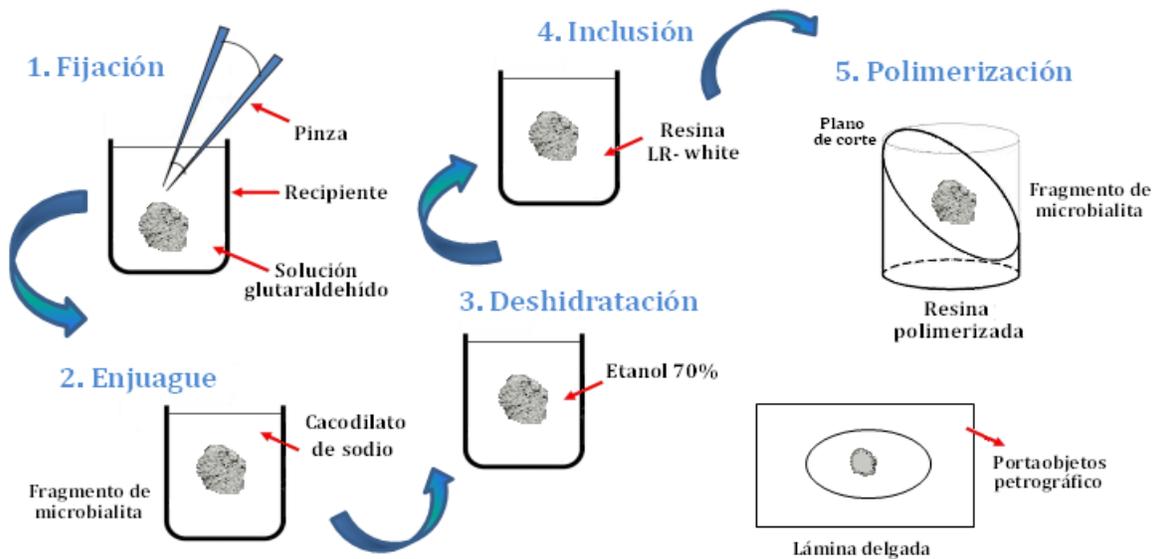


Figura 7. Procedimiento para elaboración de láminas delgadas.

Otra herramienta importante para este tipo de estudios son las imágenes fluorescentes; las cuales han resultado muy útiles en la investigación de los grupos algales, especialmente en la dinámica de la matriz extracelular. Por este motivo, dentro del presente estudio también se evaluaron imágenes

obtenidas por microscopía confocal de fragmentos frescos de las microbialitas, en el Laboratorio Nacional de Microscopia Avanzada (LNMA) ubicado en el campus Morelos de la Universidad Nacional Autónoma de México, con el fin de conocer la distribución de la comunidad en las microbialitas. Para tal efecto se utilizó un microscopio Olympus FV1000 multifotónico (Upright BX61WI). Las imágenes fueron obtenidas excitando el material a 405 y 488 nm y recabando la fluorescencia emitida en intervalos 500-600 y 655-755 nm respectivamente. Las imágenes fueron analizadas con el software FIJI (Schindelin et al. 2012)

Composición química del agua

Las muestras para el análisis químico del agua superficial fueron obtenidas sumergiendo en la parte central del lago, dos botellas de polietileno. Se empleó una botella de 1 litro para la determinación de alcalinidad, conductividad, Cl^- , SiO_2 , B y SO_4^{2-} y en otra botella de 500 ml se recolectó la muestra para análisis de cationes. Esta muestra fue preservada por acidificación con HNO_3 (Armienta et al. 2008). Las muestras se mantuvieron en hielo hasta su análisis en laboratorio.

Los análisis químicos se realizaron en el laboratorio de Química Analítica del instituto de Geofísica (UNAM) siguiendo los procedimientos descritos en APHA (1995, 2005) para aguas continentales superficiales. Los bicarbonatos se midieron por valoración con ácido a pH 4.6 usando una mezcla de indicadores de rojo de metilo y verde de bromocresol. Los sulfatos se determinaron por turbidimetría. Las concentraciones de magnesio y de calcio se obtuvieron mediante valoración con EDTA. El boro se midió colorimétricamente a través de su reacción con el ácido carmínico. El cloruro se determinó potenciométricamente con un electrodo selectivo de iones. El sodio y el potasio se midieron por espectroscopia de emisión atómica. La sílice se determinó colorimétricamente por el método molibdosilicato (Armienta et al. 2008).

RESULTADOS

Distribución y morfología de las microbialitas en Atexcac

A continuación, se describen las características morfológicas de las microbialitas del lago cráter Atexcac tomando en cuenta las cuatro escalas de investigación propuestas para el estudio de las mismas (Shapiro, 2000): megaestructura, macroestructura, mesoestructura y microestructura.

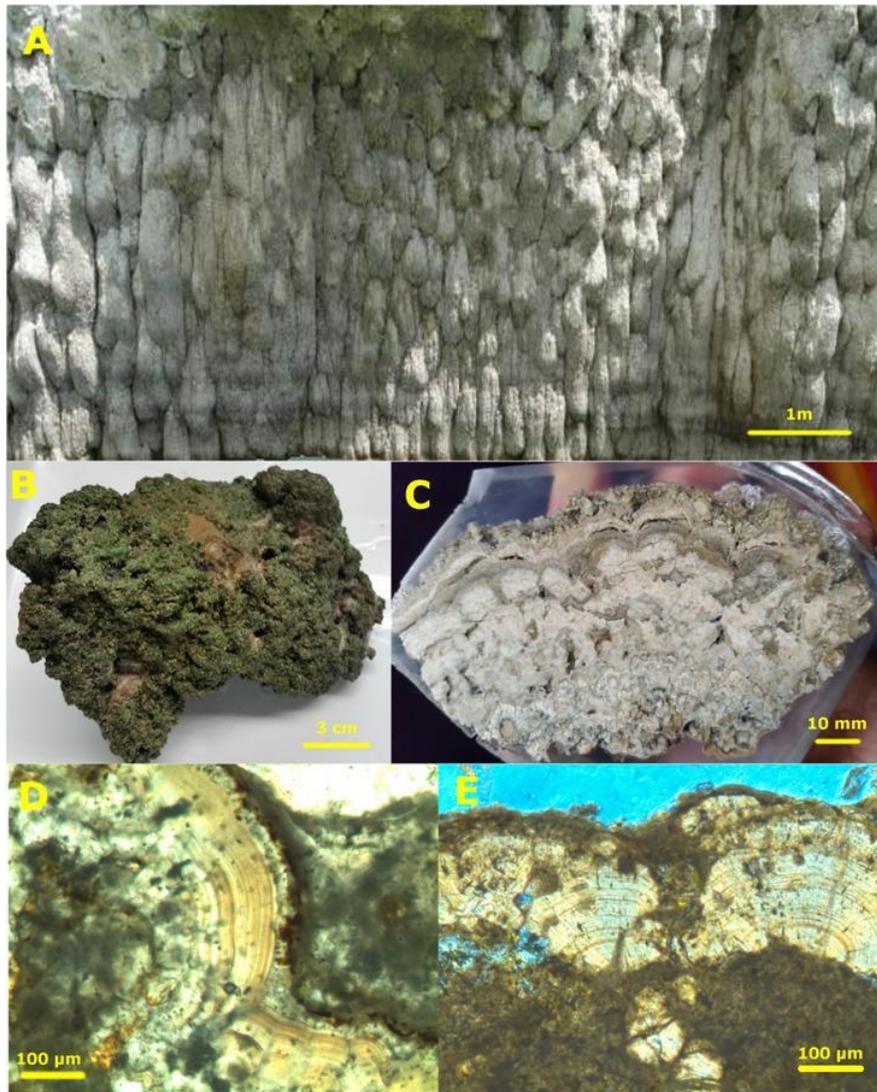


Figura 8. Diferentes escalas de investigación en microbialitas. A: megaestructura medida en metros; B: macroestructura en decenas de centímetros; C: mesoestructura en escala centimétrica a milimétrica y D-E: microestructura (definida por las características microscópicas) en escala micrométrica.

Desde el punto de vista de la **megaestructura**, los depósitos microbialíticos tienen espesores que varían entre los 10 y 20 cm y se encuentran recubriendo la pared inferior del cráter distribuidos desde

aproximadamente 10 metros por encima del nivel actual del agua (distribución subaérea) hasta zonas más profundas del lago (distribución subacuática) tal como se describe en el siguiente diagrama:

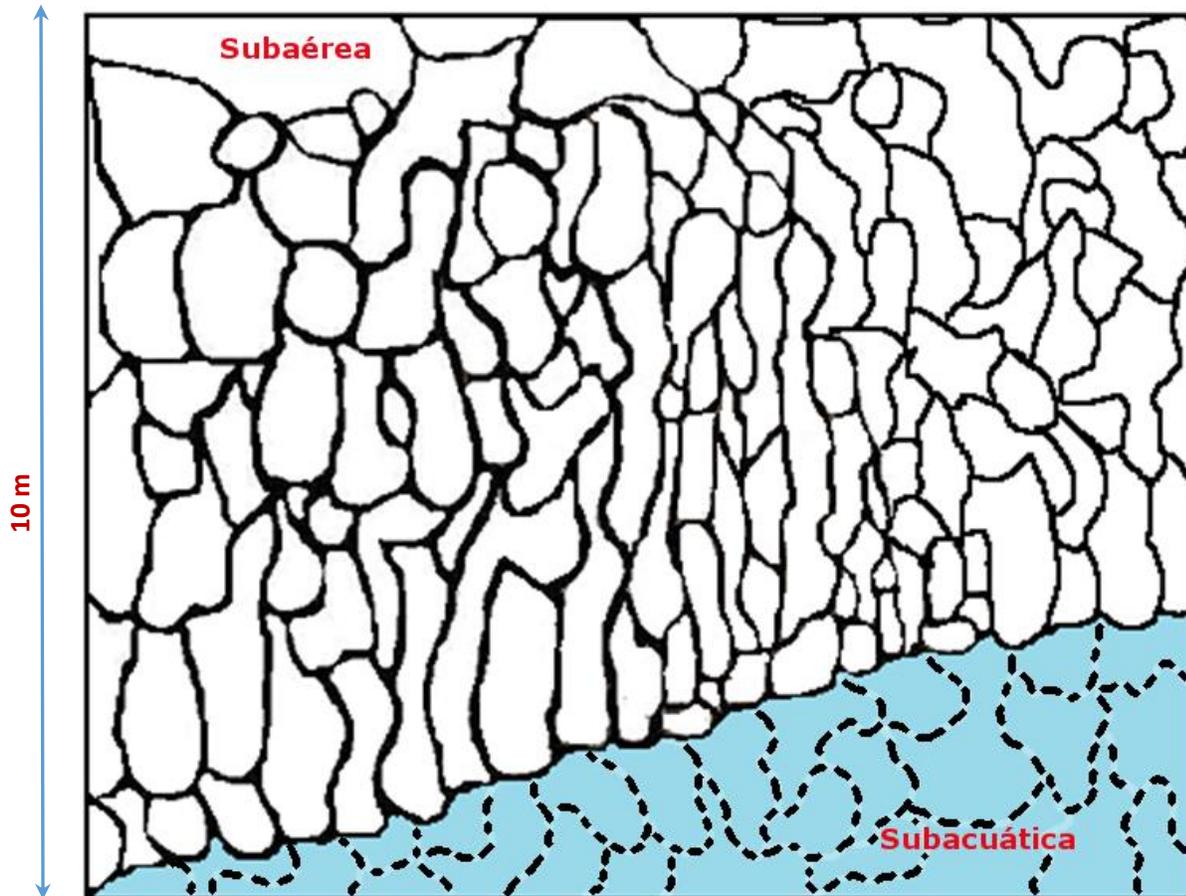


Figura 9. Esquema de identificación de la megaestructura de las microbialitas del lago cráter Atexcac.

El lago cráter Atexcac se encuentra formado por grandes paredes escarpadas compuestas principalmente de roca volcánica (lava) del Pleistoceno. El nivel inferior del cráter consiste en una franja blanca que se halla densamente cubierta por microbialitas de aspecto trombolítico que conforma aglomeraciones minerales de aspecto grumoso conectadas lateralmente entre sí, y que en conjunto conforman una sola superficie ondulante relativamente homogénea que rodea casi todo el cráter (Figura 10A-B).

La **macroestructura** (escala centimétrica) de las microbialitas luce similar morfología en todos los puntos de muestreo (Figura 10 C-D); en AT03 y AT05 se observó además, el desarrollo de estructuras sobre sustratos diferentes a la pared formando concreciones ramificadas, producto de la acreción

sobre ramas o troncos de pequeños arbustos que crecen sobre la orilla o restos de vegetación que cae desde zonas más altas del cráter (Figura 10E-F).

Sobre las estructuras que se encuentran sumergidas, se apreciaron tapetes microbianos extendidos sobre toda la superficie de la microbialita (Figura 11A-B). En todos los puntos de muestreo se observó el desarrollo de estos tapetes con algunas variaciones en la coloración entre verde oscuro, con mayor predominancia en el muestreo de marzo y en los sitios AT01, AT02 y AT03 (Figura 11 C); y color pardo con mayor predominancia en el muestreo de septiembre y en los sitios de muestreo AT04, AT05 y AT06 (Figura 11D). Las concreciones calcáreas subacuáticas en general, presentan una superficie coagular con pequeños y numerosos granos subredondeados calcáreos entre 50 y 200 μm , no muy bien consolidados y rodeados por una capa mucilaginoso que los mantiene unidos y formando una sola estructura grumosa de mayor tamaño (Figura 11E).

La profundidad actual del lago es de 34 metros aproximadamente (Macek et al. 2007; Callieri et al. 2013). En décadas anteriores los registros indicaban 39-40 metros de profundidad máxima (Arredondo-Figueroa et al. 1983, Carrasco-Nuñez et al. 2006). Las microbialitas expuestas alrededor del cráter evidencian la disminución en el nivel del lago con el paso del tiempo (Figura 12A); además, muestran erosión, por lo cual se observan en algunas zonas, estructuras menos consolidadas con una pérdida de la capa mineral carbonatada más externa (Figura 12B).

Las microbialitas subaéreas se encuentran distribuidas a lo largo de las extensas paredes escarpadas; sin embargo, en sectores donde se presentan pequeñas playas, las microbialitas no son evidentes (Figura 12C-D). No se observaron crecimientos vivos en la porción exterior subaérea, pero conservan estructuras que se asociaron con material fósil en la matriz microbialítica. En las fechas de recolección de este trabajo, el agua del lago tuvo un aspecto transparente con visibilidad de algunos metros bajo la superficie; no se observó suceso de emblanquecimiento o cambios drásticos en su coloración típica azul turquesa (Figura 12E), aunque el evento de emblanquecimiento fue registrado por otros estudios (Vizuet, 2015; Arellano, 2017) para el mes de septiembre en 2014 y 2015 respectivamente. Adicionalmente cabe anotar la presencia de organismos herbívoros, detritívoros, masticadores, raspadores de minerales y superficies orgánicas y también depredadores asociados a las estructuras microbialíticas como ostrácodos (observados únicamente en marzo), así como tricópteros, quironómidos y nematodos (presentes en los dos meses muestreados) en microbialitas subacuáticas y odonatos en microbialitas subaéreas (Figura 12F).

Las secciones pulidas transversales de las estructuras trombolíticas (Figura 13, Figura 14 y Figura 15) evidenciaron una **mesoestructura** coagular, compuesta principalmente de aragonita (CaCO_3). También se observó la presencia de nitratina (NaNO_3) y únicamente las microbialitas sumergidas presentaron halita (NaCl) y magnesita (MgCO_3). En el sitio AT06, además de los minerales mencionados anteriormente, también se obtuvo presencia de calcita (CaCO_3) y de los silicatos anortita ($\text{CaAl}_2\text{Si}_2\text{O}_8$) y montmorillonita $(\text{Ca},\text{Na})_{0.3}(\text{Al},\text{Mg})_2\text{Si}_4\text{O}_{10}(\text{OH})_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$.

El interior de las rocas presenta diferentes episodios de cementación organizados en capas dando la apariencia de “trombolitos laminados” (Fowler, 2011) (Figura 16A); se observó también la conformación de varias capas que otorgan a la microbialita una estructura estromatolítica fundamentalmente en la parte más exterior de la roca justo por debajo de la capa superficial donde se encuentra el tapete microbiano; allí es posible observar una serie de capas que evidencian procesos de laminación sucesiva (Figura 16 A y D). La conformación mayoritariamente de tipo coagular, clasifica a las microbialitas del lago Atexcac como trombolitos (Aitken, 1967). En forma general, las microbialitas de Atexcac poseen texturas trombolíticas poco complejas y poco variables caracterizadas por conformar parches coagulares desorganizados de granos de carbonato; en la secciones pulidas de AT03 y AT05 se observaron pequeños trozos de madera bien conservada, resultado de procesos de acreción sobre troncos y ramas presentes en las orillas (Figura 16 C y E).

La **microestructura** de los trombolitos tuvo un arreglo similar en todas las muestras evaluadas; contenidos coagulares fueron evidentes bajo la observación microscópica, formando una densa capa de micrita de color café oscuro dentro de la cual se observa material detrítico y en varias láminas, remanentes de algunas células cocoides y de frústulos de diatomeas (Figura 17). Una característica muy común en la microfábrica de las microbialitas de Atexcac fue la presencia de formas típicas de laminación estromatolítica con alternancia entre capas claras y anchas con una capa (o lámina) delgada más oscura de materia orgánica o de micrita (Figura 17 A y B). Si bien es cierto que la presencia de micrita fue dominante también se pudo apreciar con bastante frecuencia el atrapamiento de micropeloides y de estructuras celulares pertenecientes a diatomeas y cianoprocariontes cocoides y filamentosas (Figura 17C). Este material atrapado se encuentra principalmente entre los intersticios formados al interior de las microbialitas.

La observación de láminas delgadas también permitió identificar en algunos bordes exteriores de fragmentos microbialíticos, crecimientos de cristales en forma de aguja (aragonita) aunque sin la

presencia de organismos fotosintéticos (Figura 17E). Estos cristales midieron alrededor de 15-20 μm perpendicularmente a la superficie de la microbialita con orientación hacia el exterior de la roca. Se observaron también algunos filamentos cianoprocariontes (del género *Calothrix*) de longitudes variables, asociados a esta fase mineral en donde al parecer algo de mineral está precipitando alrededor de los filamentos resultando en la formación de moldes de mayor grosor (Figura 17 D y F).

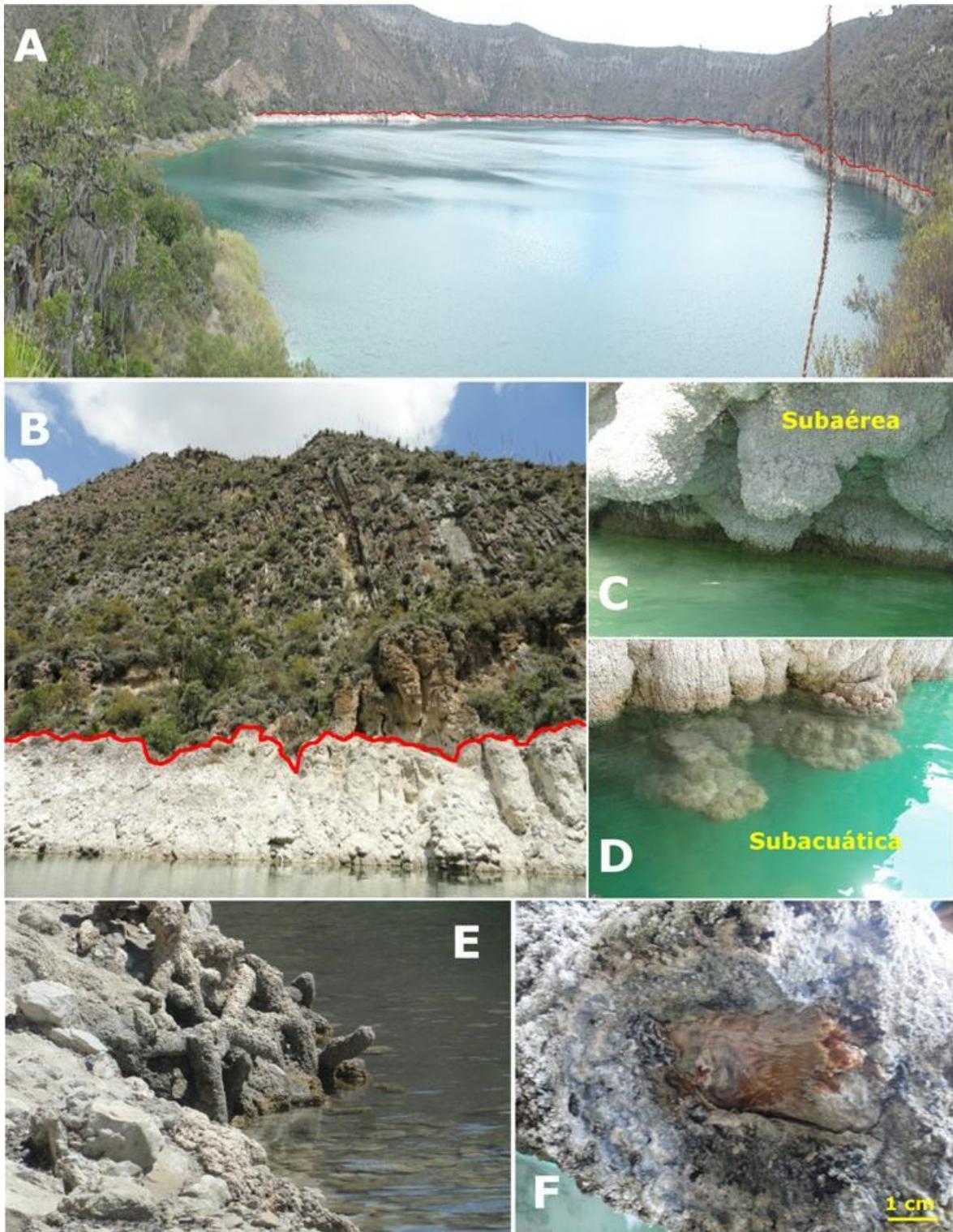


Figura 10. Distribución y morfología de las microbialitas del lago cráter Atzacac. A: Vista panorámica del lago señalando la distribución alrededor del cráter (megaestructura). B: sección inferior del cráter donde se encuentra delimitada la franja de cobertura de las microbialitas. C-D: Morfología típica de las microbialitas (macroestructura) en la parte subaérea y subacuática del lago. E: Procesos de litificación sobre troncos en la orilla del lago. F: Vista interna de una de las estructuras litificadas de E.

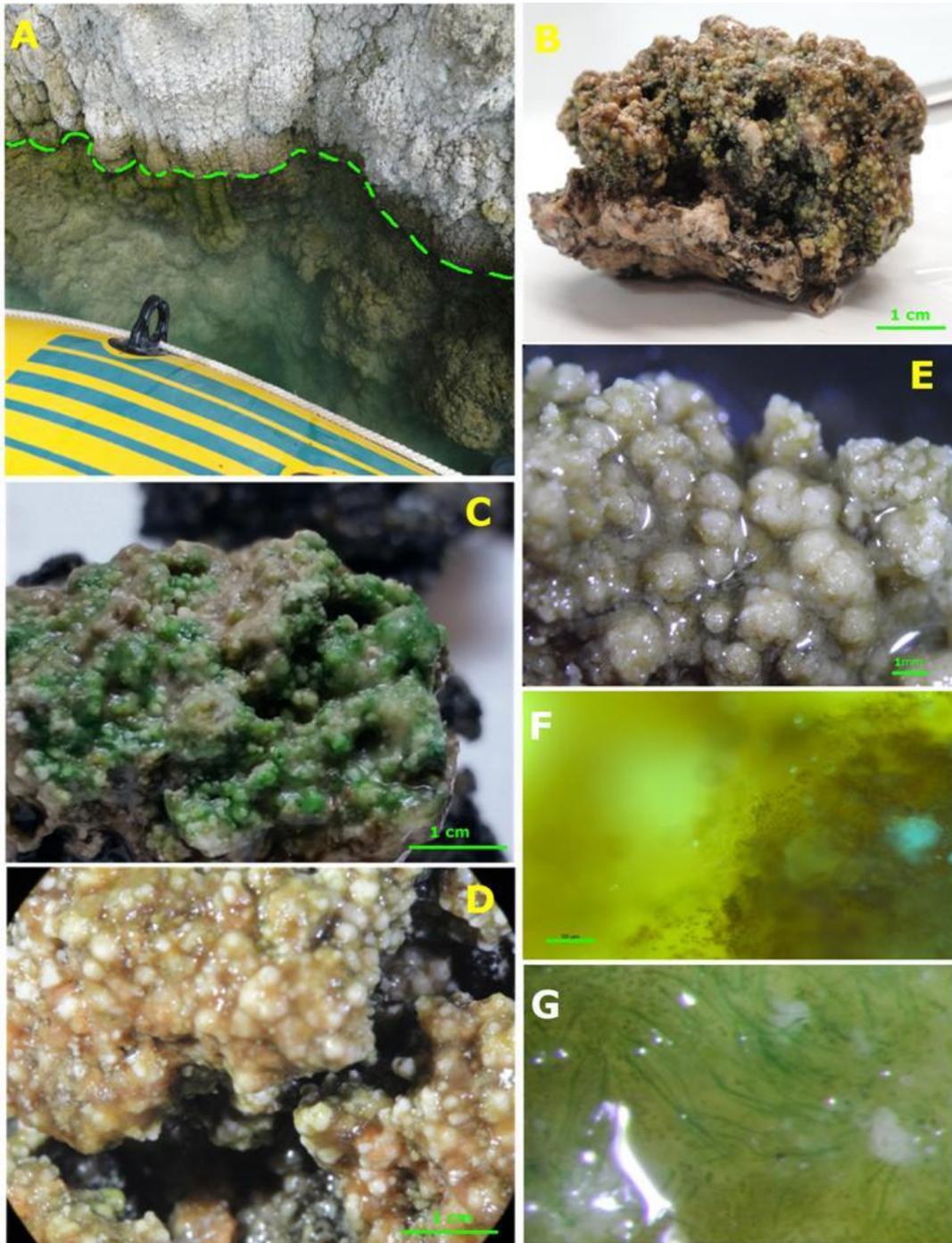


Figura 11. Tapetes microbianos asociados a microbialitas subacuáticas en el lago Atexcac. A: Nivel actual del lago, la línea punteada divide las microbialitas subaéreas de las subacuáticas en las cuales es posible observar el recubrimiento del tapete microbiano. B: Fragmento de microbialita con diferente coloración. C: Superficie de una microbialita subacuática recolectada en marzo. D: Superficie de una microbialita subacuática recolectada en septiembre. E: granos de carbonato embebidos en la EPS. F: cianoprocariontes cocoides observados en marzo. G: cianoprocariontes filamentosos observados en septiembre.

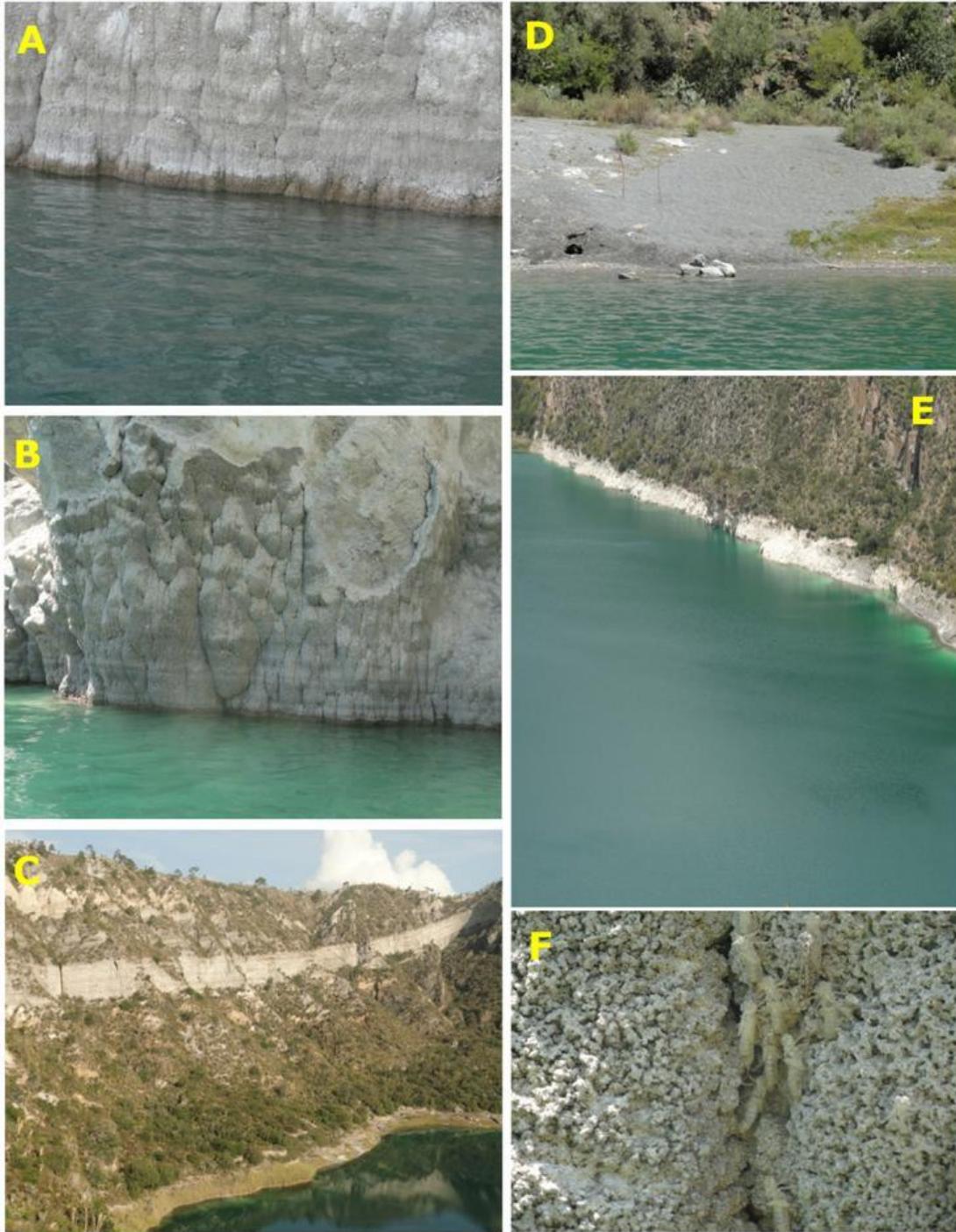


Figura 12. Características ambientales de las microbialitas subaéreas del lago Atexcac. A: marcas del agua que evidencian los diferentes niveles del lago y que han quedado grabadas sobre las microbialitas. B: pared del cráter mostrando procesos de erosión y destrucción de la capa mineral carbonatada más externa C-D: sector del lago donde no hay crecimiento de microbialitas E: Vista de la pared Noroccidental en esta fotografía se puede apreciar la franja de microbialitas así como el color característico del lago sin eventos de emblanquecimiento. F: Exuvias de odonatos asociados a las microbialitas subaéreas.

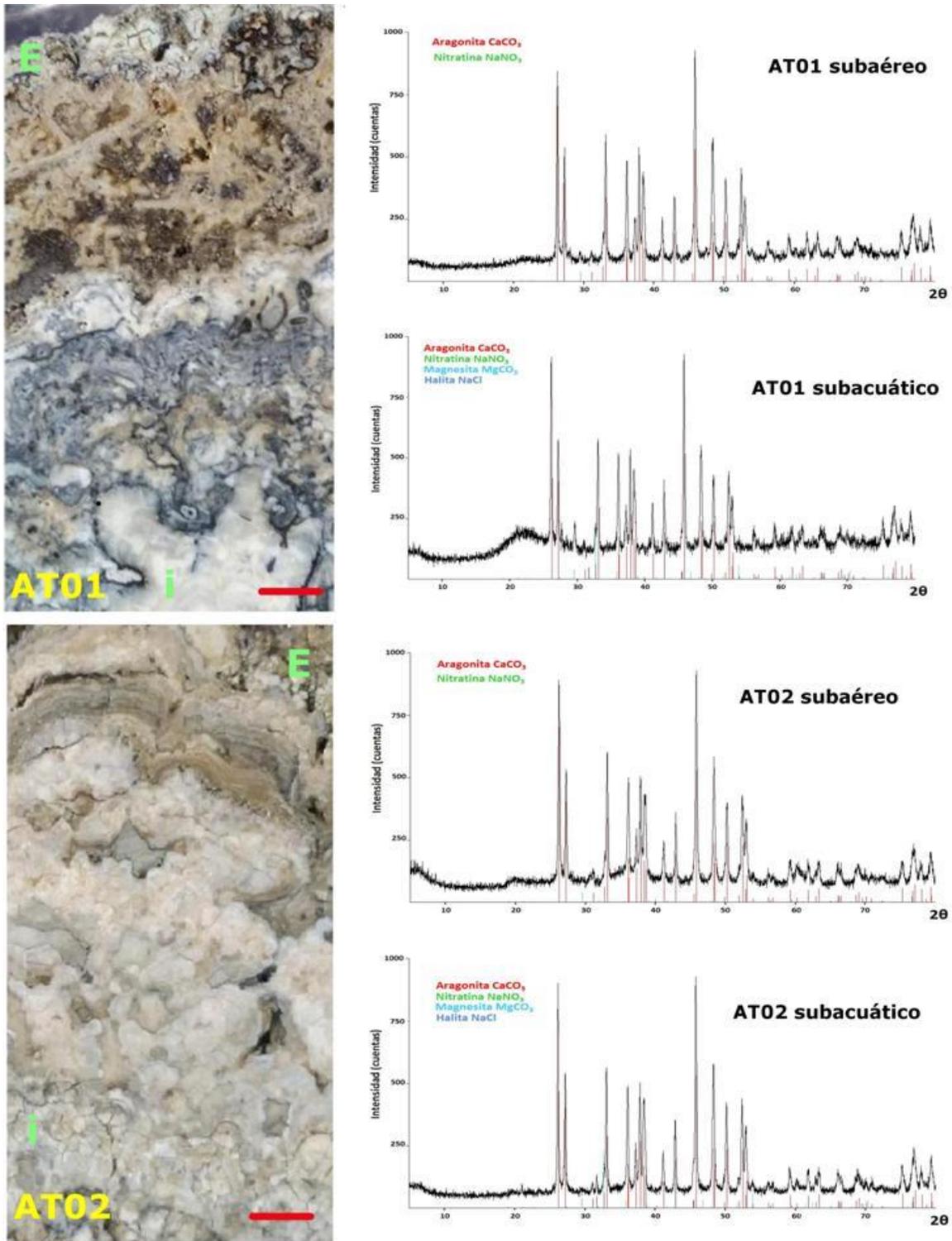


Figura 13. Mesoestructura de microbialitas AT01 y AT02 del lago cráter Atexcac. A la izquierda se observa la textura esencialmente trombolítica con algunos episodios de laminación estromatolítica. A la derecha los correspondientes difractogramas que identifican la composición mineral. Las letras en verde simbolizan el arreglo espacial de las microbialitas; E: parte exterior de la microbialita i: parte interna de la microbialita. La línea roja indica tamaño de 5 mm.

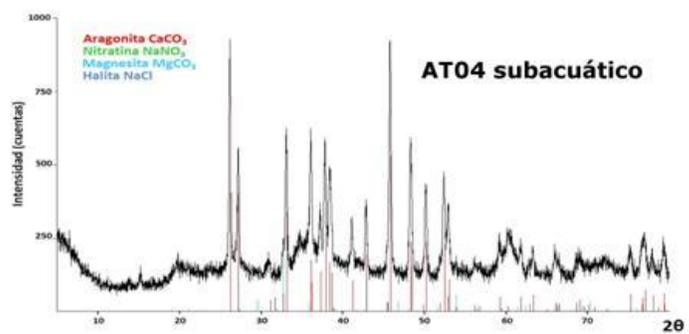
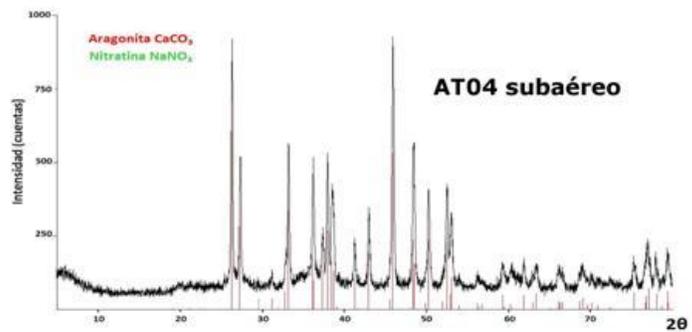
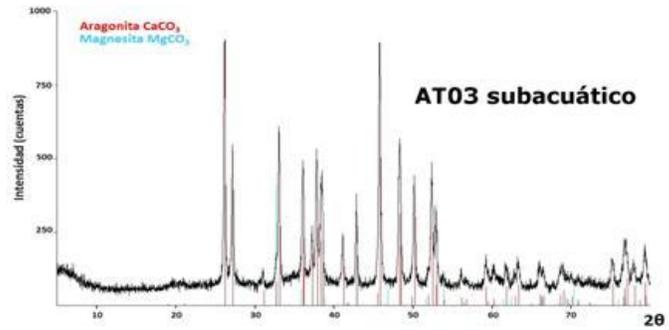
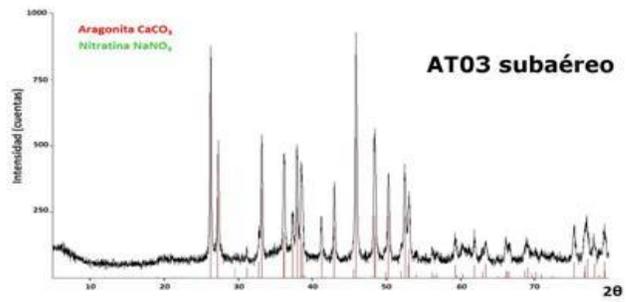


Figura 14. Mesoestructura de microbialitas AT03 y AT04 del lago cráter Atexcac. A la izquierda se identifica una clara estructura trombolítica y a la derecha los correspondientes difractogramas que identifican la composición mineral. Las letras en verde simbolizan el arreglo espacial de las microbialitas; E: parte exterior de la microbialita i: parte interna de la microbialita. La línea roja indica tamaño de 5 mm.

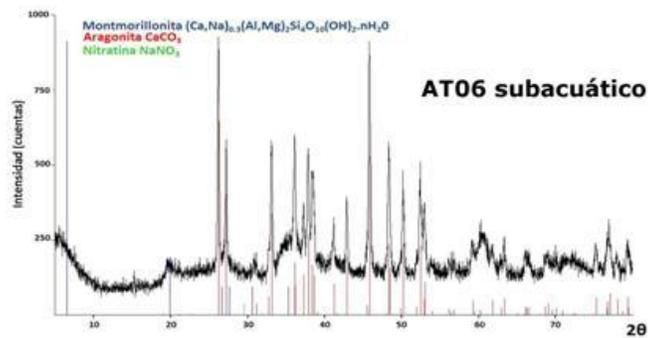
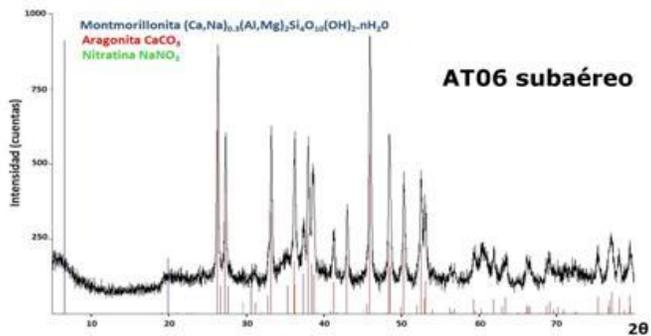
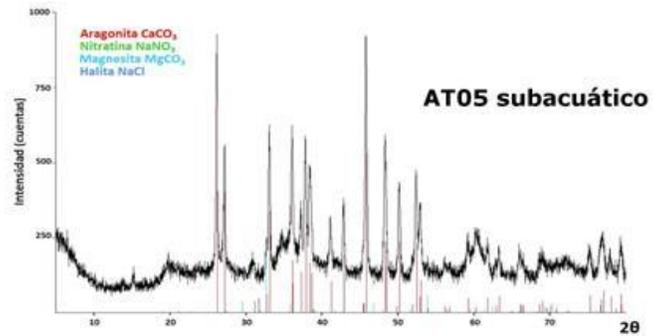
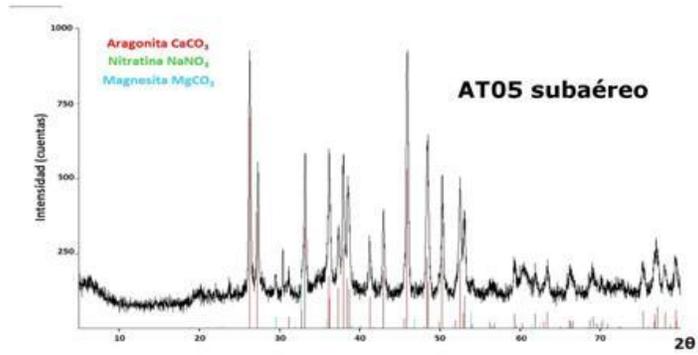


Figura 15. Mesoestructura de microbialitas AT05 y AT06 del lago cráter Atexcac. A la izquierda se muestra la estructura coagular característica con algunos peloides y madera atrapados en AT05. A la derecha los correspondientes difractogramas que identifican la composición mineral. Las letras en verde simbolizan el arreglo espacial de las microbialitas; E: parte exterior de la microbialita i: parte interna de la microbialita. La línea roja indica tamaño de 5 mm.



Figura 16. Mesoestructura de las microbialitas de Atexcac. A-C: Corte transversal de diferentes trombolitos caracterizado por una textura globular formada por coágulos; en A (AT02) se observan tres episodios diferentes de cementación (“trombolito laminado”) además es característico la presencia de laminaciones bajo la superficie del tapete microbiano, en B (AT06) las concreciones amorfas de carbonato y en C (AT03) procesos de acreción sobre madera. D: Detalle de la superficie exterior de A conformada por diferentes capas que evidencian procesos de laminación. E: Detalle de C donde se aprecian las partículas de madera bien conservadas. La barra blanca indica 1 cm de longitud.

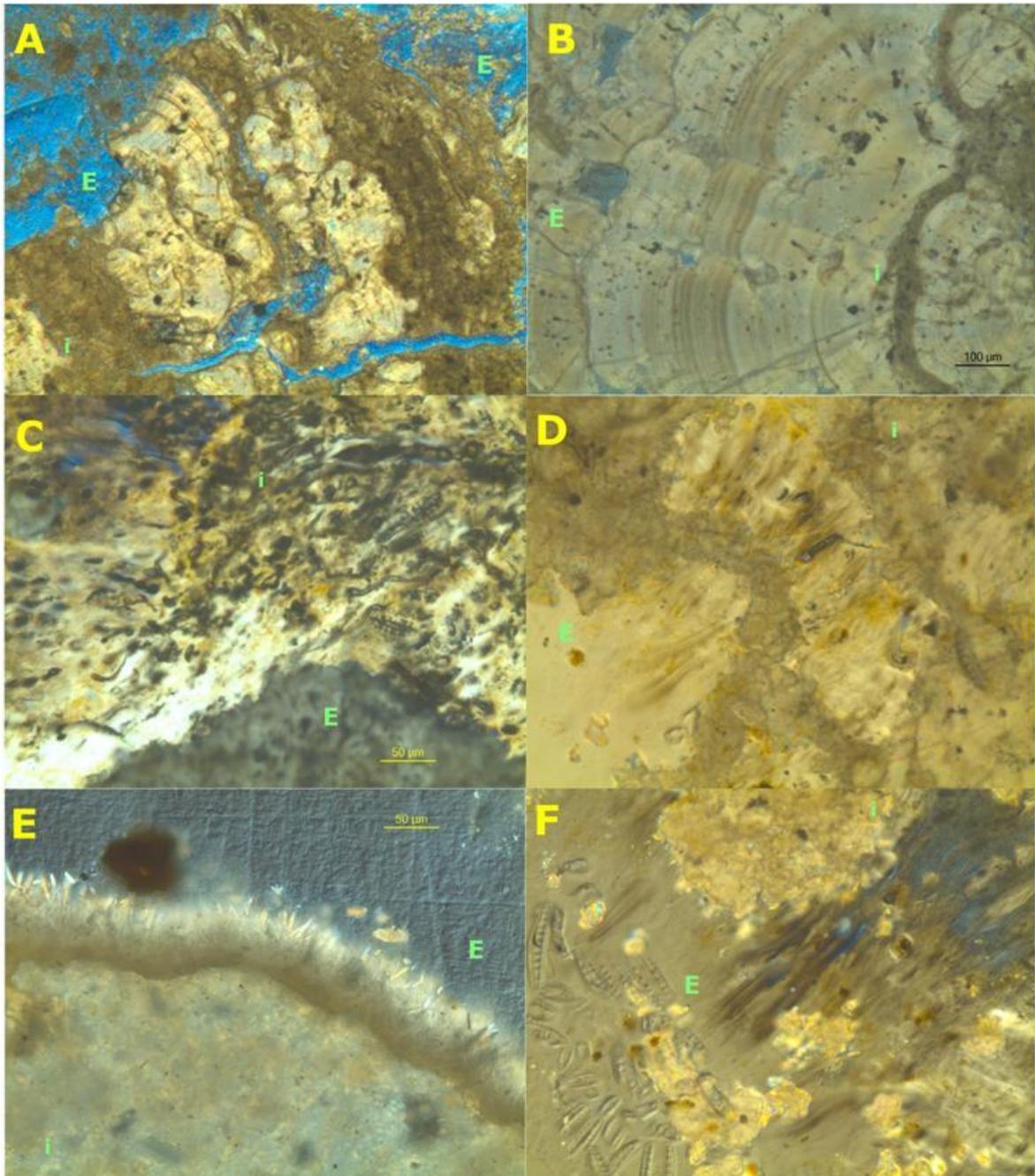


Figura 17. Microestructura de microbialitas de Atexcac. Láminas delgadas (corte transversal de 30 µm de espesor) que muestran las diferentes texturas en la microfábrica. Las láminas A y B muestran condiciones estromatolíticas y contenido micrítico. C: Remanentes de diatomeas, células cocoides y filamentos cianoprocariontes. D: Organismos filamentosos con orientación perpendicular hacia el borde exterior de la microbialita y espacios intersticiales donde se acomodan los organismos fotosintéticos oxigénicos. E: cristales en forma de aguja (aragonita) presentes en los bordes y espacios intersticiales. F: filamentos de cianoprocariontes del género *Calothrix* embebidos dentro de una matriz de micrita con pequeños cristales a su alrededor; la parte exterior del corte con una capa de frústulas de diatomeas, principalmente de *Epithemia*. La letra en verde E indica la parte exterior de la microbialita y la letra i la parte interior de la microbialita.

Composición de la comunidad de organismos fotosintéticos oxigénicos

Los tapetes microbianos observados sobre microbialitas sumergidas del lago Atexcac, se presentaron como parches continuos relativamente delgados cubriendo casi totalmente las estructuras microbialíticas; los organismos fotosintéticos oxigénicos que conforman estos tapetes, estuvieron representados casi exclusivamente por dos grupos: diatomeas (21 especies) y cianoprocariontes (35 especies) (Figura 18), los cuales tuvieron presencia en las dos temporadas y en todos los puntos muestreados. También se registró una sola especie de clorófitas (*Rhizoclonium hieroglyphicum*) con presencia en solo tres puntos de muestreo localizados en la parte Sureste del lago (AT01, AT02 y AT03). La observación microscópica constató en los dos periodos evaluados, una constante presencia de *Chlorogloea lithogenes*; además, una capa exterior de diatomeas (siempre recubriendo la capa de cianoprocariontes) con mucha mayor abundancia en septiembre. La mayor representación de diatomeas estuvo dada por *Epithemia turgida* con importante presencia de *Mastogloia smithii* var *lacustris* y *M. elliptica*. Se registró únicamente una especie del género *Rhizoclonium* (Chlorophyta), cuya presencia mostró diferencias espaciales y temporales: durante el muestreo de marzo fue registrada en un solo sitio del lago (AT01) y en septiembre en tres (AT01, AT02 y AT03). Además de formar parte importante del tapete que recubre las microbialitas, también sirvió de sustrato para algunas especies de cianoprocariontes epifitas registradas en el muestreo de marzo.

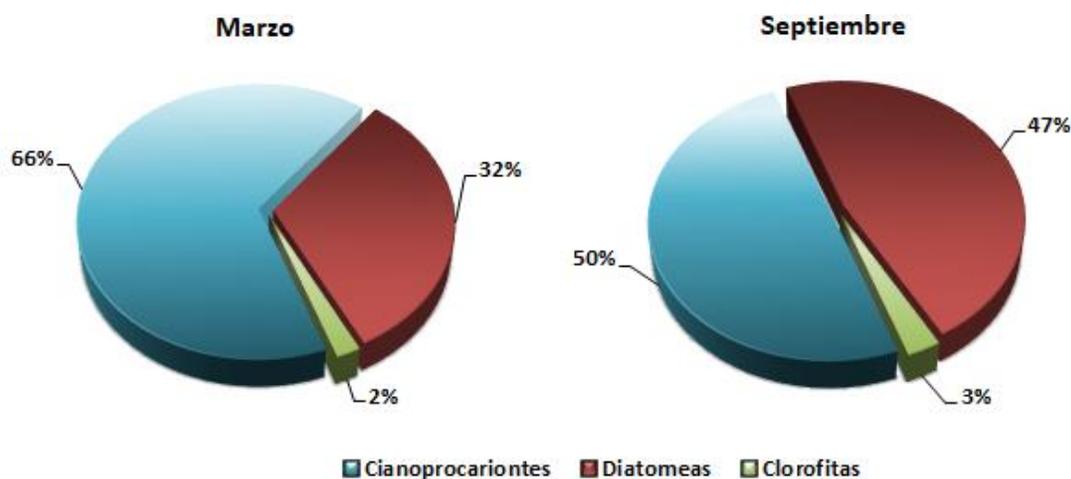


Figura 18. Composición de la comunidad de organismos fotosintéticos oxigénicos en microbialitas subacuáticas del lago Atexcac. La figura muestra que las cianoprocariontes fueron el grupo dominante en las dos temporadas de muestreo y en el mes de septiembre se produjo un incremento en la presencia de diatomeas.

La búsqueda de microorganismos fotosintéticos en las microbialitas subaéreas evidenció la presencia de tres especies vivas de cianoprocariontes en las microbialitas formadas a partir de concreciones sobre restos de madera; y que se encuentran emergidas sobre la superficie del lago, específicamente en AT03 y AT05. Las especies fueron las mismas identificadas en las microbialitas sumergidas como *Pleurocapsa minor*, *Pleurocapsa* sp y *Gloeocapsopsis magna*. En todas las microbialitas subaéreas fue común encontrar frústulos vacíos de diatomeas, abundantemente del género *Epithemia*.

DIATOMEAS

En Atexcac la mayoría de las células vivas de diatomeas recubrieron el exterior de las microbialitas con poblaciones densas asociadas con granos de carbonatos en su producto extracelular gelatinoso. Se identificaron 21 especies de diatomeas de las cuales las especies de los géneros *Epithemia* y *Mastogloia* tuvieron mayor presencia en las dos temporadas de muestreo. *Rhopalodia gibberula*, *Pinnularia gibba* y *Placoneis gastrum* fueron observadas únicamente en temporada seca en tanto que *Denticula valida*, *Gomphonema affine*, *Halamphora coffeaeformis*, *Nitzschia* sp 2 y *Nitzschia* sp 3 lo fueron solamente en temporada de lluvias (Cuadro 2). Especialmente las diatomeas tuvieron una distribución homogénea, con algunas pequeñas variaciones en la riqueza entre todos los puntos de muestreo; sin embargo, se destaca el hecho de que en AT06 la riqueza de especies fue mayor en las dos temporadas.

Las diatomeas de Atexcac asociadas a las microbialitas consisten en especies conocidas, de hábitos de vida mótils, epipsámicos y epifíticos y su presencia en lagos salobres es recurrente. *Cocconeis placentula* var. *euglypta*, *Cyclotella meneghiniana*, *Diploneis elliptica*, así como algunas especies de, *Nitzschia* y *Pinnularia* han sido registradas en asociación con microbialitas en México (Siqueiros-Beltrones et al. 2013). Otras como *Mastogloia smithii* var. *lacustris*, *Epithemia turgida* y *Epithemia sorex* son importantes componentes de tapetes microbianos en humedales calcáreos y cársicos (Novelo et al. 2007, Gaiser et al. 2010).

Las diatomeas identificadas en el presente estudio ya han sido catalogadas en la composición florística diatomológica de México (Novelo y Tavera, 2011) y algunos de ellos en asociaciones con microbialitas (Winsborough y Golubic, 1987; Novelo et al. 2007; Winsborough, 2000; Gaiser et al. 2010; Chacón-Baca et al. 2015).

Cuadro 2. Diatomeas asociadas a microbialitas del lago cráter Atexcac señalando su respectiva presencia en cada mes (M: marzo y S: septiembre) y en cada punto de muestreo. Para cada taxón se determinó una escala de abundancia según observación en el microscopio (R: rara, E: escasa, F: frecuente, A: abundante, MA: muy abundante).

	Hábitat	Escala de Abundancia	Puntos de muestreo						
			AT01	AT02	AT03	AT04	AT05	AT06	
<i>Aulacoseira</i>	Epilítico	R	M						M
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	Epilítico	A	S		M-S	S			M-S
<i>Epithemia turgida</i>	Epilítico	MA	M-S	M-S	M-S	M-S	M-S	M-S	M-S
<i>Epithemia sorex</i>	Epilítico	F	M-S	M-S	M-S	M-S	M-S	M-S	M-S
<i>Rhopalodia gibberula</i>	Epilítico	E		M		M			M
<i>Rhopalodia musculus</i>	Epilítico	F	M	M	M	M-S			M-S
<i>Mastogloia elliptica</i>	Epilítico	A			M-S	M-S	M-S	M-S	M-S
<i>Mastogloia smithii var. lacustris</i>	Epilítico	MA	M-S	M-S	M-S	M-S	M-S	M-S	M-S
<i>Campylodiscus clypeus</i>	Epilítico	MA	M-S			M-S			M-S
<i>Surirella striatula</i>	Epilítico	F	S	S					M
<i>Diploneis elliptica</i>	Epilítico	A	S	S		S			M-S
<i>Pinnularia gibba</i>	Epilítico	R	M						
<i>Halamphora coffeaeformis</i>	Epilítico	E	S						
<i>Denticula valida</i>	Epilítico	F	S						S
<i>Nitzschia</i> sp 1	Epilítico	E	M	S	S	M	M		M
<i>Nitzschia</i> sp 2	Epilítico	R	S						
<i>Nitzschia</i> sp 3	Epilítico	R		S					
<i>Navicymbulla</i> sp.	Epilítico	A	M-S	S	M	S	S		M-S
<i>Gomphonema affine</i>	Epilítico	E	S	S					S
<i>Placoneis gastrum</i>	Epilítico	R	M						
<i>Cocconeis placentula var euglypta</i>	Epilítico	MA	M-S		M-S	M-S			M-S

CLORÓFITAS

Se registró la presencia de una sola especie de clorófitas correspondiente a *Rhizoclonium hieroglyphicum*, tapizando las microbialitas subacuáticas. En marzo únicamente fue registrada en AT01; mientras que en septiembre su presencia se extendió sobre toda la pared Suroeste del cráter, sobre los sectores AT01, AT02 y AT03. Su presencia ha sido catalogada ampliamente alrededor de todo el mundo tanto en ambientes marinos como en continentales. Aunque no se conoce una participación directa en los procesos de organomineralización, su presencia en estas estructuras favorece la acreción ya que brinda estabilidad a la estructura y además proporciona sitios de

nucleación. Los filamentos encontrados sobre las microbialitas poseen un entramado bastante denso que además sirvió como sustrato para algunas cianoprocariontes epifitas en el mes de marzo.

CIANOPROCARIOTES

En Atexcac se registraron 35 especies dentro de las cuales 13 fueron filamentosas y 22 cocoides (Cuadro 3). Cinco especies fueron registradas como epifitas de *Rhizoclonium hieroglyphicum* las cuales únicamente tuvieron presencia en un solo punto de muestreo (AT01) y además solo se registraron en marzo. La dominancia estuvo dada por *Chlorogloea lithogenes* la cual se encuentra formando densos tapetes sobre las microbialitas de todos los sitios de muestreo; esta especie ya ha sido registrada en travertinos de la parte central de México (Komárek y Montejano, 1994).

Las cianoprocariontes chroococcales tuvieron mayor presencia en el muestreo de marzo y dentro de ellas los géneros *Entophysalis*, *Pleurocapsa*, *Chroococcus*, *Chroococcidiopsis* y *Chamaesiphon*, han sido documentados en asociación con microbialitas de igual forma que las filamentosas *Calothrix*, *Leptolyngbya*, *Spirulina*, *Pseudanabaena* cuya presencia fue más importante en septiembre. Cabe resaltar que durante el muestreo de septiembre se presentó un evento de floración de *Nodularia* sp; esta especie no fue tomada en cuenta ya que sus hábitos son planctónicos y su presencia en las microbialitas puede ser puramente accidental. Su presencia no obstante, podría ser determinante en las condiciones hidrogeoquímicas del agua.

Se encontró una riqueza importante de cianoprocariontes en las microbialitas de Atexcac; la mayoría de ellas concuerdan con las características morfológicas y ambientales registradas en la literatura y algunas otras no habían sido observadas en asociación con microbialitas; se sugiere por lo tanto, ampliar su estudio con otro tipo de herramientas como las moleculares para completar su caracterización.

Cuadro 3. Especies de cianoprocariontes en las microbialitas del lago cráter Atexcac señalando su respectiva presencia en cada mes (M: marzo y S: septiembre) y en cada punto de muestreo. Las especies señaladas con * corresponden a las encontradas en cultivos. Para cada taxón se determinó una escala de abundancia según observación en el microscopio (R: rara, E: escasa, F: frecuente, A: abundante, MA: muy abundante).

			Puntos de muestreo							
			Hábitat	Escala de Abundancia	AT01	AT02	AT03	AT04	AT05	AT06
Entophysalidaceae										
<i>Chlorogloea lithogenes</i>										
			Epilítico	MA	M-S	M-S	M-S	M-S	M-S	M-S
<i>Chlorogloea purpurea</i>										
			Epilítico	R	M		M			
<i>Chlorogloea</i> sp 1										
			Epilítico	E			M			
<i>Chlorogloea</i> sp 2										
			Euendolítico	R	M-S					
<i>Entophysalis atrata</i>										
			Epilítico	E					M-S	
<i>Cyanodermatium cf gelatinosum</i>										
			Epilítico	R					M	
Chamaesiphonaceae										
<i>Chamaesiphon incrustans</i>										
			Epilítico	E	M					
<i>Chamaesiphon</i> sp										
			Epifítico	R	M					
<i>Chamaecalyx swirenkoi</i>										
			Epifítico	R	M					
Hyellaceae										
<i>Pleurocapsa minor</i>										
			Epilítico	E			M-S			
<i>Pleurocapsa</i> sp 1										
			Epilítico	E		M-S				
<i>Pleurocapsa</i> sp 2										
			Epilítico	R				M		
Hydrococcaceae										
<i>Hormathonema sphaericum</i>										
			Epilítico	R	M			M		
Chroococcaceae										
<i>Gloeocapsopsis magma</i>										
			Epilítico	E			M			
<i>Chroococcus mipitanensis</i>										
			Epilítico	E					M	
<i>Chroococcus cf membraninus</i>										
			Epilítico	E	M-S					
<i>Chroococcus turgidus</i>										
			Epilítico	E						M
Xenococcaceae										
<i>Xenococcus willei</i>										
			Epifítico	E	M					
<i>Chroococciopsis cubana</i>										
			Epilítico	E	M					
Synechococcaceae										
<i>Aphanothece conglomerata</i>										
							*	*		
Merismopediaceae										
<i>Aphanocapsa</i> sp										
			Epilítico	E			M			
<i>Aphanocapsa cf grevillei</i>										
			Epilítico	E			S	S	M	

	Rivulariaceae							
NOSTOCALES	<i>Calothrix cf marchica</i>	Epilítico	E	M-S				
	<i>Calothrix cf divergens</i>	Epilítico	F	M	S	S	M-S	
	<i>Calothrix fusca</i>	Epilítico	E				M	
	Microchaetaceae							
	<i>Hassallia maya</i>	Epilítico	E	M			M*	
	Nostocaceae							
	<i>Isocystis cf salina</i>	Epilítico	E	M*				
	Phormidiaceae							
	<i>Phormidium sp</i>	Epilítico	F	M				
OSCILLATORIALES	Pseudanabaenaceae							
	<i>Romeria sp</i>	Epilítico	A	M-S				
	<i>Pseudanabaena sp 1</i>	Epilítico	F	M				
	<i>Pseudanabaena sp 2</i>	Epilítico	E	M				
	<i>Pseudanabaena sp 3</i>	Epilítico	E				M-S	
	<i>Spirulina subsalsa</i>	Epilítico	F			M-S		
	<i>Leptplyngbya cf granulifera</i>	Epilítico	E		S	S	S	
	<i>Leptplyngbya sp*</i>	Epilítico	MA					M-S

DESCRIPCION DE LAS ESPECIES DE DIATOMEAS ASOCIADAS A MICROBIALITAS EN EL LAGO ATEXCAC

ORDEN STEPHANODISCALES

FAMILIA STEPHANODISCACEAE I.V. Makarova

Cyclotella meneghiniana Kützing 1844

Figura 19 D

Las valvas encontradas en el lago Atexcac son circulares y solitarias. Presentan una superficie plana a ligeramente ondulada con dos zonas bien diferenciadas (marginal y central). Poseen estrías únicamente en la zona marginal, anchas en la margen y agudas hacia el centro de la valva. Fultoportulas presentes y agrupadas en la zona central. El diámetro de la valva varía de 8 - 12 μm , y el diámetro del área central entre 6 - 8 μm .

Epilítica en AT01, AT03, AT04, AT06 en temporada seca y lluviosa

Entre algunos autores esta especie es conocida como *Stephanocyclus meneghiniana* (Stoermer y Julius, 2003) la cual es más abundante en aguas interiores, salinas y de elevada conductividad (por ejemplo, Atexcac). No se descarta la posibilidad de la presencia de *S. meneghiniana* hasta confirmar con microscopía electrónica la ausencia o presencia de doble pared. *Cyclotella meneghiniana* es una especie claramente eurihalina, capaz de crecer en condiciones de agua dulce a marina ha sido registrada ampliamente en ríos, lagos y estuarios.

ORDEN RHOPALODIALES

FAMILIA RHOPALODIACEAE (Karsten) Topachevs'kyj y Oksiyuk

Epithemia turgida (Ehrenberg) Kützing 1844

Figura 19 E

Las valvas de Atexcac son levemente curvas, con margen dorsal convexo y margen ventral ligeramente cóncavo. Poseen ápices redondeados. El canal del rafe se apoya contra el margen ventral en los extremos distales de la valva. El rafe y canal del rafe se observaron sobre el centro de la valva dirigidos además, hacia el margen dorsal. El arco central se encuentra a 9 μm del margen ventral. Las valvas midieron entre 40 - 87 μm de largo y 7 - 12 μm de ancho. Se pudieron contar 11 estrías en 10 μm ; de 3 a 4 estrías entre las costillas y 3 costillas en 10 μm .

Epilítica en AT01, AT02, AT03, AT04, AT05, AT06 en temporada seca y lluviosa.

Fue la especie con mayor presencia y abundancia en los dos periodos de muestreo. Considerada como una especie alcalófila ha sido registrada en México en perifiton de ambientes cársticos

(Cantoral, 1997, Novelo et al. 2007) y en otros numerosos ambientes (TAXFICH: Novelo y Tavera, 2011).

***Epithemia sorex* Kützing 1844**

Figura 19 F

En Atexcac, las valvas están fuertemente arqueadas en el margen dorsal y son rectas en el margen ventral. Los ápices aparecen ligeramente rostrados con polos redondeados. El rafe es anguloso casi hasta el margen dorsal. Miden 37.48 μm de largo y 11.35 μm de ancho. Se pudieron contar 13 estrías en 10 μm .

Epilítica en AT01, AT02, AT03, AT04, AT05, AT06 en temporada seca y lluviosa.

Se registró en los dos periodos de muestreo pero no fue abundante. Su presencia se asocia con ambientes alcalófilos y se encuentran en sustratos cársticos. Las longitudes registradas en Atexcac son mayores que las registradas por Novelo et al. (2007) sin embargo coinciden con el número de estrías.

***Rhopalodia gibberula* (Ehrenberg) Otto Müller 1895**

Figura 19 G

Las valvas identificadas para el lago Atexcac son marcadamente curvadas, presentan ápices alargados y agudos con el margen dorsal convexo y el ventral ligeramente cóncavo. Rafe poco visible. De 57.69 μm largo y 11.78 μm de ancho, 18-20 estrías en 10 μm , 5-6 entre costillas. 4 costillas en 10 μm .

Epilítica en AT02, AT04, AT06 en temporada seca únicamente

***Rhopalodia musculus* (Kützing) Otto Müller 1900**

Figura 19 H

Los organismos identificados poseen valvas marcadamente curvadas con margen dorsal convexo y margen ventral cóncavo. Rafe evidente en el margen dorsal. De 42.30 μm largo y 11.39 μm de ancho. Se contaron 14 a 16 estrías en 10 μm y 5-6 estrías entre costillas. 6 costillas en 10 μm .

Epilítica en AT01, AT02, AT03, AT04, AT06 en temporada seca y lluviosa

ORDEN MASTOGLOIALES

FAMILIA MASTOGLOIACEAE Mereschkowsky

Mastogloia elliptica (C. Agardh) Cleve in Schmidt et al. 1893

Figura 20 A-B

Valvas elípticas con extremos redondeados. Área central redondeada. Rafe con ramas sinuosas. 28.32 μm largo y 10.04 μm de ancho. Se contaron 19 estrías uniseriadas en 10 μm . Partecta de igual tamaño 10 en 10 μm .

Epilítica en AT03, AT04, AT05, AT06 en temporada seca y lluviosa

Se ha registrado en microbialitas en la laguna de Bacalar (Siqueiros-Beltrones et al. 2013).

Mastogloia smithii var. *lacustris* Grunow 1878

Figura 20 C-D

Valvas lanceoladas-elípticas con extremos ligeramente rostrados. Área central elíptica. Rafe con torcedura mediana. 34-49.85 μm de largo y 7-11.23 μm de ancho. Estrías ligeramente radiadas llegando a ser paralelas en los ápices 18 en 10 μm .

Epilítica en AT01, AT02, AT03, AT04, AT05, AT06 en temporada seca y lluviosa

Una de las especies con mayor presencia y abundancia en el lago. Ha sido reportada en tapetes perifíticos en cenotes de la Huasteca Potosina (Cantoral, 1997), Cuatro Ciénegas (Winsborough y Golubic, 1987), humedales de El Eden (Novelo et al. 2007). Es una especie abundante en humedales epicontinentales del caribe y es muy común en los tapetes de perifiton en ambientes calcáreos.

ORDEN SURIRELLALES

FAMILIA SURIRELLACEAE Kützing

Campylodiscus clypeus (Ehrenberg) Ehrenberg ex Kützing 1844

Figura 20 E

Valvas solitarias de forma circular doblada en forma de silla de montar, curvas en los ejes apical y transapical de 108.15 μm y 101.75 μm respectivamente. Estrías finas: 15 en 10 μm . Costillas radiales que dejan un espacio en el centro de la valva.

Epilítica en AT01, AT04, AT06 temporada seca y lluviosa.

Análisis en lagos salinos han evidenciado que es una especie característica de lagos carbonato-sódicos (Blinn, 1993). Atexcac tiene características cloruro-sódicas y se registró en abundancias medianas. En México su presencia se ha registrado en lagos de salinidad variable.

***Surirella striatula* Turpin 1828**

Figura 20 F

Valvas con ápices redondeados y de forma ovalada asimétrica con respecto al eje transapical, 112.83 μm de largo y 59.54 μm de ancho. 18 estrías en 10 μm . 2 costillas en 10 μm .

Epilítica en AT01, AT02, AT06 en temporada seca y lluviosa

Especie cosmopolita presente en sustratos cársticos.

ORDEN NAVICULALES

FAMILIA DIPLONEIDACEAE D.G. Mann

***Diploneis elliptica* (Kützing) Cleve 1894**

Figura 21 A

Valvas elípticas con polos redondeados. Área central pequeña y redondeada. de 34.6 μm de largo y 15.8 μm de ancho. Estrías uniseriadas radiales en toda la valva 12 en 10 μm .

Epilítica en AT01, AT02, AT04, AT06 en temporada seca y lluviosa.

Asociada a microbialitas en la laguna de Bacalar (Siqueiros-Beltrones et al. 20013).

FAMILIA PINNULARIACEAE D.G. Mann

***Pinnularia gibba* Ehrenberg 1843**

Figura 21 B

Valvas elípticas-lanceoladas, ápices no alargados, polos redondeados. Área central amplia en los márgenes 2 engrosamientos laterales. Rafe filiforme. 51.14 μm largo y 9.14 μm de ancho 19 estrías en 10 μm .

Epilítica en AT01 en temporada seca únicamente.

FAMILIA AMPHIPLEURACEAE Grunow

***Halamphora coffeiformis* (C. Agardh) Levkov 2009**

Figura 21 C

Valvas dorsoventrales de 20.3 μm largo y 3.9 μm de ancho, polos protuberantes rostrados y subcapitados. Área central redondeada pequeña, área axial estrecha. Rafe ubicado cerca del margen ventral con extremos proximales débilmente inflados y desviación dorsal leve. Estrías dorsales continuas 21 en 10 μm .

Epilítica en AT01 en temporada lluviosa.

ORDEN BACILLARIALES

FAMILIA BACILLARIACEAE Ehrenberg

Denticula valida (Pedicino) Grunow in van Heurck 1882-1885

Figura 21 D

Valvas lineares a lanceoladas de 44.6 μm largo y 6.1 μm de ancho, ápices agudos prolongados y polos redondeados. Rafe excéntrico. 3 costillas en 10 μm .

Epilítica en AT01, AT06 en temporada lluviosa.

Especie registrada en varios ambientes entre ellos en lagos cráter (Hernández, 2011).

ORDEN CYMBELLALES

FAMILIA CYMBELLACEAE Greville

Navicymbula sp Krammer, 2003

Figura 22 B

Valvas moderadamente dorsoventrales con un margen dorsal arqueado y margen ventral ligeramente convexo de 39.7 μm largo y 8.19 μm de ancho, área axial estrecha; área central pequeña lanceolada. Rafe recto ligeramente lateral con los extremos proximales girados hacia el margen dorsal, extremos terminales del rafe dirigidos también hacia el margen dorsal. Estrías radiales en el centro de la valva que convergen en los extremos 15 en 10 μm .

Epilítica en AT01, AT02, AT03, AT04, AT05, AT06 en temporada seca y lluviosa.

En México se ha reportado la presencia de *N. pusilla* en Tehuacan, Puebla, Oaxaca (Novelo, 2012).

FAMILIA GOMPHONEMATACEAE Kützing

Gomphonema affine Kützing 1844

Figura 22 C

Valvas no constreñidas en la mitad superior y de base aguda y alargada, 22.3 μm de largo y 6.6 μm de ancho, con márgenes convexos en toda la valva. Área central redondeada pequeña; área axial estrecha. Rafe recto central. Estrías paralelas 15 en 10 μm , en el centro 4 estrías ligeramente radiales, 2 de las cuales más cortas y separadas del resto.

Epilítica en AT01, AT02, AT06 en temporada lluviosa.

***Placoneis gastrum* (Ehrenberg) Mereschkowsky 1903**

Figura 22 D

Valvas lanceoladas 15.3 μm de largo y 5.9 μm de ancho, ápices acuminados poco alargados, polos redondeados o romos. Área central variable ovalada, de un lado una estría central aislada corta y opuesta a otra corta. Rafe recto. Estrías fuertemente radiadas 15 en 10 μm .

Epilítica en AT01 en temporada seca.

ORDEN COCCONEIDALES

FAMILIA COCCONEIDACEAE Kützing

***Cocconeis placentula* var. *euglypta* (Ehrenberg) Cleve 1895**

Figura 22 E-F

Valvas sin rafe planas, anchas, elípticas de 16.5 μm de largo y 9.4 μm de ancho. Área central pequeña ovalada. Estrías en la valva del rafe interrumpidas por dos anillos hialinos, 22 en 10 μm . Rafe recto filiforme terminaciones proximales cercanas entre sí. La otra valva con pseudorafe linear muy estrecho, estrías punteadas radiales areolas 14 en 10 μm .

Epilítica en AT01, AT03, AT04, AT06 en temporada seca y lluviosa.

Asociada a microbialitas en la laguna de Bacalar (Siqueiros-Beltrones et al. 2013), especie cosmopolita registrada en sustratos cársticos de México (Novelo et al. 2007).

A continuación, se describen las características de las especies a las que no fue posible atribuirles una identidad específica.

ORDEN AULACOSEIRALES

FAMILIA AULACOSEIRACEAE R.M. Crawford

***Aulacoseira* Thwaites, 1848**

Figura 19 A-C

Células cilíndricas que forman cadenas cortas de no más de dos frústulos. El manto se encuentra rodeado por espinas cortas en el margen de la valva (no se observaron espinas largas). Valva circular con diámetro de 7 a 14 micrómetros y dos anillos de areolas. Estrías rectas y paralelas al eje pervalvar. Sulcus de 1.5 - 1.6 μm .

Epilítica en AT01, AT06 en temporada seca

Novelo et al. 2007 describieron *Aulacoseira periphytica* en humedales cársticos de agua dulce en México; esta especie podría ser similar a la encontrada en Atexcac. No obstante, ellos también aclaran que podría tratarse de *A. distans*. Se requiere por lo tanto de un estudio en microscopía electrónica para establecer sus características taxonómicas relevantes.

ORDEN BACILLARIALES

FAMILIA BACILLARIACEAE Ehrenberg

Nitzschia sp1 Hassall, 1845

Figura 21 E

Valvas lineares elípticas de 10.1 μm largo y 2.6 μm de ancho. Rafe marginal sin nódulo central, fíbulas 14 en 10 μm cortas. Estrías 24 en 10 μm lineadas, espaciadas y unidas a las fíbulas.

Epilítica en AT01, AT02, AT03, AT04, AT05, AT06 en temporada seca y lluviosa.

Nitzschia sp2 Hassall, 1845

Figura 21 F

Valvas lanceoladas 44.5 μm largo y 6.19 μm de ancho, ápices poco alargados, redondeados ligeramente capitados. Margen ligeramente cóncavo en la parte media. Rafe marginal, nódulo central no evidente. Fíbulas cortas 12 en 10 μm .

Epilítica en AT01 en temporada lluviosa.

Nitzschia sp3 Hassall, 1845

Figura 22 A

Valvas lanceoladas 24.1 μm largo y 3.6 μm de ancho, ápices agudos no alargados. Margen ligeramente convexo en toda la valva. Rafe marginal, nódulo central no evidente. Fíbulas cortas 12 en 10 μm dispuestas regularmente.

Epilítica en AT02 en temporada lluviosa.

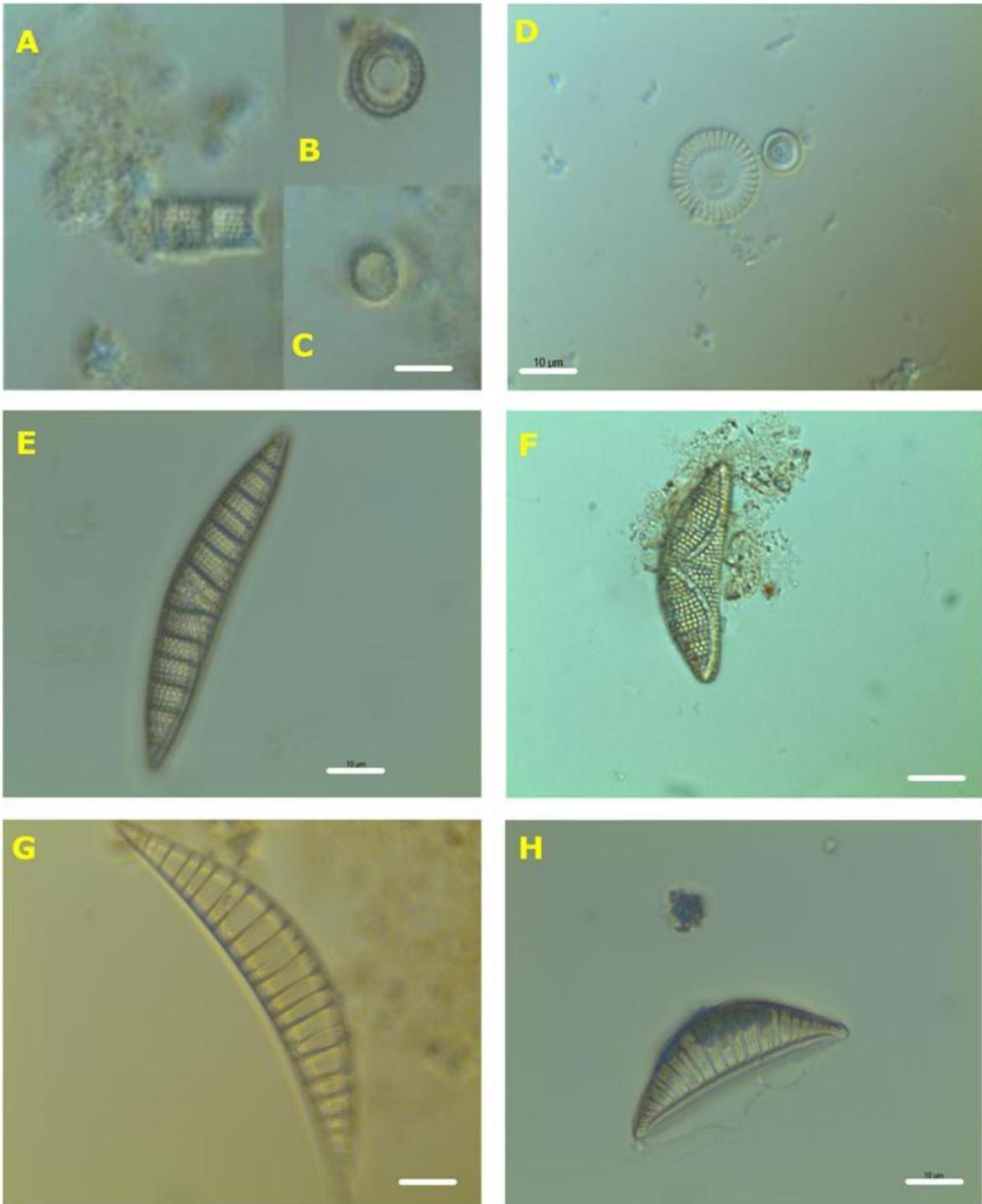


Figura 19. Diatomeas asociadas a microbialitas en el lago Atexcac I. A-C *Aulacoseira*. A: vista conectiva B-C: vista valvar. D: *Cyclotella meneghiniana*. E: *Epithemia turgida*. F: *Epithemia sorex*. G: *Rhopalodia gibberula*. H *Rhopalodia musculus*. La barra blanca indica una longitud de 10 μm . Fotografías obtenidas a través de microscopía fotónica con contraste de diferencia de interferencias.

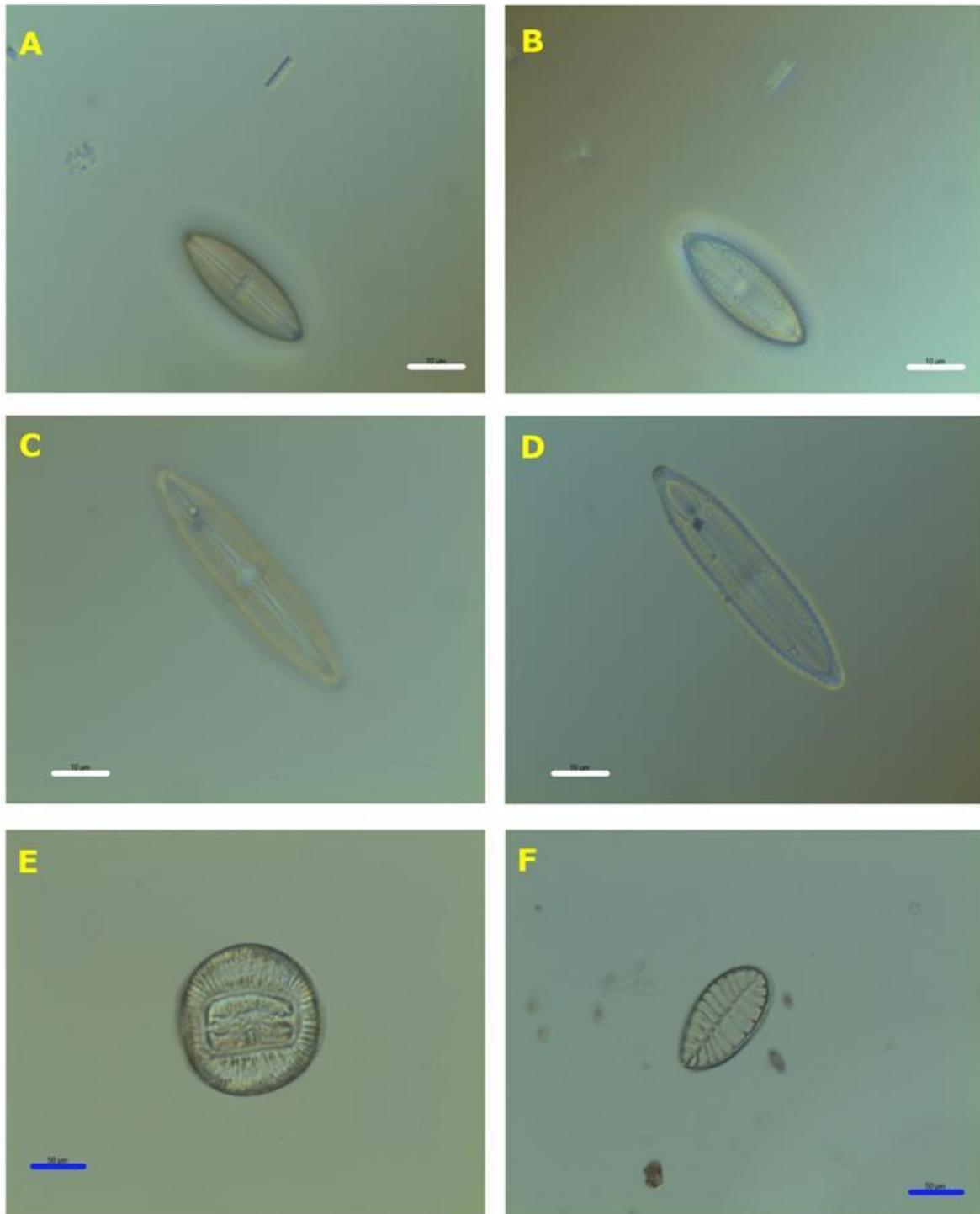


Figura 20. Diatomeas asociadas a microbialitas en el lago Atexcac II. A-B *Mastogloia elliptica*. A: vista exterior de la valva B: Vista interior mostrando partecta. C-D *Mastogloia smithii var lacustris* C: vista exterior de la valva D: vista interior mostrando partecta. E: *Campylodiscus clypeus*. F: *Surirella striatula*. La barra blanca indica una longitud de 10 μm y la barra azul 50 μm . Fotografías obtenidas a través de microscopía fotónica con contraste de diferencia de interferencias.



Figura 21. Diatomeas asociadas a microbialitas en el lago Atexcac III. A: *Diploneis elliptica*. B: *Pinnularia gibba*. C: *Halamphora coffeiformis*. D: *Denticula valida*. E: *Nitzschia* sp1. F: *Nitzschia* sp2. La barra blanca indica una longitud de 10 μm . Fotografías obtenidas a través de microscopía fotónica con contraste de diferencia de interferencias.

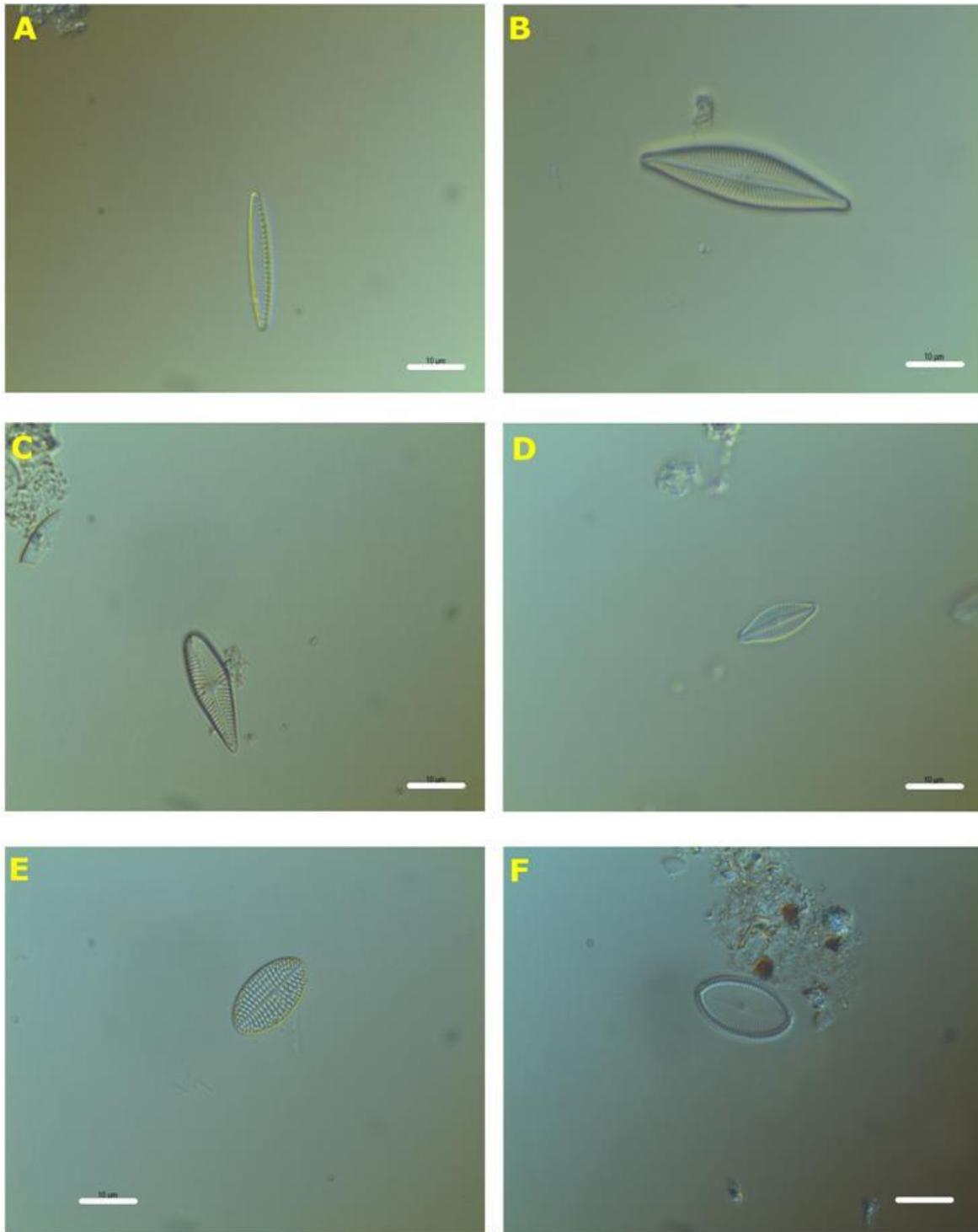


Figura 22. Diatomeas asociadas a microbialitas en el lago Atexcac IV. A: *Nitzschia* sp3. B: *Navicymbula*. C: *Gomphonema affine*. D: *Placoneis gastrum*. E-F: *Cocconeis placentula* var. *euglypta*. E: valva sin rafe F: valva con rafe. La barra blanca indica una longitud de 10 µm. Fotografías obtenidas a través de microscopía fotónica con contraste de diferencia de interferencias.

DESCRIPCION DE LAS ESPECIES DE CIANOPROCARIOTES ASOCIADAS A MICROBIALITAS EN EL LAGO
ATEXCAC

ORDEN CHROOCOCCALES
FAMILIA ENTOPHYSALIDAE Geitler

Chlorogloea lithogenes Komárek y Montejano, 1994

Figura 23 A

Colonia irregular mucilaginosamente densamente compuesta por células dispuestas irregularmente en el interior del talo y formando hileras en la parte más exterior. Mucilago difluente hialino en todas las partes de la colonia. Células esféricas y ovaladas con diámetro no mayor a 4 µm con contenido homogéneo de color verde azulado.

Epilítica en AT01, AT02, AT03, AT04, AT05 y AT06 en temporada seca y lluviosa.

Fue una especie muy frecuente en los dos periodos de muestreo. De todas las cianoprocariontes observadas, esta tuvo mayor predominancia. Su presencia en las microbialitas subacuáticas de Atexcac es bastante recurrente y se encuentra en estrecha relación con las zonas de precipitación de carbonato de calcio.

Ha sido registrada únicamente para México asociada a travertinos de San Luis Potosí (Komárek y Montejano, 1994; Osorio, 2007).

Chlorogloea purpurea Geitler, 1928

Figura 23 B

Talo gelatinoso de color violeta con filas de células orientadas radialmente y paralelas entre sí. Células esféricas de entre 1.6 y 3.5 µm de diámetro sin vaina individual. Mucilago común rodeando las filas de células, hialino en toda la colonia. En los cultivos tuvieron crecimientos esporádicos formando pequeñas colonias de células esféricas de tamaños inferiores a 3 µm.

Epilítica en AT01 y AT03 únicamente en temporada seca.

Esta especie ha sido descrita como epilítica sobre rocas calcáreas de lagos alpinos, en el lago Lunzer en Austria (Geitler, 1928 En: Komárek y Anagnostidis, 1999) y en el lago Tovel en Italia (Cantonati et al. 2014). En México no se cuentan con registros previos de esta especie (TAXFICH: Novelo y Tavera, 2011).

***Entophysalis atrata* Tavera y Komárek, 1996**

Figura 23 E

Pequeña colonia oscura de forma alargada delimitada por una vaina firme con células dispuestas en hilera. Células esféricas con contenido homogéneo, de 2.5 a 3 μm de diámetro, con envoltura individual negra.

Epilítica en AT05 en temporada seca y lluviosa.

Esta especie ha sido descrita en los lagos cráter de México Alchichica (Tavera y Komárek, 1996) donde se encontró relacionada con la precipitación de carbonatos en los estromatolitos de este lago cráter; y también en Guanajuato (Cortés, 2016) asociada a microbialitas del lago La Joya de Yuriria.

***Cyanodermatium gelatinosum* Geitler, 1933**

Figura 23 F

Colonia irregular, mucilaginoso grumosa con pseudofilamentos cortos y células arregladas en forma de hilera con mucilago común poco evidente; con orientación al exterior y perpendiculares al sustrato. Células irregulares, algunas ligeramente esféricas de 2.1 μm y otras poligonales-redondeadas orientadas paralelamente con contenido celular amarillo verdoso y pardo.

Epilítica en AT05 en temporada seca únicamente.

Especie registrada como epilítica de lagos en indonesia (Komarek y Anagnostidis, 1999). En México se registran en regiones calcáreas asociada a travertinos de San Luis Potosí (Osorio, 2007).

FAMILIA CHAMAESIPHONACEAE Borzi

***Chamaesiphon incrustans* Grunow, 1865**

Figura 24 A

Grupo de células dispersas y fijas al sustrato individualmente, erguidas, más o menos cilíndricas y redondeadas en la parte apical. Contenido homogéneo de color pardo sin gránulos. Con 1 exocito. Dimensión de la célula entre 14.7 y 41.1 μm de largo y 3.7 μm de ancho. Exocito más esférico de 4 μm de diámetro.

Epilítica en AT01 únicamente en temporada seca.

De acuerdo con Komárek y Anagnostidis (1999) es una especie epifítica de algas verdes, rojas y de plantas vasculares raramente encontrada como epilítica.

***Chamaecalyx swirenkoi* Komarek y Anagnostidis, 1996**

Figura 24 C

Célula solitaria, erecta con ápice redondeado. Pseudovagina delgada firme y sin color aparente. Fija al filamento de *Rhizoclonium hyeroglyphicum* a través de un estipe delgado y corto. Aproximadamente 16 exocitos. Ancho de la célula 7.7 μm y largo 24 μm ; exocitos entre 1.1 y 3.3 μm de diámetro.

Epifítica de *Rhizoclonium hyeroglyphicum* en AT01 en temporada seca únicamente.

Esta especie ha sido registrada como epifita de algas filamentosas, cianoprocaritas, musgos y macrofitas en lagos y usualmente en áreas calcáreas. Las características morfológicas concuerdan con lo registrado por Komárek y Anognistidis (1999); sin embargo, con un número de exocitos mayor. Tiene una distribución cosmopolita y en México ha sido reportada en diferentes ambientes (TAXFICH: Novelo y Tavera, 2011).

FAMILIA HYELLACEAE Borzi

***Pleurocapsa minor* Hansgirg, 1891**

Figura 24 D-E

Talo multiseriado compuesto de pseudofilamentos cortos. Células de formas variadas como elípticas, con forma de barril, poligonales redondeadas, de color verde oliva, entre 3.3 y 13 μm . vaina individual firme y delgada a veces de color amarillento.

Epilítica en AT03 en temporada seca y lluviosa.

Esta especie tiene una amplia distribución, pero también ha sido registrada en microbialitas continentales y en México particularmente en microbialitas de Alchichica (Couradeau et al. 2011) y lagos cráter de Guanajuato (Cortés, 2016).

FAMILIA HYDROCOCCACEAE Kützing

***Hormathonema sphaericum* Ercegovic, 1932**

Figura 25 C

Talo compuesto por pseudofilamentos de 45 μm de largo y 10 μm de ancho. Pseudofilamentos con una sola célula elongada en el extremo distal cubierta con su propia envoltura lamelada y con contenido de color verde-azulado. Vainas incoloras bien delimitadas.

Epilítica en AT01, AT04 únicamente en temporada seca.

Las especies del género *Hormathonema* tienen una distribución marina (Algae base); se han descrito para el mar Mediterráneo sobre rocas calcáreas. No existen registros del género en México (TAXFICH: Novelo y Tavera, 2011).

FAMILIA CHROOCOCCACEAE Nägeli

***Gloeocapsopsis magma* Komarek y Anagnostidis 1986**

Figura 25 D-E

Colonia más o menos esférica compuesta de varias subcolonias rodeadas por una vaina hialina firme y evidente. Células irregulares poligonales de 2 a 3 μm de color rojizo.

Epilítica en AT03 en temporada seca únicamente.

Fue observada en las microbialitas subaéreas. En cultivo las colonias de igual forma lucen más o menos esféricas y de 35 μm en diámetro y las células poseen formas poliédricas con dimensiones aproximadas de 3.7 a 6.7 μm de color rojo intenso con una vaina individual firme y gruesa de un tono rojo más claro. Sin mucilago evidente.

De acuerdo con Komárek y Anagnostidis (1999), es una especie subaerofítica, registrada en paredes húmedas y usualmente común en altas montañas de Europa.

***Chroococcus mipitanensis* (Woloszyńska) Geitler 1925**

Figura 25 F

Colonias ovaladas de 10 μm con envoltura mucilaginoso incolora. Células esféricas verdeazuladas de entre 1.5 y 2 μm con envolturas agrupadas en número par.

Epilítica en AT05 en temporada seca.

Especie registrada en metafiton en la zona litoral de lagos. Común en ambientes cársticos de Belice (Komarek y Komárková-Legnerová, 2007) y Cuba (Komárek y Novelo, 1994). En México se ha registrado en Tehuacan, Puebla, Yaxchilan, Chiapas y Yucatán; en diferentes ambientes tales como canales, charcos, humedales, muros calcáreos húmedos y cenotes.

***Chroococcus cf membraninus* (Meneghini) Nageli 1849**

Figura 26 A-B

Colonia compuesta por células dispersas y organizadas en pares dispuestas en un mucilago hialino. Células hemisféricas de color marrón oscuro con tamaños entre 2 y 5 μm . Presentan gránulos de color verde azulado en la mayoría de las células.

Epilítica en AT01 en temporada seca y lluviosa. Esta especie forma tapetes muy oscuros, casi negros y se ha observado con una distribución amplia, tanto en zonas templadas como tropicales, como subaerofítica; se menciona su relación con ambientes termales, lo que no coincide con nuestra localidad. El material de Atexcac es escaso, por lo que no se puede afirmar una afinidad definitiva.

***Chroococcus turgidus* (Kützing) Nagely, 1849**

Figura 26 C

Paquete de células solitarias compuestas de 2 a 8 células rodeadas por una vaina gruesa, bien delimitada y no lamelada. Células esféricas de 2.1 a 3.4 μm de color verde azulado.

Epilítica en AT06 en temporada seca únicamente

Especie cosmopolita registrada en numerosos ambientes. En México también ha sido registrada en una amplia variedad de lugares y ambientes (87 registros en TAXFICH).

FAMILIA XENOCOCCACEAE Ercegovic

***Xenococcus willei* Gardner, 1927**

Figura 26 D-E

Célula esférica solitaria sésil de 6 μm de diámetro aproximadamente. Contenido celular homogéneo (parece contener gránulos de color verdoso). Vaina rígida. También en grupo con células organizadas en filas horizontales. Células de tamaños más o menos iguales (alrededor de 1.4 μm).

Epifítica de *Rhizoclonium hyeroglyphicum* en AT01 en temporada seca únicamente

Las especies de *Xenococcus* son muy comunes en México especialmente creciendo como epifitas de algas filamentosas. Esta especie en particular ha sido registrada en numerosos lugares especialmente en México central (TAXFICH: Novelo y Tavera, 2011).

***Chroococidiopsis cubana* Komarek y Hindák, 1975**

Figura 26 F

Grupo de células más o menos esféricas y ovaladas, con vainas incoloras firmes y gruesas. Células de color violeta y verde pálido de 4.7 μm de diámetro.

Epilítica en AT01 en Temporada seca únicamente.

Esta especie ha sido descrita en zanjas de drenaje, pantanos más o menos alcalinos y zona litoral de cuerpos de agua someros. Conocida en muchos lugares calcáreos (Cuba, Brasil, Florida y Kenia).

Genéticamente es muy cercana a *Chroococidiopsis termalis*, observada en México, Cuba e Indonesia (Dadheech et al. 2009), pero el grupo no está trabajado. Algunos ejemplares encontrados en Atexcac se parecen también a *Chroococidiopsis kashayi* que fue descrita para Israel, Italia, España y en México en lagos cráter (Cortés, 2016); por lo que requieren revisión.

FAMILIA SYNECHOCOCCACEAE Komárek y Anagnostidis

Aphanothece conglomerata Rich, 1932

Figura 27 A

Colonia esférica de 45 µm en diámetro. Células ovaladas a cilíndricas densamente agrupadas de color amarillo verdosas de 2 a 2.5 µm. Mucilago fino e incoloro muy bien delimitado.

Especie obtenida en cultivos en BG11 en AT02, AT03

Especie bien definida para la región tropical y subtropical. Registrada en Sudáfrica, Venezuela y Florida (Komárek y Anagnostidis, 1999). Nuestras observaciones coinciden con la morfología de colonias viejas descritas en Tavera et al. (2013). En México ha sido descrita en humedales cársticos de Quintana Roo (Calderón, 2006) y Yucatán (Tavera et al. 2013).

FAMILIA MERISMOPEDIACEAE Elenkin, 1933

Aphanocapsa cf grevillei (Berkeley) Rabenhorst, 1865

Figura 27 C

Colonias esféricas de hasta 10 µm de diámetro con densos contenidos celulares y con algunas subcolonias. Células esféricas con contenido verde-azulado, de 0.8 a 2.5 µm de diámetro.

Epilítica en AT03, AT04, AT05 en temporada seca y lluviosa.

Especie registrada en diversos ambientes. En México los registros se presentan en Tehuacán, Puebla, lago Chapala, Michoacán, Jalisco, Oaxaca, Tabasco, Veracruz y Estado de México.

ORDEN NOSTOCALES

FAMILIA RIVULARIACEAE Kützing Ex Bornet y Flahault

Calothrix cf marchica Lemmermann 1914

Figura 27 D

Filamentos que no superan los 200 µm en longitud y menores a 10 µm en la base. Tricomas solitarios, erectos, sin acinetos, con una atenuación ligera continuamente estrechándose hacia el final donde posee una célula terminal cónica y claramente redondeada. La envoltura mucilaginoso es delgada sin

color y no lamelada. Células rectangulares, claramente constreñidas y en forma de barril de color verde azul y amarillento en el final del tricoma. Un heterocito basal subsférico de 5.2 μm de ancho.

Epilítica en AT01 en temporada seca y lluviosa.

Desde el punto de vista morfológico, las observaciones de esta especie concuerdan con lo registrado por Komárek (2013), sin embargo, la determinación es problemática porque se le registró en mucilago de *Nostoc* y *Chaetophora* y en nuestras muestras es solamente epilítica; es conocida en república Checa, Alemania y Ucrania. En México no existen registros previos de esta especie (TAXFICH: Novelo y Tavera, 2011).

***Calothrix cf. divergens* Sant'Anna, Branco et Silva 1992**

Figura 27 E

Filamentos heteropolares con heterocito basal, solitarios o en grupos. Largo de los filamentos 80 - 150 μm . No presenta acinetos; el tricoma puede adelgazarse notablemente sin terminar en un pelo hialino. La envoltura mucilaginoso es lamelada, muy amplia y a veces las células no tienen constricciones. Heterocito basal semiesférico.

Registrada como subaerofítica, epilítica, en cuevas en Brasil. Las medidas, aspecto y color coinciden con nuestro material, pero en Atexcac se observó en la microbialita sumergida.

Epilítica en AT01, AT03, AT04 y AT05. En temporada seca y de lluvias.

***Calothrix cf fusca* Bornet y Flahault, 1886**

Figura 27 F

Filamentos firmes, solitarios, erectos de 75 μm de largo más achos en la base, 7 μm de ancho. Vaina firme parduzca y gruesa en la parte basal. Tricomos verde-azulados gradualmente atenuados hasta la punta donde posee una célula cónica sin formar pelo. Heterocito basal cónicamente redondeado.

Epilítica en AT05. En temporada seca.

Calothrix fusca es una entidad conflictiva porque la descripción es vaga y se le ha registrado ampliamente, tanto subaérea como sumergida en ambientes templados y tropicales, incluyendo América tropical. Varios autores reconocen que debe ser definida con mayor precisión, por tanto, la pertenencia de nuestras poblaciones a esta entidad requiere confrontarse.

FAMILIA MICROCHAETACEAE

Hassallia maya Komárek et al. 2014

Figura 28 A

Filamentos solitarios arqueados con falsas ramificaciones y una atenuación leve hacia la parte final. Tricoma constreñido sin acinetos. Vaina firme incolora cercana al tricoma. Células más cortas que anchas de color verde. Heterocito basal

Epilítica en AT01, AT05 en temporada seca. Obtenida también en los cultivos de AT05.

Se ha encontrado en pantanos alcalinos de la región del Caribe (Belice, Cuba y Florida). Para México no existen registros previos de la especie, aunque existe un registro de *H. byssoidea* en costras de perifiton sobre rocas calcáreas en Quintana Roo (Becerra y Tavera, 2003).

FAMILIA NOSTOCACEAE

Isocystis cf salina Ivanova in Berg y Ignatov 1901

Figura 28 B

Filamentos uniseriados formando regularmente densas agrupaciones. Tricomas más o menos flexuosos y constreñidos. Células en forma de barril de 1 a 3 μm de ancho con algunas casi esféricas (acinetos?). Sin heterocitos evidentes.

Epilítica en AT01 en temporada seca y obtenida también en cultivos en BG11

Aunque el género requiere revisión, las características morfológicas concuerdan con lo mencionado por Komarek y Anagnostidis (2013). De todas las especies pertenecientes al género, *I. salina* es la única registrada en lagos salinos, ha sido descrita en Rusia y en Asia central; también *I. andalusica* (González-Guerrero, 1946) aunque esta última posee células más anchas que las de la población de Atexcac y tricomas paralelos mayormente solitarios.

ORDEN OSCILLATORIALES

FAMILIA PSEUDANABAENACEAE

Spirulina subsalsa Oersted ex Gomont 1892

Figura 29 C

Tricomas de forma helicoidal, menor a 2 μm de diámetro con espiras muy cerradas sin espacio entre ellas, de color verde pálido y ligeramente curvos.

Epilítica en AT03 en temporada seca y lluviosa

Esta especie ha sido registrada en ambientes continentales salinos y salobres, posee una distribución mundial amplia-cosmopolita. En México también ha sido ampliamente documentada y se encuentra distribuida en muchos ambientes (TAXFICH: Tavera y Novelo 2011).

***Leptplyngbya cf granulifera* (Copeland) Anagnostidis, 2001**

Figura 29 D

Filamentos solitarios flexuosos de color verde azul. Vaina incolora delgada y rugosa. Tricoma de 1 μm a 1.3 μm de ancho. Células más largas que anchas con contenido homogéneo con un granulo en cada extremo de los septos.

Epilítica en AT02, AT03, A04 en temporada de lluvias únicamente.

Especie descrita en aguas termales en Yellowstone y en aguas termales alcalinas en Grecia (Komarek y Anagnostidis, 1999). En México existe un solo registro en Morelos como especie edáfica asociada a cultivos de arroz (Escalante, 2014).

Dentro de las cianoprocariontes observadas en las microbialitas de Atexcac, se registraron varias poblaciones a las que no fue posible asignarles una identidad específica. A continuación, se describen sus características principales:

ORDEN CHROOCOCCALES

FAMILIA ENTOPHYSALIDAE Geitler

***Chlorogloea* sp 1 Wille, 1900**

Figura 23 C

Colonia globosa y mucilaginoso compuesta por subcolonias dispuestas radialmente. Mucilago difluente, hialino. Células en su mayoría esféricas y también elongadas y poligonales con diámetro de 1 a 3 μm de color oscuro principalmente, con algunas células verdes hacia la parte más exterior del talo. Vainas independientes en cada subcolonia, levemente visibles y confluentes formando un solo mucilago colonial.

Epilítica en AT03 únicamente en temporada seca.

***Chlorogloea* sp 2 Wille, 1900**

Figura 23 D

Colonia esférica pequeña de 30 μm de diámetro densamente compuesta por numerosas células, organizadas radialmente en el margen de la colonia y carente de mucilago. Células esféricas de no más de 1 μm de color negro sin envolturas mucilaginosas visibles.

Euenndolítica en AT01 en temporada seca y lluviosa.

No se encuentran descripciones morfológicas cercanas a esta especie. Su presencia fue evidente a través de los cortes petrográficos donde fueron observadas al interior de la microbialita entre los espacios intersticiales por lo que se considera la única especie euenndolítica registrada en este trabajo.

FAMILIA CHAMAESIPHONACEAE Borzi

***Chamaesiphon* sp A Braun, 1864**

Figura 24 B

Célula solitaria heteropolar fija a un filamento de *Rhizoclonium hyeroglyphicum* por su extremo basal. Contenido celular laxo de color verde. Vaina firme y delgada sin color aparente. Célula de 4 μm de largo y 1 μm de ancho.

Epifita de *Rhizoclonium hyeroglyphicum* en AT01 en temporada seca únicamente.

Morfológicamente cercano a *C. halophilus* (Tavera y Komárek, 1996) registrado en estromatolitos del lago cráter Alchichica, aunque con diferencias en dimensiones y en el contenido celular.

FAMILIA HYELLACEAE Borzi

***Pleurocapsa* sp 1 Thuret, 1885**

Figura 24 F Figura 25 A

Colonia irregular de 55 μm en diámetro formando una agregación celular más o menos densa. La aglomeración celular contiene células esféricas de contenido rugoso de color verde oscuro y de 1.1 a 2.6 μm de diámetro. Células solitarias o en grupos de 2, 4 o más células envueltas por su propia vaina firme y gruesa hialina y a veces amarillenta.

Epilítica (subaérea y subacuática) en AT02 en temporada seca y lluviosa.

Especie cercana a lo descrito para *P. fuliginosa* en estadios no filamentosos

***Pleurocapsa* sp 2 Thuret, 1885**

Figura 25 B

Talo de color verde claro compuesto de pseudofilamentos ramificados de hasta 20 μm de ancho orientados hacia el interior de la microbialita. Vaina firme homogénea e incolora. Células piriformes de 9 a 12 μm con contenido granular fino de color verde pálido. Células distales con baeocitos esféricos densamente empacados en número de 32 células.

Epilítica en AT04 observada únicamente en temporada seca.

FAMILIA MERISMOPEDIAEAE Elenkin, 1933

***Aphanocapsa* sp Nägeli, 1849**

Figura 27 B

Colonia sin forma definida con vaina común homogénea incolora con límites claros. Células esféricas de 1 a 2 μm de color verde dispuestas irregularmente dentro de la colonia. Vaina individual ausente, las células se encuentran en forma desordenada dentro de una vaina común sin forma característica.

Epilítica en AT03 en temporada seca únicamente.

ORDEN OSCILLATORIALES

FAMILIA PHORMIDIACEAE Anagnostidis y Komárek, 1998

***Phormidium* sp Kützing ex Gomont 1892**

Figura 28 C

Filamentos isopolares, solitarios de color verde azul con frecuencia formando pequeños grupos con varios tricomas. Vaina delgada, incolora, firme y a veces poco evidente. Tricomas rectos poco granulados y no constreñidos, de 2.5 μm de ancho y 32 a 50 μm de largo sin atenuación. Células isodiamétricas, algunas con un único gránulo. Célula apical redondeada.

Epilítica en AT01 en temporada seca únicamente.

Tricomas escasos en las microbialitas de Atexcac. Este género contiene uno de los mayores números de registros de especies asociadas a microbialitas (Cortés, 2016). Morfológicamente se acerca al grupo V definido por Komarek y Anagnostidis (2005) y que se caracteriza por terminar en una célula apical redondeada. En México se han reportado 59 especies en diferentes ambientes (TAXFICH: Novelo y Tavera, 2011).

FAMILIA PSEUDANABAENACEAE

***Romeria* sp Koczwara 1932**

Figura 28 D

En algunos casos, tricomas cortos, frecuentemente curvados o sigmoideos compuestos de no más de 8 células. En otros, tricomas más largos de hasta 12 células más alargadas. No se distingue un mucilago, o al menos no es evidente. Células cilíndricas con contenido homogéneo de entre 2.5 y 5 μm de largo y 0,6 μm de ancho con un granulo verde azul (¿tilacoide?) en la mayoría de los septos.

Especie registrada en AT01 en temporada seca y lluviosa.

Se conocen 21 especies la mayoría de ambientes planctónicos. Nuestros resultados están cercanos a las descripciones morfológicas de *R. leopoliensis*; aunque en esta no son evidentes o no se presentan gránulos en las células.

***Pseudanabaena* sp 1 Lauterborn, 1915**

Figura 28 E

Tricomas rectos sin ramificaciones constreñidos y agrupados formando un talo mucilaginoso sobre el filamento de *Rhizoclonium hieroglyphicum*. Células alineadas, cilíndricas más largas que anchas 1.1 a 1.3 μm de ancho.

***Pseudanabaena* sp 2 Lauterborn, 1915**

Figura 298 F

Tricoma solitario recto sin atenuación, de 1.2 μm de ancho con una vaina delgada hialina. Células en forma de barril de color verde-oliva. Célula apical redondeada.

Las dos especies fueron registradas como epifitas de *Rhizoclonium hieroglyphicum* en AT01 en temporada seca.

***Pseudanabaena* sp 3 Lauterborn, 1915**

Figura 29 A

Tricomas rectos, cortos constreñidos en los septos con vaina muy fina. Células cilíndricas $\pm 1,5 \mu\text{m}$ de ancho

Especie epilítica en AT04 en temporada seca y lluviosa.

Las especies de *Pseudanabaena* pueden encontrarse en ambientes planctónicos y bentónicos y en aguas desde oligotróficas hasta eutróficas, con pocos registros en aguas continentales salinas. En

México se han registrado 9 especies de este género; de las cuales *P. limnetica* es la única registrada en lagos cráter (Hernández, 2011).

***Leptolyngbya* sp Anagnostidis y Komarek, 1988**

Figura 29 D

Talo esparcido sobre el sustrato de color verde azulado. Filamentos principalmente curvados. Vaina confluyente formando una cubierta mucilaginosa incolora. Tricomas verde-azulados de 1 a 1.5 μm de ancho levemente constreñidos y sin gránulos en los septos, con atenuación suave. Células más largas que anchas con contenido celular homogéneo. Célula apical aguda-cónica sin caliptra.

Epilítica subacuática y subaérea en AT06 en temporada seca y lluviosa.

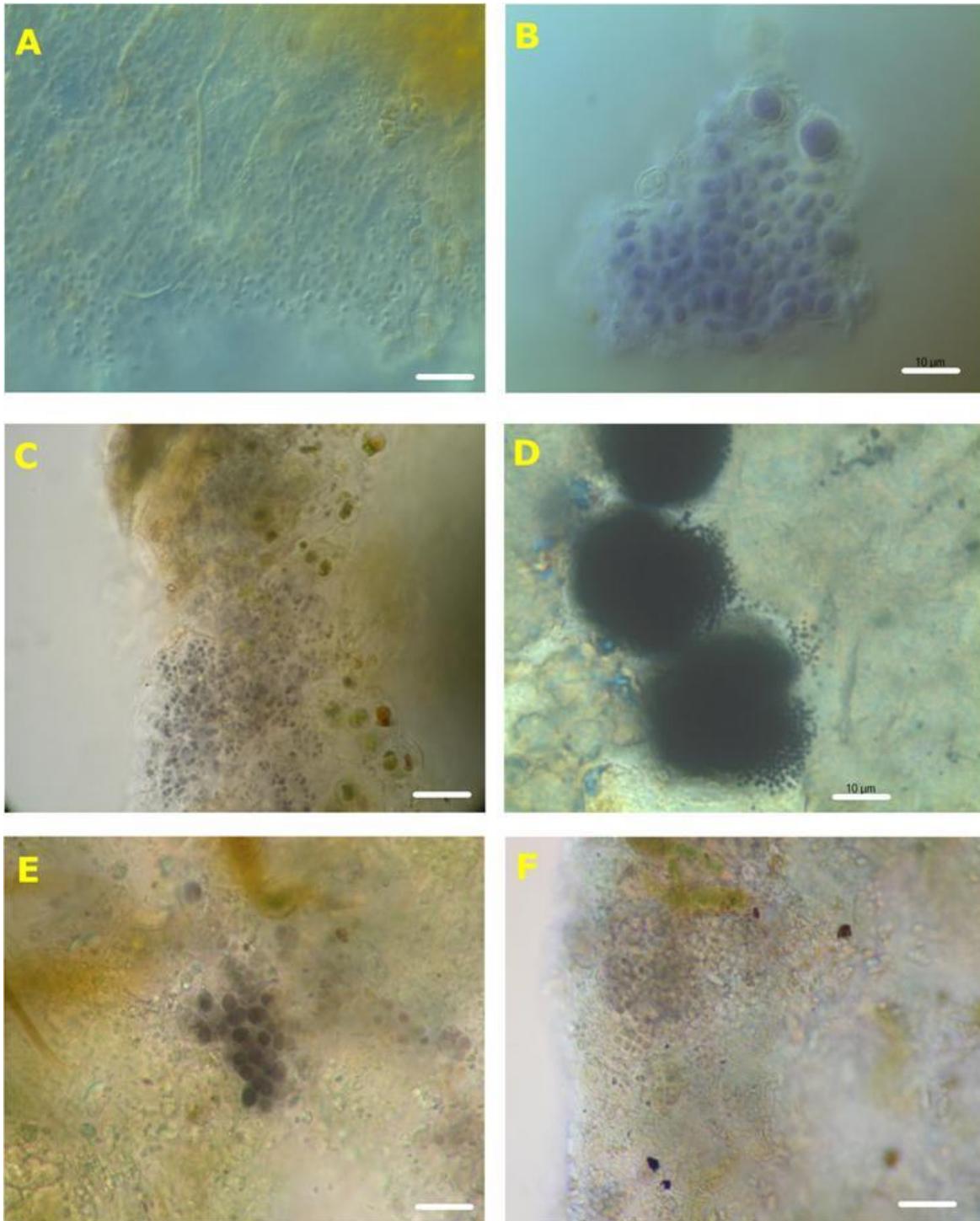


Figura 23 Cianoprocariontes del lago cráter Atexcac I. A: *Chlorogloea lithogenes*. B: *Chlorogloea purpurea*. C: *Chlorogloea* sp 1. D: *Chlorogloea* sp 2. E: *Entophysalis atrata*. F: *Cyanodermatium cf gelatinosum*. La barra blanca indica una longitud de 10 µm. Fotografías obtenidas a través de microscopía fotónica con contraste de diferencia de interferencias.

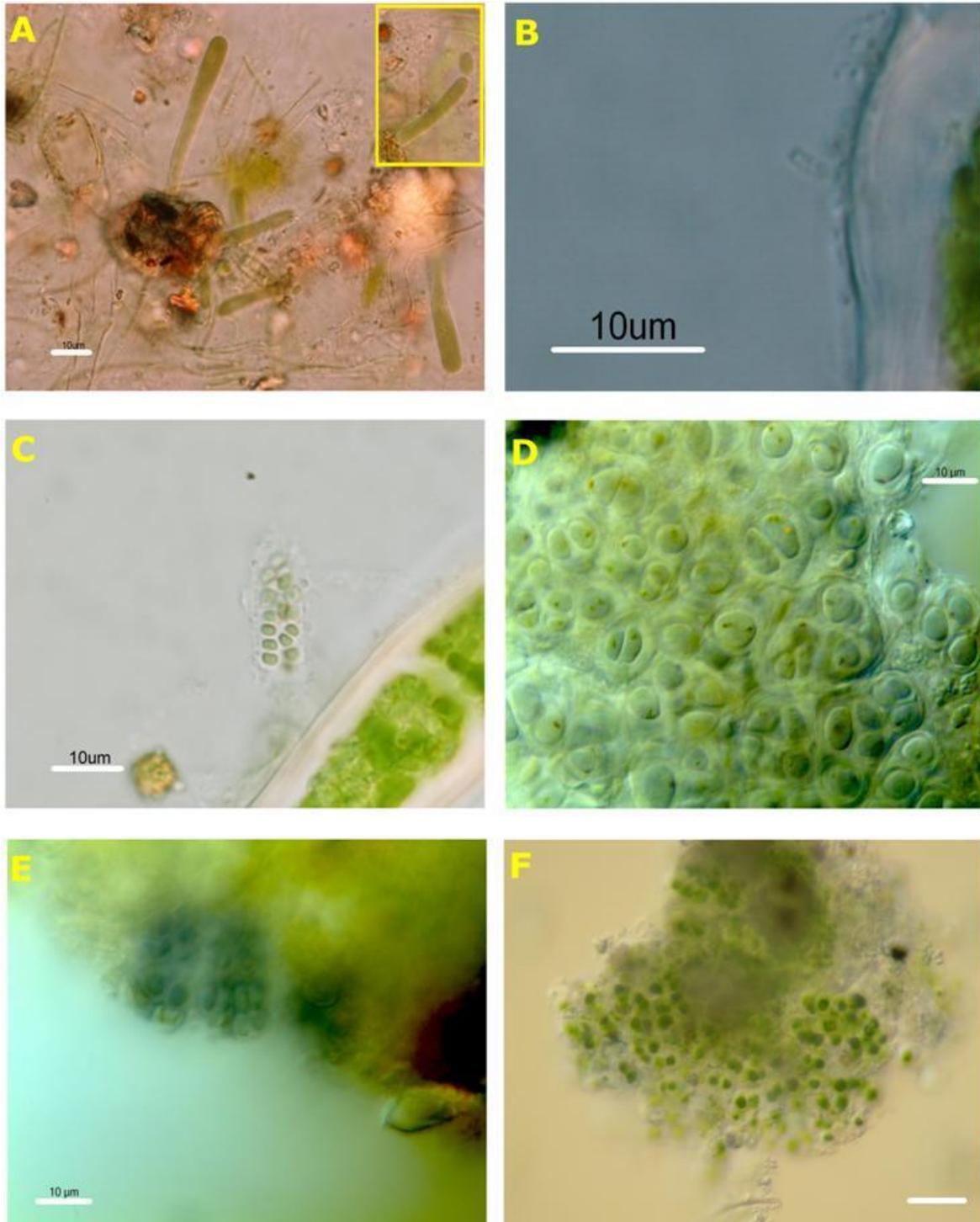


Figura 24. Cianoprocariontes del lago cráter Atexcac II. A: *Chamaesiphon incrustans*; en el recuadro amarillo se observa la presencia de un exocisto. B: *Chamaesiphon* sp. C: *Chamaecalyx swirenkoi*. D: *Pleurocapsa minor* en microbialitas subacuáticas. E: *Pleurocapsa minor* en microbialitas subaéreas. F: *Pleurocapsa* sp1 en microbialitas subacuáticas. La barra blanca indica una longitud de 10 µm. Fotografías obtenidas a través de microscopía fotónica con contraste de diferencia de interferencias.

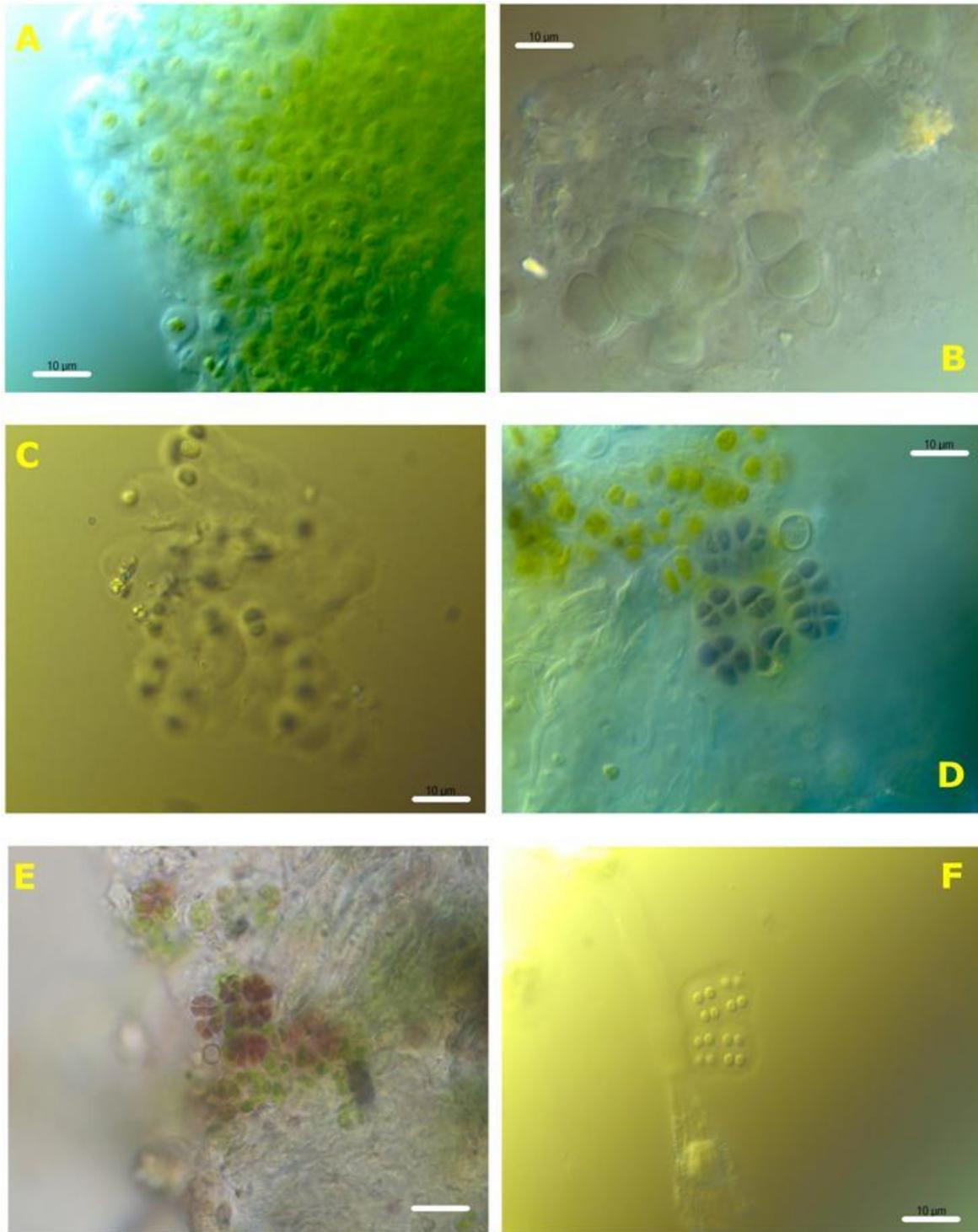


Figura 25. Cianoprocariontes del lago cráter Atexcac III. A: *Pleurocapsa* sp1 en microbialitas subaéreas. B: *Pleurocapsa* sp 2. C: *Hormathonema sphaericum*. D: *Gloeocapsopsis magma* en microbialitas subaéreas. E: *Gloeocapsopsis magma* en microbialitas subacuáticas. F: *Chroococcus mipitanensis*. La barra blanca indica una longitud de 10 µm. Fotografías obtenidas a través de microscopía fotónica con contraste de diferencia de interferencias.

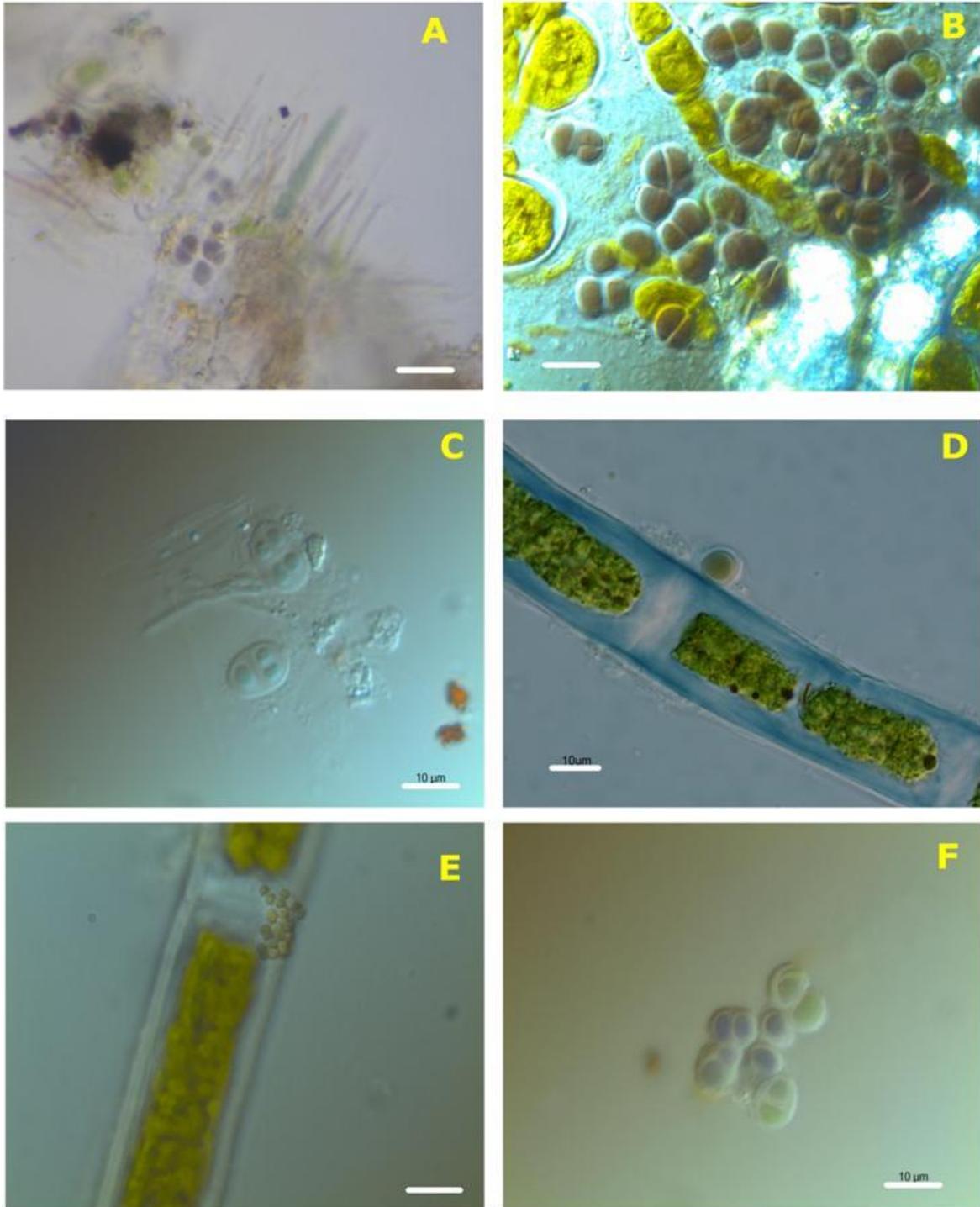


Figura 26. Cianoprocariontes del lago cráter Atexcac IV. A-B: *Chroococcus cf membraninus*. A: fotografía de ejemplar obtenido en raspados directos. B: fotografía de ejemplares obtenidos en cultivo. C: *Chroococcus turgidus*. D-E: *Xenococcus willei*. D: célula en solitario. E: células conformando grupos. F: *Chroococidiopsis cubana*. La barra blanca indica una longitud de 10 µm. Fotografías obtenidas a través de microscopía fotónica con contraste de diferencia de interferencias.

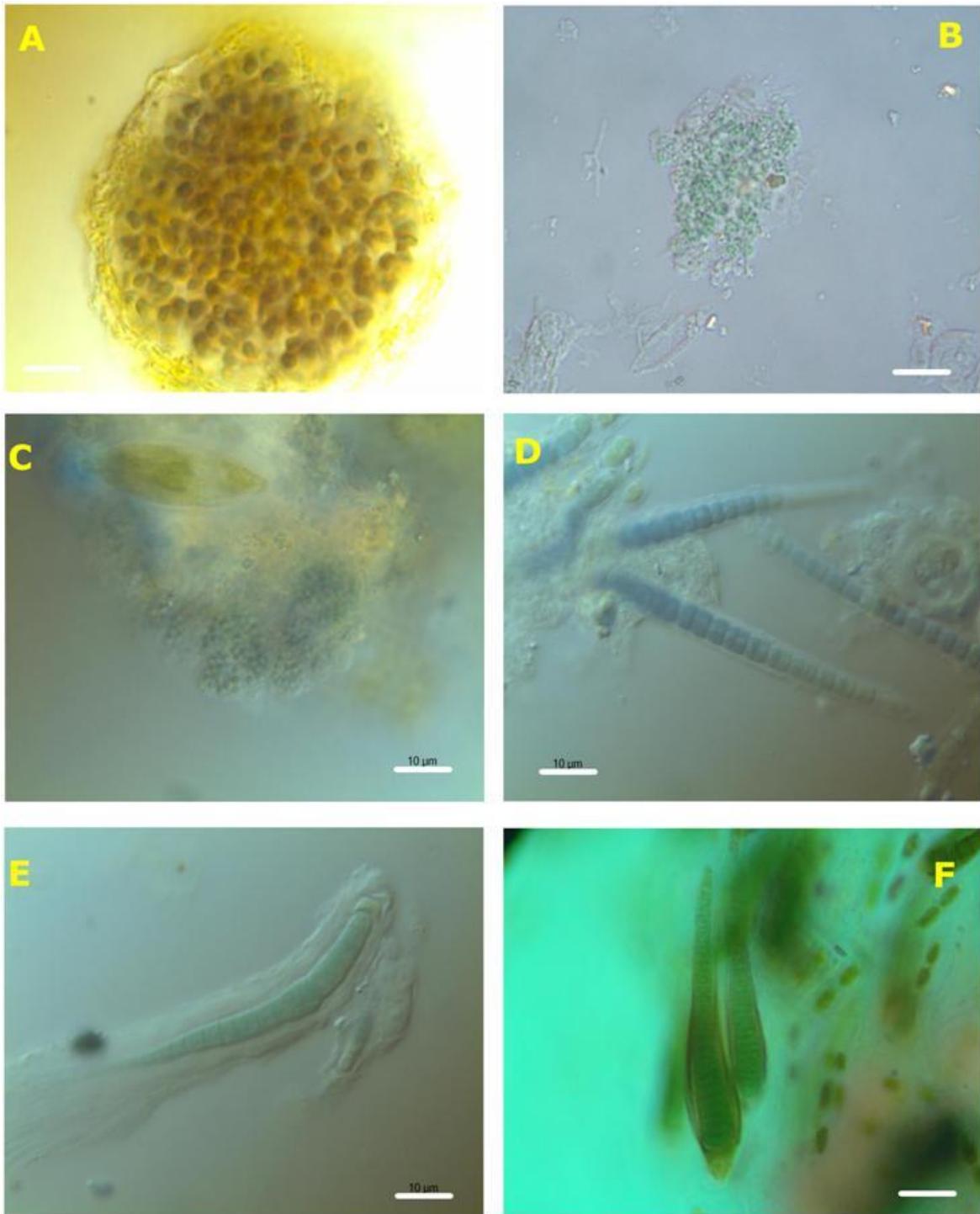


Figura 27. Cianoprocariontes del lago cráter Atexcac V. A: *Aphanothece conglomerata*. Especie obtenida únicamente en cultivos. B: *Aphanocapsa* sp1. C: *Aphanocapsa* cf *grevillei*. D: *Calothrix* cf *marchica*. E: *Calothrix* cf *divergens*. F: *Calothrix* cf *fusca*. La barra blanca indica una longitud de 10 μm . Fotografías obtenidas a través de microscopía fotónica con contraste de diferencia de interferencias.

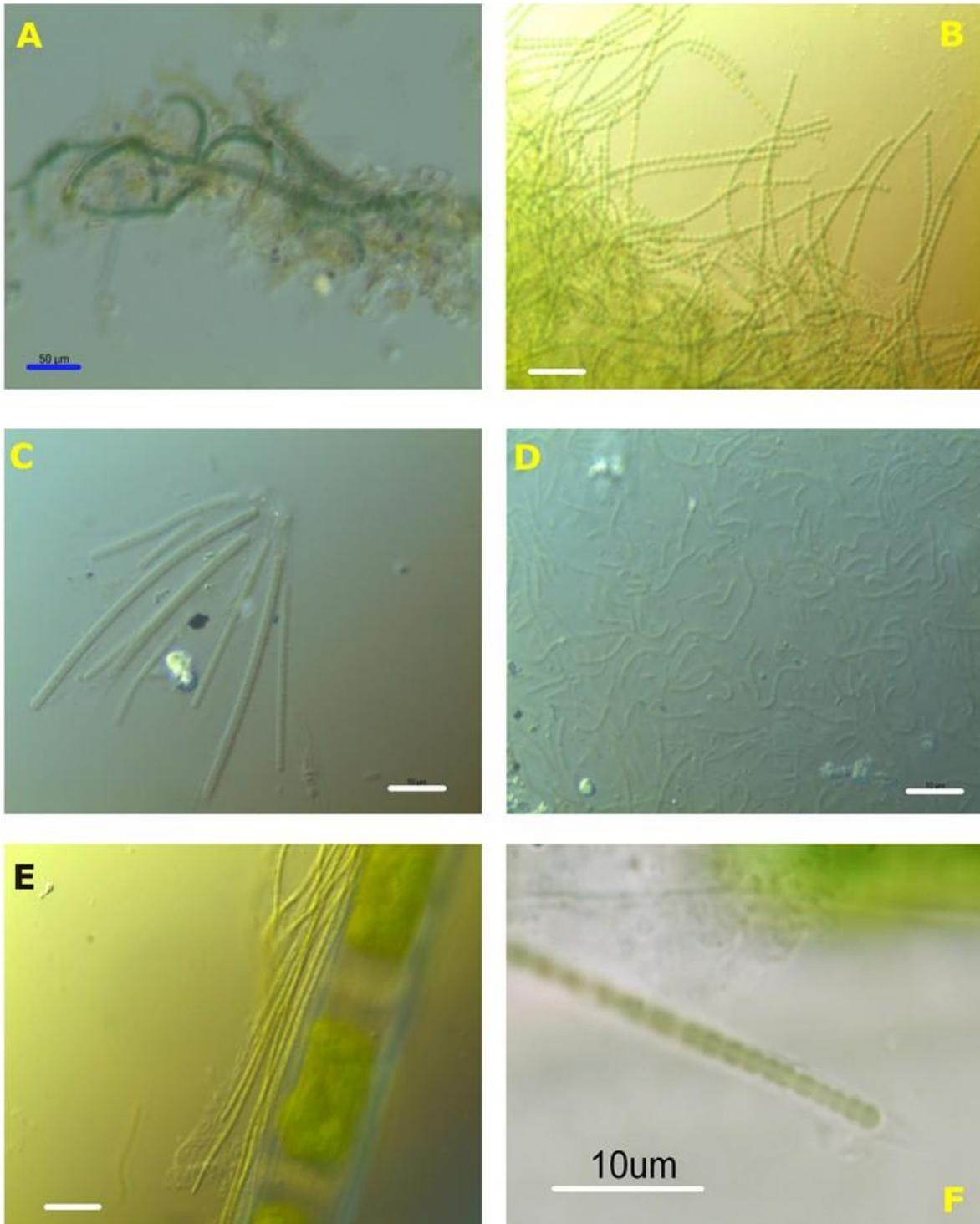


Figura 28. Cianoprocariontes del lago cráter Atexcac VI. A: *Hassallia maya*. B: *Isocystis cf salina*. C: *Phormidium sp.* D: *Romeria sp.* E: *Pseudanabaena sp 1*. F: *Pseudanabaena sp 2*. La barra blanca indica una longitud de 10 µm y la barra azul 50 µm. Fotografías obtenidas a través de microscopía fotónica con contraste de diferencia de interferencias.

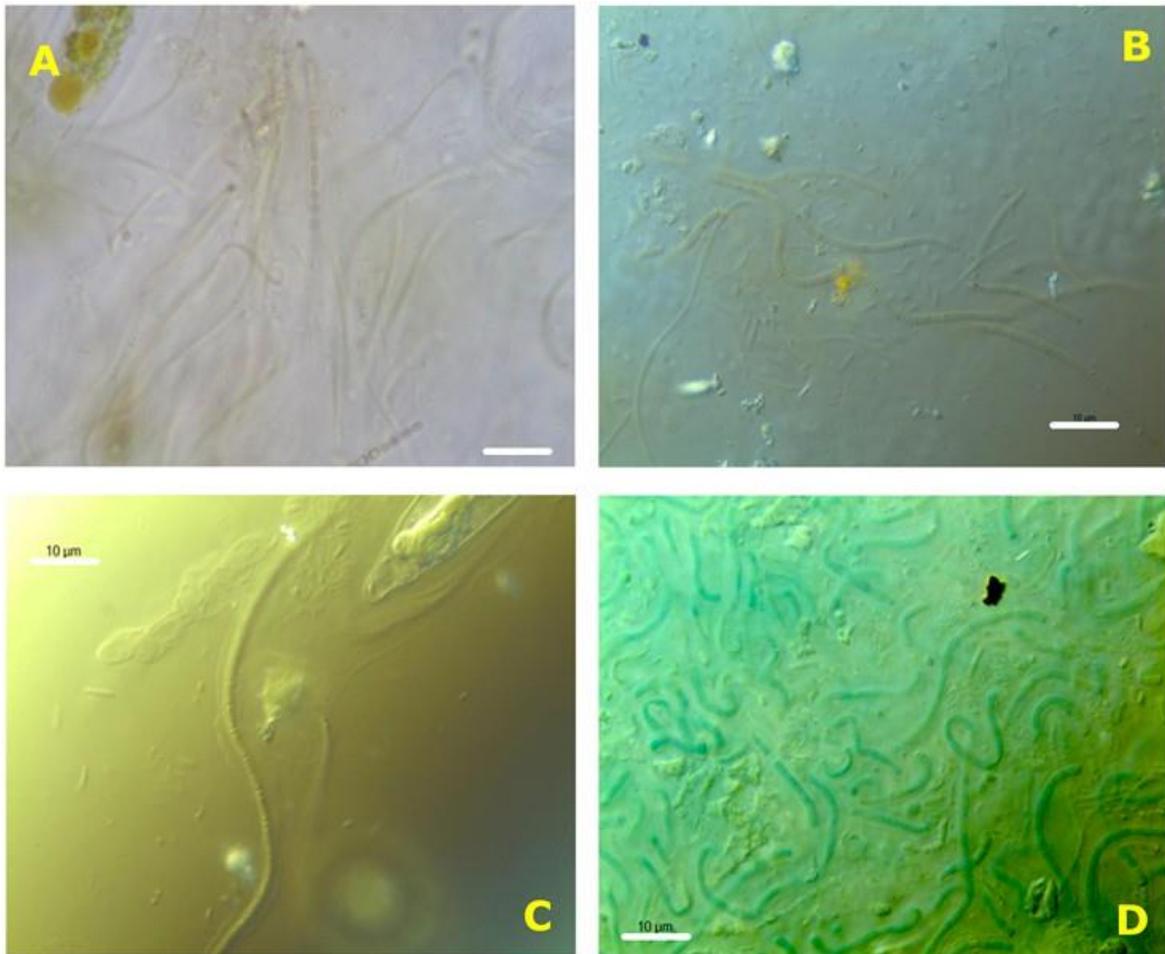


Figura 29. Cianoprocariontes del lago cráter Atexcac VII. A: *Pseudanabaena* sp 3. B: *Spirulina subsalsa*. C: *Leptolyngbya cf granulifera*. D: *Leptolyngbya* sp. La barra blanca indica una longitud de 10 µm. Fotografías obtenidas a través de microscopía fotónica con contraste de diferencia de interferencias.

DESCRIPCION DE LAS ESPECIES DE CLOROFITAS ASOCIADAS A MICROBIALITAS EN EL LAGO ATEXCAC

ORDEN CLADOPHORALES

FAMILIA CLADOPHORACEAE Wille

Rhizoclonium hieroglyphicum (C. Agardh) Kützing 1845

Figura 30

Filamentos gruesos, sin ramificación. Células alargadas con paredes robustas alrededor de 73 μm en promedio de largo y 23 μm de ancho. Cloroplasto reticular con numerosos pirenoides. Forma densas esteras que recubren en casi en totalidad la microbialita.

Epilítica en AT01 (únicamente en marzo) y en AT01, AT02 y AT03 (en septiembre).

Esta especie ha sido documentada ampliamente en diferentes ambientes alrededor de todo el mundo y en México en al menos 10 estados en diversos ambientes (TAXFICH: Novelo y Tavera, 2011).

Ha sido registrada también en asociación con tufas en Irlanda

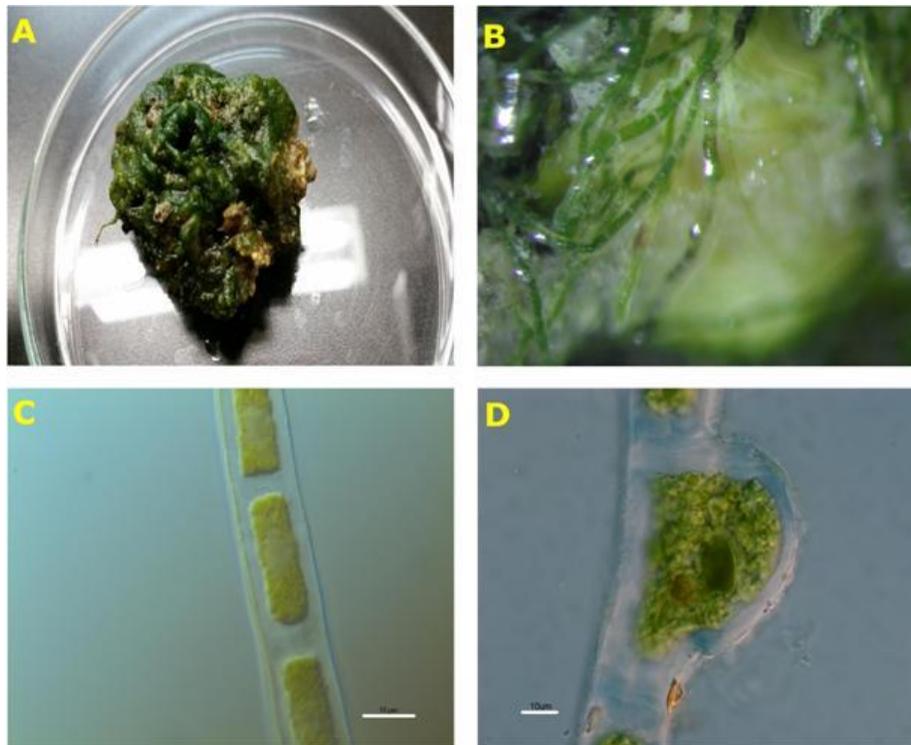


Figura 30. Clorófitas del lago cráter Atexcac. A-D: *Rhizoclonium hieroglyphicum*. A: filamentos cubriendo un fragmento de microbialita. B: filamentos observados a través de estereomicroscopio. C: Porción de filamento. B: estructura característica del género denominado auxospiro. Fotografías C y D obtenidas a través de microscopía fotónica con contraste de diferencia de interferencias.

Relaciones entre los organismos fotosintéticos oxigénicos y la fase lítica de las microbialitas.

Los organismos fotosintéticos oxigénicos forman una densa capa sobre el borde exterior de la estructura lítica. Allí conforman un arreglo distribuido en capas en las cuales las cianoprocariontes se encuentran en la parte inferior adheridas a la roca en tanto que las diatomeas se encuentran en la parte más exterior recubriendo la capa de cianoprocariontes (Figura 31). La capa inferior compuesta en su gran mayoría por la especie *Chlorogloea lithogenes* se encuentra asociada a la superficie de la roca compuesta de carbonato de calcio.

Las observaciones en el microscopio electrónico de barrido (MEB) de una lámina delgada de un fragmento de microbialita revelaron la conformación de dos fases minerales al interior de la estructura. Una de ellas de color claro compuesta principalmente de aragonita y otra de color oscuro compuesta principalmente de sílice y magnesio (fase Mg-Si) (Figura 32); en esta última son evidentes los morfotipos de cianoprocariontes cocoides y filamentosas incrustadas en varios sectores de la roca donde se distribuye esta porción mineral. Es claro que las estructuras semejantes a crecimientos algales están asociadas a la porción mineral más oscura; dentro de ella es posible observar el acomodo de formas filamentosas como *Calothrix* y pseudofilamentosas cocoides como *Chlorogloea* y *Pleurocapsa* (Figura 33). Es importante señalar que la composición característica de sílice se encuentra tanto en el exterior como en el interior de las células incrustadas en esta fase mineral.

De igual manera que lo encontrado en microscopia fotónica, las láminas delgadas de fragmentos de microbialitas subaéreas observadas por microscopia electrónica de barrido (MEB), evidencian la presencia de morfotipos cianoprocariontes formando agregados celulares o colonias en forma de racimo (Figura 34). Se pueden apreciar incrustaciones de estructuras con patrones típicos de un crecimiento colonial; con orificios de diámetros variados. En el interior de estos orificios se evidencian esférulas solitarias compuestas del mismo mineral en el cual se encuentran embebidas. Las observaciones también dejaron en evidencia una malla alveolada compuesta muy probablemente de vainas vacías de cianoprocariontes de alrededor de cinco a siete micrómetros (en su mayoría, ya que también se pueden encontrar orificios de menor tamaño que estos) y asociadas a la fase mineral más oscura demostrando una fábrica orgánica producida por esta comunidad. Estructuras similares han sido descritas por Horodyski et al. (1977) y Golubic (1983).

Si bien es cierto que las condiciones hidrogeoquímicas del lago proporcionan escenarios que favorecen la precipitación de carbonato, no se debe dejar atrás la posibilidad de que la comunidad

fotosintética tenga una participación preponderante al favorecer los procesos de mineralización. Los análisis efectuados mediante microscopía electrónica de barrido y microscopía confocal, brindan evidencias en favor de esta teoría.

En secciones pulidas que muestran el interior de microbialitas subaéreas, se observaron estructuras circulares de color blanco, semejantes a un corte transversal de un filamento orientado perpendicularmente al tapete microbiano (Figura 35). Las medidas concuerdan probablemente con filamentos de *Calothrix* cortados a diferentes alturas de sus tricomas y en algunos casos fue posible distinguir un anillo rodeando el filamento que podría corresponder a su vaina calcificada. Estas estructuras presentaron una composición de carbonato de calcio rodeadas de un material diferente compuesto de Mg-Si.

Los crecimientos frescos observados en microscopía confocal al parecer evidencian los procesos de calcificación mediados por las cianoprocariontes; las formas cocoides observadas en marzo (Figura 36) y los filamentos registrados en septiembre (Figura 37) parecen corresponder con los géneros *Pleurocapsa* y *Calothrix* respectivamente. Estos crecimientos muestran diferencias claras entre la fluorescencia de los pigmentos fotosintéticos (color rojo) y alguna forma mineral que podría corresponder con carbonato de calcio (color azul). En estos sitios podría estar ocurriendo la mineralización favorecida en el primer caso por el atrapamiento y sepultura de organismos pleurocapsales que quedan encapsulados y en el segundo caso, por la actividad metabólica de *Calothrix* que estimula la calcificación por la absorción de CO₂ y liberación de OH⁻ que eleva el pH extracelular favoreciendo la nucleación de CaCO₃ en la vaina (Ridding, 2006).

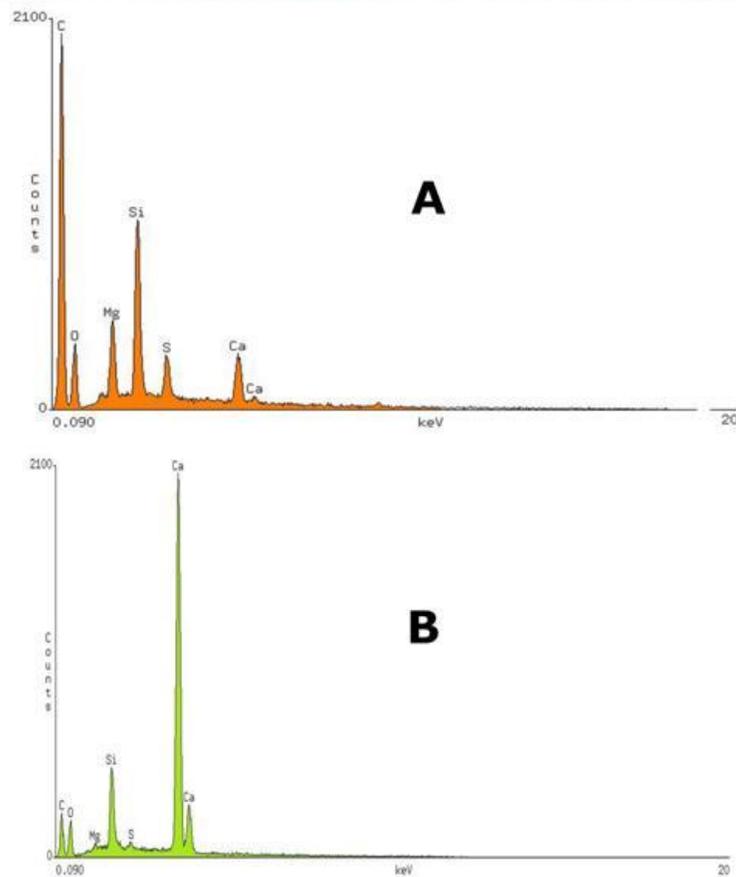
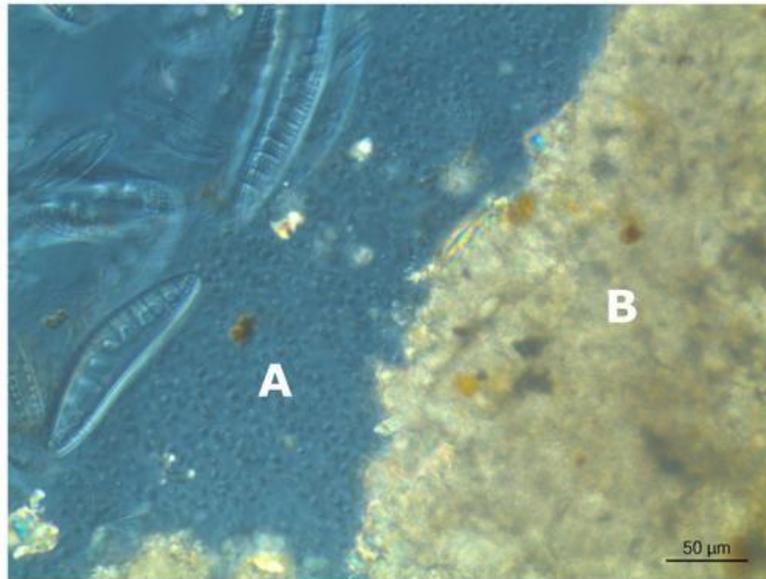


Figura 31. Organización espacial de la comunidad de microorganismos fotosintéticos oxigénicos en un fragmento de microbialita subacuática (AT04) del lago cráter Atexcac. La imagen corresponde a una fotografía de lámina delgada en donde se distingue una capa orgánica que recubre la microbialita (A) y una zona de precipitación activa caracterizada por su composición de carbonato de calcio (B) en estrecha relación con *Chlorogloea lithogenes*. La parte más exterior se encuentra cubierta por una capa de diatomeas.

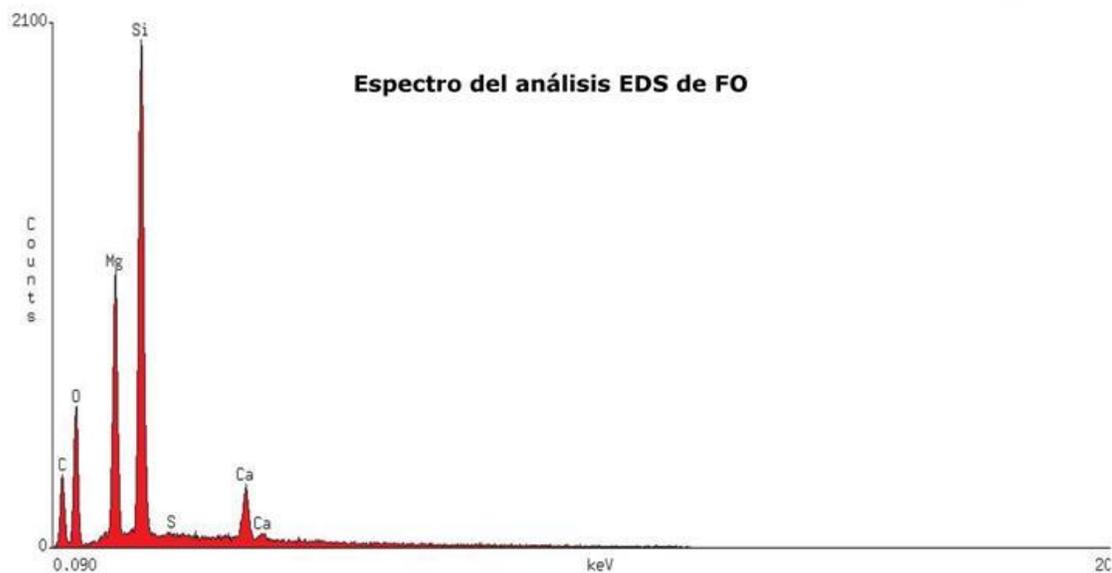
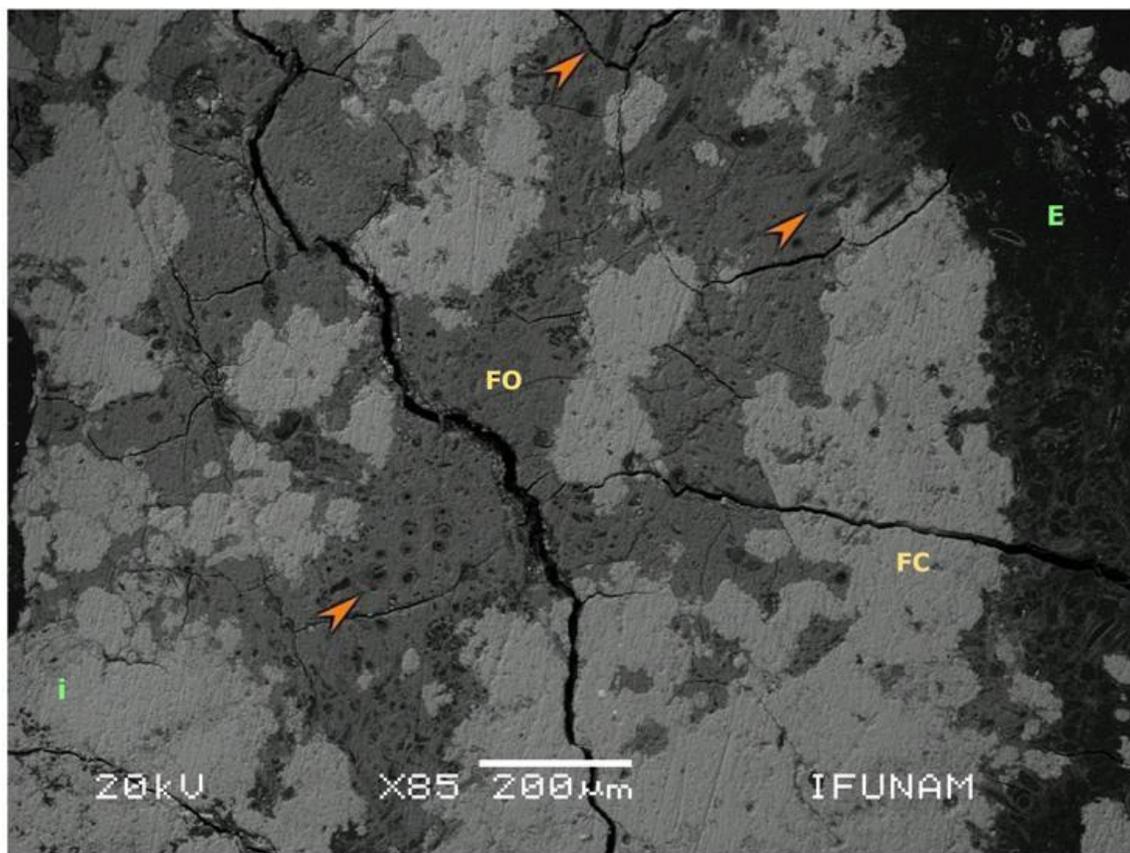


Figura 32. MEB y EDS de una lámina delgada de un fragmento de microbialita subacuática del lago cráter Atexcac (AT04). La imagen muestra dos fases minerales: FO y FC (fase oscura y fase clara). En la de color más oscuro (FO) se encuentran remanentes de células cocoides hacia el interior de la estructura, y de filamentos en la zona exterior (flechas anaranjadas). El espectro del análisis EDS de FO indica que la composición de la fase más oscura en la microbialita está dada principalmente por silicio y magnesio. Las letras en verde indican el exterior (E) y el interior (i) de la microbialita.

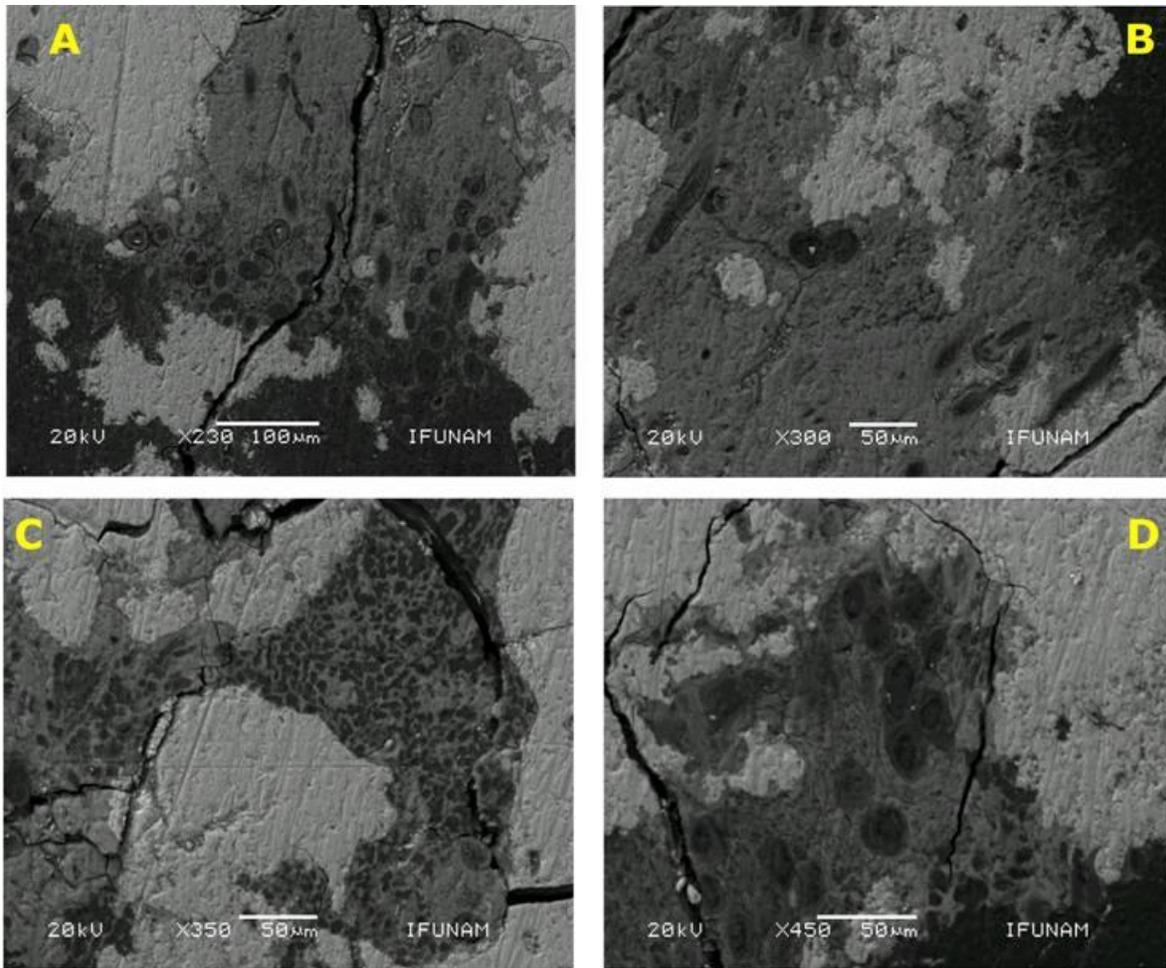


Figura 33. Imágenes en MEB de los componentes fosilizados por la fase mineral de silicato de magnesio. Se distinguen claramente morfologías correspondientes a cianoprocariontes cocoides (*Pleurocapsa*) y filamentosas (*Calothrix*).

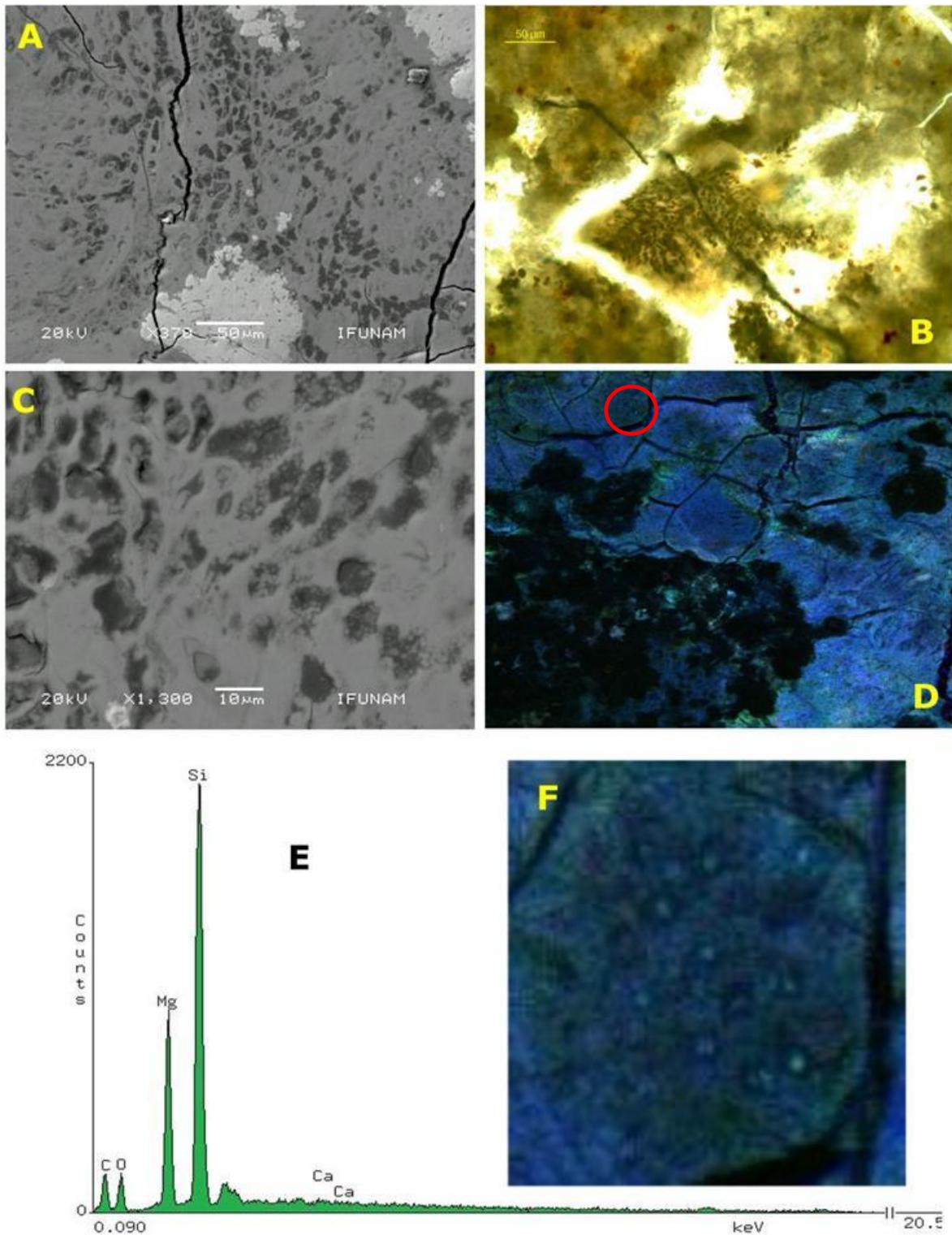


Figura 34. Análisis de una lámina delgada de un fragmento de microbialita subaérea (AT04) a través de diferentes técnicas microscópicas. A, C: Microfotografía electrónica de barrido a través de electrones retrodispersados. B: Microscopía fotónica. D: Microscopía confocal. E: espectro elemental generado por las esférulas halladas en C. F: ampliación de la zona resaltada en círculo en D.

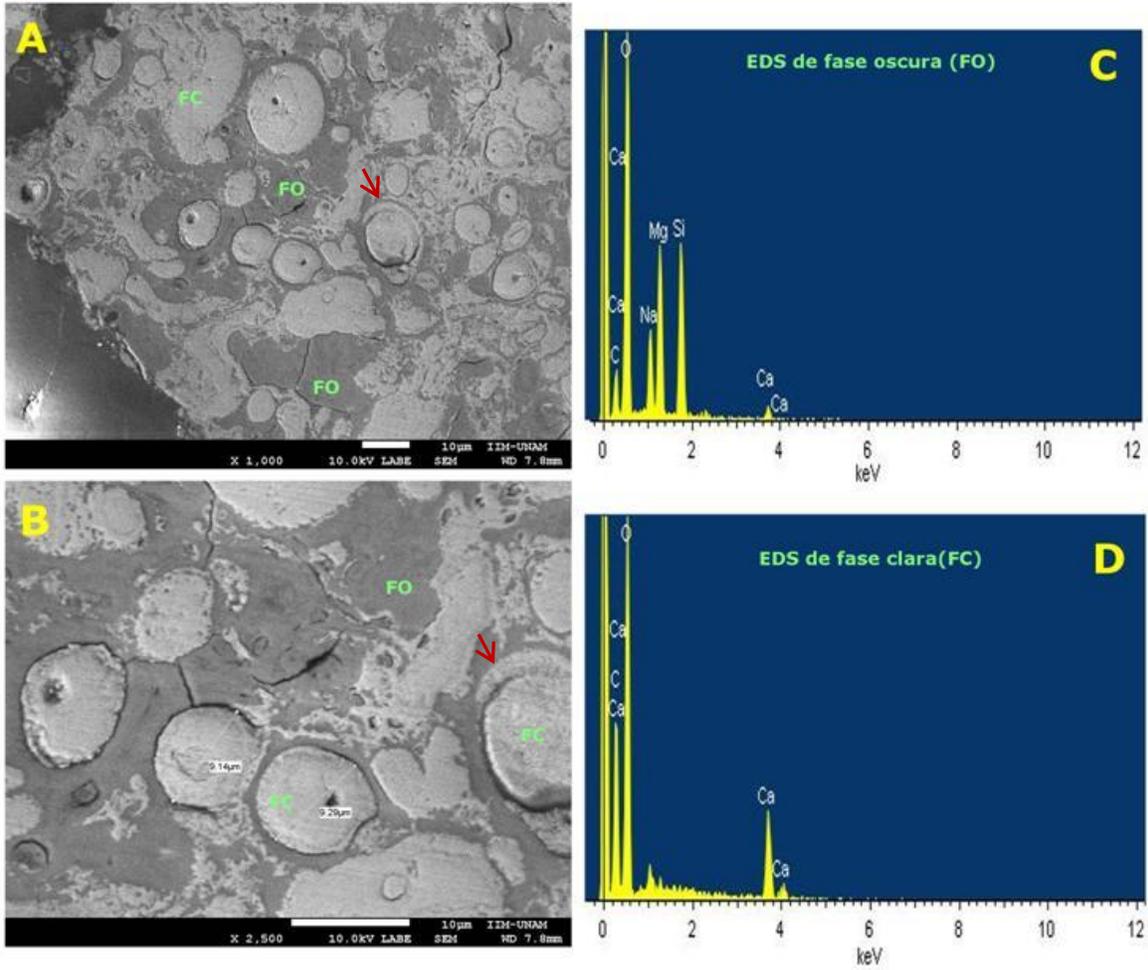


Figura 35 MEB y EDS de microbialita subaérea (AT02). Las imágenes muestran el interior de una fracción microbialítica subaérea en donde es posible apreciar algunas formaciones circulares calcáreas embebidas en un material dominado por sílice y magnesio. Los diámetros de las formas circulares varían en tamaño y podrían corresponder con tricomas calcificados de *Calothrix* evidenciando mineralización de la vaina (flecha roja).

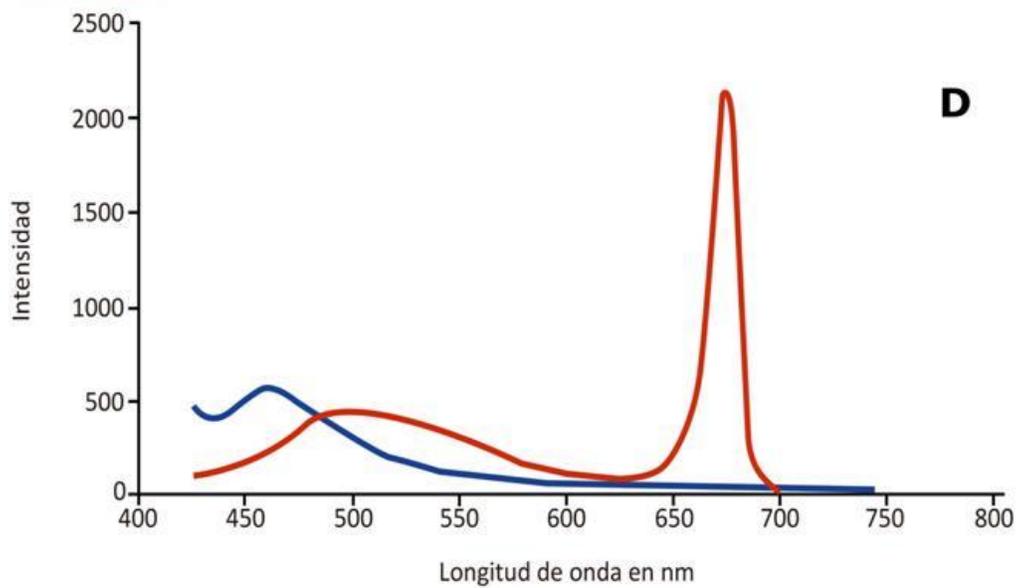
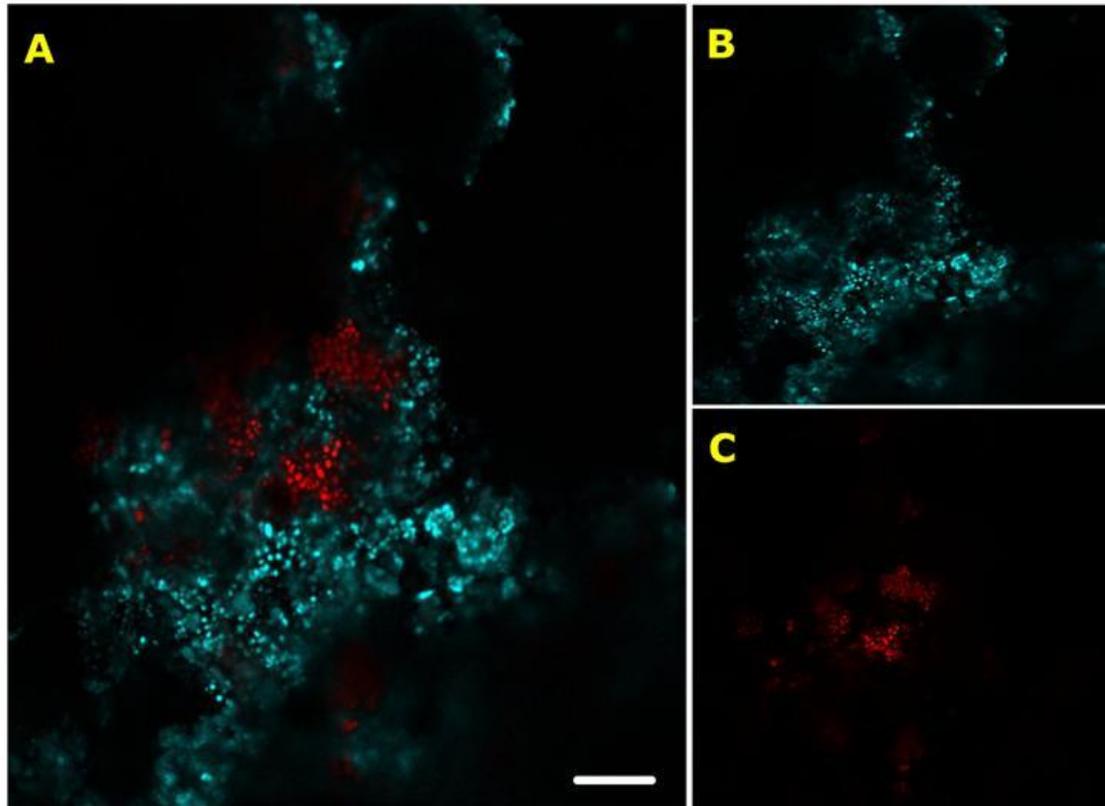


Figura 36. Micrografía confocal obtenida en fresco, de un fragmento de microbialita subacuática (AT02) del mes de marzo. Las células vivas se observan en fluorescencia roja, en tanto que las mineralizadas en azul. A: Imagen compuesta por la fluorescencia recabada en los dos intervalos de emisión. El material de estudio fue excitado con láseres a 405 y 488 nm y la emisión de fluorescencia fue recabada en los intervalos 425-475 nm (azul) (imagen B) y 655-755 nm (rojo) (imagen C). D: Espectro de emisión obtenido al excitar el material con láser de 405 nm. La autofluorescencia tuvo picos de emisión a 460 nm (azul) y 675 nm (rojo); este último indicando la presencia de ficobiliproteínas.

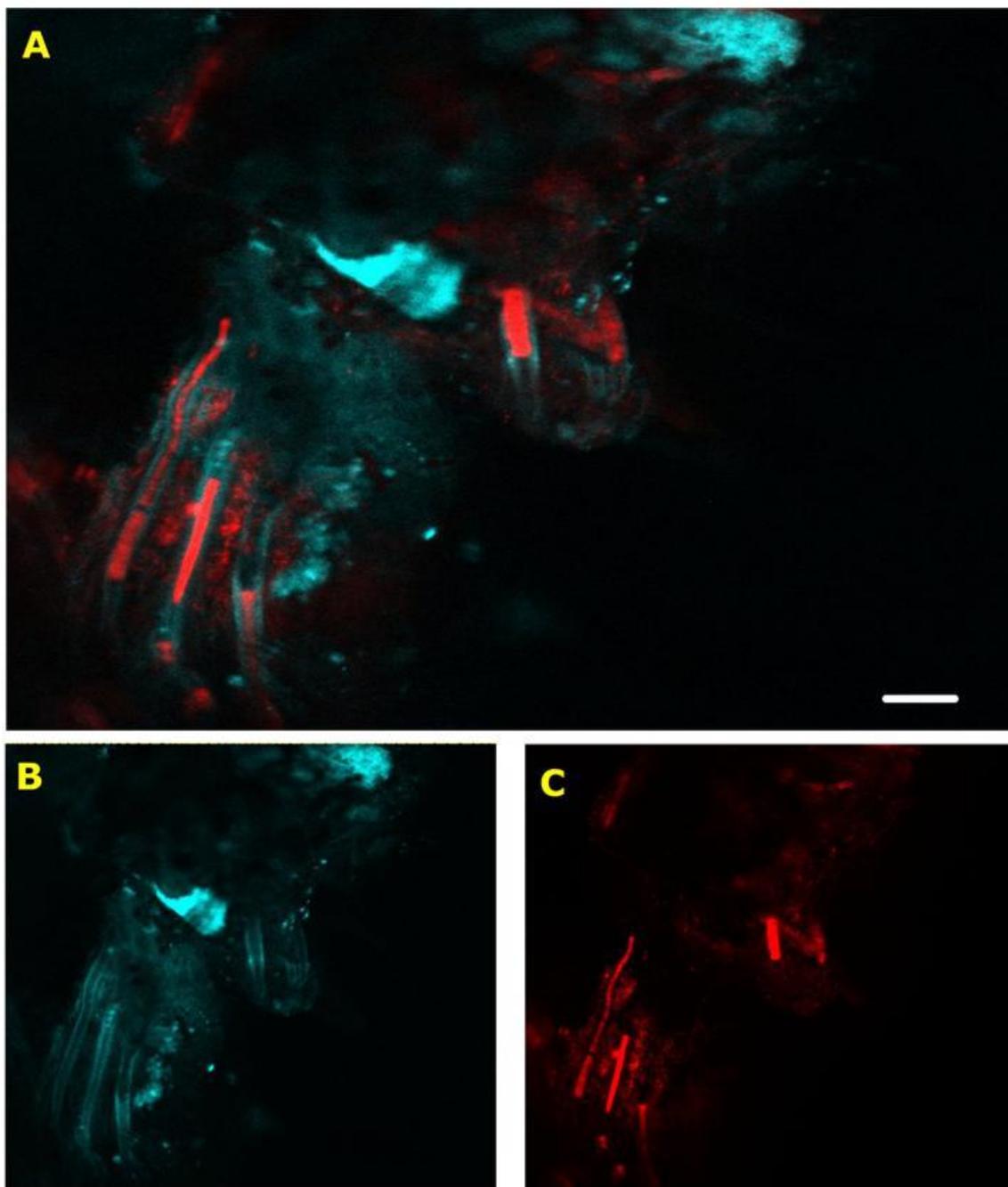


Figura 37. Micrografía confocal obtenida en fresco, de un fragmento de microbialita subacuática (AT05) del mes de septiembre. Los filamentos corresponden al género *Calothrix*. Los tricomas fluorescen en rojo; en tanto que su envoltura mucilaginosa en azul. El material de estudio fue excitado con láseres a 405 y 488 nm y la emisión de fluorescencia fue recabada en los intervalos 425-475 nm (azul) y 655-755 nm (rojo). A: Imagen compuesta por la fluorescencia recabada en los dos intervalos de emisión. B: fluorescencia en 425-475 nm (azul). C: fluorescencia en 655-755 nm (rojo).

Composición química del agua

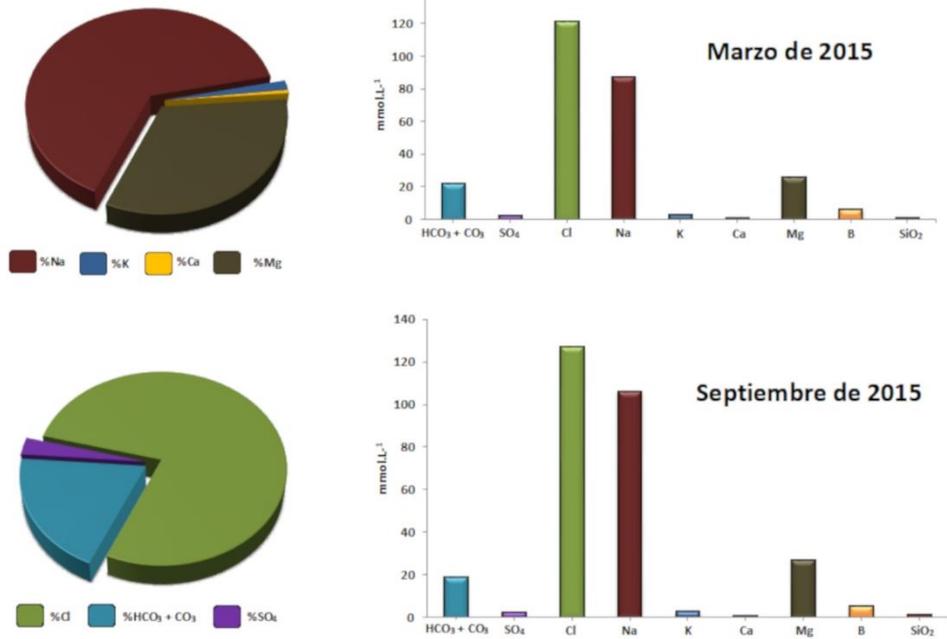
La composición química del agua del lago Atexcac determinada en marzo y septiembre de 2015 se muestra en el Cuadro 4. Los valores de pH y conductividad se relacionan con las condiciones alcalinas del lago. En marzo, el pH presentó un valor de 8.3 y la conductividad $12310 \mu\text{S cm}^{-1}$; en septiembre se presentó un ligero aumento en el pH y la conductividad: 8.94 y $12500 \mu\text{S cm}^{-1}$ respectivamente. Estos valores permanecen dentro de los intervalos registrados en las dos últimas décadas y tal como lo exponen Macek et al. (2007), Atexcac es un lago atalasoalino, alcalino en el cual se sigue dando la predominancia de cloruro y carbonatos sobre sulfatos, así como de sodio y magnesio sobre potasio y calcio: la dominancia iónica en concentraciones mEq para los dos meses de muestreo fue $\text{Na}^+ > \text{Mg}^{2+} > \text{K}^+ > \text{Ca}^{2+}$ y $\text{Cl}^- > \text{CO}_3^{2-} > \text{HCO}_3^- > \text{SO}_4^{2-}$.

Cuadro 4. Composición química del agua del lago Atexcac en los dos meses de muestreo. Las concentraciones están en mmol L^{-1} . pH en unidades, alcalinidad en mg L^{-1} y conductividad en $\mu\text{S cm}^{-1}$

	Marzo 2015	Septiembre 2015
pH (unidades)	8.28	8.94
Conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	12310	12500
Alcalinidad total (mg L^{-1})	1580	1600
Bicarbonatos (HCO_3^-)	9.84	5.47
Carbonatos (CO_3^{2-})	11.79	13.26
Sulfatos (SO_4^{2-})	2.45	2.33
Cloruros (Cl^-)	121.02	127.08
Sodio (Na^+)	87.28	106.09
Potasio (K^+)	2.58	2.55
Calcio (Ca^{2+})	0.31	0.43
Magnesio (Mg^{2+})	25.77	26.85
Boro (B)	6.01	5.15
Sílice (SiO_2)	1.00	1.03

La composición iónica del lago fue similar en los dos meses de muestreo. Por una parte, el cloruro fue el principal anión en la composición química; en tanto que el sodio fue el catión dominante en el agua, lo cual cataloga a este lago como de aguas cloruro-sódicas (Figura 38). Se destacó además, que el lago presenta un bajo contenido en calcio y alto contenido en magnesio estableciendo una relación $[Mg^{2+}]/[Ca^{2+}]$ de 83.13 en marzo y 62.44 en septiembre. Los análisis químicos para los dos meses de muestreo mostraron que el lago se encuentra supersaturado con respecto a varias fases minerales; dentro de las cuales se destacan aragonita, calcita y magnesita que fueron identificadas en los análisis de difracción de rayos X y cuyos índices evidenciaron saturación en ambos periodos.

A



B

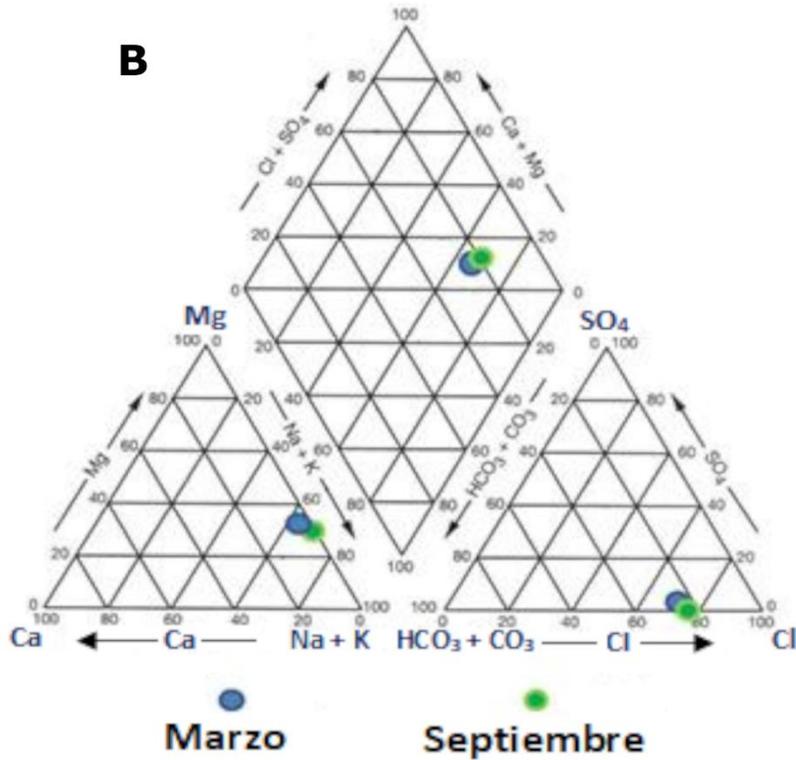


Figura 38. Análisis gráfico de los datos hidrogeoquímicos. A: composición iónica en mmol.L⁻¹. no se observaron diferencias importantes en la composición iónica por lo cual las condiciones del lago se mantuvieron en los dos periodos muestreados. B: el diagrama de Piper constata que las aguas del lago Atexcac son de tipo clorurada-sódica.

DISCUSIÓN

El lago cráter Atexcac es un escenario de microbialitas modernas que hasta ahora han sido poco estudiadas. La presencia de tapetes microbianos asociados a un ambiente carbonatado con precipitación activa de carbonato de calcio; así como material biológico fosilizado en la matriz órgano-sedimentaria, proporcionan un ambiente ideal para evaluar los procesos biológicos y ambientales que determinan el desarrollo de estas estructuras.

Las microbialitas de Atexcac presentan macroestructura uniforme y a grandes rasgos no se evidencian diferencias importantes en su morfología en todo el perímetro del cráter. El desarrollo de la estructura morfológica de las microbialitas subaéreas (i. e. expuestas, aunque reciben humedad de la evaporación del lago) coincide con las observadas bajo el nivel del agua, según la caracterización con microscopía. Esto sugiere la uniformidad en las condiciones ambientales durante los procesos de formación. Las microbialitas subacuáticas están bien consolidadas y presentan construcción activa de la fábrica carbonatada y una evidente comunidad microbiana que está en estrecho contacto con la fase mineral, así como una comunidad fósil, inmersa en la roca.

Dado que el depósito activo de carbonatos de la comunidad microbiana corresponde con la hidroquímica del medio acuático, es de suponer que largos periodos de exposición de la microbialita al ambiente fuera del agua impedirían la continuidad de su desarrollo, así que permanecerían como microbialitas fósiles *sensu* (Zeyén et al. 2017). El crecimiento de microorganismos fotosintéticos oxigénicos sobre estas microbialitas expuestas no está limitado, pero si su participación en la formación de depósitos calcáreos nuevos (Cortés, 2016). El pastoreo sobre la comunidad microbiana en estas zonas expuestas, sugerido por la presencia de ramoneadores y herbívoros observados en los dos muestreos de Atexcac (ostrácodos, quironómidos, tricópteros y odonatos) también podría enfatizar la erosión de la roca.

Desde el punto de vista mineralógico es importante notar que las microbialitas de Atexcac tienen una estructura trombolítica formada principalmente por aragonita. Al respecto se conoce que ambientes con pH básico favorecen la precipitación de este mineral (Lippmann, 1973); también se conoce que en muchos lagos la mezcla entre aguas subterráneas y agua del lago promueve la deposición de carbonatos (Dunn, 1953); se ha demostrado que la temperatura y la relación molar Mg/Ca, juegan un papel preponderante en la precipitación inorgánica de aragonita; y que altas concentraciones de magnesio en la columna de agua inhiben la formación de calcita y favorecen la precipitación de

aragonita (Last y Vance, 2002). El lago Atexcac cumple con los requisitos mencionados anteriormente: tiene una alcalinidad alta, un pH básico y una relación bastante alta de Mg/Ca; la aragonita es el elemento que predomina en la composición mineralógica de las estructuras carbonatadas.

Zeyen et al. (2017), en su estudio de 12 lagos mexicanos de la Faja Volcánica Transmexicana, presentan la importancia de estos factores en la formación de microbialitas, estableciendo que dichos lagos forman una serie con creciente evaporación y/o aumento del grado de desgaste de los silicatos que componen los cráteres, y que la proporción de Mg/Ca es definitiva en la presencia de aragonita en la composición de las microbialitas, siendo desde un componente pobre hasta exclusivo, cuanto mayor es la proporción magnesio/calcio en la hidroquímica de los lagos. Estos autores proponen una escala de proporción Mg/Ca que va de 1 en el lago Zirahuén, Michoacán (un lago que carece de microbialitas), hasta 90 en el lago Alchichica (posiblemente con la formación más importante de microbialitas en México), afirmando que para la producción de microbialitas se requiere asimismo un mínimo de alcalinidad del agua de 1.23 mM (tomada como $[\text{HCO}_3^-]$). De acuerdo con Zeyen et al. (2017), Atexcac presenta una proporción de Mg/Ca de 45; y según nuestros resultados de marzo y septiembre de 2015, de 82 y 62. Este valor lo sitúa como el segundo lago con mayor proporción de Mg/Ca en la Faja Volcánica Transmexicana, y en cuanto al valor de la alcalinidad, con un intervalo de concentración de 5.47 a 9.84 mM (también como $[\text{HCO}_3^-]$) que hemos registrado en este estudio, de modo que está por encima del mínimo requerido.

De acuerdo con nuestros resultados proponemos que la precipitación de carbonatos en Atexcac está inducida por la actividad fotosintética oxigénica, ligada al mecanismo de concentración de carbono. Las especies filamentosas del género *Calothrix* son un buen ejemplo de la ocurrencia de este mecanismo y resalta que estos organismos constituyen una importante biomasa dentro del tapete microbiano en este lago; de este modo el mecanismo de concentración de carbonatos produce, a partir de la utilización de HCO_3^- como fuente de carbono inorgánico y que culmina con la exportación de iones OH^- al exterior de la célula, un entorno alcalino en el mucílago que envuelve a los filamentos (Badger, 2001; Dupraz et al. 2011; Fowler, 2011; Raven et al. 2012), lo que promueve la precipitación de carbonato de calcio en el mucílago (Figura 3). La precipitación de CaCO_3 (calcita) por *Calothrix* ya ha sido documentada (Pentecost, 1989; Pentecost y Bauld, 1988; Ferris et al. 1995) en aguas cercanas a la saturación de CaCO_3 debido al proceso de intercambio $\text{HCO}_3^-/\text{OH}^-$ durante la fotosíntesis, que

acarrea un incremento de pH alrededor de las células cianoprocariontes, lo que cambia el equilibrio químico del agua a favor de la precipitación de carbonatos.

En el caso de Atexcac, esta precipitación también se favorece abióticamente gracias a la proporción Mg/Ca en el agua, que deriva en saturación de CaCO_3 como forma mineral, con predominio de aragonita sobre calcita y vaterita (Zeyen et al. 2017). Una situación similar ha sido observada en especies del género *Synechococcus* (Thompson y Ferris, 1990; Douglas y Beveridge, 1998) y del género *Pleurocapsa* en el lago Van, Turquía (Kempe et al. 1991) y en el lago Alchichica (Couradeau et al. 2013), pero esta propiedad al parecer ocurre ampliamente en las cianoprocariontes (Raven et al. 2012) y es probable que también esté ocurriendo con las células cocoides encontradas en el mes de marzo en Atexcac. Aunque en las observaciones de microscopia confocal no se distingue claramente esta situación en las células cocoides, consideramos positiva su participación en los procesos de organomineralización, debido a la presencia de células calcificadas en las muestras observadas, que podrían corresponder a una mineralización dada por etapas, en las cuales, primero se da una mineralización en la EPS y posteriormente en las células, en el sentido que proponen Couradeau et al. (2013), pero también en etapas de post-mineralización en las que el carbonato generado orgánicamente deriva hacia silicatos autigénicos (Zeyen et al. 2015).

Los resultados evidenciados en Atexcac muestran que existen procesos importantes de mineralización promovidos biológicamente y que ocurren a través de la precipitación puntual, inducida por el metabolismo de los organismos fotosintéticos oxigénicos (excepcionalmente observado en filamentos de *Calothrix*) y también a través del atrapamiento y unión de partículas de carbonato. Las células mineralizadas fueron observadas en la parte interna de la microbialita y también en la superficie, quizá indicando una calcificación progresiva desde el exterior hacia el interior de la microbialita. Es de considerarse que, adicionalmente, la naturaleza cohesiva del mucílago tanto de las cianoprocariontes como de las diatomeas y clorófitas, permite la acumulación de partículas sedimentarias que seguramente contribuyen en la acreción de estas estructuras.

Los organismos fotosintéticos oxigénicos de las microbialitas de Atexcac representan la zona más exterior del biofilm y corresponde a una masa gelatinosa – matriz orgánica, cuya conformación posee un arreglo diferenciado en capas entre los dos grupos representativos de esta comunidad, que participan con una función diferente: la capa más externa, formada por las diatomeas que cubren casi siempre en forma abundante, la capa más interna formada por cianoprocariontes (Figura 10, Figura 11) que a su vez, se encuentra en relación directa con el componente mineral (aragonita y

silicatos). La notable presencia de EPS sugiere que los productos orgánicos extracelulares derivados de estos dos elementos microorganismicos, juegan papeles con énfasis diferente en la composición mineral de la estructura lítica. Coincidimos con lo propuesto por Zeyen et al. (2015) en que las cianoprocariontes mineralizan su envoltura mucilaginosa y las propias células del talo que van muriendo y depositan aragonita (se mineralizan), posteriormente se remineralizan a silicatos (posiblemente kerolita); las diatomeas a su vez, cuando están vivas al exterior del tapete participan en la cohesión-acreción de componentes minerales presentes en el agua y al morir las células, las frústulas se disuelven y propician el ambiente químico para la formación de otros silicatos (kerolita). Algunas frústulas que no se disuelven integralmente, con base en lo que proponen Zeyen et al. (2015), fosilizan con mayor facilidad en el entorno kerolítico. Estas son las que registramos en los análisis de EDS (Figura 32, Figura 34) que coinciden con las de los autores citados.

En Atexcac no existen actividades intensas de oleaje por lo que el tapete microbiano es de extrema consistencia; sin embargo, la presencia de otros organismos con hábitos de pastoreo y de construcción de madrigueras, contribuyen a la modulación física del tapete (biopelícula) por lo cual la heterogeneidad observada en la composición y distribución de los tapetes en las microbialitas también estaría influenciada por las actividades funcionales y requerimientos fisiológicos de macroinvertebrados. Esto, además de influir en la distribución temporal y espacial del tapete microbiano puede tener consecuencias sobre el tipo de textura interna de las microbialitas y contribuir a una mayor formación de tipo coagular, por reducción en la cantidad de materia orgánica de la posible preservación de láminas (Garrett, 1970).

Las diatomeas, que tienen una distribución específica dentro del biofilm, se encuentran principalmente ubicadas en la parte más externa y por lo tanto participan en la construcción de la macroestructura. Además, su papel estructural en la conformación de la microbialita está dado por el aporte de materia orgánica, matriz extracelular y formación de una fase mineral de silicato de magnesio que ha sido discutida. La contribución de diatomeas como organismos constructores de estromatolitos está dada principalmente por la contribución de biomasa y actividad metabólica lo cual ha sido registrado en varios estudios (Feldmann, 1995; Jones, 2010; Wingsborough y Golubic, 1987). Chacón-Baca (2002) sugirió un papel estructural de las diatomeas en la formación de estromatolitos, ya que constituyen una fracción importante en la matriz orgánica, componiendo la lámina oscura que se observó. Algunas han sido registradas en ambientes con precipitación de carbonatos, especialmente *Mastogloia smithii* var. *lacustris*, la cual se encuentra asociada a los

tapetes calcáreos de ambientes béticos (Winsborough y Golubic, 1987; Gaiser et al. 2010). No se conoce la participación directa de las diatomeas en la precipitación de carbonatos, sin embargo, su gran abundancia en las microbialitas de Atexcac podría estar relacionada con la composición notable de sílice en la estructura lítica. Como mencionamos, en el estudio de Zeyen et al. (2015) se propone que las microbialitas en Atexcac contienen una importante fase silíceo (espectroscopía infrarroja) y la disolución de frústulas en las diatomeas una vez que mueren, incrementa la actividad química del ácido silíceo, que en presencia de Mg^{2+} y OH^{-} propia de lagos alcalinos como Atexcac, favorece la precipitación de kerolita. Notablemente, las diatomeas fósiles que estos autores observaron en este lago contienen silicato de magnesio, aparentemente kerolita que suponen autigénica. En el contexto de nuestro estudio, significa que las diatomeas juegan un papel *sui generis* en la formación de microbialitas de Atexcac.

Con respecto a las especies de las cianoprocariontes observadas en Atexcac, existen varias que han sido documentados en asociación con microbialitas (Gerdes, 2010; Oren, 2010; Cortés, 2016) y se destacan, especies de *Leptolyngbya*, *Calothrix*, *Entophysalis*, *Gloeocapsa* y *Pleurocapsa*. Las especies más representadas en los puntos de muestreo corresponden con los géneros *Chlorogloea* y *Calothrix* que por su nivel de organización podrían establecer un patrón de construcción alterno entre laminado y no laminado, lo que le daría las características morfológicas a las microbialitas en Atexcac. En efecto, se conoce que la textura mesocoagular en los trombolitos antiguos está compuesta de microestructuras atribuidas a una calcificación *in situ* de comunidades microbianas cocoides o dominadas por formas cocoides (Kennard y James, 1986).

Las microbialitas desarrollan fábricas trombolíticas si crecen lentamente; lo cual es común en las comunidades dominadas por cianoprocariontes cocoides (Ferris et al. 1997). La capa más externa de la estructura microbiana en Atexcac incluye comúnmente formas cocoides, principalmente a *Chlorogloea lithogenes*.

Ferris et al. (1997) sugieren que la morfología de las cianoprocariontes (filamentosa vs. cocoide) junto con sus tasas de crecimiento tienen el mayor papel en el desarrollo de la textura microbialítica; es por eso que se observan episodios de crecimiento estromatolíticos (producido por formas filamentosas) y trombolíticos (favorecido por las formas cocoides) ocurriendo de forma conjunta.

En cuanto a *Rhizoclonium hieroglyphicum*, no se encuentran registros que asocien a este organismo con la precipitación de carbonatos. Su papel en este sentido está restringido a formar sitios de nucleación y a brindar estabilidad al tapete microbiano.

Los resultados obtenidos a través del estudio microscópico, evidenciaron una rica composición de organismos fotosintéticos oxigénicos. La lista incluye organismos sin registros previos para este lago y al igual que muchos estudios de formación de microbialitas, en Atexcac las cianoprocariontes fueron el grupo con mayor riqueza y protagonismo en los procesos de acreción. Resultados similares han sido observados en el lago cráter Alchichica donde las especies cocoides también tienen mayor representación (Tavera y Komárek, 1996; Couradeau et al. 2011; Couradeau et al. 2013; Kazmierczak et al. 2011). Aunque muchos organismos coinciden a nivel de género (11 en total) con los registrados en Alchichica, consideramos que para Atexcac es necesario profundizar en los análisis de identificación (por ejemplo, moleculares) para confirmar su identidad específica con lo cual las comparaciones entre los dos lagos podrían dilucidar aspectos importantes en la estructura de las comunidades cianoprocariontes en lagos maar y su papel como formadores de microbialitas.

La presencia de géneros filamentosos y abundantes como *Calothrix* y *Leptolyngbya* también coincide con lo reportado para Alchichica; y algunos cocoides como *Chlorogloea*, *Entophysalis* y *Pleurocapsa* son usuales en las microbialitas de ambos lagos. Es probable, por lo tanto, que los mecanismos involucrados en la precipitación consecuentemente sean similares; sin embargo, la morfología de las microbialitas quizá sea alterada por las condiciones fisicoquímicas de cada lago. Estudios recientes en Alchichica han demostrado que la precipitación extracelular de carbonatos es un mecanismo indiscutible en la formación de las microbialitas, la presencia de Pleurocapsales estrechamente relacionados con aragonita sugiere un papel relevante de estos organismos en la formación de la estructura lítica (Saghai, 2015). Con nuestra propuesta en Atexcac reforzamos esta idea y al igual que en Alchichica, la precipitación como un proceso fotosintético podría estar representando un aporte importante en la acreción microbialítica.

En el entorno hidroquímico de la formación de microbialitas en Atexcac, encontramos varios aspectos relevantes. Los valores registrados en los meses de marzo y septiembre de 2015 de los parámetros químicos no difieren importantemente de los registrados en las últimas dos décadas (Vilaclara et al. 1993; Macek et al. 2007; Armienta et al. 2008; Zeyen et al. 2015). El valor del pH para el mes de septiembre aumentó en más de media unidad y podría estar relacionado con la actividad

fotosintética causada por el florecimiento fitoplanctónico de *Nodularia spumigena* registrado durante ese muestreo. De acuerdo con la clasificación propuesta por Meybeck (1995) basada en los valores de sólidos disueltos totales, Atexcac se define como un lago oligohalino ya que su concentración de sólidos disueltos totales es inferior a 20 g/L, lo que es igual a una conductividad inferior 20000 $\mu\text{S cm}^{-1}$ (Melack, 1984). De acuerdo con la composición iónica, Atexcac presenta una alta mineralización por lo cual el contenido de minerales encontrado en las microbialitas es diverso; coincidiendo con la propuesta de Zeyen et al. (2017), la aragonita es el precipitado con mayor predominancia, así como los índices de saturación de nuestros cálculos para este mineral. También la propuesta de los autores coincide con las concentraciones de los iones sodio y cloruro que fueron los dominantes, lo cual es característico para los lagos tipo maar ubicados en la cuenca oriental de México (Armienta et al. 2008). La composición iónica del lago Atexcac es alimentada por aguas subterráneas provenientes de un gran manto acuífero y también existe un aporte de iones por intemperismo de las rocas volcánicas adyacentes.

Atexcac posee una muy alta relación Mg/Ca (Cuadro 5). La matriz extracelular entonces, parece jugar un papel determinante en la formación de minerales pues captura los iones Mg^{2+} al igual que los iones Ca^{2+} , no obstante, parece existir una mayor afinidad por el magnesio que no permite que sean liberados (por degradación) y los mantiene enriqueciendo su estructura con este catión hasta formar las fases minerales características de Mg-Si.

Las observaciones en MEB (Figura 32, Figura 33) revelaron dos fases minerales formadas durante el proceso de litificación. Estas observaciones concuerdan con lo encontrado por Zeyen et al. (2015) para este mismo lago y explican muy bien por qué en nuestras muestras las estructuras que hemos interpretado como producto de talos y células fosilizados, se asocian consistentemente con las zonas silíceas más oscuras (Figura 32 y Figura 34), aunque en los materiales de Zeyen et al. (2015), también se observaron estructuras fósiles inmersas en los parches de aragonita que ellos identificaron. Esta fase mineral oscura rica en silicatos ha sido estudiada también en otros escenarios (Arp et al. 2003; Pace et al. 2016; Souza-Egípsy et al. 2005) en donde se evidencian asociaciones con aragonita y destaca la implicación paleoambiental debido a su importancia como una fase excepcional para la preservación de estructuras fósiles. En esos estudios no se ha descrito si la actividad metabólica posee un papel directo o indirecto en la formación de esta fase, pero concuerdan en que es una fase autigénica que involucra procesos de transformación química posteriores a la precipitación de aragonita.

Cuadro 5. Composición iónica (en mmol/L) y relación Mg/Ca del Lago Atexcac y otros lagos cráter en México y en el mundo.

Localidad	Referencias	pH	CO ₃	HCO ₃	SO ₄	Cl	Na	K	Ca	Mg	Mg/Ca
Lago 21 (Kirimati)	Schneider et al. 2013	8.37	-	-	113.6	1841	1643	34.7	38	197	5.18
Satonda	Arp et al. 2003	8.58	-	-	-	-	-	-	4.64	42.5	9.16
Manito Lake	Last 2010	9.9	60.3	50.0	387.5	81.2	513.0	6.7	5.2	33.4	6.38
GSL (Utah)	Pace et al. 2015	8.2	-	-	178.3	2048.0	1652.2	61.1	11.3	330.8	29.33
Lago Van	Reimer et al. 2009	9.7	-	-	-	-	-	-	0.1	4.4	44
Lago Salda	Shirokova 2011	-	-	-	-	-	-	-	0.1	9.4	94
La joya de Yuriria	Cortés 2016	9.15	3.48	6.3	1.2	2.11	16.31	1.34	0.16	0.16	1
La Preciosa	Zeyen et al. 2015	8.88	0.5	13.2	1.3	9.4	9	0.4	0.61	8.1	13.28
Quechulac		8.8	0.2	6.3	0.18	2.1	3.4	0.2	0.45	2.4	5.33
Alchichica	Kazmierzack et al. 2011	8.88			8.36	87.3	100.5	5.32	0.37	17.8	48.11
La Preciosa		8.6	2.83	8.05	1.45	9.31	8.26	0.46	0.35	8.23	23.51
Quechulac	Armienta et al. 2008	8.7	0.75	5.06	0.19	2.31	3.39	0.28	0.45	2.51	5.58
Alchichica		8.8	16.1	15.84	10.19	90.13	102.13	5.93	0.13	17.73	136.38
Atexcac marzo	Este estudio 2015	8.28	11.79	9.84	2.45	121.02	87.28	2.58	0.31	25.77	82.11
Atexcac septiembre		8.94	13.26	5.47	2.33	127.08	106.09	2.55	0.43	26.85	62.47

Las fases de Mg-Si (por ej. kerolita, stevensita, sepiolita) son conocidas como los principales componentes autigénicos de microbialitas, en el Gran Lago Salado estas fases probablemente sean precursoras de stevensita o sepiolita (Bouton, 2016) y en Atexcac de kerolita (Zeyen et al. 2015). Según Bouton (2016), los procesos fisicoquímicos no pueden explicar esta precipitación por si solos y la propuesta explicada por Zeyen et al. (2015) para Atexcac resulta sumamente interesante porque al igual que para la precipitación de carbonatos, la fotosíntesis oxigénica que promueve la alcalinización del medio circundante por la producción de OH⁻, sería la responsable de la precipitación de silicatos de magnesio. Esto conjunta los papeles ecológicos de cianoprocariontes y diatomeas y, además, las composiciones minerales similares en microbialitas antiguas podrían ser indicación de fotosíntesis oxigénica lo cual sería un importante hallazgo en la interpretación de los metabolismos microbianos antiguos.

De acuerdo con nuestros resultados, a través de la permineralización, esta fase participa en la fosilización de microorganismos; en Atexcac se puede observar la exquisita preservación de estructuras microalgales. Los morfotipos evidenciados en microscopía electrónica son similares a las cianoprocariontes que recubren la superficie microbiana; la morfología celular excelentemente

preservada permite asociar estos microfósiles con miembros del género *Calothrix* y del género *Pleurocapsa*. Estos resultados coinciden completamente con los que presentaron Zeyen et al. (2015).

CONCLUSIONES

En Atexcac se encontró una alta riqueza de especies fotosintéticas oxigénicas (35 cianoprocariontes, 21 diatomeas y 1 clorófitas) asociada a las microbialitas. La mayor contribución estuvo dada por las cianoprocariontes de las cuales, muchas especies de varios géneros han sido descritas en asociación con ambientes organominerales.

Las especies de cianoprocariontes con mayor representación fueron *Chlorogloea* y *Calothrix*. Formaron una capa que recubre las microbialitas y subyace al tapete de diatomeas que se observó como la capa más externa. La descripción de esta distribución espacial (estructura) y papel ecológico (función) de microorganismos fotosintéticos oxigénicos, fue el objetivo primordial de este trabajo y de acuerdo con nuestra interpretación de resultados, en Atexcac hay una co-participación de cianoprocariontes y diatomeas en cuanto a la formación de las microbialitas que concuerda con su posición vertical en los tapetes vivos que las recubren.

La descripción de microbialitas en Atexcac contribuye con información relevante en el estudio de estas estructuras. En este lago ocurre un proceso de mineralización influenciado por los organismos fotosintéticos oxigénicos (cianoprocarionte) relacionado con su actividad fotosintética y mecanismos bioquímicos de concentración de carbono, demostrando que son cruciales en escenarios de alta concentración de carbono inorgánico disuelto y baja concentración de iones Ca.

En Atexcac se observó una excelente capacidad fosilizadora. Las microbialitas se componen de una fase mineralógica compuesta de zonas de aragonita y de silicato de magnesio y en esta última se identificaron talos de cianoprocariontes y frústulas de diatomeas.

Las diatomeas juegan un papel importante en la conformación de la estructura de la comunidad. Además, contribuyen con la acreción de las microbialitas por el aporte de materia orgánica, matriz extracelular y sílice que resulta ser fundamental en la precipitación de los silicatos de magnesio.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Aguila B. 2018. Caracterización de cianobacterias en microbialitas del lago cráter Alchichica en un gradiente de profundidad. Tesis de maestría UNAM. 56p.
- Aitken J. 1967. Classification and environmental significance of cryptalgal limestones and dolomites, with illustrations from the Cambrian and Ordovician of SW Alberta. *J. Sed. Petrol* 37: 1163 - 1178.
- Alcocer J y Escobar E. 1993. Athalassohalinity (On the concept of salinity in inland waters). *Hidrobiológica* Vol 3 (1-2) 81-88
- Alcocer J; Escolero O y Marín L. 2005. Problemática del agua de la Cuenca Oriental, estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala. pp. 57-77. En: Jiménez B y Marín L (Eds.). *El agua en México vista desde la academia*. Academia Mexicana de Ciencias. México, D. F.
- Allwood A; Walter M, Kamber B; Marshall C y Burch I. 2006. Stromatolite reef from the Early Archaean era of Australia. *Nature*, 441, 714–718.
- APHA (American Public Health Association) AWWA (American Water Works Association), WPCF (Water Pollution Control Federation). 1995. *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*. American Public Health Association, Washington, D.C.
- APHA (American Public Health Association) AWWA (American Water Works Association), WPCF (Water Pollution Control Federation). 2005. *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*. American Public Health Association, Maryland.
- Arellano J y González E. 2011. Dinámica espaciotemporal del picoplancton procarionte y su relación con la variabilidad limnológica del lago Atexcac, Puebla. Tesis para obtención del título de biólogo. Universidad Nacional autónoma de México.
- Arellano J. 2017. Variación espacio-temporal del picoplancton procarionte y su relación con la dinámica limnológica en el lago cráter Atalashalino Atexcac, Puebla. Tesis de Maestría en Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. 81p
- Armienta MA; Vilaclara G; De la Cruz-Reyna S; Ramos S; Ceniceros N; Cruz O, Aguayo A y Arceaga-Cabrera F. 2008. Water chemistry of lakes related to active and inactive Mexican volcanos. *J Vulcanol Geotherm Res* 178: 249-258.
- Arp G; Reimer A y Reitner J. 2001. Photosynthesis-induced biofilm calcification and calcium concentrations in Phanerozoic oceans. *Science* 292: 1701-1704.
- Arp G; Reimer A y Reitner J. 2003. Microbialite formation in seawater of increased alkalinity, satonda crater lake, Indonesia. *J. Sed. Res.* 73: 105 – 127.

- Arredondo-Figueroa JL; Borrego-Enriquez LE; Castillo-Domínguez RM y Valladolid-Laredo MA. 1983. Batimetría y morfometría de los lagos "Maar" de la cuenca oriental, Puebla, México. *Biótica* 8: 3-47.
- Awramik S y Buchheim H. 2009. A giant, Late Archean lake system: The Meentheena Member (Tumbiana Formation; Fortescue Group), Western Australia. *Precambrian Res* 174: 215-240.
- Badger M. 2001: The roles of carbonic anhydrases in photosynthetic CO₂ concentrating mechanisms. *Photosynthesis Research* 77: 83-94.
- Becerra I y Tavera R. 2003. Cambios de la comunidad algal (perifiton) relacionados con el ciclo hidrológico en un tinal anegable en Quintana Roo. *Mexican Studies /Estudios Mexicanos* 19: 263-275.
- Beltrán, Y; Centeno CM; García-Oliva F; Legendre P y Falcón LI. (2012). N₂ fixation rates and associated diversity (*nifH*) of microbialite and mat-forming consortia from different aquatic environments in Mexico. *Aquatic Microbial Ecology*, 67(1) 15-24.
- Benzerara, K; Couradeau E; Gérard E; Tavera R; López-Archilla A; Moreira D y López-García P. 2014. Geomicrobiological study of modern microbialites from Mexico: towards a better understanding of the ancient fossil. *EDP Sciences, BIO Web of Conferences* 2, 02002.
- Blinn D. 1993. Diatom community structure along physicochemical gradients in saline lakes. *Ecology* 74: 1246-1263.
- Bouton A. 2016. Facteurs de contrôle extrinsèques des dépôts microbiens récents en domaine de transition continental-marin. Tesis doctoral. Université De Bourgogne. 353p.
- Breitbart M; Hoare A; Nitti A; Siefert J; Haynes M; Dinsdale E; Edwards R; Souza V; Rohwer F; Hollander D. 2009. Metagenomic and stable isotopic analyses of modern freshwater microbialites in Cuatro Ciénegas, México. *Environmental Microbiology* 11: 16-34.
- Buick R. 2008. When did oxygenic photosynthesis evolve? *Philos Trans R Soc Lond B BiolSci* 363: 2731-2743.
- Burne R y Moore L. 1987. Microbialites: Organosedimentary deposits of benthic microbial communities. *Palaios*, 2 (3): 241-254.
- Calderón E. 2006. La comunidad fitoplanctónica de un humedal tropical en la reserva ecológica el edén, Quintana Roo, México. Tesis Biología. UNAM. 95p
- Callieri C; Coci M; Corno G; Macek M; Monddenutti B; Balseiro E y Bertoni R. 2013. Phylogenetic diversity on no marine picocyanobacteria. *FEMS Microbiol Ecol* 85, 293 – 301.
- Camoin G; Gabioch G; Eisenhauer A; Braga J; Hamelin B. y Lericolais G. 2006. Environmental significance of microbialites in reef environments during the last deglaciation. *Sedimentary Geology* 185: 277-295.

- Cantonati M; Komárek J; Hernández-Mariné M y Angeli N. 2014. New and poorly known coccoid species (Cyanoprokaryota) from the mid-depth and deep epilithon of a carbonate mountain lake. *Freshwater Science*. 33(2): 548–556.
- Cantoral E. 1997. Diatomeas (Bacillariophyceae) de ambientes lóticos en la cuenca baja de la Huasteca Potosina. Tesis de Doctorado. UNAM. 201p
- Carrasco-Nuñez G; Ort HM y Romero C. 2006. Evolution and hydrological conditions of a maar volcano (Atexcac crater, Eastern México). *J Vulcanol Geotherm Res* 179-181.
- Centeno C; Legendre P; Beltrán Y; Alcántara-Hernández R; Lidström U; Ashby M y Falcón L. 2012. Microbialite genetic diversity and composition relate to environmental variables. *FEMS microbiology ecology*, 82 (3), 724-735
- Chacón-Baca E. 2002. Estudio biogeoquímico de los estromatolitos de la formación Tarahumara. Tesis doctoral Facultad de ciencias UNAM. 138p
- Chacón-Baca E; Alba-Aldave L; Angeles S; Cantú-Ayala C. 2015. Tapetes microbianos recientes en el Manantial hidrotermal de Baño San Ignacio, Linares, Nuevo León. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. Vol 67 (3) 387-400.
- Chagas A; Webb G; Burne R y Southam G. 2016. Modern lacustrine microbialites: towards a synthesis of aqueous and carbonate geochemistry and mineralogy. *Earth-Science reviews* 162: 338-363.
- Cohen Y. 1989. Photosynthesis in cyanobacterial mats and its relation to the sulfur cycle: a model for microbial sulfur interactions, In: Y. Cohen and E. Rosenberg (eds.) *Microbial Mats – Physiological Ecology of Benthic Microbial Communities*. ASM, Washington, DC, pp. 22–36.
- Collin P; Kershaw S; Tribouvillard N; Forel M y Crasquin S. 2015. Geochemistry of postextinction microbialites as a powerful tool to assess the oxygenation of shallow marine water in the immediate aftermath of the end-Permian mass extinction. *International Journal of Earth Sciences*, 104, 1025-1037.
- Cortés E. 2016. Cianoprocariontes de microbialitas de lagos cráter de Guanajuato, México. Tesis de maestría. Facultad de ciencias Biológicas-UNAM. 126p.
- Couradeau E; Benzerara K; Moreira D; Gerard E; Kazmierczak 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): e28767
- Couradeau E., Benzerara K., Estéve I., Moreira D., Tavera R. y López-García P. 2013. Cyanobacterial calcification in modern microbialites at the submicrometer-scale. *Biogeosciences*, ISSN: 1726-4170, 10: 5255 - 5266.

- Dadheech P; Krienitz L; Kotut K; Ballot A y Casper P. 2009. Molecular detection of uncultured cyanobacteria and aminotransferase domains for cyanotoxin production in sediments of different Kenyan lakes. *FEMS Microbiol Ecol* 68: 340–350.
- Decho A. 1990. Microbial exopolymer secretions in ocean environments: their role(s) in food webs and marine processes. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 28, 73-154.
- Decho A. 2000. Exopolymer microdomains as a structuring agent for heterogeneity within microbial biofilms. En: Riding R y Awramik S (Eds) *Microbial Sediments*. Springer, pp. 9 - 15.
- Decho A; Visscher P y Reid R. 2005. Production and cycling of natural microbial exopolymers (EPS) within a marine stromatolite. *Palaeogeography, Palaeoclimatology Palaeoecology* 219: 71– 86.
- Dinger E; Hendrickson D; Winsborough B; Marks J. 2006. Role of fish in structuring invertebrates on stromatolites in Cuatro Ciénegas, México. *Hydrobiologia* 563: 407-420.
- Domínguez-Escobar J; Beltrán Y; Bergman B; Díez B; Ininbergs K; Souza V y Falcón L I. 2011. Phylogenetic and molecular clock inferences of cyanobacterial strains within Rivulariaceae from distant environments. *FEMS microbiology letters*, 316(2), 90-99.
- Douglas S y Beveridge T. 1998. Mineral formation by bacteria in natural microbial communities. *Fems. Microbiol. Ecol.* 26: 79–88
- Dunn J. 1953. The origin of the deposits of tufa in Mono Lake. *Journal of Sedimentary Petrology* 23: 18-23.
- Dupraz C y Visscher P. 2005. microbial lithification in marine stromatolites and hypersaline mats. *Trends Microbiol* (13): 429 – 438
- Dupraz C; Visscher P; Baumgartner L y Reid R. 2004. Microbe-mineral interactions: early CaCO₃ precipitation in a Recent hypersaline lake (Eleuthera Islands, Bahamas). *Sedimentology* 51: 745–765.
- Dupraz, C; Reid P; Braissant O; Decho A; Norman S y Visscher P. 2009. Processes of carbonate precipitation in modern microbial mats. *Earth-Science Reviews*, 96,141-162.
- Dupraz C; Reid P y Visscher P. 2011. Microbialites modern. En: Reitner e Thiel (eds). *Enciclopedia of Geobiology*. Enciclopedia of earth science. Springer 617-635.
- Escalante I. 2014. Cianobacterias en un cultivo de arroz (*Oryza sativa* L.) en Cuautla, Morelos. Tesis (Maestría en Ciencias, especialista en Edafología). Colegio de Postgraduados. 50p.
- Falcón LI; Escobar-Briones E y Romero D. 2002. Nitrogen fixation patterns displayed by cyanobacterial consortia in Alchichica crater-lake, Mexico. *Hydrobiologia* 467 (1): 71-78.
- Falcón LI; Cerritos R; Eguiarte L; Souza V. 2007. Nitrogen Fixation in Microbial Mat and Stromatolite Communities from Cuatro Ciénegas, México. *Microbial Ecology*, 54: 363-373

- Feldmann M. 1995. Controls on stromatolite formation: a comparative study of modern stromatolites from the Bahamas with Messinian examples from Southeast Spain. PHD thesis. ETH Zurich
- Ferris F; Fratton C; Gerits J; Schultze-Lam S y Sherwood L. 1995. Microbial precipitation of a strontium-calcite phase at a groundwater discharge zone near Rock Creek, British Columbia, Canada. *Geomicrobiology journal* Vol. 13: 57-67
- Ferris F; Thompson J y Beveridge T. 1997. Modern freshwater microbialites from Kelly lake, British Columbia, Canada: *Palaios* V. 12: 213-219.
- Fowler A. 2011. Stromatolitic Knobs in Storrs Lake, San Salvador, Bahamas: Insights into Organomineralization. Master of Science Thesis. University of Connecticut. 157p
- Gaiser E, La Hée J, Tobias F y Wachnicka A. 2010. *Mastogloia smithii* var. *lacustris* Grun. A structural engineer of calcareous mats in karstic subtropical wetlands. *Proceedings of the academy of natural sciences of Philadelphia*. 160: 99-112.
- García ME. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de México. Quinta edición. Ed García ME, México 217p.
- Garrett P. 1970. Phanerozoic stromatolites: Noncompetitive ecologic restriction by grazing and burrowing animals: *Science* 169: 171-173.
- 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* ISSN: 1751-7362.
- Gerdes G. 2010. What are a microbial mats? En: Seckbach J Y Oren A. *Microbial mats: modern and ancient microorganisms in stratified systems*. The Hebrew University of Jerusalem Israel. Springer p 5 – 25.
- Gischler E; Gibson M y Oschmann W. 2008. Giant Holocene freshwater microbialites, Laguna Bacalar, Quintana Roo, Mexico: *Sedimentology*, v. 55, p. 1293 – 1309.
- Glunk C; Dupraz C; Braissant O; Gallagher K; Verrecchia E y Visscher P. 2011. Microbially Mediated Carbonate Precipitation in a Hypersaline Lake, Big Pond (Eleuthera, Bahamas). *Sedimentology*, 58, 720-738.
- Golubic S. 1983. Stromatolites, fossil and recent, a case history. En: Westbroek P y De Jong, E.W. (eds). *Biom mineralization and biological metal accumulation*: Dordrecht D. Reidel Publishing Company. 313-326.
- Goh F; Allen M; Leuko S; Kawaguchi T; Decho A; Burns B y Neilan B. 2009. Determining the specific microbial populations y their spatial distribution within the stromatolite ecosystem of Shark Bay. *ISME Journal* 3: 383–396.

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. (comp.), Manual de herbario, México, Consejo nacional de la Flora de México, A.C., pp. 47-54.

González-Guerrero P. 1946. Revisión crítica de las cianofíceas españolas de agua dulce. Anales Inst. Bot. Cavanilles 4:241-311. En: Álvarez M y Gallardo T. 1988. Catálogo de las algas continentales españolas V. Cyanophyceae. Acta Botánica Malacitana 13: 53-76.

Horodyski R; Bloeser B y Vonder Haar S. 1977. Laminated algal mats from a coastal lagoon, Laguna Mormona, Baja California, Mexico. Journal of Sedimentary Petrology 47: 680-696.

Johansen D.A. 1940. Plant microtechnique. Mc Graw-Hill. New York. 523p.

Jones B. 2010. Microbes in caves: agents of calcite corrosion and precipitation. En: Pedley H.M. & Rogerson M. (Eds) Tufas and Speleothems: Unravelling the Microbial and Physical Controls. Geological Society, London, Special Publications. 336: 7–30.

Kalkowsky E. 1908. Oolith und Stromatolith im norddeutschen Buntsandstein. Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, 60, 68-125. En: Bouton, 2016. Facteurs de contrôle extrinsèques des dépôts microbiens récents en domaine de transition continental-marin. Thèse Pour l'obtention du grade de Docteur Université De Bourgogne.

Kamennaya N; Ajo-Franklin C; Northen T y Jansson C. 2012. Cyanobacteria as biocatalysts for carbonate mineralization. Minerals 2: 338 – 364.

Kawaguchi T y Decho A. 2000. Biochemical characterization of cyanobacterial extracellular polymers (EPS) from modern marine stromatolites (Bahamas). Prep Biochem Biotechnol 30: 321–330

Kazmierczak 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:1-28.

Kempe S; Kazmierczak J; Landmann G; Konuk T; Reimer A y Lipp A. 1991. Largest known microbialites discovered in Lake Van, Turkey. Nature 349: 605–608

Kennard J y James N. 1986. Thrombolites and stromatolites: Two distinct types of microbial structures. Palaios 1(5): 492-503

Komárek J. 2013. Cyanoprokaryota 3. Teil: Heterocytous Genera. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Budel B; Gartner G; Krienitz L; Schagerl M (eds). Springer Verlag Berlin Heidelberg. 1130p.

Komárek J y Anagnostidis K. 1999. Cyanoprokaryota 1. Teil: Chroococcales. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 548p

Komárek J y Anagnostidis K. 2005. Cyanoprokaryota 2. Teil: Oscillatoriales. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Budel B; Krienitz L; Gartner G; Schagerl M (eds). Elsevier GmbH, München. 756p.

Komárek J y Komárková-Legnerová J. 2007. Taxonomic evaluation of the cyanobacterial microflora from alkaline marshes of northern Belize. 1. Phenotypic diversity of coccoid morphotypes. *Nova Hedwigia* 84: 65-111.

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

Komárek J y Novelo E. 1994. Little known tropical *Chroococcus* species. *Preslia* 66: 1-21.

Krammer K y Lange-Bertalot H. 1986. Bacillariophyceae 1. Teil: Naviculaceae. En: Ettl H; Gerloff J; Heynig H; Mollenhaer D (Eds). Süßwasserflora von Mitteleuropa. Gustav Fischer, Stuttgart. 876 p.

Krammer K y Lange-Bertalot H. 1988. Bacillariophyceae 2. Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. En: Ettl H; Gerloff J; Heynig H; Mollenhaer D (Eds). Süßwasserflora von Mitteleuropa. Gustav Fischer, Stuttgart. 576 p.

Krumbein W; Brehm U; Gorbushina A; Levit G y Palinska K. 2003. Biofilm, biodictyon and biomat – biolaminites, oolites, stromatolites – geophysiology, global mechanism and parahistology, En: Krumbein W; Paterson D y Zavarzin G (eds.) *Fossil and Recent Biofilms*. Kluwer, Dordrecht 1–27

Last W y Vance R. 2002. The Holocene history of Oro Lake, one of the western Canada's longest continuous lacustrine records. *Sedimentary Geology* 148, 161-184.

Last F; Last W y Halden M. 2010. Carbonate microbialites and hardgrounds from Manito Lake, an alkaline, hypersaline lake in the northern Great Plains of Canada. *Sedimentary Geology* 225: 34-49.

Laval B; Cady S; Pollack J; McKay C; Bird J; Grotzinger J; Ford D y Bohm H. 2000. Modern freshwater microbialite analogues for ancient dendritic reef structures. *Nature* 407 626–629.

Lepot K; Benzerara K; Brown GE y Philippot P. 2008. Microbially influenced formation of 2,724-million-year-old stromatolites. *Nat Geosci* 1: 118-121.

Ley R; Harris J; Wilcox J; Spear J; Miller S; Bebout B; Maresca J; Bryant D; Sogin M y Pace N. 2006. Unexpected diversity and complexity of the Guerrero Negro hypersaline microbial mat. *Applied Environmental Microbiology* 72: 3685 - 3695.

Lippmann F. 1973. *Sedimentary carbonate minerals*. Springer-Verlag, Berlin. 228p

Macek M; Vilaclara G y Lugo A. 1994. Changes in protozoan assemblage structure and activity in a stratified tropical lake. *Marine Microbial Food Webs* 8: 235–249.

Macek M; Vilaclara G; Lugo A y Alcocer J. 2007. *El lago Atexcac. Las aguas interiores de México: conceptos y casos*. AGT editor. Primera edición. México.

Melack J. 1984. Amazon floodplain lakes: shape, fetch and stratification. Verh. International Verein Limnology, Stuttgart. V 22 p1278 – 1282.

Meybeck M. 1995. Global distribution of lakes. 2 ed. Springer – Verlag Berlin. 334p

Negendank J; Emmermann R; Krawczyk R; Mooser F; Tobschall H y Werle D. 1985. Geological and geochemical investigations on the Eastern Transmexican Volanic Belt. Geof. Int. Vol 24 (4): 477- 575.

Neilan B; Burns B; Relman D y Lowe D. 2002. Molecular identification of cyanobacteria associated with stromatolites from distinct geographical locations. Astrobiology 2: 271 - 280.

Novelo E. 2012. Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán. Bacillariophyta Hustedt. Instituto de biología UNAM. 230p

Novelo E y Tavera R. 2011. Un panorama gráfico de las algas de agua dulce de México. Hidrobiológica 21(3): 333-341.

Novelo E; Tavera R e Ibarra C. 2007. Bacillariophyceae from Karstic Wetlands in México. Bibliotheca Diatomologica. Band 54. J. Cramer, Berlin Stuttgart. 136p.

Oren A. 2010. Mats of filamentous and unicellular cyanobacteria in hypersaline environments. En: Seckbach J Y Oren A. Microbial mats: modern and ancient microorganisms in stratified systems. The Hebrew University of Jerusalem Israel. Springer p 389 – 400.

Osorio K. 2007. Comunidades algales asociadas a la formación de oncolitos en la Huasteca, San Luís Potosí. Tesis Biología. UNAM. 60p.

Pace A; Bourillot R; Bouton A; Vennin E; Galaup S; Bundeleva I; Patrier P; Dupraz C; Thomazo C; Sansjofre P; Yokoyama Y; Franceschi M; Anguy Y; Pigot L; Virgone A y Visscher P. 2016. Microbial and diagenetic steps leading to the mineralisation of Great Salt Lake microbialites. Scintific Reports 6 31495.

Pentecost A. 1989. Growth and calcification of *Calothrix*-dominated oncolites from Northern England. En: Crick R (ed). Origin, evolution and modern aspects of biomineralization in lower plants and animals. New York, 443-454.

Pentecost A y Bauld J. 1988. Nucleation of calcite on the sheaths of cyanobacteria using a simple diffusion cell. Geomicrobiol J 6: 129-135.

Prieto C; Valencia E y Santoyo G. 2018. Microbial mat ecosystems: structure types, functional diversity and biotechnological application. Electronic Journal of Biotechnology 31: 48-56.

Ramírez-García P y Novelo A. 1984. La vegetación acuática vascular de seis lagos cráter del estado de Puebla, México. Bol. Soc. Bot. Méx 46: 75 - 88.

Raven J; Giordano M; Beardall J y Maberly S. 2012. Algal evolution in relation to atmospheric CO₂: Carboxylases, carbon-concentrating mechanisms and carbon oxidation cycles. *Philos. Trans. B.* 367: 493–507

Reid P; Dupraz C; Visscher P y Sumner D. 2003. Microbial processes forming marine stromatolites: microbe-mineral interactions with a three-billion-year rock record. En: Krumbein W; Paterson D y Zavarzin G (Eds.). *Fossil and Recent Biofilms. A Natural History of Life on Earth.* SPRINGER-SCIENCE+BUSINESS MEDIA B.V, 103–118.

Remis J; Costerton J y Auer M. 2010. Biofilms: structures that may facilitate cell-cell interactions. *ISME Journal* 4: 1085-1087

Riding R. 2000. Microbial carbonates: the geological record of calcified bacterial-algal mats and biofilms. *Sedimentology* 47(s1):179-214.

Riding R. 2006. Cyanobacterial calcification, carbon dioxide concentrating mechanisms, and Proterozoic-Cambrian changes in atmospheric composition. *Geobiology* 4: 299 -316.

Saghai A; Zivanovic Y; Zeyen N; Moreira D; Benzerara K; Deschamps P; Bertolino P; Ragon M; Tavera R; López-Archilla A y López-García P. 2015. Metagenome-based diversity analyses suggest a significant contribution of non-cyanobacterial lineages to carbonate precipitation in modern microbialitas. *Frontiers on microbiology* 6.

Schindelin J; Arganda-Carreras I; Frise E; Kaynig V; Longair M; Pietzsch T; Preibisch S; Rueden C; Saalfeld S; Schmid B; Tinevez J, White D; Hartenstein V; Eliceiri K; Tomancak P y Cardona A. 2012. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nature Methods* 9 (7) 676–682

Schopf J. 2014. Geological evidence of oxygenic photosynthesis and the biotic response to the 2400-2200 Ma “Great Oxidation Event”. *Biochemistry (Moscow)*, 79, 165-177.

Schopf J; Kudryavtsev A; Czaja A y Tripathi A. 2007. Evidence of Archean life: Stromatolites and microfossils. *Precambrian Res.*, 158, 141-155.

Shapiro R. 2000. A comment on the systematic confusion on thrombolites. *Palaios*, 15, 166-169.

Siqueiros-Beltrones D; Argumedo-Hernández U y Hernández-Almeida O. 2013. Diagnósis prospectiva sobre la diversidad de diatomeas epilíticas en la laguna Bacalar, Quintana Roo, México. *Rev. Mex. Biodiv.* vol.84 no.3

Souza-Egipsy V, Wierzchos J, Ascaso C y Neilson K. 2005. Mg-silica precipitation in fossilization mechanisms of sand tufa endolithic microbial community, Mono Lake (California). *Chem Geol* 217 (1-2): 77–87.

Stal L. 2000. Microbial mats and stromatolites. En: Whitton B y Potts M (eds.). *The Ecology of Cyanobacteria. Their Diversity in Time and Space.*

- Starmach K. 1972. Chlorophyta III. En: Starmach K. y Sieminska J. (eds.). Flora Slodkowodna Polski. Vol. 10. Ed. Naukowe. Krakow. 750p.
- Stoermer E y Julius M. 2003. Centric Diatoms. Wehr J y Sheath R (Eds) Freshwater algae of North America. Ecology and classification. Academic Press. Elsevier Science USA
- Stolz JF. 2000. Structure of Microbial Mats and Biofilms. Browne Robert E. Riding and Stanley M. Awramik, (eds.) Berlin; New York: Springer.
- Stumm W y Morgan J. 1996. Aquatic Chemistry. New York: Wiley, 1022 pp
- Tavera R y Komárek J. 1996. Cyanoprokaryotes in the volcanic lake of Alchichica, Puebla State, México. Algological Studies 83: 511-538.
- Tavera R; Novelo E y López S. 2013. Cyanoprokaryota (Cyanobacteria) in karst environments in Yucatán, México. Botanical Sciences 91 (1): 1-26
- Thompson J y Ferris F. 1990, Cyanobacterial precipitation of gypsum, calcite, and magnesite from natural alkaline lake water. Geology 18: 995-998.
- Underwood G. 2006. Exopolymers (extracellular polymeric substances) in diatom dominated marine sediment biofilms. En: Seckbach J y Oren A (Eds). Microbial mats. Modern and ancient microorganisms in stratified systems. Springer, 289 – 300.
- Valdespino-Castillo P; Hu P; Merino-Ibarra M; López-Gómez L; Cerqueda-García D; González-De Zayas R; Pi-Puig T; Lestayo J; Holman H; Falcón L. 2018. Exploring biogeochemistry and microbial diversity of extant microbialites in Mexico and Cuba. Frontiers in Microbiology, 9 (510).
- Van Kranendonk MJ; Philippot; Lepot K; Bodorkos S y Pirajno F. 2008. Geological setting of Earth's oldest fossils in the ca. 3.5 Ga Dresser Formation, Pilbara Craton, Western Australia. Precambrian Res 167: 93-124.
- Vasconcelos C; Warthmann R; McKenzie J; Visscher P; Bittermann A y van Lith Y. 2006. Lithifying microbial mats in Lagoa Vermelha, Brazil: modern Precambrian relics? Sedimentary Geology 185 (3–4) 175–183.
- Vilaclara G; Chávez, M; Lugo A; González H y Gaytan M. 1993. Comparative description of crater-lakes basic chemistry in Puebla State, Mexico. VerhandlungenInternationale Vereinigung fur Theoretische und AngewandteLimnologie 25: 435 440.
- Visscher P y Stolz J. 2005. Microbial mats as bioreactors: populations, processes, and products. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 219, 87-100.
- Vizuet L. 2015. Evaluación de la composición del procarioplancton durante el fenómeno de emblanquecimiento “whiting event” en el lago volcánico Atexcac, estado de Puebla. Tesis Lic. En Biología. UNAM. 69p

Wachendorfer V; Krumbein W y Schellnhuber H. 1994. Bacteriogenic porosity of marine sediments – a case of biomorphogenesis of sedimentary rocks En: W.E. Krumbein, D.M. Paterson and L.J. Stal (eds.) Biostabilization of Sediments. Bibliotheks Informationssystem BIS, Oldenburg, pp. 203–220.

Wade B y García-Pichel F. 2003. Evaluation of DNA extraction methods for molecular analyses of microbial communities in modern calcareous microbialites. *Geomicrobiology journal* 20: 549-561.

Winsborough B. 2000. Diatoms and Benthic Microbial Carbonates. Browne Robert E. Riding and Stanley M. Awramik, (eds.) Berlin; New York: Springer.

Winsborough B y Golubic S. 1987. The Role of Diatoms in Stromatolite Growth. Examples from Modern Fresh-Water Settings. *J Phycol* 23: 195-201.

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. *Front. Earth Sci.* 3:64.

Zeyen N; Daval D; Lopez-Garcia P; Moreira D; Gaillardet J y Benzerara K. 2017. Geochemical conditions allowing the formation of modern lacustrine microbialitas. *Procedia Earth and Planetary Science* 17: 380 – 383.