

Lej.
18



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE QUIMICA

C I A N O B A C T E R I A S .
SU IMPORTANCIA EN COMUNIDADES MICROBIANAS

**TRABAJO MONOGRAFICO DE ACTUALIZACION
M A N C O M U N A D O**

**QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
QUIMICO FARMACEUTICO BIOLOGO
P R E S E N T A N :
MARIA DE LOS ANGELES CEÑAL VALLINES
MARTHA ALICIA ESPINOSA MORENO**

MEXICO, D. F.

1989

FALLA DE ORIGEN



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 está 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.

C I A N O B A C T E R I A S

SU IMPORTANCIA EN COMUNIDADES MICROBIANAS

I N D I C E

	Página
INTRODUCCION	
I GENERALIDADES	
1. Morfología	1
2. Organización celular	6
3. Condiciones de cultivo	12
II SUBGRUPOS DE CIANOBACTERIAS	15
III METABOLISMO	23
1. Fotosíntesis	23
2. Metabolismo alternativo de energía	31
3. Fijación de nitrógeno	33
IV ESTRUCTURA Y FUNCIONAMIENTO DE LA COMUNIDAD MICROBIANA	38
1. Generalidades	38
2. Formación del tapete microbiano	44
3. Descripción de diferentes comunidades microbianas	
a. Lagos con capa de hielo permanente	45
b. Lagos con ambiente semiárido e insignificante entrada de agua continental	46
c. Manantiales termales	49
d. Zonas hipersalinas	52
e. Pozas de concentración de sal	53
f. Lago Solar: Golfo de Eilat, Israel	55
4. Estromatolitos	61
a. Distribución de tapetes y estromatolitos	65
5. Métodos de estudio	67
RESUMEN	
CONCLUSIONES	
BIBLIOGRAFIA	
GLOSARIO	

INTRODUCCION

El presente trabajo es una revisión bibliográfica sobre generalidades de -- cianobacterias y su importancia en las comunidades microbianas o también -- llamadas tapetes microbianos por la singular característica de formar ciertas estructuras en la superficie béntica del agua.

Las cianobacterias representan a uno de los subgrupos de bacterias Gram negativas más grande y más ampliamente distribuido. Estas fueron consideradas como una división de las algas, con el nombre de algas azul-verdes o -- ciano-bacterias, por sus propiedades fotosintéticas.

Los tapetes microbianos son un ecosistema miniatura, extraordinariamente dinámico y complejo, que se establece en superficies bénticas formando estructuras cohesivas y frecuentemente laminadas con un potencial de preservación variable. Los tapetes microbianos por sus dimensiones son ideales para utilizarlos como un ecosistema modelo y realizar estudios en ellos.

La frecuencia tan elevada con la que las cianobacterias se presentan en los tapetes microbianos, nos condujo a revisar brevemente la diversidad de este grupo de eubacterias Gram negativas, que llevan a cabo la fotosíntesis oxigénica además de realizar otros tipos de metabolismo como la fijación de nitrógeno, fotosíntesis anoxigénica y metabolismo heterotrófico.

Se describirán diferentes tapetes microbianos estudiados en varios sitios. La selección de estas zonas, se basó en las condiciones ambientales tan diferentes que presentan. Los tapetes microbianos son un fenómeno biológico muy antiguo que se ha asociado con el registro de vida más viejo en la tierra. El estudio detallado de los cambios en la materia orgánica a través del tiempo, nos permite entender el proceso de formación y reconstrucción de un fósil.

Debido a lo anterior, se realizan estudios de los tapetes microbianos a través del registro fósil, pudiendo probar y confirmar su presencia por medio de estructuras laminadas en rocas sedimentarias denominadas estromatolitos.

Una de las aplicaciones que presentan los tapetes microbianos es en las salinas, ya que éstas aumentan la absorción de la radiación solar y con ello se incrementa la tasa de evaporación favoreciéndose así la obtención del producto. Los tapetes también permiten que la sal sea cosechada sin contaminantes por su alta capacidad de atrapar partículas suspendidas.

Con el fin de tener una visión más amplia sobre el mundo de las cianobacterias y su importancia en las comunidades microbianas los objetivos de este trabajo son los siguientes:

- Revisar la participación de las cianobacterias en comunidades denominadas tapetes microbianos, estudiando sus características morfológicas y su organización celular.
- Describir las condiciones de crecimiento y los medios de cultivo más adecuados para el desarrollo de las cianobacterias.
- Mencionar los diferentes subgrupos que conforman a las cianobacterias, así como su diversidad metabólica.
- Estudiar el fenómeno biológico llamado tapete microbiano. Comprender las características de éstos como modelo de ecosistema, conociendo su funcionamiento y las consecuencias de las variaciones a lo largo del tiempo.
- Describir los diferentes tipos de tapetes localizados en diversas condiciones ambientales, mencionando a los microorganismos predominantes en los mismos.
- Apreciar el significado geobiológico de los tapetes microbianos, lo que nos permite comprender los pasos iniciales de la vida en el planeta Tierra.

GENERALIDADES

1. MORFOLOGIA

Las cianobacterias son un grupo de procariotes que presentan diversas estructuras. Se caracterizan por ser microorganismos Gram negativos que llevan a cabo el fenómeno de fotosíntesis oxigénica además de efectuar otros tipos de metabolismo. (91)

Cuadro 1. DIFERENCIAS GENÉTICAS Y CITOPASMICAS ENTRE EUCARIOTES Y PROCARIOTES. (92)

CARACTERISTICAS	EUCARIOTES	PROCARIOTES	
		BACTERIAS	CIANOBACTERIAS
DIFERENCIAS GENÉTICAS			
Membrana rodeando al nucleoplasma	+	-	-
Presencia de nucleolo	+	-	-
Mitosis	+	-	-
DNA mitocondrial (y cloroplasto en fotótrofos)	+	-	-
<u>Mecanismos de recombinación genética</u>			
Fusión gamética	+	-	-
Formación de diploides parciales por transferencia unidireccional de DNA	-	+	?
DIFERENCIAS CITOPASMICAS			
Reticulo endoplásmico	+	-	-
Aparato de Golgi	+	-	-
Lisosomas	+	-	-
Mitocondria	+	-	-
Cloroplastos	v ^a	-	-
Ribosomas:			
citoplásmicos	80s	70s	70s
organelar ^b	70s	-	-
Peptidoglicana en pared celular ^c	-	+	+

a restringido a eucariotes fotótrofos.

b restringido a mitocondria y cloroplasto.

c excepto Mollicutes (microorganismos sin pared celular).

Las cianobacterias representan a uno de los subgrupos de bacterias Gram negativas más grande y más ampliamente distribuido, además de ser estructuralmente el más complejo. (33, 79, 91)

Las cianobacterias fueron consideradas como una división de las algas, con el nombre de algas azul-verdes o cianobacterias por sus propiedades fotosintéticas. Sin embargo en 1960, las diferencias fundamentales en la organización celular entre procariotes y eucariotes llevó a clasificar a las cianobacterias dentro del grupo de bacterias Gram negativas por sus características de estructura y composición química de la pared celular.

Sus propiedades son típicamente procarióticas. Aunque los organismos definidos como bacterias son muy diversos, tienen una característica unificadora; la estructura de la célula procariótica. (Cuadro 1)

El uso frecuente del nombre de alga azul-verde o cianofita en lugar de cianobacteria da una falsa impresión acerca de la naturaleza biológica de las mismas.

Estos microorganismos presentan o contienen los requerimientos nutricionales más simples, pueden crecer expuestos a la luz en un medio mineral, en presencia de aire, usando bióxido de carbono como fuente de carbono, agua - como donador de electrones y N_2 como fuente de nitrógeno.

Las cianobacterias se dividen taxonómicamente en dos grandes grupos: cianobacterias unicelulares y filamentosas; algunas presentan movilidad de tipo deslizante.

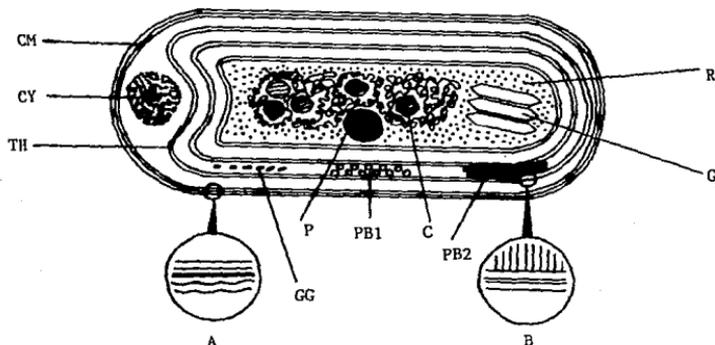
Las cianobacterias unicelulares pueden presentarse como células esféricas, ovoides o cilíndricas y permanecer aisladas o formando colonias. Su forma de reproducción puede ser: (33, 79)

- Fisión binaria en uno o más planos.
- Gemación.
- Fisión múltiple caracterizada por formar unas células pequeñas llamadas baecitos.
- Fisión binaria y múltiple pudiendo presentar una o varias cubiertas o envolturas mucilaginosas.

Las cianobacterias filamentosas están constituidas por cadenas de células que forman una estructura multicelular llamada tricoma. El tricoma es rec-

to o curvado y en él todas las células vegetativas pueden ser idénticas o bien presentar algunas células diferenciadas llamadas heterocistos, acinetos y hormogonios. (36, 46, 75, 86)

En la figura 1 se observa el esquema de la célula vegetativa de una cianobacteria. (91)



CELULA VEGETATIVA DE CIANOBACTERIAS

CM	Membrana celular	C	Carboxisoma, rodeado por el nucleoplasma
TH	Tilacoide	A	Vista de la membrana externa, capas de peptidoglicanas y la membrana celular
Pb1 y Pb2	Ficobiliproteínas	B	Parte del tilacoide con sus ficobilisomas
GG	Gránulos de glucógeno	R	Ribosomas 70S
CY	Gránulos de cianoficina		
P	Gránulos de polifosfato		
G	Vesículas de gas		

Las células vegetativas se presentan en forma rectangular, discoidal o cilíndrica las cuales pueden o no estar separadas por constricciones profundas entre sí. El protoplasto de una célula vegetativa de cianobacterias está rodeado por una pared que presenta dos capas homólogas en estructura y composición con la de otros procariontes Gram negativos. Con siste en una capa interna y una externa formando una fina estructura de una membrana única. La membrana celular (plasmalema) es muy simple.

Las cianobacterias filamentosas crecen por división celular intercalar en sólo uno o en más de un plano. La reproducción puede darse por:

- Rompimiento intercelular o transcelular del tricoma.
- Liberación de pequeños fragmentos del tricoma llamados hormogonios.
- Germinación de acinetos.

Los tricomas pueden estar envueltos por una cubierta mucilaginoso laxa o -- firme, presentando algunos movilidad. (79, 80) Algunas cianobacterias -- presentan procesos de diferenciación celular y generan así heterocistos, -- acinetos y hormogonios.

a. Heterocisto

Los heterocistos se distinguen de las células vegetativas por tres propiedades estructurales microscópicas:

- Están envueltos por una capa gruesa externa.
- Están débilmente pigmentados.
- Contienen cerca de cada unión con una célula vegetativa un gránulo refráctil muy notable.

Los heterocistos son células especializadas que se producen bajo condiciones de agotamiento de nitrógeno combinado por la transformación gradual de ciertas células vegetativas adquiriendo la capacidad fisiológica de fijar nitrógeno bajo condiciones aerobias. Todas las nitrogenasas, independientemente de su fuente biológica, son rápidamente desnaturalizadas de forma irreversible por la exposición in vitro a oxígeno molecular. (91) El heterocisto juega un papel muy importante en la fijación aeróbica de nitrógeno, facilita el mantenimiento de la nitrogenasa en su forma activa sirviendo como el sitio de fijación de nitrógeno dentro del tricoma. (46, 111)

La diferenciación celular es acompañada por la síntesis de una pared gruesa formada por una capa laminada interna, una capa homogénea central y una capa fibrosa externa formadas por glucolípidos y polisacáridos.

Los tilacoides son reorganizados y se concentran cerca de los polos de la célula. Se presenta la formación de un cuello tubular y conexiones polares especializadas en los puntos donde el heterocisto se une a las células vegetativas.

HETEROCISTO DE CELULA CIANOBACTERIANA

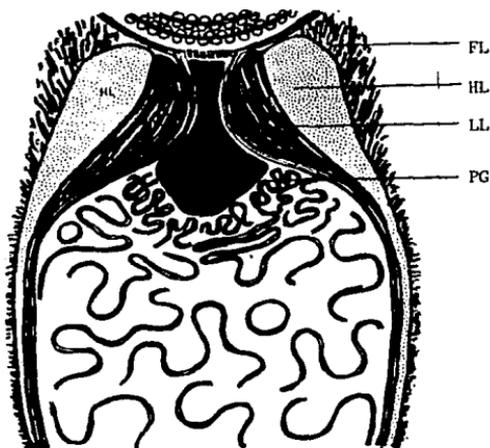


Figura 2. Conexiones polares a una célula vegetativa adyacente (parte superior) por medio de una serie de poros finos. (91)

PG Gránulo polar de cianoficina	FL Capa fibrosa
HL Capa homogénea	LL Capa laminada

El cuello del heterocisto se llena de una inclusión compuesta de cianoficina que se le da el nombre de estructura refráctil o gránulo polar. El heterocisto maduro tiene un contenido casi normal de clorofila *a* y carotenoides - pero está desprovisto de ficobiliproteínas.

El heterocisto es resistente a la lisozima la cual presenta la capacidad de lizar a las células vegetativas, son también resistentes al rompimiento por ultrasonido. Esta resistencia es mayor que la que presentan las células vegetativas.

Los heterocistos conservan la actividad del fotosistema I y carecen del fo-

tosistema II y de la ribulosa 1-5 bifosfato carboxilasa oxigenasa, por lo que no fijan bióxido de carbono ni producen oxígeno.

b. Acineto

Los acinetos son formas de resistencia de algunas cianobacterias filamentosas, células especializadas o esporas, que se producen bajo condiciones adversas por la transformación de una célula vegetativa. Durante el proceso de diferenciación, la célula incrementa varias veces su tamaño, acumula grandes reservas de cianoficina y glucógeno y forma una especie de cápsula extracelular gruesa y elaborada que rodea completamente al acineto maduro. La actividad fotosintética y biosintética son reducidas y casi cesan. La actividad respiratoria permanece relativamente elevada.

Los acinetos pueden permanecer viables por varios años por lo que su formación y germinación tienen un papel muy importante en la sobrevivencia de cianobacterias. (33, 49, 75)

c. Hormogonio

Los hormogonios son una porción de células vegetativas del tricoma que se diferencian mostrando un tamaño más pequeño siendo móviles o formando vacuolas de gas. Tienen la capacidad de crecer y producir un tricoma nuevo por lo que se les considera formas de reproducción. (30)

2. ORGANIZACION CELULAR

Las cianobacterias tienen características que nos permiten diferenciarlas tanto de las plantas o algas que hacen fotosíntesis oxigénica pero que son eucariotes, como de las bacterias fotótrofas verdes o púrpuras que son procariontes pero sólo realizan fotosíntesis anoxigénica.

Los cuadros 2 y 3 indican las diferentes características del proceso de la fotosíntesis en bacterias fototróficas, así como el sistema fotoquímico y su localización.

Cuadro No 2

BACTERIAS FOTOTROPICAS

PROCESO METABOLICO	GRUPO TAXONOMICO	PIGMENTOS ASOCIADOS CON CONVERSION DE ENERGIA (Centros de reacción y sist transp electrones)	PRODUCTO(S) DE LA CONVERSION	FUENTE DE CARBONO	DONADOR DE ELECTRONES
FOTOSINTESIS ANOXIGENICA	BACTERIAS PURPURAS	BACTERIOCLOROFILA a ó b	ATP	ORGANICA y/o	H ₂ , H ₂ S, S
	BACTERIAS VERDES	BACTERIOCLOROFILA a	ATP	CO ₂	H ₂ , H ₂ S, S
FOTOSINTESIS OXIGENICA	CIANOBACTERIAS ^a	CLOROFILA a	ATP + NADPH	CO ₂	H ₂ O

^aAlgunas cianobacterias pueden llevar a cabo fotosíntesis oxigénica facultativamente, usando H₂S como un reductante de CO₂. (93)

Cuadro No. 3

SISTEMA FOTOQUIMICO Y LOCALIZACION

FOTOSINTETICAS	PIGMENTO ANTENA	CENTRO DE REACCION SIST TRANSP ELECTRONES	DIAGRAMA ESQUEMATICO
BACTERIAS PURPURAS	BACTERIOCLOROFILA a ó b EN MEMBRANA CELULAR	BACTERIOCLOROFILA a ó b EN MEMBRANA CELULAR	
BACTERIAS VERDES	BACTERIOCLOROFILA c, d ó e EN EL CLOROSOMA	BACTERIOCLOROFILA a EN MEMBRANA CELULAR	
<u>CYANOBACTERIAS</u> Gloeobacter	FICOBILIPROTEINAS Y CLO- ROFILA a EN LA CAPA SUB- CORTICAL.	CLOROFILA a EN MEMBRANA CELULAR	
TODAS LAS DEMAS	FICOBILIPROTEINAS Y CLO- ROFILA a EN FICOBILISO- MAS	CLOROFILA a EN MEMBRANA TILACOIDAL	

(93)

PC Pared celular Cl Clorosoma TH Tilacoide
MC Membrana citoplásmica CS Capa subcortical PB Ficobilisoma

Dentro de las bacterias, las cianobacterias son las únicas células que presentan un sistema de unidad de membrana adicional a la membrana citoplásmica que constituye a los tilacoides. Los tilacoides son similares en estructura y función a los del cloroplasto pero no se segregan en un organelo. Sin embargo, existe un género de cianobacterias, Gloeobacter, que no presenta tilacoides. (12, 79, 80)

Los tilacoides de las cianobacterias albergan los centros de reacción y los sistemas de transporte de electrones así como a la clorofila a, pigmentos accesorios o antena y carotenoides. En la superficie citoplásmica de la membrana tilacoidal se encuentran adheridas unas estructuras protéicas llamadas ficobilisomas. Estas estructuras contienen a las ficobiliproteínas que son pigmentos accesorios o antena ligados al funcionamiento del fotosíntesis tema II. Todos los ficobilisomas están constituidos de elementos modulares que son moléculas hexaméricas de ficocianina o de ficocianina y ficoeritrina apiladas en forma coaxial en un montaje simulando bastones o cilindros que convergen sobre un eje central compuesto de aloficocianina, al cual se le puede anexas aloficocianina B que sirve de puente o enlace entre las ficobiliproteínas y la clorofila del tilacoide. (25)

Las ficobiliproteínas, cromoproteínas localizadas en los ficobilisomas, son las principales productoras de pigmentos en todas las cianobacterias. Cada ficobiliproteína está formada por dos cadenas de polipéptidos (alfa y beta) de diferentes pesos moleculares. Son las proteínas más abundantes en la célula cianobacteriana.

Todas las cianobacterias contienen por lo menos tres diferentes tipos de ficobiliproteínas: ficocianina ($\lambda_{\text{máx}}$ 620 nm), aloficocianina ($\lambda_{\text{máx}}$ 650 nm), y aloficocianina B ($\lambda_{\text{máx}}$ 670 nm). La abundancia en que se presentan es:

ficocianina > aloficocianina >> aloficocianina B

Otra ficobiliproteína sintetizada por las cianobacterias es la ficoeritrina. La ficoeritrocianina también puede estar presente pero su distribución es más restringida. (3, 27)

Los ficobilisomas también contienen proteínas sin color que actúan uniendo

a las ficobiliproteínas entre sí, así como a todos los ficobilisomas con la membrana tilacoidal.

Otra característica importante de las cianobacterias que no tienen el resto de las eubacterias es la capacidad de sintetizar lípidos poli-insaturados - que les confiere ventaja adaptativa para establecerse en ambientes con bajas temperaturas. (12, 91)

Las cianobacterias presentan inclusiones celulares algunas de las cuales -- tienen funciones de reserva. Estas estructuras cuando existe carencia de - nutrientes se acumulan como almacenes de nitrógeno (cianoficina y ficobili-proteínas), carbón y energía (glucógeno y poli-Beta-hidroxibutirato), fosfa to (cuerpos de polifosfato).

Otras inclusiones encontradas son las vacuolas de gas y los cuerpos polihédricos o carboxisomas, éstos últimos contienen a la ribulosa 1-5 bifosfato, carboxilasa oxigenasa. (30)

Como localización intracelular de las inclusiones se menciona que junto al material nuclear, en el centro de la célula, se encuentran cuerpos de poli-fosfato y carboxisomas. Los gránulos de glucógeno están dispersos entre -- los tilacoides a lo largo de toda la periferia; los cuerpos de lípidos se - encuentran entre el par de tilacoides más extremo y la membrana citoplásmica.

En las células vegetativas siempre se encuentran presentes algunas de estas inclusiones; ficobilisomas, carboxisomas, gránulos de glucógeno y gránulos de polifosfato. Los gránulos de cianoficina están presentes en muchas espe-cies, las vacuolas de gas y los gránulos de poli-Beta-hidroxibutirato se en-cuentran en pocas especies y bajo condiciones específicas. (30, 65) Los -- carboxisomas aunque presentes en todas las cianobacterias, no están en cual-quier sitio. Se encuentran tanto en células vegetativas como en acinetos , pero nunca en heterocistos, los cuales no fijan bióxido de carbono fotosin-téticamente.

Los gránulos de cianoficina se han reconocido como componentes exclusivos - de las cianobacterias. Parecían estar presentes en todas las células vege-tativas pero no se han encontrado en algunas especies. (65)

La cianoficina es un polipéptido de arginina y ácido aspártico (multi-L-arginil-poli-L-aspártico), sintetizado por medio de un mecanismo independiente de ribosomas. (33) La cianoficina se acumula en las siguientes circunstancias: carencia de luz, carencia de fósforo, carencia de azufre y en células las creciendo a bajas temperaturas.

Los gránulos de polifosfato (gránulos metacromáticos o volutina) parecen -- funcionar como fuente de fosfato para la síntesis de ácidos nucleicos y fosfolípidos. Estos gránulos pueden servir como sitio de almacén para iones metálicos y para detoxificar, si los metales se encuentran presentes en niveles tóxicos. El exceso de fosfato en el medio, favorece la formación de cuerpos de polifosfato presentándose el fenómeno de superávit de polifosfato. (84, 112)

Los cuerpos de poliglucosa, cuerpos de glucógeno o gránulos alfa son un polisacárido intracelular con muchas de las características de reserva de carbón y energía. Estos cuerpos de poliglucosa son formados cuando hay exceso de carbono, aún y cuando en el medio no haya nitrógeno. Durante los ciclos de luz-oscuridad, el glucógeno acumulado durante la fase luminosa es utilizado en la fase oscura vía el ciclo oxidativo de las pentosas fosfato.

Las vacuolas de gas están presentes en muchas cianobacterias planctónicas y son estructuras cilíndricas huecas que se les conoce como vesículas de gas. Estas vesículas están formadas por una membrana protéica rígida que engloba a un espacio lleno de gas. La membrana es porosa y permeable a estas moléculas. El contenido de la vesícula está determinado por la naturaleza de los gases disueltos en el citoplasma así como del medio externo. Las vesículas de gas son los organelos que regulan la flotabilidad y son los responsables de la migración diurna de ciertas cianobacterias planctónicas de donde de la relación vacuolas-flotabilidad puede proporcionar un mecanismo de dispersión.

Existen cianobacterias no planctónicas que producen vacuolas de gas en forma no constitutiva sino bajo cierta condición o como parte del proceso de diferenciación del hormogonio. (33, 102)

Los gránulos de poli-Beta-hidroxibutirato, lípidos de reserva de las cianobacterias, no han sido muy estudiados. Se sabe que son polímeros únicos de bacterias. (2)

Las cianobacterias tienen capacidad de tomar rápidamente los nutrientes - esenciales, acumular de manera rápida reservas y movilizar en forma controlada a las mismas en un ambiente fluctuante. (33)

3. CONDICIONES DE CULTIVO

Toda cepa de cianobacterias se mantiene bajo condiciones fotoautotróficas - en medios adecuados para su crecimiento, los que a continuación se describen: (79)

INGREDIENTES	g/l EN EL MEDIO		
	BG-11	MN	ASN-III
NaCl	-	-	25.0
MgCl ₂ ·6H ₂ O	-	-	2.0
KCl	-	-	0.5
NaNO ₃	1.55	0.75	0.75
K ₂ HPO ₄ ·3H ₂ O	0.04	0.02	0.02
MgSO ₄ ·7H ₂ O	0.075	0.038	3.5
CaCl ₂ ·2H ₂ O	0.036	0.018	0.5
Acido cítrico	0.006	0.003	0.003
Citrato de amonio férrico	0.006	0.003	0.003
EDTA	0.001	0.0005	0.0005
Na ₂ CO ₃	0.02	0.02	0.02
Traza de metales (mezcla) A5 + Co *	1ml/1	1ml/1	1ml/1
Agua de mar	-	750ml	-
Agua deionizada	1 lit	250ml	1 lit
pH después de la esterilización y enfriamiento	7.4	8.3	7.5

*Mezcla de metales traza A5 + Co:

H ₃ BO ₃	2.86	g
MnCl ₂ ·4H ₂ O	1.81	g
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	0.222	g
Na ₂ MoO ₄ ·2H ₂ O	0.390	g
CuSO ₄ ·5H ₂ O	0.079	g
Co(IO ₃) ₂ ·6H ₂ O	0.0494	g
Agua destilada	1000	ml

El medio BG-11 y su variante PG-11_o (sin NaN_3) se utilizan para cepas de agua dulce, de origen termal y para algunas aisladas de fuente marina que no presentan los requerimientos iónicos característicos de las cianobacterias marinas nativas. (91)

Todas las cepas que fijan nitrógeno aeróbicamente (por ejemplo cianobacterias con heterocisto y miembros del género unicelular Gloeothece), se mantienen en el medio BG-11_o. Cuando las cianobacterias se mantienen prolongadamente en el medio BG-11, se ha observado presencia de mutantes, las que pierden su habilidad de fijar nitrógeno aeróbicamente por la formación de heterocistos anormales o, en algunas ocasiones, por la falta de formación de éstos. Muchas cianobacterias de fuente marina no pueden crecer en el medio BG-11, aunque se les adicione 3 % de cloruro de sodio; análisis de propiedades nutricionales muestran que dichas cianobacterias (definidas como cepas marinas), han elevado sus requerimientos de sodio, cloruro, magnesio y calcio. (32, 91) La mayoría de estas cepas se mantienen en el medio MN que tiene una base de agua salada natural y se suplementa con minerales del medio BG-11 a la mitad de la concentración original. Algunas cepas marinas presentan un crecimiento pobre en el medio MN y por lo tanto se mantienen en un medio sintético de agua salada como lo es el medio ASN-III.

Pocas cepas requieren vitamina B_{12} ; para las que la presencia de la vitamina es primordial, es necesario cultivarlas en un medio apropiado que contenga 10 microgramos/l de la vitamina antes mencionada previamente esterilizada por filtración.

El medio sólido se prepara con una solución acuosa esterilizada de Difco-Bacto agar, al cual se le añade el medio mineral para dar una concentración final de 1 %. La mayoría de las cianobacterias se desarrollan bien en agar y permanecen viables más tiempo en medio sólido que en el medio líquido. Cultivos stock se desarrollan bajo iluminación continua con baja intensidad; se deben evitar las altas intensidades ya que algunas cepas (particularmente aquellas que contienen ficoeritrina) son sensibles a la luz.

Con excepción de cepas de origen termal, los cultivos stock se incuban a 25°C . Por conveniencia, las cepas termales se mantienen a 37°C , aunque esta temperatura es la más cercana al mínimo del crecimiento. Muchas ciano-

bacterias mueren cuando se encuentran a temperaturas entre los 0 a 4°C; por lo anterior los cultivos no deben ser conservados en refrigeración.

Las propiedades estructurales descritas son aquellas expuestas en cultivos_ en crecimiento fotoautotrófico en algún medio apropiado. El uso del medio_ BG-11 es esencial para caracterizar cianobacterias con heterocisto (ver sec_ ciones IV y V), ya que muchos de estos organismos no lo desarrollan cuando_ se cultivan con fuente de nitrógeno. (79)

SUBGRUPOS DE CIANOBACTERIAS

Las cianobacterias constituyen uno de los subgrupos más grandes de procariontes Gram negativos. Después de un estudio comparativo, Rippka clasificó a las cianobacterias en cinco secciones que se distinguen por su estructura - patrón particular y su forma de desarrollo. La clasificación de estos organismos fue desarrollada por ficólogos basándose en las disposiciones del Código Botánico. (79)

Las especies se distinguen principalmente por la dimensión de la célula. -- Las diferencias en estructura y forma de desarrollo de las cianobacterias - permitieron su división en cinco grandes subgrupos, (79) según podemos observar en los cuadros 4 a 9.

La sección I se compone de organismos unicelulares que se producen tanto -- por fisión binaria como por gemación; (106) las células son esféricas, cilíndricas u ovoides. Son las cianobacterias más simples estructuralmente - hablando. Las podemos observar en el cuadro No. 5.

La sección II se caracteriza por un tipo especial de reproducción: la fisión múltiple. Este tipo de reproducción no ha sido reportado en ninguna - clase de microorganismo procarionte. Las cianobacterias que conforman esta sección comparten la propiedad de tener a la célula vegetativa siempre - envuelta por una membrana fibrosa adicional que cubre a la membrana más externa. La fisión múltiple (fisión binaria rápida de una célula vegetativa dentro de una membrana fibrosa sin crecimiento), da lugar a la formación de pequeñas células esféricas reproductivas llamadas baeocitos, que son liberados por ruptura de la membrana fibrosa de la célula original. (107) El término baeocito proviene del griego que significa "célula pequeña". El número de baeocitos producidos por una célula varía entre 4 y 1000.

En la mayoría de los miembros de la sección II la síntesis de la membrana - fibrosa se detiene durante la fisión múltiple y los baeocitos al ser liberados contienen paredes compuestas sólo de peptidoglicanas.

Estos baecitos son móviles, se inmovilizan cuando aumentan de tamaño y comienza la síntesis de la membrana fibrosa. En algunos miembros de la sección II, la síntesis de la membrana fibrosa acompaña a la fisión múltiple, por lo tanto los baecitos presentan una membrana fibrosa delgada al ser liberados y son inmóviles.

Miembros del género Dermocarpa y Xenococcus se dividen solamente por fisión múltiple. El alargamiento del baecito en Dermocarpella, Myxosarcina, - - Chroococciopsis y en el grupo Pleurocapsa, es seguido por una serie de fisiones binarias resultando la formación de un agregado de células vegetativas que permanecen firmemente unidas. Alguna o todas las células del agregado liberan a los baecitos posteriormente, por medio de una fisión múltiple; ver cuadro No. 6.

La unidad estructural de las secciones III, IV y V es un filamento de células o tricoma. La elongación del tricoma va acompañado de un aumento en el número de células como resultado de repetidas divisiones intercalares. La reproducción es efectuada por el rompimiento del tricoma al azar en pequeños segmentos los cuales se distinguen del tricoma maduro por su movilidad. Ver cuadros Nos. 7, 8 y 9.

Se ha aplicado el término de hormogonio a cualquier fragmento del tricoma móvil. Este término también puede ser usado para designar filamentos móviles e inmóviles que se distinguen del tricoma parental por su tamaño, forma, vacuolas de gas o ausencia de heterocisto aún y cuando crezcan sin fuente de nitrógeno.

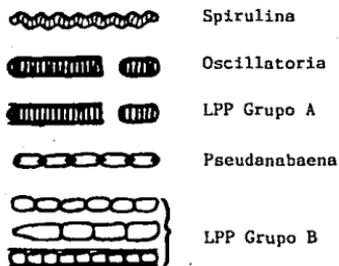
Los tricomas vegetativos de cianobacterias filamentosas se encuentran envueltos por capas mucilaginosas. Las cianobacterias de la sección III tienen un tricoma compuesto sólo de células vegetativas. La división celular ocurre sólo en un plano a lo largo del eje. Los filamentos de las cianobacterias de las secciones IV y V se distinguen de la sección III por su capacidad de diferenciación celular. En ausencia de una fuente de nitrógeno combinado, algunas células en el tricoma dan lugar a heterocistos, los que se distinguen de las células vegetativas por sus paredes gruesas, su débil pigmentación y sus gránulos polares refráctiles.

El heterocisto maduro es el sitio específico celular para la fijación de nitrógeno en condiciones aerobias. Cerca del punto de unión del heterocisto a las células vegetativas se forman gránulos polares; un heterocisto intercalado forma gránulos en cada polo mientras que un heterocisto terminal tie ne un gránulo y sólo un polo. En el tricoma maduro los heterocistos pueden ser intercalares, terminales o laterales.

Muchos miembros de las secciones IV y V también producen células de - paredes gruesas conocidas con el nombre de acinetos. (91) El desarrollo - de acinetos ocurre en la fase estacionaria y generalmente se presenta cuando hay ausencia de fuente de nitrógeno.

La diferencia fundamental entre la sección IV y V es la germinación de acinetos. En miembros de la sección IV la germinación de acinetos da lugar a un nuevo tricoma por división celular en un solo plano. En la sección V, - la germinación de acinetos da lugar a agregados multicelulares por división en más de un plano.

Figura 3



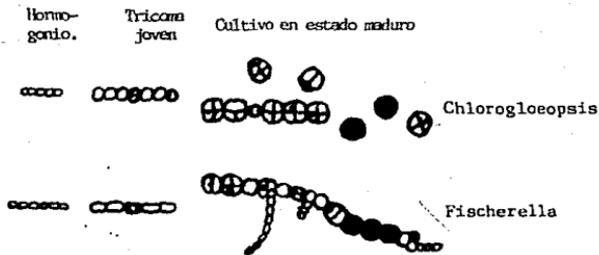
GENEROS DE LA SECCION III. LAS LINEAS DELGADAS ALREDEDOR DEL TRICOMA MUESTRAN LA ENVOLTURA CELULAR. LOS CUERPOS POLARES (Pseudanabaena) REPRESENTAN VACUOLAS DE GAS. (79)

Figura 4



GENEROS DE LA SECCION IV. a. SIN DESARROLLO b. CON DESARROLLO. CELULAS DE PARED GRUESA CON GRANULOS POLARES REPRESENTAN HETEROCISTOS. LAS CELULAS OSCURAS SON ACINETOS. LAS LINEAS DELGADAS ALREDEDOR DEL TRICOMA MUESTRAN LA ENVOLTURA CELULAR. (79)

Figura 5



GENEROS DE LA SECCION V. CELULAS DE PARED GRUESA CON GRANULOS POLARES REPRESENTAN HETEROCISTOS. LAS CELULAS OSCURAS SON ACINETOS. LINEAS DELGADAS ALREDEDOR DE LAS CELULAS SIGNIFICAN EN VOLTURA CELULAR. (79)

<u>UNICELULAR:</u> CELULAS SOLAS O FORMANDO AGREGADOS COLONIALES UNIDOS POR CAPAS EXTERNAS	REPRODUCCION POR FISION BINARIA O POR GEMACION		SECCION I
	REPRODUCCION POR FISION MULTIPLE DANDO LUGAR A PEQUEÑAS CELULAS HIJAS (BAEOCITOS), O POR FISION BINARIA Y MULTIPLE.		SECCION II
<u>FILAMENTOSA:</u> UN TRICOMA (CADENA DE CELULAS) QUE CRECE POR DIVISION CELULAR INTERCALAR	REPRODUCCION POR ROMPIMIENTO DEL TRICOMA AL AZAR, POR FORMACION DE HORMOGONIOS Y ALGUNAS VECES POR GERMINACION DE LOS ACINETOS. (SOLO LAS SECCIONES IV Y V)	TRICOMA UNICAMENTE CON CELULAS VEGETATIVAS.	DIVISION EN UN SOLO PLANO SECCION III
		EN AUSENCIA DE NITROGENO COMBINADO EL TRICOMA CONTIENE HETEROCISTOS. ALGUNAS PRODUCEN ACINETOS	DIVISION EN UN SOLO PLANO SECCION IV
			DIVISION EN MAS DE UN PLANO SECCION V

Cuadro No. 5. SECCION I. CIANOBACTERIAS UNICELULARES QUE SE DIVIDEN POR FISION BINARIA O POR GEMACION. (79)

REPRODUCCION POR FISION BINARIA	TILACOIDES AUSENTES	DIVISION EN UN PLANO	DIVISION EN DOS O TRES PLANOS
	TILACOIDES PRESENTES	MATERIAL ENVAINADO <u>Gloeobacter</u>	
MATERIAL ENVAINADO <u>Gloeothece</u>		MATERIAL ENVAINADO <u>Gloeocapsa</u>	
SIN MATERIAL ENVAINADO <u>Synechococcus</u>		SIN MATERIAL ENVAINADO <u>Synechocystis</u>	
REPRODUCCION POR GEMACION	TILACOIDES PRESENTES	<u>Chamaesiphon</u>	

REPRODUCCION SOLO POR FISION MULTIPLE	BAEOCITOS MOVILES* BAEOCITOS INMOVILES**	<u>Dermocarpa</u> <u>Xenococcus</u>
REPRODUCCION POR FISION BINARIA Y FISION MULTIPLE	FISION BINARIA QUE DA LUGAR A AGREGADOS EN FORMA DE PERA COMPUESTAS POR UNA O DOS CELULAS BASALES Y UNA APICAL; SUBSECUENTE FISION MULTIPLE DE LA CELULA APICAL QUE PRODUCE BAEOCITOS MOVILES.*	<u>Dermocarpella</u>
	FISION BINARIA QUE DA LUGAR A AGREGADOS CELULARES CUBICOS; SUBSECUENTE FISION MULTIPLE QUE DA LUGAR A BAEOCITOS MOVILES* Y BAEOCITOS INMOVILES**	<u>Myxosarcina*</u> <u>Chroococciopsis**</u>
	FISION BINARIA QUE DA LUGAR A AGREGADOS CELULARES IRREGULARES (PSEUDOFILAMENTOS); SUBSECUENTE FISION MULTIPLE QUE DA LUGAR A BAEOCITOS MOVILES*	Grupo <u>Pleurocapsa</u>

*Baecitos sin membrana externa fibrosa.

**Baecitos con membrana externa fibrosa.

Cuadro No. 7. SECCION III. CIANOBACTERIAS FILAMENTOSAS SIN HETEROCISTO CON DIVISION EN UN SOLO PLANO. (79)

TRICOMA ESPIRAL	CELULAS PEQUEÑAS, CILINDRICAS-ISODIAMETRICAS O CON FORMA DE DISCO, SIN CONSTRICCION ENTRE CELULAS ADYACENTES; REPRODUCCION POR ROMPIMIENTO TRANSCELULAR DEL TRICOMA (?)	TRICOMA MOVIL SIN VAINA O CON VAINA MUY DELGADA. <u>Spirulina</u>
TRICOMA RECTO	CELULAS EN FORMA DE DISCO SIN CONSTRICCIONES PROFUNDAS; REPRODUCCION POR ROMPIMIENTO TRANSCELULAR DEL TRICOMA.	TRICOMA MOVIL SIN VAINA O CON VAINA MUY DELGADA. <u>Oscillatoria</u>
		TRICOMA INMOVIL ENCERRADO POR UNA VAINA GRUESA, MOVILIDAD RESTRINGIDA A HORMOCONIOS SIN VAINA O CON VAINA DELGADA. <u>LPP Grupo A</u>
	CELULAS CILINDRICAS-ISODIAMETRICAS, CONSTRICCION VARIABLE ENTRE CELULAS ADYACENTES; REPRODUCCION POR ROMPIMIENTO TRANSCELULAR O INTERCELULAR DEL TRICOMA.	TRICOMA MOVIL SIN VAINA CON VACUOLAS DE GAS SEPARADAS - POR CONSTRICCIONES. <u>Pseudanabaena</u>
		TRICOMA CON O SIN VAINA, MOVIL O INMOVIL. <u>LPP Grupo B</u>

Cuadro No. 8. SECCION IV. CIANOBACTERIAS FILAMENTOSAS CON HETEROCISTO Y DIVISION EN UN SOLO PLANO. (79)

REPRODUCCION POR ROMPIMIENTO DEL TRICOMA AL AZAR Y (ALGUNAS) POR GERMINACION DE ACINEITOS PARA PRODUCIR TRICOMAS INDISTINGUIBLES DE TRICOMAS VEGETATIVOS MADUROS.	HETEROCISTO INTERCALAR O TERMINAL. LA POSICION DE LOS ACINEITOS (SI HAY), ES VARIABLE.	CELULAS VEGETATIVAS ESFERICAS, OVOIDES O CILINDRICAS. <u>Anabaena</u>
		CELULAS VEGETATIVAS EN FORMA DE DISCO. <u>Notularia</u>
REPRODUCCION POR ROMPIMIENTO DEL TRICOMA AL AZAR Y TAMBIEN POR FORMACION DE HORMOGONIOS DISTINGUIBLES DE TRICOMAS MADUROS POR LA AUSENCIA DE HETEROCISTO Y POR UNA O MAS DE LAS SIGUIENTES CARACTERISTICAS: MOVILIDAD DESLIZANTE RAPIDA, CELULAS MUY PEQUEÑAS Y VACUOLAS DE GAS.	HETEROCISTO EXCLUSIVAMENTE TERMINAL Y EN AMBOS EXTREMOS DEL TRICOMA. ACINEITOS SIEMPRE ADYACENTES AL HETEROCISTO	CELULAS VEGETATIVAS CILINDRICAS-ISODIAMETRICAS. <u>Cylindrocapsa</u>
	HORMOGONIOS QUE DAN LUGAR A FILAMENTOS JOVENES QUE FORMAN A LOS HETEROCISTOS TERMINALES EN AMBOS EXTREMOS DE LA CADENA CELULAR.	CELULAS VEGETATIVAS ESFERICAS, OVOIDES O CILINDRICAS, ACINEITOS (SI HAY) NO ADYACENTES AL HETEROCISTO Y FRECUENTEMENTE FORMANDO CADENAS. <u>Nostoc</u>
	HORMOGONIOS QUE DAN LUGAR A FILAMENTOS JOVENES QUE FORMAN A LOS HETEROCISTOS TERMINALES EN UN SOLO EXTREMO DE LA CADENA CELULAR.	TRICOMA MADURO CON CELULAS DE TAMAÑO REGULAR. HETEROCISTOS PREDOMINANTEMENTE INTERCALARES. CELULAS VEGETATIVAS DISCOIDES, CILINDRICAS-ISODIAMETRICAS. <u>Scytonema</u>
		TRICOMA MADURO ESTRECHO DE BASE CON HETEROCISTO TERMINAL. CELULAS VEGETATIVAS - DISCOIDES, CILINDRICAS-ISODIAMETRICAS. <u>Calothrix</u>

Cuadro No. 9. SECCION V. CIANOBACTERIAS FILAMENTOSAS CON HETEROCISTO QUE SE DIVIDEN EN MAS DE UN PLANO. (79)

REPRODUCCION POR ROMPIMIENTO DEL TRICOMA AL AZAR, POR FORMACION DE HORMOGONIOS Y (SI HAY), POR GERMINACION DE ACINETOS.	HORMOGONIO COMPUESTO DE PEQUEÑAS CELULAS CILINDRICAS QUE AUMENTAN Y SE VUELVEN ESFERICAS. HETEROCISTOS TERMINALES E INTERCALARES.	TRICOMA DE CELULAS QUE DAN LUGAR A AGREGADOS IRREGULARES CON HETEROCISTOS TERMINALES. SE PRODUCEN HORMOGONIOS DENTRO DE TALES AGREGADOS. <u>Chlorogloeopsis</u>
	HORMOGONIO COMPUESTO DE PEQUEÑAS CELULAS CILINDRICAS QUE AUMENTAN Y SE VUELVEN REDONDAS. HETEROCISTOS CASI SIEMPRE INTERCALARES.	TRICOMA MULTISERIADO CON RAMAS LATERALES UNISERIADAS. LOS HETEROCISTOS EN EL TRICOMA PRIMARIO SON PREDOMINANTEMENTE TERMINALES O LATERALES. HORMOGONIOS PRODUCIDOS AL FINAL DEL TRICOMA O DE LAS RAMAS LATERALES. <u>Fischerella</u>

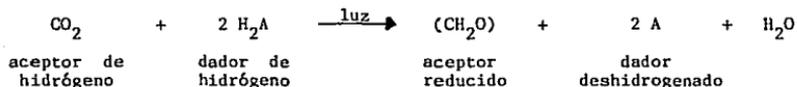
METABOLISMO

La fisiología dominante del crecimiento de las cianobacterias es la fotoautotrofia oxigénica. Las reacciones de fotosíntesis se utilizan para conducir la biosíntesis a partir de nutrientes inorgánicos. Estos organismos — también presentan otras capacidades metabólicas como la respiración aerobia y anaerobia, fotoautotrofia anoxigénica, fotoheterotrofia y quimioheterotrofia. Algunos de estos metabolismos son de particular importancia para las cianobacterias mientras que otros no se conocen.

1. FOTOSÍNTESIS

González-Halphen en 1982 definió a la fotosíntesis como "... fenómeno biológico fundamental de transformación de energía electromagnética (luz) en — energía química. En todos los organismos fotosintéticos, la energía luminosa es convertida y almacenada a la forma de un gradiente electroquímico de protones a través de la membrana fotosintética." (39)

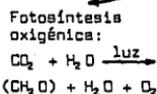
La ecuación básica de la fotosíntesis es simple:



La primera etapa en la fotosíntesis es la absorción de la luz por las moléculas de clorofila y ficobiliproteínas organizadas en unidades fotosintéticas en la membrana tilacoidal. La energía de excitación es transferida de una a otra molécula de clorofila hasta ser atrapada por el centro de reacción. En el centro de reacción se produce la transferencia de un electrón, mediante la activación de la luz, hasta un aceptor en contra de un gradiente de potencial químico.

El fotosistema I genera un reductor poderoso (la sustancia reductora ferredoxina) que interviene en la formación del NADPH. El fotosistema II produ-

EL FENOMENO FOTOSINTETICO (39)



La llevan a
cabe plantas
superiores,
algas y cianobacterias

Agua

Fotosíntesis Anoxigénica:



Algunas
Cianobacterias

Oscillatoria
Spirulina

Sulfuros

Bacterias
Verdes
azufrosas

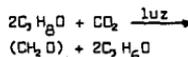
Chlorobium
cese

Sulfuros
Tioulfato
Hidrógeno

Bacterias
Púrpuras
azufrosas

Chromatococcales

Sulfuros
Tioulfato
Hidrógeno
Acetatos



Bacterias Púrpuras
no azufrosas

Rhodospirillaceae

Compuestos orgánicos
simples:
succinato y malato
Hidrógeno

ce un oxidante fuerte que formará O_2 a partir del H_2O . El ATP es generado cuando los electrones fluyen a través de la cadena de transporte de electrones desde el fotosistema II al fotosistema I. Así pues, la acción de la luz origina el flujo de electrones desde el H_2O hasta el NADPH con la generación concomitante de ATP. Otra alternativa de la producción de ATP puede realizarse sin la formación de NADPH, mediante un proceso denominado fotosforilación cíclica seguido de la absorción de la luz por el fotosistema I.

El ATP y el NADPH formado durante las reacciones lumínicas de la fotosíntesis son utilizados en la conversión del CO_2 en hexosa y otros compuestos orgánicos. La fase 'oscura' de la fotosíntesis denominada ciclo de Calvin o ciclo reductor de las pentosas fosfato es la vía de asimilación del CO_2 donde éste se incorpora al metabolismo intermediario por la reacción catalizada por la ribulosa 1-5 difosfato carboxilasa oxigenasa (RubisCO) también llamada ribulosa bifosfato carboxidismutasa o difosfato ribulosa carboxilasa utilizando ATP como fuente de energía y $NADPH_2$ como poder reductor, ver página 26.

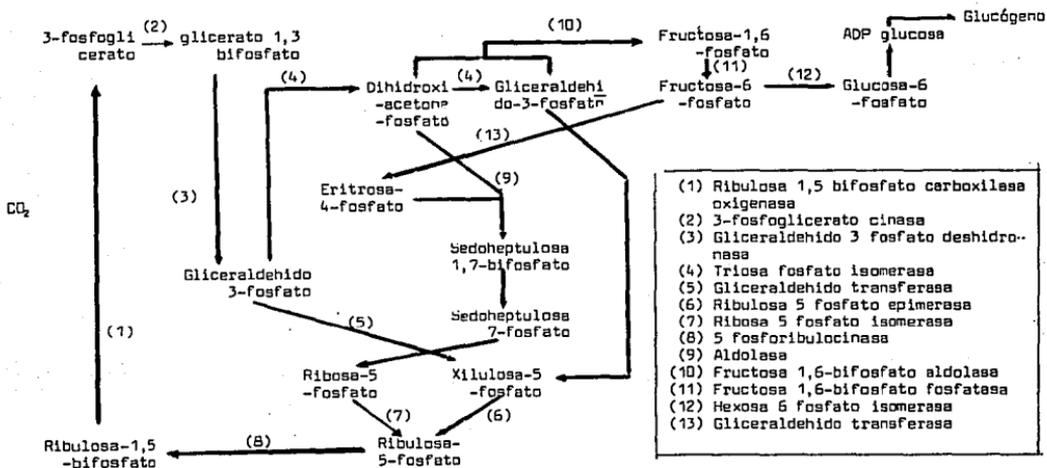
Los intermediarios de tres átomos de carbono (3-fosfoglicerato) pueden ser carboxilados y pasar a formar precursores de aminoácidos pertenecientes a las familias del ácido aspártico y del ácido glutámico, o también pueden ser precursores de tetrapirroles según se puede observar en la página 27. Bajo condiciones de crecimiento activo, los intermediarios serán removidos del ciclo en varios puntos para la síntesis de constituyentes celulares de manera balanceada. (41, 50)

El bióxido de carbono también puede ser fijado por la fosfoenol piruvato carboxilasa vía C_4 dando lugar a compuestos de cuatro átomos de carbono. La vía C_4 funciona para atrapar y almacenar al bióxido de carbono pero no produce una fijación neta del mismo o síntesis de carbohidratos por sí misma. Más bien opera proporcionando bióxido de carbono al ciclo de Calvin para una fotosíntesis neta, ya que todos los organismos que presentan la vía C_4 también tienen el ciclo de Calvin, página 28. (69)

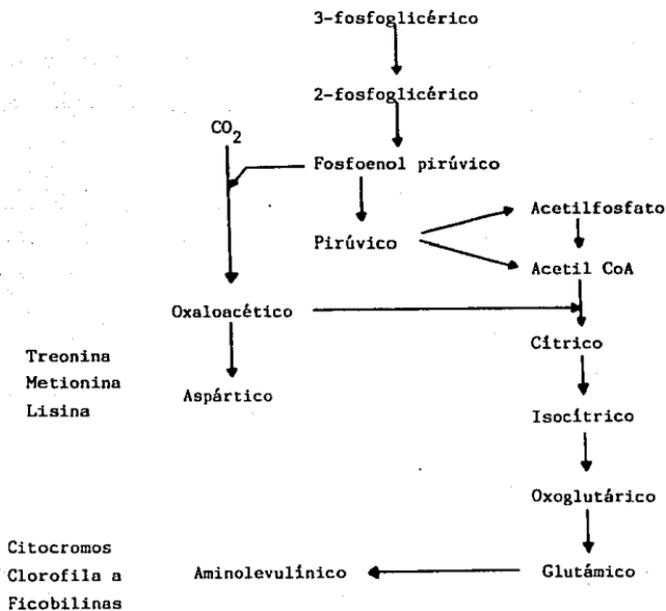
La presencia de estos sistemas de carboxilación representan una característica adaptativa muy valiosa para las células. Las cianobacterias son capa-

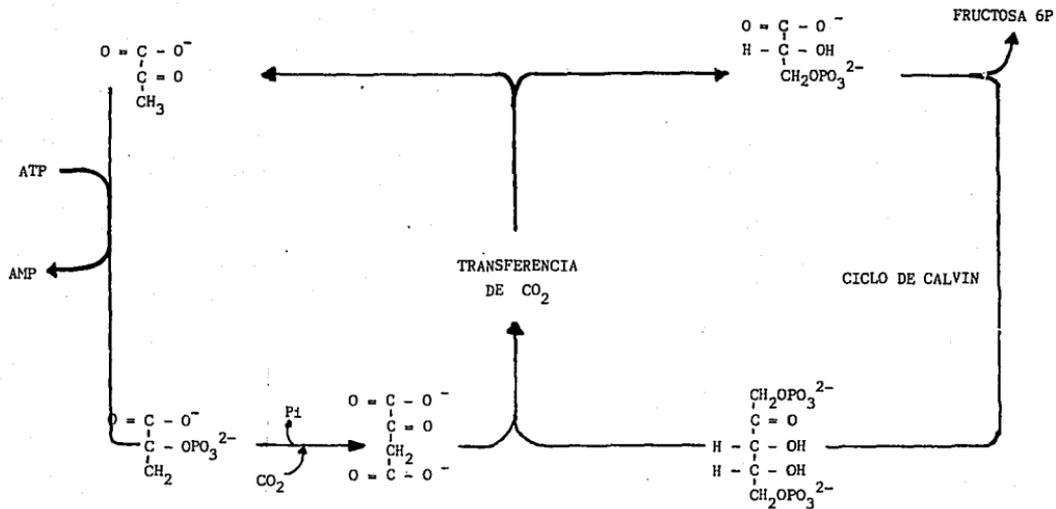
Cuadro No. 11

Rutas primarias del metabolismo intermediario en cianobacterias. Asimilación del CO₂ vía el ciclo reductivo de las pentosas fosfato o Ciclo de Calvin (C₃). (87)



METABOLISMO DE COMPUESTOS C₃ DERIVADOS DEL
CICLO REDUCTIVO DE LAS PENTOSAS FOSFATO





VIA DE HATCH Y SLACK PARA LA FIJACION DE CARBONO, TAMBIEN LLAMADA VIA C₄ (31)

ces de utilizar bióxido de carbono libre e iones bicarbonato como fuente de carbón inorgánico en la fotosíntesis. Los iones bicarbonato son transportados en presencia de luz a través de la membrana citoplásmica, acumulados y posteriormente utilizados como fuente de carbono inorgánico por acción de la enzima anhidrasa carbónica:



Esta enzima se puede incrementar rápidamente cuando la concentración de bióxido de carbono disminuye en forma repentina. (8, 84) Las vías biosintéticas de los constituyentes celulares son similares a las de otros organismos.

Las cianobacterias efectúan dos tipos de fotosíntesis oxido-reductora:

- Fotosíntesis oxigénica. En este tipo el donador de electrones es el agua. Participan los dos fotosistemas (PSI y PSII). Hay liberación de oxígeno y puede ser realizada por cualquier tipo de cianobacterias.
- Fotosíntesis anoxigénica. En este caso, el donador de electrones es el ácido sulfhídrico. Participa sólo el fotosistema I (PSI). No hay producción de oxígeno y puede ser realizada por algunos géneros cianobacterianos como Oscillatoria limnetica.

Las cianobacterias que llevan a cabo los dos tipos de fotosíntesis oxido-reductora, también tienen la capacidad de alternar la fotosíntesis oxigénica y anoxigénica, característica que les proporciona una versatilidad única y muy importante entre los fotótrofos. (18, 60, 94)

Esta habilidad es muy importante en microambientes localizados en fronteras de regiones oxidantes y reductoras de la biósfera que fluctúan rápidamente de aerobiosis a anaerobiosis. (19, 21, 22, 55)

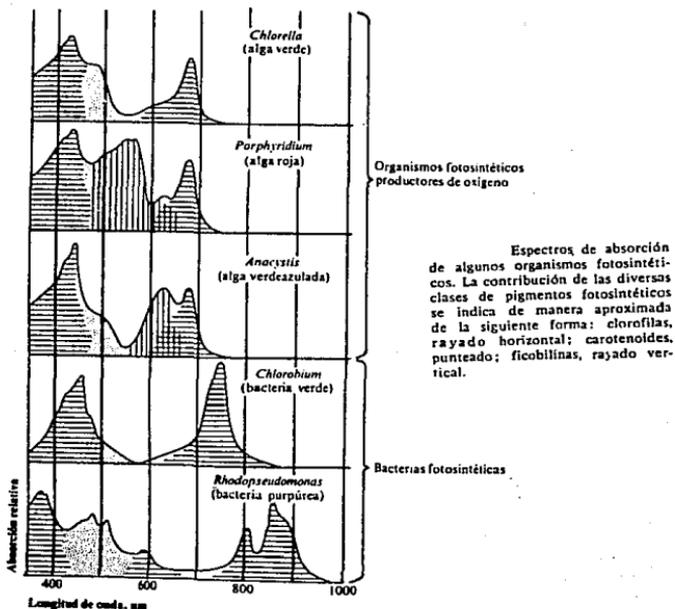
Se han encontrado cuatro adaptaciones diferentes para el ácido sulfhídrico entre las cianobacterias, las cuales se basan en la diferente toxicidad del ácido para los fotosistemas I y II, así como en la capacidad de llevar a cabo la fotosíntesis anoxigénica. (21, 22)

- Cianobacterias que sólo presentan fotosíntesis oxigénica sensible al ácido sulfhídrico: Mastogocladus laminosum, Anacystis nidulans.

- Cianobacterias que sólo presentan fotosíntesis oxigénica resistente al ácido sulfhídrico: Synechococcus lividus, Synechococcus elegans.
- Cianobacterias que presentan fotosíntesis oxigénica no susceptible al ácido sulfhídrico, con fotosíntesis anoxigénica dependiente del mismo ácido: Oscillatoria amphigranulata, Microcoleus chthonoplastes.
- Cianobacterias que presentan fotosíntesis oxigénica sensible al ácido sulfhídrico, reemplazada por fotosíntesis anoxigénica dependiente del mismo ácido: Oscillatoria limnetica, Aphanothece halophytica.

También es importante considerar la cantidad y calidad de pigmentos que presentan las cianobacterias como son las clorofilas, los carotenoides y las ficobilinas que les permiten incrementar el espectro de longitud de onda que absorben dentro del espectro visible. (33, 94) aumentando de esta manera la eficiencia fotosintética o proporcionándoles una mayor posibilidad de captar luz en condiciones naturales. (23)

ESPECTRO DE ABSORCION CELULAR DE EUBACTERIAS FOTOSINTETICAS (94)



2. METABOLISMO ALTERNATIVO DE ENERGIA

En períodos de oscuridad, las cianobacterias recurren a mecanismos de producción de energía alternativos de manera que ellas puedan mantener la integridad, función y vitalidad hasta el siguiente período de luz. Se ha observado que la tasa de fosforilación de ADP en la oscuridad y aerobiosis es solamente el 10% de la tasa sostenida por fotofosforilación. Si las cianobacterias son tranferidas a condiciones de anaerobiosis en la oscuridad, habrá una disminución marcada en el contenido de ATP. Todas las cianobacterias presentan una tasa de respiración baja lo que permite el mantenimiento de la fuente de ATP intracelular. (66)

La ruta metabólica involucrada en el mantenimiento de energía en la oscuridad es el ciclo oxidativo de las pentosas fosfato, ver página No. 34. Todas las cianobacterias contienen deshidrogenasas específicas de NADP para la glucosa-6-fosfato y 6-fosfogluconato las cuales intervienen en este proceso metabólico. Estas enzimas catalizan la formación de $\text{NADPH} + \text{H}^+$ el cual es oxidado usando la cadena respiratoria con transporte de electrones a oxígeno acoplada a la producción de ATP.

Las cianobacterias no utilizan el ciclo de los ácidos tricarbóxicos por no sintetizar la alfa-cetoglutarato deshidrogenasa, ya que poseen un ciclo de ácidos tricarbóxicos incompleto. (91)

La oxidación de la glucosa-6-fosfato a través de la ruta oxidativa de las pentosas fosfato puede ser unida a la oxidación del piruvato a través de las reacciones del ciclo de Krebs. Sin embargo, el ciclo de los ácidos tricarbóxicos no funciona como una vía respiratoria ya que las cianobacterias no sintetizan la enzima antes mencionada. Estas pueden fotosintetizar acetato y convertirlo a acetyl-CoA. El acetato no es metabolizado como resultado del bloqueo del ciclo de Krebs a nivel del alfa-cetoglutarato. Las enzimas remanentes del ciclo de Krebs sintetizadas por las cianobacterias tienen un papel biosintético en la formación de aminoácidos de la familia del glutamato.

Cuando las cianobacterias son transferidas de la luz hacia la oscuridad su

metabolismo cambia de fijación de bióxido de carbono vía ciclo de Calvin al catabolismo de polisacáridos endógenos a través del ciclo oxidativo de las pentosas fosfato. Este cambio dependerá de ciertos mecanismos que controlan tanto la fijación del bióxido de carbono en la oscuridad, como el catabolismo de polisacáridos endógenos en presencia de luz.

En algunos estudios se ha encontrado que el 6-fosfogluconato actúa como -- inhibidor de la actividad de la RubisCO en la oscuridad; este compuesto se produce al activarse la glucosa-6-fosfato deshidrogenasa. Esta enzima es -- inactivada en presencia de luz; está sujeta a represión metabólica y puede ser inhibida por la $NADPH_2$. (91).

Algunas especies de cianobacterias en la oscuridad, como Oscillatoria limnetica, son capaces de catabolizar polisacáridos endógenos en forma aerobia o anaerobia. En ausencia de oxígeno pueden adoptar dos rutas metabólicas; -- respiración anaerobia o fermentación. En la respiración anaerobia el catabolismo de carbohidratos se acopla a la reducción del azufre (S^0) a ácido sulfhídrico. En la fermentación, la degradación del polisacárido intracelular es acompañada de una baja en el pH debido a que se produce la formación de ácido láctico (fermentación homoláctica).

Estos diferentes metabolismos dependerán por supuesto de la cantidad de polisacárido endógeno que la célula acumule durante el período luminoso. (105)

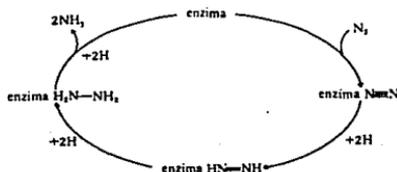
Algunas cianobacterias pueden crecer dependiendo de compuestos orgánicos -- exógenos. (28) Este crecimiento heterotrófico se efectúa siempre y cuando haya abastecimiento de energía la cual puede ser quimiheterotrófica.

En el metabolismo heterotrófico encontramos una baja tasa de crecimiento en relación a la tasa de crecimiento fotoautotrófico. Existe un número reducido de especies cianobacterianas que pueden ser heterótrofas. Cuando no -- existe crecimiento en la oscuridad y en presencia de cualquier azúcar, incluyendo a la glucosa, es por la ausencia de permeasas en el medio. -- (91).

El crecimiento de cianobacterias facultativas quimioheterotróficas en la oscuridad es posible a expensas de un limitado rango de sustratos orgánicos. La glucosa es el más común aunque algunos heterótrofos facultativos no pueden usarla. La vía utilizada para metabolizar la fuente de carbono es el ciclo oxidativo de las pentosas fosfato. Mucha de la glucosa tomada en la oscuridad es asimilada y almacenada como glucógeno. Los otros compuestos orgánicos que soportan el crecimiento en la oscuridad son la sacarosa, fructosa, gluconato, ribosa y glicerol. No se conoce mucho sobre el metabolismo de estos azúcares, sin embargo, se sabe que son compuestos convertibles a intermediarios del ciclo oxidativo de las pentosas fosfato, página 34.

3. FIJACION DE NITROGENO

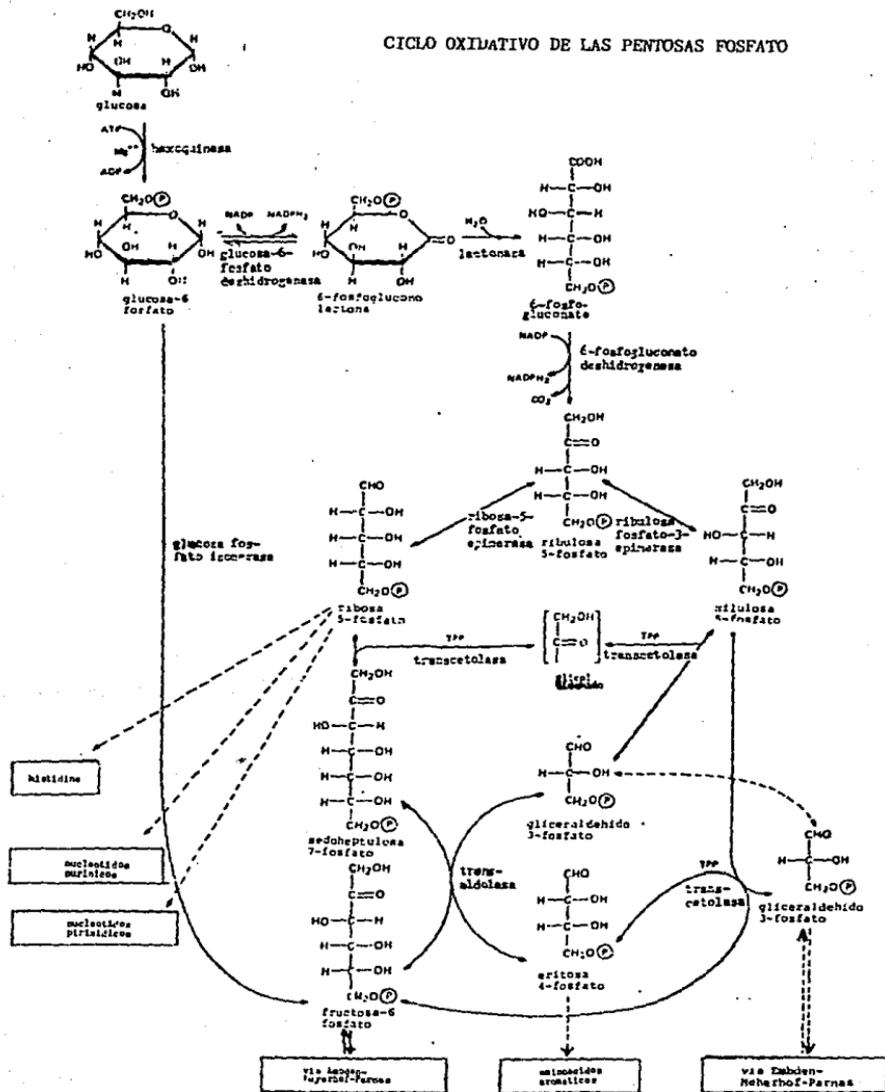
Este fenómeno realizado por algunas cianobacterias como cualquier otro organismo que la realice, se lleva a cabo por medio de la nitrogenasa al catalizar la reducción de dinitrógeno a amonio: (91)



La nitrogenasa es un complejo de dos proteínas; la proteína hierro-molibdeno (componente I, dinitrogenasa) y la proteína hierro (componente II, dinitrogenasa-reductasa), las que varían un poco de organismo a organismo siendo siempre lábiles al oxígeno. (48, 77, 95)

Sin excepción alguna, todas las cianobacterias que forman heterocisto fijan nitrógeno. Muchas cianobacterias unicelulares y aproximadamente 50% de las

CICLO OXIDATIVO DE LAS PENTOSAS FOSFATO



cianobacterias filamentosas que no forman heterocisto, tienen la capacidad de sintetizar nitrogenasa. (95)

GENEROS DE CIANOBACTERIAS QUE FIJAN NITROGENO

<u>Anabaena</u>	Filamentosa formadora de heterocisto.
<u>Calothrix</u>	Filamentosa formadora de heterocisto.
<u>Chlorogloeopsis</u>	Filamentosa formadora de heterocisto.
<u>Chroococidiopsis</u>	Unicelular.
<u>Cylindrospermum</u>	Filamentosa formadora de heterocisto.
<u>Dermocarpa</u>	Unicelular.
<u>Fischerella</u>	Filamentosa formadora de heterocisto.
<u>Gloeothece</u>	Unicelular
LPP (Grupo)	Filamentosa sin heterocisto.
<u>Myxosarcina</u>	Unicelular.
<u>Nodularia</u>	Filamentosa formadora de heterocisto.
<u>Nostoc</u>	Filamentosa formadora de heterocisto.
<u>Pleurocapsa</u> (Grupo)	Unicelulares.
<u>Pseudanabaena</u>	Filamentosa sin heterocisto.
<u>Scytonema</u>	Filamentosa formadora de heterocisto.
<u>Synechococcus</u>	Unicelular.
<u>Xenococcus</u>	Unicelular.

En las cianobacterias el agente que transfiere los electrones a la nitrogenasa es la ferredoxina. (13, 95) La ruta general de abastecimiento de reductantes no es de compuestos simples como el agua. Los compuestos orgánicos exógenos o fotosintatos (95) al ser catabolizados proporcionan electrones útiles para la reducción de la nitrogenasa. Esto se sabe ya que los electrones generados fotosintéticamente del agua no son producidos en el heterocisto ya que no contiene el fotosistema II (PSII); en el caso de cianobacterias unicelulares, la fijación de nitrógeno se presenta principalmente en la oscuridad o como evento temporalmente separado de la fotosíntesis oxigénica, (63, 90) por lo que no es el agua el abastecedor de los electrones que se utilicen.

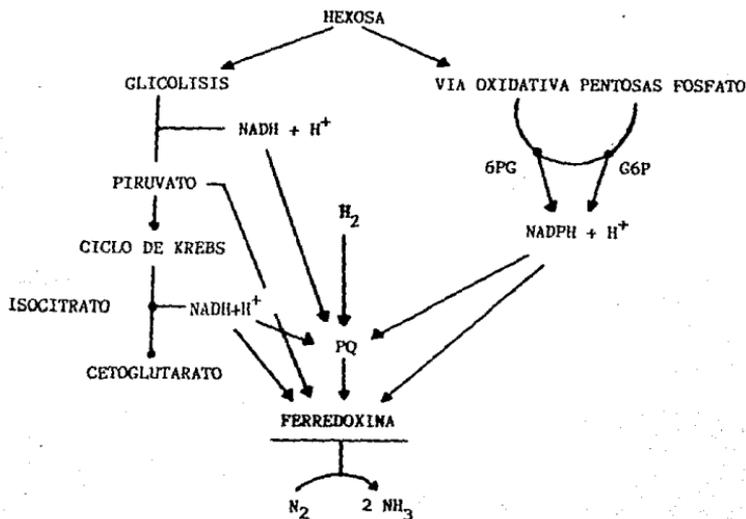
En el caso del heterocisto, en el que no existe la fijación de bióxido de -

carbono fotosintéticamente, dependerá del transporte de compuestos de carbono que las células vegetativas hayan formado por fotosíntesis. No se han podido identificar a los compuestos transportados; se cree que se pueda tratar de la maltosa (estos compuestos varían dependiendo del tipo de cianobacteria y condiciones de crecimiento).

El ciclo oxidativo de las pentosas en las cianobacterias es la vía principal para obtener poder reductor. Sin embargo, existen evidencias que sostienen que el poder reductor proviene de la degradación glicolítica de la glucosa-6-fosfato, con la concomitante generación de NADH oxidado por una NADP como lo es la plastoquinona óxido-reductasa. Otras evidencias reportan que la isocitrato deshidrogenasa es capaz de sostener la actividad de la nitrogenasa.

En Gloeothece se cree que el isocitrato, el malato y el piruvato actúan como fuentes reductoras. Otra fuente reductante de la nitrogenasa es el hidrógeno (H_2), el cual es reciclado vía hidrogenasa. (27, 95)

ABASTECEDORES DE REDUCTANTES PARA LA NITROGENASA (95)



Una cianobacteria unicelular como Synechococcus sp no produce envoltura mucilaginosa; presenta actividad nitrogenasa en condiciones aerobias. Esta fijación de nitrógeno sólo ocurre en un cierto estadio celular, el que presenta después de reproducirse y antes de empezar a crecer. Se observa en ella una separación temporal de la fijación de nitrógeno y la producción de oxígeno. (57, 63) Esta segregación se presenta aún y cuando estén creciendo bajo iluminación continua. (63) Synechococcus sp, cianobacteria marina, fija nitrógeno llevando a cabo respiración cuando los niveles de luz son bajos. (64, 89)

ESTRUCTURA Y FUNCIONAMIENTO DE LA COMUNIDAD MICROBIANA

El tapete es un ecosistema miniatura, extraordinariamente dinámico y complejo producido por comunidades microbianas fundamentalmente fotoautótrofas. - Generalmente son cianobacterias que colonizan superficies bénticas formando estructuras cohesivas y frecuentemente laminadas, con un potencial de preservación variable. (7, 10)

De las comunidades microbianas se ha seleccionado la de los tapetes microbianos por la importancia que tienen en diferentes ramas de la ciencia y en el ecosistema, tomándolos como modelo para su estudio.

1. GENERALIDADES

En las últimas décadas del siglo XIX, la investigación iniciada por Pasteur, sobre el papel de los microorganismos en la fermentación, mostró claramente que éstos pueden servir como agentes específicos para la transformación química a gran escala. Otras investigaciones indicaron que el mundo microbiano como un todo bien puede ser el responsable de una amplia variedad de cambios geoquímicos. (94)

A pesar de la complejidad y ubicuidad de las asociaciones microbianas con - partículas no vivas, hongos, plantas o animales (70), la microbiología experimental en los últimos 60 años, ha explorado extensivamente las unidades celulares teniendo grandes progresos. No obstante, ha mostrado menor interés en las interacciones complejas que tienen lugar entre las células creciendo en su ambiente natural. (110)

Los microorganismos muestran una amplia diversidad fisiológica, teniendo una actividad crucial sobre sustratos orgánicos e inorgánicos (40), así llevan a cabo transformaciones químicas que no pueden realizar otros organismos, - colocándose en una posición clave en los ecosistemas. (1, 4, 94, 101)

La mayoría de los habitats contienen muchas y diferentes especies de microorganismos; la ecología microbiana debe estudiar cultivos mixtos sin per-

der de vista la propiedad más importante que les confiere características - propias: la organización espacial de los microorganismos dentro de un habitat particular. (110)

Una especie microbiana al igual que una especie de organismos macroscópicos, no tienen una distribución general o aleatoria. Algunos microorganismos son cosmopolitas y otros se encuentran muy restringidos en su distribución. Se ha visto que las diferentes clases de microorganismos están tan integrados_ a la estructura de su comunidad como lo está cualquier animal o planta. (62)

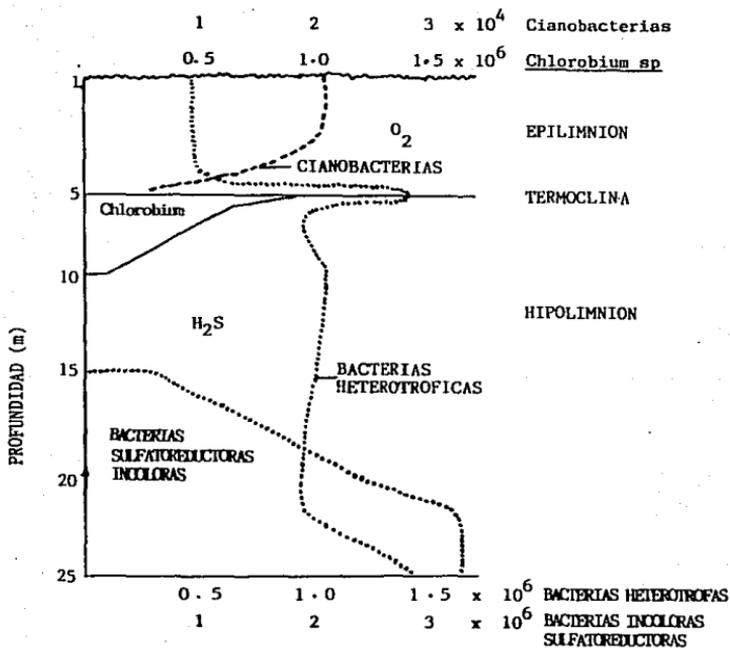
Beijerinck (1851-1931) reconoció la ubicuidad de muchas formas microbianas_ así como la influencia selectiva del ambiente que favorece el desarrollo de sólo ciertos tipos de organismos en un habitat determinado. (4)

Las comunidades microbianas que representan un potencial de estudio enorme, han sido reconocidas como fuente de información esencial acerca de la biósfera. Estas comunidades microbianas han sido observadas por algunos - investigadores en los sitios donde se adhieren bacterias y se describen como microzonas donde tanto las propiedades físicas como químicas son determinadas por los procesos de intercambio de los microorganismos. (70)

La presencia, crecimiento y reproducción de un organismo en su ambiente responde al conjunto de interacciones que se dan entre el organismo y sus alrededores bióticos y abióticos para así ocupar un nicho ecológico y formar -- parte de la comunidad de un ecosistema. El ecosistema microbiano espacialmente organizado es por definición heterogéneo y varía con el tiempo. (100)

Existen ejemplos de diferentes comunidades microbianas que presentan un - arreglo espacial y una organización bien definida. (62, 110) Comunidades_ microbianas estratificadas presentes en lagos y en poblaciones fotosintéti_ cas distribuidas por capas las que se han descrito en lagos ricos en azu-- fre. Comunidades bénticas laminadas en sedimentos. Flóculos microbianos_ de las plantas de tratamiento de aguas negras. Comunidad microbiana pre-- sente en el intestino de las terminas o la del rumen del ganado bovino. - La placa dentobacteriana.

DISTRIBUCION DE LAS CIANOBACTERIAS, BACTERIAS HETEROTROFICAS,
 BACTERIAS VERDES Y BACTERIAS SIN COLOR
 SULFATO-REDUCTORAS EN LAGOS (78)



La comunidad microbiana que participa de forma activa en lo que ya hemos mencionado como tapete es bastante complicada para definir. Debemos considerar la forma más útil de clasificar y reconocer a los microorganismos y sus efectos; esta forma se basa en conocer sus actividades metabólicas más que su morfología. (56)

Los requerimientos nutricionales de la comunidad microbiana formadora de este tipo de conglomerado son múltiples y abarcan varias condiciones que se observan en la siguiente tabla:

FUENTE DE ENERGIA	DONADOR DE ELECTRONES	FUENTE DE CARBONO	TERMINO (EJEMPLOS) ^a
Luz	Inorgánico	Inorgánica	Fotolitoautótrofo (Cianobacterias)
Luz	Inorgánico	Orgánica	Fotolitoheterótrofo (<i>Rhodospirillum</i>)
Luz	Orgánico	Inorgánica	Fotoorganoautótrofo (<i>Chloroflexus</i>)
Luz	Orgánico	Orgánica	Fotoorganoheterótrofo (<i>Rhodopseudomonas</i>)
Enlaces de energía de compuestos orgánicos e inorgánicos	Inorgánico	Inorgánica	Quimiolitoautótrofo (<i>Thiobacillus</i>)
	Inorgánico	Orgánica	Quimiolitoheterótrofo (<i>Desulfovibrio</i>)
Enlaces de energía de compuestos orgánicos e inorgánicos	Orgánico	Inorgánica	Quimioorganoautótrofo (heterótrofos fijan CO ₂)
	Orgánico	Orgánica	Quimioorganoheterótrofo (muchas bacterias químioorganotróficas)

^a Los ejemplos son tomados al azar de especies de bacterias capaces de vivir bajo los requerimientos nutricionales dados y estar involucrados en la formación de tapetes microbianos. (56,99)

Esta tabla da una buena idea de la diversidad de capacidades metabólicas que tienen los microorganismos que forman los tapetes microbianos. No hay que olvidar que muchos de esos microorganismos presentan una gran versatilidad metabólica según se observa en la tabla siguiente.

MICROORGANISMOS PRESENTES EN TAPETES MICROBIANOS (56)

GRUPO	EJEMPLO	FOFO TROFO	PIGMENTOS	OXIGE NICO	ANOXI- GENICO	LITIOFILIOS EXÓGENO	ORGANO TROFO	AEROBICO	MICROBIO FILICO	ANAERO FILICO	QUIMIO TROFO	AUTO- TROFO	HETERO- TROFO	ACEPTOR	RESPI- RACION	HALOTO LIFRANCTA
PROCARIOTES																
Archeo bacteria	Halobacter	+	b-rn ^a	-	+	-	+	+	(+)	-	(+)	-	+	O ₂	+	+
Chlorobiales	Chlorobium	+	b chc ^b	-	+	S, H ₂ S ₂	(+)	-	-	+	-	+	-	C org	-	+
Chloroflexales	Chloroflexus	+	b chlc	-	+	(H ₂ S)	+	+	+	+	+	+	+	O ₂	+	+
Rhodospirillales	Rhodospseudomonas	+	b chl b	-	+	S ₂ O ₃	+	(+)	(+)	+	+	(+)	+	O ₂	+	+
Chromatiales	Thiocapsa	+	b chl a	-	+	S, H ₂ S	+	(+)	(+)	+	(+)	+	(+)	(?)	?	+
Chromatiales	Ectothiorhodospira	+	b al a	-	+	H ₂ , H	+	-	(+)	+	-	+	-	-	-	+
Cyanobacteria	Synochococcus	+	chl a ^c	+	-	H ₂ O	(+)	+	+	-	(+)	+	(+)	O ₂	+	+
Cyanobacteria	Phormidium	+	chl a	+	(+)	H ₂ O, H ₂ S	(+)	+	+	+	(+)	+	(+)	O ₂ (S)	+	+
Beggiatoneae	Beggiata	-	-	-	-	H ₂ S	(+)	+	(+)	-	+	(+)	+	O ₂	+	+
Cytophagocae	Planema	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	+	-	-	+
Prostococcales	Hyphomicrobium	-	-	-	-	-	+	+	(+)	-	+	-	+	O ₂	+	+
Sulfuroductores	al menos 6 especies	-	-	-	-	(H ₂)	+	-	-	+	+	-	+	SO ₂ ⁻	+	+
Sulfuroductores	al menos 3 grupos	-	-	-	-	(H ₂)	+	-	-	+	+	-	+	S ⁰	+	+
Spirrobaetes	Spirrobaeta halophila	-	-	-	-	-	+	(+)	-	+	+	-	+	C org	-	+
Aerobios y anaerobios	cocos ^e y bacilos	-	-	-	-	H ₂ S, S ⁰ H ₂ S, O ₂ ²⁻	+	+	+	+	+	+	+	O ₂ , H ₂ S NO ₃ ⁻ , CO ₂	+	+
EUCARIOTES																
Diatomeas	Nitzschia	+	chl a, b ^d	+	-	H ₂ O	-	+	-	-	-	+	-	O ₂	+	(+)
Hongos	Mucorales	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	O ₂	+	+

^aBacteriorodopsina^cclorofila n^eLas bacterias quimiorganotróficas y quimioheterotróficas han sido resumidas con todas las capacidades que han demostrado en los tapetes microbianos.^bBacterioclorofila^dclorofila a y b

En dicha tabla se observa como un solo microorganismo, Phormidium, tiene la capacidad de adecuarse a las condiciones que prevalezcan en el sitio en el — que se está desarrollando.

Debido a esta gama de actividades o características metabólicas, se afirma — que la composición de especies del tapete, la forma y el metabolismo son consecuencia del régimen ambiental. (72)

Tomando en cuenta el gran valor que tiene la energía luminosa como fuente de — energía para la biósfera, la fotosíntesis es considerada como un proceso esencial en un ecosistema. Por lo que la gama de microorganismos fotosintéticos — es la responsable de la formación y mantenimiento del tapete microbiano tanto en condiciones aerobias y anaerobias, siendo las cianobacterias las que presentan el mayor aporte. (20. 91)

La comunidad microbiana estratificada (sobre todo la comunidad fotosintética) — por lo general se presenta en varias capas características: (35, 47)

- La capa superficial frecuentemente formada por sedimento sin microorganismos o con microorganismos resistentes a elevadas intensidades luminosas tales como diatomeas, halobacterias y cianobacterias unicelulares que producen cantidades elevadas de carotenoides.
- La segunda capa generalmente consiste en cianobacterias filamentosas y unicelulares.
- En la tercera capa se presentan bacterias fototróficas del azufre, ya sean — púrpuras o verdes.
- La última, es una capa negra donde se presentan los microorganismos sulfato — reductores. (56)

La presencia y el grosor de cada capa depende de todos los elementos del eco— sistema y de sus interacciones. Por ejemplo, en los lagos y lagunas se ha ob— servado que el desarrollo de diferentes tipos de tapetes microbianos y su posible tasa de crecimiento se encuentran controlados por la profundidad — del agua, ciclo limnológico anual y la exposición a diferentes condiciones de luz, temperatura, oxígeno, ácido sulfhídrico, salinidad y metabolismo de hidrógeno; (26, 52, 68, 74) para ambientes costeros marinos es de mucha importancia el — efecto de la marea, la tasa de evaporación y la precipitación pluvial.

2. FORMACION DEL TAPETE MICROBIANO

El tapete microbiano está formado por elementos bióticos que conforman una comunidad de organismos procariotes los cuales pueden o no contener organismos eucariotes.

Las cianobacterias fotoautotróficas, oxigénicas o anoxigénicas, son elementos bióticos pioneros además de básicos dentro de la comunidad. También contienen bacterias aerobias o anaerobias, capaces de crecer bajo diferentes condiciones de fuente de carbono, energía y naturaleza del sustrato oxidable.

El sistema abiótico del tapete se encuentra formado por partículas inorgánicas y orgánicas que llegan al sedimento o que son producidas por la misma comunidad. (82)

Las comunidades microbianas distribuidas sobre el sedimento se establecen, crecen y se multiplican produciendo sustancias poliméricas extracelulares - mucilaginosas o gelatinosas, que atrapan y enlazan partículas y microorganismos que pasarán a ser depositados sobre las mismas formando un tejido cohesivo que estabiliza la interfase sedimento-agua. (10, 108)

Las poblaciones filamentosas, ya sean cianobacterias o bacterias fotosintéticas, que presentan movimiento deslizante, promueven un enredamiento o enlazamiento mecánico más eficiente que el atrapamiento de sedimentos realizado por las cianobacterias unicelulares coloniales. (10)

La gama de consistencia y textura que puede presentar un tapete, es tan amplia como la calidad de poblaciones activas que tenga desde el punto de vista cuali-cuantitativo en las condiciones ambientales en que se desarrollen, mostrando una gama de cohesividad que va desde capas mucilaginosas laxas a costras duras como la de los tapetes asociados con depósitos de carbonatos.

Los elementos bióticos y abióticos de un tapete conforman una estructura -- dentro de la cual las funciones metabólicas toman lugar. Por lo anterior, las propiedades estructurales de un tapete no sólo determinan su morfología externa, sino también sus propiedades físicas e indirectamente sus propieda

des químicas tales como la retención de agua y drenaje, tasa de intercambio de gases y solutos, estado de óxido-reducción, pH, etc. (38, 58, 81, 85)

3. DESCRIPCION DE DIFERENTES COMUNIDADES MICROBIANAS

a. Lagos con capa de hielo permanente

Existen ciertas condiciones para que se desarrollen las diferentes formas - que pueden llegar a tener los tapetes y que regulan a los mismos, como luz, temperatura, salinidad, alcalinidad, oxígeno y las especies microbianas pre sentes.

La radiación disponible para la fotosíntesis regula la formación de tapetes planos o con crestas, éstos últimos se forman en presencia de cianobacte- - rias del tipo de Phormidium frigidum que presenta fototaxis positiva y forma las crestas por el movimiento deslizante de sus filamentos. (59)

La salinidad se incrementa en el fondo del lago y limita la profundidad a - la que se presentan los tapetes. La alcalinidad y la radiación disponible para la fotosíntesis tienen un papel muy importante en la cantidad de calci - ta formada, así como en la cantidad de tapete que se puede desprender, flo- tar y escapar. La temperatura es importante en todo el proceso y especial- mente las temperaturas bajas que evitan la descomposición del tapete la cual consumiría oxígeno y destruiría al mismo. (108)

En ciertos lagos se pueden desarrollar tapetes planos estratiformes aerobios o anaerobios; tapetes columnares y tapetes con crestas. Los tapetes colum- nares pueden presentar formaciones superficiales gelatinosas laxas, con un - alto contenido de burbujas que con facilidad se desprenden y flotan. (108) En las zonas litorales que no presentan cubierta de hielo se desarrollan co munitades denominadas tapete en fosos.

En algunos lagos de la Antártica se han encontrado diferentes tapetes micro bianos los cuales pueden litificarse y formar estromatolitos. Son ambien- - tes con temperaturas entre los 0 y 10°C, donde se desarrollan tapetes a di- ferentes profundidades; se producen desde la capa de hielo que se forma so-

bre los lagos hasta + 55 metros de profundidad. Estas comunidades microbia-
nas están constituidas por cianobacterias, algas verdes y diatomeas.

La especie dominante y siempre presente en los diferentes tapetes es la cianobacteria Phormidium frigidum a la cual en ocasiones se suman Lyngbya mar-tensiana y algunas veces Anabaena sp y Nostoc sp, y con poca frecuencia se presenta Microcoleus.

Phormidium frigidum domina y es el componente estructural primario de casi todos estos tapetes; esta cianobacteria puede fotosintetizar y crecer con iluminación baja; puede además precipitar calcita, tolerar la supersaturación de oxígeno y anaerobiosis, así como utilizar ácido sulfhídrico como donador de electrones para efectuar la fotosíntesis anoxigénica.

La cubierta de hielo permanente protege a los lagos de efectos del viento - eliminando turbulencias y mezclas, lo cual favorece las condiciones para la estratificación física, química y biológica, además de que no existe la presencia de organismos excavadores que alteren la estructura del tapete. (72) En este tipo de tapetes se presenta normalmente un crecimiento reducido y - una elevada conservación.

b. Lagos con ambiente semiárido e insignificante entrada de agua continental

Los lagos ubicados en ambientes semiáridos en donde la entrada de agua continental es insignificante presentan una salinidad dos a tres veces mayor - que la del agua de mar y una sedimentación activa de carbonatos que ha permitido la formación de estromatolitos. (11, 37, 38, 43)

La acción de la marea da lugar a cambios bruscos de temperatura, humedad y salinidad. En este caso los tapetes microbianos se presentan de una manera sobresaliente en la zona litoral (zona intertidal), pudiéndose encontrar -- también en la zona sublitoral y en la supralitoral, reportándose siete tipos

diferentes de tapetes, cada uno con una combinación única de especies ciano bacterianas que se establecen en un conjunto de condiciones dadas. (43)

TIPOS DE TAPETES MICROBIANOS Y CIANOBACTERIAS DOMINANTES EN

LAGUNA HAMELIN, BAHIA TIBURON, AUSTRALIA

FORMA DEL TAPETE	C I A N O B A C T E R I A
1. Film	<u>Hormatonema violaceo-nigrum</u>
2. Vejiga	<u>Microcoleus chthonoplastes</u> (Grupo LPP)
3. Pustular	<u>Entophysalis major</u> (<u>Gloeocapsa</u>)
4. Crestas	<u>Lyngbya aestuarii</u>
5. Gelatinoso	<u>Aphanothece</u> (<u>Synechococcus</u>)
6. Plano	<u>Schizothrix helva</u>
7. Columnar	<u>Microcoleus tennerrimus</u>

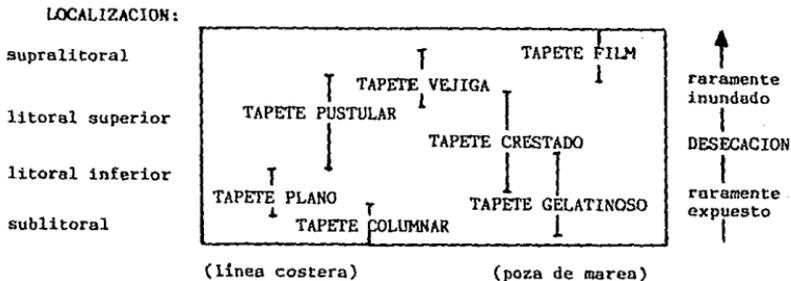
Entre paréntesis está el nombre asignado por Rippka

Los procesos físicos que controlan la distribución de los tapetes en este tipo de lagos son el gradiente de desecación, a mayor desecación menor número de especies; la tasa de sedimentación que al elevarse permite la formación de tapetes; la cementación que proporciona un sitio para la iniciación del tapete y por último la erosión ocasionada por el oleaje.

El tapete pustular, se presenta de la zona litoral media a la zona alta (referente a la marea), ver figura página 48. Está formado por la cianobacteria Entophysalis major que es unicelular y colonial (su descripción morfológica corresponde al género Gloeocapsa según clasificación de Rippka). Esta cianobacteria aún cuando se considera cosmopolita, no crece en zonas sublitorales o pozas litorales con agua estancada formada al subir la marea. (38)

A este microorganismo se le ha dado gran importancia por su parecido estructural con un microfósil del Precámbrico llamado Eoentophysalis con un registro de 1.57×10^9 años. (38)

DISTRIBUCION DE TAPETES CON RESPECTO AL GRADIENTE DE DESECACION Y LA TASA DE SEDIMENTACION



Entophysalis major presenta cubiertas concéntricas que favorecen su resistencia a períodos de desecación. Frecuentemente estabiliza superficies previamente colonizadas por Microcoleus sp y recoloniza estromatolitos formando tapetes de nuevo los cuales serán litificados posteriormente. Estos eventos de colonización y litificación recurrentes quedan registrados dentro de la estructura interna del estromatolito como capas o láminas.(38)

Los tapetes de la zona litoral, generalmente dominados por una o dos especies de cianobacterias filamentosas, presentan capas visibles de bacterias púrpuras cuando permanecen inmersos por largos períodos de tiempo. De estos tapetes, los planos después de estar secos por cierto tiempo, recuperan la actividad fotosintética en un lapso de dos horas siempre y cuando haya presencia de agua.

Los tapetes columnares sublitorales presentan en su superficie tapetes gelatinosos característicos de la zona. Prácticamente todos los tipos de tapetes tienden a litificarse, los tapetes no litificados son fácilmente des-

truidos por tormentas por lo que no se presenta crecimiento. El crecimiento del tapete microbiano en estas zonas es posible sólo cuando se da el proceso de recolonización y litificación presentándose un ciclo que lleva al crecimiento de estromatolitos.

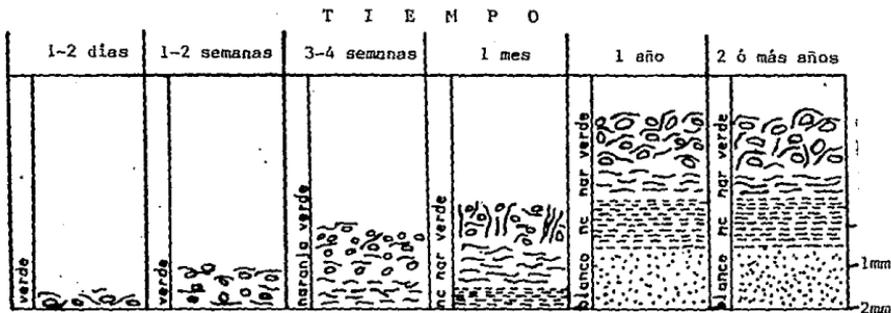
c. Manantiales termales

Existen manantiales geotérmicos que presentan diversidad de ambientes extremos en los cuales se han establecido comunidades microbianas capaces de formar tapetes. Estos presentan temperaturas elevadas entre 32 a 74°C, factor extremo que al impedir el crecimiento de organismos eucariotes permite que se desarrollen los organismos procariotes.

El ambiente químico de estos sistemas varía ampliamente desde pH alcalinos para manantiales volcánicos que contienen iones sodio, bicarbonato y cloruro en forma dominante hasta pH neutros con iones calcio y magnesio como los más abundantes y pH ácidos ricos en iones sulfato y cloruro. (16)

Alrededor de los 74°C se desarrolla un tapete delgado de la cianobacteria unicelular Synechococcus sp. Este tapete no incrementa su grosor ya que el crecimiento ocurre a menos de 68°C donde por debajo de Synechococcus sp. se desarrolla una capa de 1 mm a varios cms de una bacteria fotosintética anoxygenica organoautótrofa, Chloroflexus. Abajo de estas dos capas se presenta una acumulación de restos celulares y acelulares y poblaciones activas de bacterias quimiotróficas anaerobias. Posteriormente la última capa incluye a bacterias sulfatoreductoras y metanogénicas. (29)

MODELO DE CRECIMIENTO DE UN TAPETE EN MANANTIALES TERMALES



Incremento gradual del grosor del tapete. No hay -- orientación preferencial -- de Chloroflexus.

Autodegradación de Synechococcus después de 1 mm de crecimiento. Chloroflexus crece abajo, horizontalmente.

Migración vertical de Chloroflexus. Abajo hay autodegradación. Abajo Chloroflexus muere pero no se lisa.

Superficie del tapete nueva, pero visualmente no cambió. Filamentos de Chloroflexus -- vacíos, gran parte del tapete descompuesta.

Sin cambio posterior en el tapete. Balance -- descomposición -- crecimiento.

nc = naranja claro
nar = naranja intenso

Doemel y Brock (1974) señalaron que Chloroflexus, bacteria fotosintética -- con movimiento deslizante, capaz de utilizar al ácido sulfhídrico como -- donador de electrones cuando realiza la fotosíntesis anoxigénica en presencia de luz, y realizar heterotrofia en la oscuridad en presencia de oxígeno, es el organismo responsable de la formación del tapete y es además el más -- antiguo en los manantiales termales. (14)

La capa de cianobacterias usualmente es verde cambiando con respecto a la -- estación del año y condiciones de luz. Este cambio varía de verde intenso -- a azul-verde y de azul-verde a amarillo; durante períodos de alta intensidad luminosa y días largos, se presenta un alto contenido de carotenoides. (103)

El crecimiento del tapete es en la superficie y se atribuye a la capacidad --

que tiene Chloroflexus de moverse y presentar aerotaxis y heterotrofia en la oscuridad.

La capa de Chloroflexus es una masa gelatinosa naranja, rojo-naranja a color carne con una gran variedad de láminas horizontales que ocupa la segunda capa para protegerse del ambiente aeróbico, el cual es mantenido en gran parte por la cianobacteria oxigénica que se localiza en la superficie. En ambientes completamente carentes de oxígeno se han encontrado tapetes formados solamente por Chloroflexus y algunas bacterias púrpuras.

En intervalos de temperatura entre los 45 a los 59°C se presenta una capa -naranja característica de cianobacterias moderadamente termofílicas con un alto contenido de carotenoides y bajo contenido de clorofila y ficobilinas, particularmente formadas por Phormidium, Pseudanabaena, Synechococcus y Mastogoiia laminosum.

En algunas ocasiones en los canales, cuando se presentan temperaturas entre + 54°C se encuentra en la superficie a la cianobacteria filamentososa Oscillatoria terebriformis de color café-rojizo por su alto contenido de ficoeritrina.

En temperaturas entre los 32 a los 59°C se dan las condiciones para la formación de estromatolitos; éstos presentan diferente morfología dependiendo de tres procesos esenciales de las cianobacterias; deslizamiento, fototaxis y cohesión. En estos ambientes termales se deposita usualmente sílica así como carbonatos. La estructura laminar está dada por la distribución de la actividad fotosintética dentro del tapete.

A lo largo de un año, la tasa de descomposición iguala a la tasa de crecimiento por lo que el resultado neto es de cero. (29) La variación de condiciones ambientales en estos microecosistemas es muy grande. Se han estudiado comunidades formadoras de tapetes a una temperatura de 40°C teniendo en forma dominante a los siguientes fotótrofos: Oscillatoria terebriformis, Synechococcus sp., Chloroflexus sp. y Beggiatoa sp. Los valores extremos de oxígeno y ácido sulfhídrico en cada nivel de profundidad dependen de la actividad biológica dentro del tapete.

El ambiente químico del tapete cambia bruscamente durante el ciclo diurno, a 1 mm de profundidad varía de más de 500 micromoles de oxígeno a cero y de cero a más de 400 micromoles de ácido sulfhídrico. Los microorganismos que requieran ambientes químicos más estables deben migrar dentro del tapete.

d. Zonas hipersalinas

Los tapetes microbianos se desarrollan en forma de polígonos en sitios inundados periódicamente por lluvias invernales y mareas altas de primavera. Las fuertes lluvias sumergen los tapetes bajo varios metros de profundidad, siendo cubiertos con sedimentos de tierra. Estos fenómenos de inundación y entierro tienen graves efectos sobre la comunidad microbiana que forma los polígonos de desecación. (24)

Antes de que ocurra una inundación, la primera capa de 2 mm del tapete está formada por Microcoleus chthonoplastes y una cianobacteria unicelular Enthophysalis (considerada actualmente dentro del grupo Gloeocapsa). (21) En la segunda capa de 2 mm, las cianobacterias son menos abundantes y predominan bacterias fotosintéticas anaeróbicas como Chromatium sp., Thiocapsa sp. y -- Chloroflexus. La siguiente capa está compuesta de una gran variedad de bacterias heterótrofas y restos celulares de bacterias fotosintéticas. Después se encuentran varios centímetros de sedimentos laminados. En polígonos que han reemergido no se ha encontrado Microcoleus chthonoplastes. Abajo de 1.2 cm de sedimentos se conservan bien las bacterias fotótrofas anaerobias Thiocapsa y Chromatium; más abajo se encuentran algunas cianobacterias unicelulares como Synechococcus.

Después de una segunda inundación, los polígonos que reemergen presentan -- 2.5 cm de minerales del tipo de la arcilla y del sílico-clástico, por abajo permanecen especies de Chromatium y Thiocapsa como únicos miembros de la comunidad fotosintética.

En este lodo gelatinoso, anaerobio rico en sulfuros es fundamental la actividad de las bacterias sulfatoreductoras.

Pasado determinado tiempo, se reestablece la comunidad fotosintética formada por Spirulina, Oscillatoria y Lyngbya.

e. Pozas de concentración de sal

Muchas de estas pozas de tipo solar de obtención de sal tienen como ventaja para el estudio de tapetes microbianos el ser un sistema de pozas rigurosamente controlado en el acceso de agua, flujo de ésta y profundidad.

En México existen dos zonas de formación de tapetes localizadas en los estados de Baja California Norte y Baja California Sur (Laguna Figueroa y zona de Guerrero Negro, respectivamente), han sido analizadas por muchos científicos de todo el mundo. (96, 97, 98)

En la poza de concentración de sal de la Exportadora de Sal, S. A. de Guerrero Negro, Baja California Sur, los tapetes microbianos con mejor crecimiento se encuentran en los denominados pozos o áreas 4, 5, 6 y 8, todos con cierta salinidad; estudiados desde hace varios años. (44, 45)

Los tapetes microbianos laminados de los ambientes hipersalinos descritos están dominados por la cianobacteria Microcoleus chthonoplastes la cual se desarrolla en ambientes sumergidos en la poza de concentración de sal de Guerrero Negro. En esta zona los tapetes pueden aumentar su grosor hasta 10 cm o más y están caracterizados por presentar laminaciones finas de capas alternadas de cianobacterias y bacterias fotosintéticas.

Javor y col. (1981) citan que la capa de cianobacterias puede ser monoespecífica o estar formada por dos o tres especies pero siempre se encuentran las cianobacterias filamentosas como dominantes. (45)

Existen áreas con temperaturas de 18 a 25°C y cierta salinidad donde los tapetes crecen hasta alcanzar un grosor de 10 a 15 cm. Por las características que tienen estos tapetes en cuanto a su densidad de organismos y material enlazado, precipitado o atrapado, se ha registrado que presentan una

zona fotosintética de menos de 1mm a un poco más de 2.5 mm.

La comunidad microbiana que se encuentra en estos tapetes consiste en:

- Superficie poblada por una fina capa de diatomeas principalmente Nitzschia sp y Navicula sp creciendo junto con cianobacterias filamentosas.
- En una capa inferior, se encuentra abundantemente Microcoleus chthonoplastes que tiene la característica de crecer en racimos de tricomas en una cubierta gruesa común junto a una pequeña cantidad de Oscillatoria sp.
- La siguiente capa está menos densamente poblada, está formada principalmente por una bacteria verde filamentosas como Chloroflexus sp junto con cianobacterias filamentosas unicelulares y algunas bacterias púrpuras.
- Enseguida, una capa característica de bacterias del azufre sin color representadas por Beggiatoa sp. Abajo de ésta se localiza una vieja capa de Microcoleus y se repite la secuencia anterior. (23)

Estudios realizados en diferentes épocas del año para conocer la tasa de -- crecimiento, preservación de lípidos, consumo de bióxido de carbono, fijación de nitrógeno y producción de ácido sulfhídrico, indican una variación muy significativa en tan solo 2 mm de profundidad en el tapete. (24, 88)

La profundidad en la que se presenta la actividad fotosintética oxigénica - (0.25 mm) varía con respecto al grosor de la capa superficial de diatomeas. Los datos de actividad fotosintética oxigénica varían registrándose hasta - en 0.8 mm cuando la capa de diatomeas es muy pobre, o bien hasta en 1.4 mm al existir una capa gruesa de diatomeas.

La Laguna de Figueroa en Baja California Norte presenta tapetes que han recibido el efecto y consecuencia de por lo menos dos inundaciones. Es un lugar muy estudiado por la preservación de los microorganismos integrantes -- del tapete después de ser sepultados, así como por el reestablecimiento del sistema a través del tiempo.

En las diferentes áreas donde se desarrollan estos tapetes se presentan -- ciertas diferencias con respecto a la concentración de sal. La incidencia solar y la temperatura son muy parecidas. Esto es más que suficiente para

que se encuentren laminaciones diferentes así como organismos dominantes ca-
racterísticos del área en las diferentes estaciones del año. Por último, -
en las áreas o pozas de concentración de sal de Guerrero Negro en México la
actividad fotosintética máxima corresponde a Microcoleus chthonoplastes el
cual genera gran cantidad de oxígeno.

f. Lago solar: Golfo de Eilat, Israel

Este lago es un cuerpo de agua hipersalino con estratificación química esta-
cional, inversión de temperatura y una profundidad máxima de 4 a 6 m. (15)

En la época de verano, el lago presenta una temperatura de 27°C con una sa-
linidad elevada y una penetración de luz total alcanzando a llegar el 25.7%
de la luz superficial hasta el fondo. Durante la estratificación hay pre-
sencia de ácido sulfhídrico y ausencia de oxígeno en el fondo. (52, 54)

El desarrollo de los tapetes (más de 1 mm de grosor) y su tasa de crecimen-
to están controlados por la profundidad del agua, ciclo limnológico anual,
exposición a diferentes intensidades luminosas, condiciones de temperatura,
oxígeno, ácido sulfhídrico y salinidad. Krumbein y col. (1977) mencionan -
que el crecimiento es de 1 mm anual y las capas son parcialmente preserva-
das. Se dice que un total de 120 cm de tapete se han acumulado a lo largo
de 2400 años. (52)

Los tapetes que se desarrollan en este lago se clasifican en cuatro tipos :
(52)

- Tapete plano en aguas someras. Presenta una laminación fina con capas de
0.5 a 1.5 mm de grosor y se encuentran en profundidades de 0 a 1.25 m. En
verano, la superficie del tapete es café-rojiza con una capa inferior de
color verde. En invierno aparece una capa verde brillante en la superfi-
cie por arriba de la capa café-rojiza. La capa verde brillante está con-
stituida por cianobacterias filamentosas principalmente Microcoleus acompa-
ñada por Oscillatoria limnetica, Oscillatoria salina, Spirulina labyrin-
thiformis y Spirulina sp; raramente se encuentran cianobacterias unicelula

res. La superficie del tapete café-rojizo está constituida por cianobacterias unicelulares predominando Aphanothece halophytica y Aphanothece littoralis (Synechococcus), las cuales producen una gran cantidad de carotenoides para protegerse de la luz. También se encuentran diatomeas de los géneros Nitzschia y Navícula. La capa verde siguiente está constituida por microorganismos filamentosos deslizantes co-dominantes Phormidium y Chloroflexus.

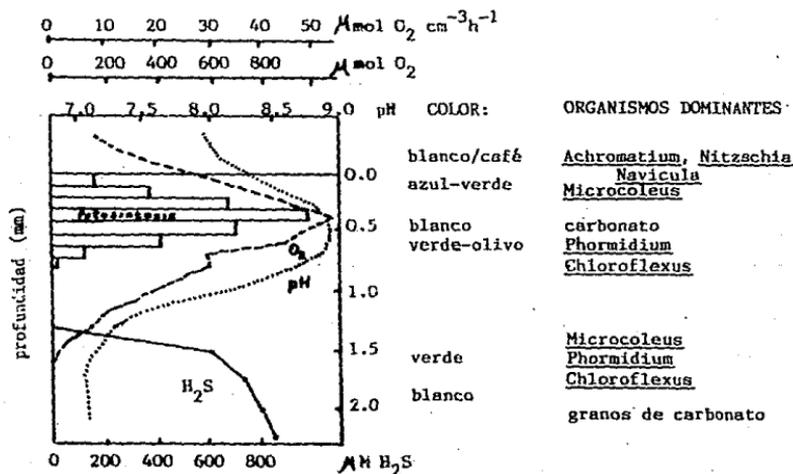
- Tapete con crestas. Se presentan en profundidades de 1 m a 2.5 m sobre la zona de declive. Este tapete está sujeto a una descomposición aeróbica rápida ya que están expuestos a aguas oxigenadas.
- Tapete con vejigas. Capas delgadas de cianobacterias y bacterias fotosintéticas que se presentan a una profundidad de 1.4 a 4 m. En esta zona se forman costras duras de yeso y carbonatos. Los microorganismos que se desarrollan contribuyen muy poco a la acumulación anual de sedimentos. En verano se forma una capa delgada de cianobacterias filamentosas y unicelulares, población que en invierno es reemplazada por Chromatium violescens, bacteria fotosintética púrpura.
- Tapete floculoso. Este tipo de tapete se forma entre los 4 y 5 m de profundidad. Se desarrolla en zonas ricas en nutrientes, son aeróbicos con poca sedimentación. Esta capa algunas veces se desprende y flota por la elevada presencia de burbujas de oxígeno. La capa floculosa está formada por Oscillatoria limnetica y Oscillatoria salina y hacia abajo por la bacteria filamentosa Beggiatoa sp y otras bacterias del azufre no fotosintéticas que se encuentran formando una capa blanca. En invierno a estas profundidades se alcanzan concentraciones muy elevadas de ácido sulfhídrico que pueden ser utilizadas para realizar fotosíntesis anoxigénica por Oscillatoria limnetica. (18) Los sistemas fotosintéticos de esta cianobacteria operan facultativamente tanto oxigénica como anoxigénicamente. - (20)

Cohen y col. (1984) clasifican a los cuatro tipos de tapetes que se presentan en este lago de manera diferente a como lo hace Krumbein y col. en 1977. Los cuatro tapetes estudiados en este lago, situados a lo largo de la costa este del mismo, son clasificados de la manera siguiente: (20, 52)

- Tapete plano somero. Localizado a 20 cm de profundidad del nivel del agua, presenta una zona fotosintética angosta de 0.8 mm. Alcanzando un máximo de 50 micromoles de O_2/cm^3h , en la capa de 300 micromoles de grosor densamente poblada por Microcoleus chthonoplastes, donde también se encuentran en baja densidad Phormidium sp y Chloroflexus. En la primera capa del tapete se encuentran en baja densidad algunas diatomeas. En los primeros 4 micrómetros se localizan las bacterias del azufre sin color como Achromatium, densamente empaquetada.

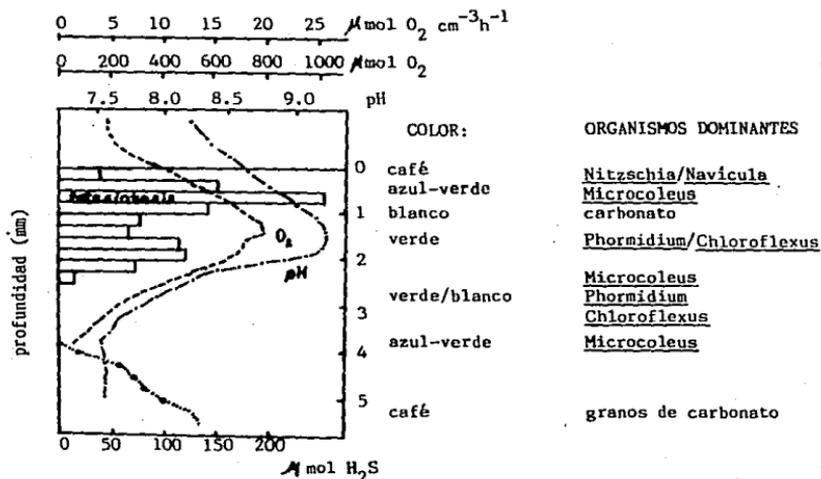
La alta tasa fotosintética genera un pico de 1,050 micromoles de oxígeno, el cual produce una supersaturación del mismo. La saturación con la concentración de oxígeno del aire es de 160 micromoles. El pH alcanza un máximo de 8.9 como resultado del impacto de la fotosíntesis sobre el equilibrio del carbonato. El ácido sulfhídrico, producto de la actividad de sulfato reductores, es rápidamente producido abajo de la capa óxica.

En la gráfica se observa perfil de la tasa de fotosíntesis, gradientes químicos de oxígeno, ácido sulfhídrico, pH, zonación de los microorganismos dominantes con respecto al color que presenta cada capa en 2.5 mm del tapete. (76)



- Tapete plano profundo. Localizado a 50 cm de profundidad del nivel del agua. La estructura del tapete está menos compactada por lo que la zona fotosintética es 3 veces más profunda. Esto favorece la heterogeneidad de la actividad fotosintética y de los gradientes químicos. Los dos picos de actividad fotosintética se localizan justo donde se presenta Microcoleus chthonoplastes, siendo de sólo 25 micromoles de O_2/cm^3h la actividad máxima. Los gradientes químicos aunque similares a los del tapete plano somero, están desplazados hacia abajo.

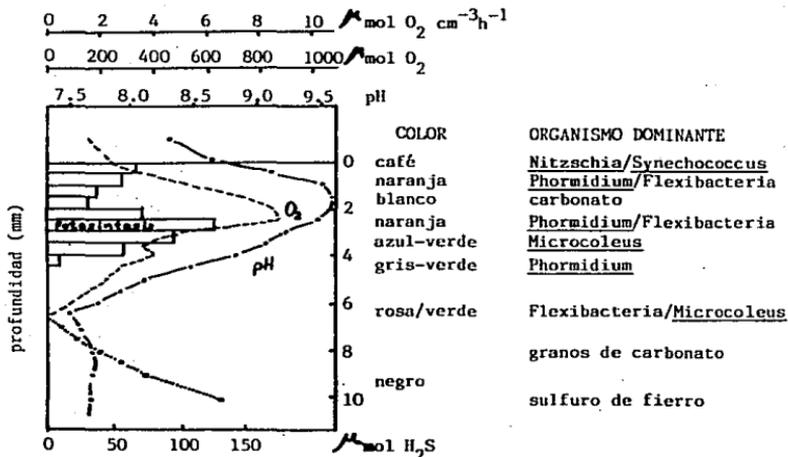
En la gráfica se observa perfil de la tasa de fotosíntesis, gradientes químicos de oxígeno, ácido sulfhídrico, pH y zonación de los microorganismos dominantes con respecto al color que presenta cada capa en 5.5 mm de grosor del tapete. (76)



ESTA TESIS NO DEBE SALIR DE LA BIBLIOTECA

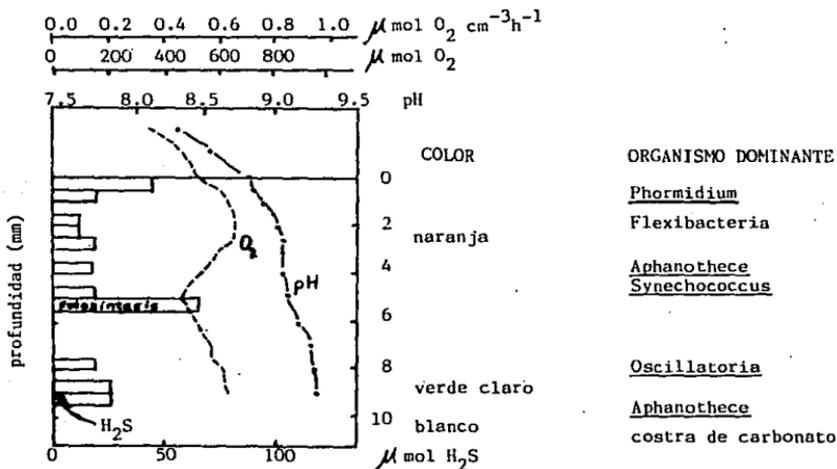
- Tapete con vejigas. Se encuentra a 60 cm de profundidad del nivel del agua. Tiene un alto contenido de burbujas que le dan la apariencia suave o de poca tensión. El tapete con vejigas se localiza en grandes zonas del tapete plano en el cual debajo de 1 mm se desarrollan burbujas de gas. En la superficie se presentan diatomeas y en forma abundante se aprecian cianobacterias unicelulares como Synechococcus. En la segunda capa no se encuentra Microcoleus chthonoplastes como organismo dominante, sino a la cianobacteria filamentososa Phormidium, así como filamentos de Chloroflexus que dan al medio un color naranja característico. A los 3 mm de profundidad se encuentra Microcoleus chthonoplastes creciendo en una masa densa. - Esta es la capa en la cual se encuentra la tasa fotosintética más alta, alcanzando casi 6 micromoles de $O_2/cm^3 h$. La fotosíntesis se registra hasta en 4.5 mm de profundidad. En este tapete se ha registrado el valor más alto de pH (9.5 en 1.5 mm de profundidad).

En la gráfica se observa perfil de la tasa de fotosíntesis, gradientes químicos de oxígeno, ácido sulfhídrico, pH y zonación de los microorganismos dominantes con respecto al color que presenta cada capa en 10 mm de grosor del tapete. (76)



- Tapete gelatinoso. Se localiza por abajo de 1 m de profundidad del nivel del agua, situado en la termoclina del lago a una temperatura de 45°C, -- con una salinidad mayor que los tres tapetes anteriores. Este tapete gelatinoso, blando de 10 mm de grosor, cubre una costra dura de carbonatos. No hay presencia de diatomeas ni de Microcoleus chthonoplastes. En los primeros 7 mm está una capa naranja brillante muy laxa formada por filamentos delgados de Phormidium sp y una flexibacteria no identificada -- así como cianobacterias unicelulares como Aphanothece halophitica, Aphanocapsa sp, Synechococcus sp y Pleurocapsa sp. Abajo el tapete cambia a -- verde claro y contiene Oscillatoria sp así como Aphanothece halophitica. En todo el tapete se encuentran gránulos de aragonita y yeso. Se registró una tasa fotosintética muy baja en casi todo el tapete, no habiendo -- una diferencia significativa entre la capa naranja y la verde.

En la gráfica se observa perfil de la tasa de fotosíntesis, gradientes -- químicos de oxígeno, ácido sulfhídrico, pH y zonación de los organismos -- dominantes con respecto al color que presenta cada capa en 10 mm de grosor del tapete. (76)



4. ESTROMATOLITOS

Los estromatolitos pueden ser definidos como cuerpos organosedimentarios de arquitectura y estructura determinadas producidos in situ por comunidades de microorganismos, principalmente cianobacterias, mediante el atrapamiento, incorporación y/o precipitación de sedimentos. (9, 14)

Los estromatolitos están firmemente adheridos al sustrato y muestran una estructura laminada. Los oncolitos, que no están fijos al sustrato, y los estromatolitos que carecen de laminación, no se consideran dentro de la definición. (17) Los primeros objetos laminados que recibieron el nombre de estromatolitos fueron referidos por Steel en 1825.

Desde hace 150 años se le ha asignado a los estromatolitos un origen biológico; debido a la falta de pruebas concluyentes éstas interpretaciones fueron de carácter intuitivo durante mucho tiempo. Aunque orgánico en su origen, estas estructuras no son por ellas mismas organismos, son producto de comunidades formadas por numerosas especies de microorganismos. (17)

Hasta la segunda mitad de los años sesenta hubo un fuerte incremento en el interés por el estudio de los estromatolitos. Sobre todo cuando cierto tipo de tapetes fueron reconocidos como "estromatolitos recientes". (67, 83, 109) Cualquier tapete con potencial de preservación puede ser considerado como un estromatolito. (9, 51, 113)

Según Kalkowski (1908), el nombre de estromatolito define masas de rocas caizas las cuales poseen laminación lineal más o menos fina. Los estromatolitos son estructuras rocosas organogénicas, laminadas y calcáreas de las cuales su origen está claramente relacionado a la vida microscópica. (7, 42, 56)

Esta definición ha tenido cambios ya que el término por sí solo se ha aplicado a muchas estructuras diferentes y han tenido una infinidad de interpretaciones; se ha incrementado el conocimiento de estructuras laminadas fósiles y biogénicas recientes. El panorama sobre la evolución fisiológica y ecológica de los microorganismos formadores de estromatolitos ha cambiado considerablemente. El punto de vista del significado evolutivo de los estromatolitos es más definitivo hoy en día.

Awramik y Margulis en 1977, definieron el término de estromatolito como una estructura organosedimentaria producida por el atrapamiento, enlazamiento y/o precipitación de sedimentos por la actividad de los microorganismos, fundamentalmente cianobacterias, en el cual la estructura puede ser laminada ya que se ha observado que la laminación depende de las comunidades presentes. (5)

Krumbein en 1983 menciona que los estromatolitos son rocas laminadas de las cuales el origen puede estar relacionado a la actividad de comunidades microbianas las que, por su morfología, fisiología y arreglo en el espacio y tiempo, interactúan con el ambiente físico y químico para producir patrones laminados que son conservados en la estructura final de la roca. Así mismo, define a los "estromatolitos recientes" o "estromatolitos vivos" como sistemas laminados, no consolidados y claramente relacionados a la actividad de comunidades microbianas. (56, 67)

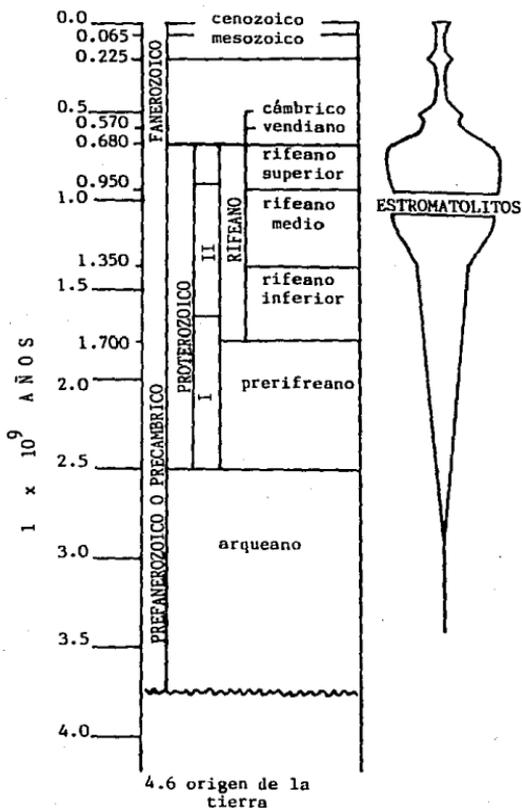
En el siguiente cuadro se muestran los elementos geoquímicos de las rocas sedimentarias las cuales conforman a los estromatolitos. (73)

TIPO DE ROCA	MINERALOGIA	QUIMICA
Arenisca	Cuarzo y feldespato	Domina: SiO_2 (+K, Na, Ca, Al)
Pizarra (esquistos)	Arcillas, cloritas y carbonatos	$\text{Al}_2\text{O}_3 - \text{SiO}_2 - \text{H}_2\text{O}$
Caliza	Calcita y dolomita	$\text{CaCO}_3, \text{MgCO}_3$
Pedral	Cuarzo, hematita	SiO_2 (+ $\text{Fe}_2\text{O}_3, \text{MnO}_2$)
Fosforita	Apatita	$\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$
Suelo	Complejo de minerales de arcilla y materiales orgánicos	$\text{Al}_2\text{O}_3 - \text{Fe}_2\text{O}_3 - \text{SiO}_2$
Laterita (arcilla roja)	Bauxita, hematita	$\text{Al}_2\text{O}_3 - \text{Fe}_2\text{O}_3 - \text{SiO}_2$
Evaporita	Halita, yeso	$\text{NaCl}, \text{CaSO}_4, \text{CaCO}_3$

BIOGEOLOGIA DE ESTROMATOLITOS Y TAPETES MICROBIANOS (6)

BIOLOGIA	TAPETE MICROBIANO	ESTROMATOLITO	
		OBSERVADO	INFERIDO
Constituido por cianobacte- rias	si	si	si
Bacterias presentes	si	si	si
Eucariotes presentes	si	si	?
Diferenciación vertical	si	no	?
Diversidad elevada	si	si	?
Dominado por pocas especies	si	si	?
CONJUNTO AMBIENTAL			
Marino (común)	si	si	si
Marino hipersalino	si	si	si
Laguna costera	si	si	si
Profundo abajo de la zona fótica	si	?	si
Marisma	si	si	si
Lagos de agua dulce	si	?	?
Lagos alcalinos	si	si	si
Manantiales termales	si	?	si
Ambiente terrestre	no	no	?
Litoral	si	si	si
Supralitoral	si	si	si
Sublitoral	si	si	si
MECANISMO DE FORMACION			
Atrapamiento y enlazamiento	si	si	si
Precipitación mineral	si	si	si
COMPOSICION			
Carbonato	si	si	si
Silicoclástico	si	si	si
Materia orgánica	si	?	?
MICROESTRUCTURA			
Influenciada biológicamente	si	si	si
Influenciada abiológicamente	no	?	?
Combinación ambas	?	?	?
MACROESTRUCTURA			
Influenciada biológicamente	si	si	si
Influenciada abiológicamente	si	si	si
Combinación de ambas	?	?	si

La persistencia y abundancia de los estromatolitos a través del tiempo geológico testifica el suceso evolutivo de los tapetes microbianos.



Esta aguja señala la abundancia de los estromatolitos con respecto al tiempo geológico

La litificación de un tapete microbiano es un proceso que puede presentarse por la precipitación de carbonato de calcio como una consecuencia de la actividad fotoautótrofa seguida de la actividad heterótrofa de la comunidad microbiana. (7, 53) También puede ocurrir durante un proceso de sepultación por sedimentos donde la tasa de sepultación debe ser suficiente para producir una estructura capaz de preservarse no siendo demasiado grande y que sea capaz de prevenir la colonización por microorganismos. (104)

Las rocas estromatolíticas comunes son: (5, 7)

- Caliza Calcita, dolomita, carbonato de calcio y magnesio.
- Pedernal Cuarzo y hematita, óxido de silicio, óxido de manganeso y óxido férrico; ésta es la estructura que mejor conserva a los fósiles.

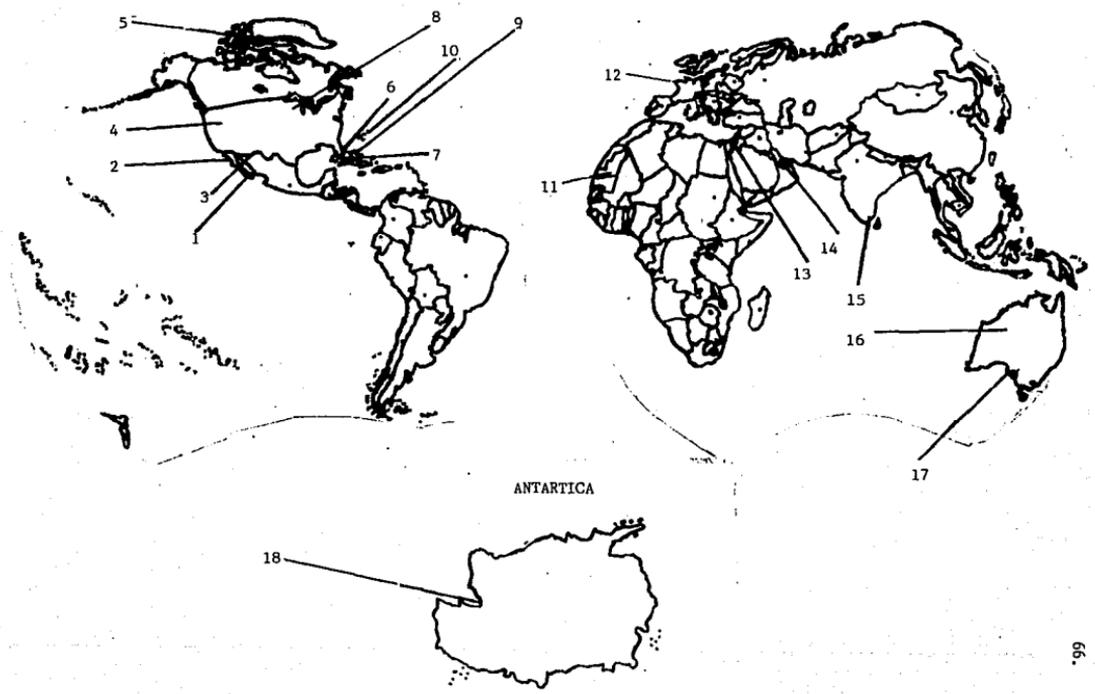
Los tapetes microbianos hoy en día pueden estar relacionados directamente con los organismos que los conforman así como al ambiente en el cual éstos viven.

a. Distribución de tapetes y estromatolitos

Los tapetes microbianos formados principalmente por cianobacterias, se desarrollan en aquellos sitios donde se presenta una interfase agua-sedimento, ya sea permanente o temporal y que tenga acceso a una fuente de energía luminosa en forma periódica, en la cual se pueda obtener los nutrientes mínimos necesarios para que se dé la vida en su forma menos exigente.

Estos tapetes deben encontrar "éxito" en su desarrollo. Lo anterior ha limitado al tapete microbiano a determinados ambientes denominados extremos, en los que la intensidad luminosa, temperatura, pH y salinidad afectan su crecimiento; (34, 58, 71, 81) así como aquellos ambientes ricos en ácido sulfhídrico y/o ambientes que presentan cambios muy bruscos como la presencia y ausencia de oxígeno por largos períodos de tiempo. (55, 58) Organismos consumidores o destructores alteran la estructura y desarrollo de los tapetes. Los tapetes han tenido "éxito" y se han podido desarrollar en ambientes donde la tasa de producción fotosintética excede en buena medida el efecto de consumidores. (20)

DISTRIBUCION NORMAL DE TAPETES MICROBIANOS Y ESTROMATOLITOS EN EL MUNDO



Distribución de estromatolitos y tapetes microbianos formados principalmente por cianobacterias.

México	
Guerrero Negro, B. C. S.	1
Laguna Figueroa, B. C. N.	2
Caborca, Sonora	3
Estados Unidos	
Gran Lago Salado	4
Bahía Baffin	5
Cabo Sable	6
Cayo Florida	7
Lago Verde	8
Bahamas	9
Bermudas	10
Mauritania	11
Noroeste de Francia	12
Israel (Lago Solar)	13
Golfo Pérsico	14
India (Laguna Mannar)	15
Australia	
Bahía Tiburón	16
Lago Marion	17
Antártica	
Lagos del Sur de Campo Victoria	18

5. MÉTODOS DE ESTUDIO

Estudios biológicos sobre tapetes microbianos: (7)

- Identificación de microorganismos individuales por medio de análisis morfológicos así como por técnicas de aislamiento y de cultivo puro.
- Estudios sobre los requerimientos fisiológicos de los microorganismos.
- Estudios in situ sobre la distribución de los microorganismos dentro del tapete así como de los parámetros y gradientes químicos de temperatura y luz.
- Reconocimiento de la asociación microbiana y entendimiento de las comunidades microbianas.

- Ecología del tapete.
- Entendimiento global de los tapetes microbianos como ecosistema.

Estudios paleontológicos de estromatolitos: (7)

- Descripción de las formas y distribución de los estromatolitos en un pasdo geológico.
- Reconocimiento de las restricciones de cualquier morfología estromatolitica característica a un intervalo particular de tiempo geológico.
- Interpretación de datos sedimentológicos, el ambiente bajo el cual el estromatolito fue formado.
- Identificación de microfósiles individuales preservados en sílica.
- Comparación de microfósiles con microorganismos similares modernos morfológicamente para inferir afinidades taxonómicas.
- Documentar cualquier asociación microbiana que pueda ser interpretada como comunidad.
- Realizar seguimientos de la distribución de estromatolitos y sus microfósiles en tiempo y espacio con el fin de entender la historia de la evolución.

R E S U M E N

El ecosistema microbiano está constituido por microorganismos que forman parte de la comunidad biótica, así mismo presenta partículas orgánicas e inorgánicas que conforman el sistema abiótico.

Los tapetes microbianos han sido definidos como ecosistema miniatura, extraordinariamente dinámico y complejo, producidos por comunidades microbianas, fundamentalmente fotoautótrofas, las cuales colonizan superficies bénticas formando estructuras cohesivas y frecuentemente laminadas.

Un tapete microbiano por medio del proceso de litificación formará a través del tiempo los llamados estromatolitos, característica importante dentro de la geología. Los tapetes microbianos son un fenómeno biológico que se ha asociado con el registro de vida más antiguo en la Tierra que data de 3.5×10^9 años. Al respecto es de gran importancia la cianobacteria Enthophysalis major por su parecido estructural con el microfósil del Precámbrico llamado Eoenthophysalis con una antigüedad de 1.57×10^9 años. Esta cianobacteria se desarrolla en la zona litoral media a la zona alta, referente a la marea, y presenta cubiertas concéntricas que favorecen su resistencia a períodos de desecación.

Las cianobacterias se adaptan a diversas condiciones ambientales por su versatilidad metabólica; pueden operar facultativamente, esta habilidad es muy importante en fronteras de la biósfera en la que fluctúan rápidamente de la aerobiosis a la anaerobiosis además de presentar requerimientos nutricionales muy simples.

La fisiología dominante de las cianobacterias es la fotoautotrofia oxigénica, utilizando al CO_2 como fuente de carbono y agua como donador de electrones. También pueden metabolizar ácido sulfhídrico para llevar a cabo la fotosíntesis anoxigénica

ca o bien pueden fijar nitrógeno aerobícamente. Asimilan bicarbonato cuando las concentraciones de bióxido de carbono bajanrepentinamente en el medio, utilizando este componente inorgánico como fuente de carbono para realizar la fotosíntesis. La asimilación de bicarbonato y la vía C_4 , que es otro medio de aporte de CO_2 , mejoran el abastecimiento de éste al ciclo de Calvin.

Las cianobacterias, al igual que muchos microorganismos, presentan diferenciación celular. Producen células como los heterocistos facilitando el proceso de fijación de nitrógeno por la protección que esta célula diferenciada otorga a la nitrogenasa; la formación de acinetos proporciona resistencia a los cambios ambientales bruscos facilitando la permanencia y distribución de las cianobacterias en diferentes habitats. Las cianobacterias son además las únicas bacterias que presentan un sistema de membrana adicional a la membrana citoplásmica, llamada tilacoide, siendo además los únicos procariotes que contienen clorofila a y ficobiliproteínas. Presentan incluso nes celulares, en su mayoría con funciones de reserva, que les confiere ventaja adaptativa.

La capacidad fotosintética entre las bacterias está circunscrita a un pequeño grupo de eubacterias unicelulares, bacterias púrpuras y verdes. En cuanto a caracteres celulares generales, nada distingue a estas bacterias fotosintéticas de otras eubacterias unicelulares, salvo el color que el sistema fotosintético confiere a sus células. Las bacterias púrpuras y verdes se distinguen fácilmente de los otros procariotes fotosintéticos, cianobacterias, porque son incapaces de producir oxígeno fotosintéticamente, debido a su incapacidad para utilizar el agua como donador de electrones y dependen para su crecimiento de compuestos inorgánicos reducidos como ácido sulfhídrico, tiosulfato, hidrógeno o bien compuestos orgánicos. Por tanto, la fotosíntesis bacteriana es un proceso metabólico anoxigénico.

El sistema de pigmentos de las bacterias fotosintéticas nunca contienen clorofila a, que se encuentra en todos los organismos fotosintéticos productores de oxígeno; sus pigmentos se denominan bacterioclorofilas. Estos pigmentos las capacitan para utilizar longitudes de onda situadas en las regiones roja e infraroja, longitudes que las algas y plantas superiores no pueden utilizar.

Las cianobacterias realizan la fotosíntesis oxigénica y anoxigénica, tienen un sistema de pigmentos fotosintéticos que incluyen a la clorofila a, y al beta-caroteno además de las ficobiproteínas lo que les permite incrementar el espectro de longitud de onda y aumentar la eficiencia fotosintética por la posibilidad de captar luz en condiciones naturales.

C O N C L U S I O N E S

Un tapete microbiano es un ecosistema miniatura dominado por - microorganismos fotoautótrofos, principalmente cianobacterias. Los tapetes microbianos forman capas estratificadas características encontrándose las cianobacterias siempre en las superficiales por su capacidad de presentar fototaxis y aerotaxis. - Las cianobacterias favorecen la formación del tapete por la habilidad de sintetizar sustancias poliméricas extracelulares -- las cuales atrapan, enlazan y precipitan partículas suspendidas así como otros microorganismos. De esta manera, se van formando una variedad de capas de microorganismos que se alternan con restos celulares y sedimentos orgánicos e inorgánicos presentes en el medio.

Las cianobacterias tienen una distribución natural muy amplia. Se localizan tanto en el suelo, aguas dulces como en los océanos. Algunas tienen la propiedad de crecer a temperaturas muy elevadas, encontrándose tapetes microbianos en manantiales termales donde la temperatura varía de 32 a 74°C.

Hay tapetes microbianos en ambientes naturales muy fríos como los formados en los lagos de la Antártica, los que no permiten el desarrollo de otros grupos biológicos. Sin embargo, las cianobacterias pueden prosperar en este medio que les proporciona solamente agua, luz y sales minerales, además de N_2 y CO_2 , que siempre están presentes en la atmósfera.

En las pozas de concentración de sal se encuentran tapetes microbianos en los que se alternan capas finas de cianobacterias y bacterias fotosintéticas, alcanzando un grosor hasta de 10 cm. El microorganismo dominante y frecuentemente encontrado en zonas hipersalinas es Microcoleus chthonoplastes, cianobacteria filamentosa que a pesar de encontrarse en presencia de ácido sulfhídrico es capaz de llevar a cabo la fotosíntesis oxigénica. Esta característica les confiere ventaja adaptativa en estos lugares que están controlados por el acceso, flujo y profundidad del agua.

En las zonas hipersalinas, las fuertes lluvias sumergen los polígonos de desecación bajo varios metros de profundidad. Estos fenómenos de inundación y entierro tienen serias consecuencias sobre las comunidades microbianas que forman el tapete. Sin embargo, se han estudiado estas zonas y se ha comprobado que, aún después de una inundación, los polígonos reemergen -- presentando bacterias fotosintéticas anaerobias y cianobacterias que se reestablecen para formar la comunidad fotosintética en la superficie. Por lo anterior, la Laguna Figüeroa, BCN y Guerrero Negro, BCS en México, son estudiados desde hace varios años por investigadores de todo el mundo.

B I B L I O G R A F I A

1. Alexander, M., W.H. Vandobben y R.H. Lowe-Mc Connel. 1980. Conceptos unificadores de ecología. Respuesta de las comunidades microbianas - naturales a las actividades humanas. Ed. Blume. Barcelona. pp 285-292
2. Allen, M.M. 1984. Cyanobacterial cell inclusions. *Ann. Rev. Microbiol.* 38: 1-25.
3. Anderson, L.K. y F.A. Elserling. 1986 Assymmetrical core structure in - phycobilisomes of cyanobacterium Synechocystis 6701. *J. Mol. Biol.* -- 191(3): 441-452.
4. Atlas, R.M. y R. Bartha. 1972. Degradation and mineralization of petroleum in sea water; limitation by nitrogen and phosphorus. *Biotechnol. Bioeng.* 14: 309-318.
5. Awramik, S.M. 1977. Paleobiology of stromatolites. Chemical evolution of the early precambrian. *Acad. Press London.* 111-131.
6. Awramik, S.M., D.D. Gebelein y W.E. Krumbein. 1978. Environmental -- biochemistry and geomicrobiology. Biogeologic relationship of ancient stromatolites and modern analogs. Vol. I: The aquatic environment. -- Ann. Arbor. Science. Michigan. 165-178.
7. Awramik, S.M., Y Cohen, R.W. Castenholz y H.O. Halvorson. 1984. Microbial mats: Stromatolites. Ancient stromatolites and microbial mats Alan R. Liss. N. Y. 1-22.
8. Badyer, M.R. y A. Gallagher. 1987. Adaptation to photosynthetic CO₂ and HCO₃⁻ accumulation by Synechococcus. *Aust. J. Plant Physiol.* 14(2) 189-202.
9. Banerjee, D.M. y J. Chopra. 1986. Morphometric analysis of Proterozoic stromatolites from India; preliminary report on testing of a new technique. *Precambrian Res.* 33(4): 265-282.
10. Bauld, J. 1981. Occurrence of benthic microbial mats in saline lakes. *Hidrobiologia.* 81: 87-111.
11. Bauld, J., Y. Cohen, R.W. Castenholz y H.O. Halvorson. 1984. Microbial mats: Stromatolites. Microbial mat in marginal marine environments: Shark Bay, W.A. and Spencer Gulf, South Australia. Alan R. Liss N. Y. 39 - 58.
12. Bishop, D.G., J.R. Renrick, T. Kondo y N. Murata. 1986. Thermal properties of membrane lipids from two cyanobacteria; Anacystis nidulans and Synechococcus sp. *Plant cell Physiol.* 27(8): 1593-1598.
13. Bothe, H., M.G. Carr y B.A. Whitton. 1982. The biology of cyanobacteria. Nitrogen fixation. University of California Press. Berkeley. pp. 87-104.

14. Brock, T.D. y W.N. Doemel. 1974. Bacterial stromatolites: origin of laminations. *Science*. 184: 1083-1085.
15. Campbell, S.E. y S. Golubic. 1985. Benthic cyanophytes (Cyanobacteria) of Solar Lake (Sinai). *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 71(1/2): 311-329.
16. Castenholz, R.W., Y. Cohen y H.C. Halvorson. 1984. Microbial mats: - stromatolites. Composition of hot spring microbial mats: summary. - - Allan R. Liss. N.Y. pp 101-120.
17. Cevallos, F.S., R.A. Salcido y L.A. Pelayo. 1981. Una nueva sección del Precámbrico de Sonora: Los estromatolitos y su importancia en estudios. *Revista del Instituto de Geología, UNAM.* 5(1): 1-16.
18. Cohen, Y., E. Padan y M. Shilo. 1975. Facultative anoxygenic photosynthesis in the cyanobacterium Oscillatoria limnetica. *J. Bacteriol.* - 123: 855-861.
19. Cohen, Y., B.B. Jorgensen y N.P. Revsbech. 1983. Photosynthesis and structure of benthic microbial mats: microelectrode studies of four cyanobacterial communities. *Limnol. Oceanogr.* 28(6): 1075-1093.
20. Cohen, Y., R.W. Castenholz y H.O. Halvorson. 1984. Microbial mats: - stromatolites. Alan R. Liss. N.Y. pp xv-xvii.
21. Cohen, Y., B.B. Jorgensen y N.P. Revsbech. 1986. Transition from anoxygenic to oxygenic photosynthesis in a Microcoleus chthonoplastes cyanobacterial mat. *Appl. Environ. Microbiol.* 51(2): 408-417.
22. Cohen, Y., B.B. Jorgensen, R. Polawski y N.P. Revsbech. 1986. Adaptation to hydrogen sulfide of oxygenic and anoxygenic photosynthesis - - among cyanobacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 51(2): 398-407.
23. Cohen, Y., D.J. Des Marais y B.B. Jorgensen. 1987. Photosynthetic action spectra and adaptation to spectral light distribution in benthic cyanobacterial mat. *Appl. Environ. Microbiol.* 53(4): 879-886.
24. Cohen, Y., E.D. D'Amelio y D.J. Des Marais. 1987. Association of a new type of gliding filamentous, purple phototrophic bacterium inside bundles of Microcoleus chthonoplastes in hypersaline cyanobacterial - - mats. *Arch. Microbiol.* 147: 213-220.
25. Cohen-Bazire, G., D.A. Bryant, M.G. Carr y B.A. Whitton. 1982. The biology of cyanobacteria. Phycobilisomes: composition and structure. - University of California Press. Berkeley. pp. 143-190.
26. Conrad, R.S., J.G. Goodwin y J.G. Zeikus. 1987. Hydrogen metabolism in a mildly acidic lake sediment (Knaack Lake) (Wisconsin, U.S.A.) - - FEMS (Fed. Eur. Microbiol. Soc.) *Microbial Ecology* 45(4): 243-249.
27. Daday, A. y D.D. Smith. 1987. The hydrogenase-nitrogenase relationship in the symbiotic cyanobacterium isolated from Macrozamia communis L. Johnson. *Aust. J. Plant. Physiol.* 14(3): 319-324.

28. De la Lanza Espino, G. y V. Arenas. 1986. Nutrient availability from organic matter in a Lagoon system. *Ciencia (México City)* 37(4): 247 -- 254.
29. Doemel, W.N. y T.D. Brock. 1977. Structure, growth and descomposition of laminates algal-bacterial mats in alkaline hot springs. *Appl. Environ. Microbiol.* 34: 433-452.
30. Dubelaar, G.B.J., J.W.M. Visser y M. Donze. 1987. Anomalous behaviour of forward and perpendicular light scattering of a cyanobacterium owing to intracellular gas vacuoles. *Cytometry.* 8(4): 405-412.
31. Dyson D. Robert, 1975. *Principios de Biología Celular.* Fondo Educativo Interamericano. México. pp 197.
32. El Hag. 1986. Physiological studies on a coccoid marine blue-green - alga (Cyanobacterium). *Br. Phycol. J.* 21(3): 315-320.
33. Fay, P. 1983. *The blue-greens. Cyanophits-cyanobacteria.* Edward Arnold. London. pp. 1-84.
34. Filly, L.J. y J.R. García. 1987. Limnological features of a Puerto - Rico reservoir. *Arch. Hidrobiol. Suppl.* 76(1/2): 145-168.
35. Geider, R.J. 1987. Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll a ratio in microalgae and cyanobacteria: implications for physiology and growth of phytoplankton. *New Phytol.* 106(1): 1-34.
36. Giani, D. y W.E. Krumbein. 1986. Growth characteristics of non-heterocystous cyanobacterium Plectonema boryanum with nitrogen as nitrogen source. *Arch. Microbiol.* 145(3): 259-265.
37. Golubic, S. 1982. Microbial ecology of algal mats and recent stromatolites in Shark Bay, W. A. *Nat Geographic Society, Research Reports.*-14: 277-286.
38. Golubic, S., P. Westbrook, E.W. de Jong. 1983. Biomineralization and biological metal accumulation. *Stromatolites fossil and recent; a -- case history.* D. Reidel. Boston. pp. 313-326.
39. González-Halphen, D. y M.C. Gómez-Lojero. 1982. Transducción y distribución de energía en las membranas fotosintéticas. *BEB 82, Vol. 1.* pp. 4-20.
40. Greenland, D.J. 1981. Soil management and soil degradation. *Journal_ of soil Science.* 32: 301-322.
41. Guerrero, G.M., A.A. Iglesias, M. Losada y A. Serrano. 1987. Purification and properties of NADP-dependent non-phosphorylating glyceraldehid 3 phosphate deshydrogenase, from the green alga. *Biochem. Biophys Acta.* 925(1): 1-10.

42. Hoffman, P. y R.N. Ginsburg. 1973. Evolving concepts in sedimentology. Recent and ancient algal stromatolites seventy years of pedagogic cross-pollination. Baltimore University Press. pp. 178-191.
43. Hoffman, P. 1976. Stromatolites morphogenesis in Shark Bay, Western Australia. Elsevier Scientific, Amsterdam. pp. 261-271.
44. Holser, W.T., B Javor, C. Pierre y L. Ortlieb. 1981. Geochemistry -- and ecology of salts ponds at Guerrero Negro, Baja California. Field trip prepared for the geological society of America. Ann. Meeting. -- March 22-24. pp. 1-56.
45. Javor, B.J. y R.W. Castenholz. 1981. Laminated microbial mats, Laguna Guerrero Negro, México. Geomicrobiol. J. 2:237- 273.
46. Jensen, B.B., R.P. Cox y R.H. Burris. 1986. Isolation of cyanobacterial heterocysts with high and sustained dinitrogen-fixation capacity supported by endogenous reductans. Arch. Microbiol. 145(3): 241-247.
47. Joint, I.R. y A.J. Pomroy. 1986. Photosynthetic characteristics of - nanno-plankton and picoplankton from the surface mixed layer. Mar Biol (Berlin) 92(4): 465-474.
48. Kaputska, L.A. y J.D. Dubois. 1987. Dinitrogen fixation by cyanobacteria and associative rhizosphere bacteria in the Arapaho Prairie in - the sand hills of Nebraska (U.S.A.) Am. J. Bot. 74(1): 107-113.
49. Kashyad, A.K. y K.D. Pandey. 1987. Factors affecting formation of -- spores (akinetes) in cyanobacterium Anabaena doliolum (Ad. Strain). J. Plant. Physiol. 127(1/2): 123-134.
50. Kerby, N.W., G.W. Niven, P. Rowell y W.P.D. Stewart. 1987. Photoproduction of aminoacids by mutant strains of nitrogen-fixing cyanobacterium. Appl. Microbiol. Biotechnol. 25(6): 547-552.
51. Klein, C., N.J. Beukes y J.W. Scott. 1987. Filamentous microfossils in the early proterozoic transvaal supergroup; their morphology significance and paleoenvironmental setting. Precambrian Res. 36(1): 81-94.
52. Krumbein, W.E., Y. Cohen y M. Shilo. 1977. Solar Lake (Sinai) 4 stromatolitic cyanobacterial mats. Limnol. Oceanogr. 22(4): 635-656.
53. Krumbein, W.E. 1978. Algal mats and their lithification. Environment biochemistry and geomicrobiology. Vol. I: Aquatic environment. Ann. -- Sci. Mich. pp. 209-225.
54. Krumbein, W.E. 1979. Photolithotrophic and chemoorganotrophic activity of bacteria and algae as related to beachrock formation and degradation (Gulf of Agaba, Sinai). Geomicrobiol. J. 1(2): 139-203.
55. Krumbein, W.E., H. Buchholz, P. Franke, D. Giani, C. Giele y K. Wonneberger. 1979. O₂ and H₂S coexistence in stromatolites. Naturwissenschaften. 66: 381 \pm 389.
56. Krumbein, W.E. 1983. Stromatolites - the challenge of a term in space and time. Precambrian Res. 20: 293-531.

57. León, C., S. Kumazawa y A. Mitsui. 1986. Cyclic appearance of aerobic nitrogenase activity during synchronous growth of unicellular cyanobacteria. *Current Microbiol.* 13: 149-153.
58. Lind, O. 1987. Spatial and temporal variation in hypolimnetic oxygen deficits of a multidepression lake. *Limnol Oceanogr.* 32(3): 740-744.
59. Love, T.C., B.C. Parker, K.G. Seaburg, G.M. Simmons y R.A. Wharton. -- 1982. Modern conophyton-like microbial mats discovered in lake Vanda, Antarctica. *Geomicrobiol. J.* 3(1): 33-47.
60. Manodori, A. y A. Melis. 1986. Cyanobacterial acclimation to photo--system. *Plant Physiol.* (Bethesda), 82(1): 185-189.
61. Margulis, L., B.D.P. Grosourky, J.F. Stolz, E.J. Gong-Collins, S. Lenk, D. Read y A. López-Cortés. 1983. Distinctive microbial structures -- and the pre-Phanerozoic fossil record. *Precambrian. Res.* 20: 443-477.
62. Margulis, L., D. Chase y R. Guerrero. 1986. Microbial communities. - *Bioscience.* January issue. pp. 11-34.
63. Mitsui, A., S. Kumazawa, A. Takahashi, H. Ikamoto, S. Cao y T. Arai. -- 1986. Strategy by which nitrogen fixing unicellular cyanobacteria grow photosynthotrophically. *Nature.* 323(6090): 720-722.
64. Mitsui, A., S. Cao, A. Takahashi y T. Arai. 1987. Growth synchrony - and cellular parameters of unicellular nitrogen-fixing marine cyanobacterium *Synechococcus* sp strain Miami BG O43511 under continuous illumination. *Physiol. Plantarum.* 69: 1 - 8.
65. Newton, J.W. y D.D. Tyler. 1987. Cyanophycin granule polypeptide in a facultatively heterotrophic cyanobacterium. *Curr. Microbiol.* 15(4): 207-212
66. Nitschmann, W.H. y G.A. Paschek. 1986. Oxidative phosphorylation and energy buffering in cyanobacteria. *J. Bacteriol.* 168(3): 1205-1211
67. Orcutt, D.M., B.C. Parker y W.R. Lusby. 1986. Lipids in blue-green algal mats (modern stromatolites) from Antarctic Oasis Lakes. *J. Phycol.* 22(4): 523-530.
68. Oremland, R.S. y S. Polcin. 1982. Methanogenesis and sulfate reduction: competitive and non competitive substrates in estuarine sediments *Appl. Environm. Microbiol.* 44: 1270-1276.
69. Owtrim, G.W. y B. Colman. 1986. Purification and characterization - of phosphoenol-pyruvate carboxylase from a cyanobacterium. *J. Bacteriol.* 168(1): 207-212.
70. Paerl, H.W. 1982. Interactions with bacteria. The biology of Cyanobacteria. University of California Press. Berkeley. pp. 441-462.
71. Parker, B.C., G.M. Simmons, F.G. Love, R.A. Wherton y K.C. Seaburg. -- 1981. Modern stromatolites in antarctic dry valley lakes. *Bio Science.* 31(9): 656-661.

72. Parker, B.C. y R.A. Wharton Jr. 1985. Physiological ecology of blue-green algal mats (modern stromatolites), in Antarctic oasis Lakes. -- Arch. Hidrobiol. Suppl. 71(1/2): 331-348.
73. Plant, J. y A.Raiswell. 1983. Principles of environmental geochemistry Thornton, I. Edit. Applied environmental geochemistry Academic Press.- London. pp. 1-39.
74. Post, A. 1986. Transient state characteristics of adaptation to -- changes in light conditions for the cyanobacterium Oscillatoria agardhii I. Pigmentation and photosynthesis. Arch. Microbiol. 145(4): 353-357.
75. Rao, V.V., R. Ghosh y H.N. Singh. 1984. Diazotrophic regulation of -- akinete development in the cyanobacterium Anabaena colicolum. New Phytol 106(1): 161-168.
76. Resbeck, N.P. y D.M. Ward. 1984. Microprofiles of dissolved substances and photosynthesis in microbial mats measured with microelectrodes. Alan R. Liss. N.Y. pp. 171-188.
77. Reynauld, P.A. 1987. Ecology of nitrogen-fixing cyanobacteria in dry tropical habitats of West Africa: A multivariate analysis. Plant Soil. 98(2): 203-220.
78. Rheinheimer, G. 1985. Aquatic Microbiology. 3a. Ed. John Wiley & Sons New York. pp 76.
79. Rippka, R., J. Deruelles, J.B. Waterbury, M. Herdman y R.Y. Stanier. -- 1979. Generic assignments, strains histories and properties of pure -- culture of cyanobacteria. J. Gen. Microbiol. 111: 1-61.
80. Rippka, R., J.B. Waterbury y R.Y. Stanier. 1981. Provisional generic assignments for cyanobacteria in pure culture. The prokaryotes. A handbook on habitats, isolation and identification of bacteria. Springer - Verlag. Berlin. pp. 212-220.
81. Ryan, D.F. y D.M. Kahler. 1987. Geochemical and mineralogical indications of pH in lakes and soils in Central New Hampshire (U.S.A.), in -- the early Holocene. Limnol. Oceanogr. 32(3): 751-757.
82. Scavia, D. y G.L. Fahnenstiel. 1987. Dynamics of lake Michigan (U.S. A.) phytoplankton: Mechanism controlling epilimnetic communities. J. -- Great Lakes Res. 13(2): 103-120.
83. Schopf, J.W. y M.R. Walter. 1982. Origin and early evolution of cyanobacteria: the geological evidence. University of California Press. -- Berkeley. pp 543-564.
84. Seale, D.B., M.E. Boraas y G.J. Warren. 1987. Effects of sodium and phosphate on growth of cyanobacteria. Water Res. 21(6): 625-632.
85. Sinclair, J.L. y W.C. Chiorse. 1987. Distribution of protozoa in sub surface sediments of a pristine ground water study in Oklahoma. Appl. Environ. Microbiol. 53(5): 1157-1163.

86. Singh, D.F., A.K. Tripathi y H.D. Kumar. 1987. Is tryptophan a repressor of heterocyst differentiation and nitrogenase activity in the cyanobacterium Anabaena doliolum? Aust. J. Plant. Physiol. 14(2): 319-324
87. Smith, A.J. 1982. The Biology of Cyanobacteria. Carr, MG. & B.A. -- Whitton, edits. University of California Press. Berkeley. pp. 50.
88. Smith, N.S., R.W. Mansfield, J.H.A. Nugent y M.C.W. Evans. 1987. Characterization of electron acceptors A and A, in cyanobacterial photosystem I. Biochem. Biophys. Acta. 892(3): 331-334.
89. Spiller, H. y K.T. Shanmugam. 1987. Physiological conditions for nitrogen fixation in an unicellular marine cyanobacterium, Synechococcus sp strain SF1. J. Bacteriol. 169(12): 5379-5384.
90. Stal, L.J. y K. Heyer. 1987. Dark anaerobic nitrogen fixation (acetylene reduction) in the cyanobacterium Oscillatoria sp. FEMS (Fed. Eur. Microbiol. Soc.), Microbiol. Ecol. 45(4): 227-232.
91. Stanier, R.Y. y G. Cohen-Bazire. 1977. Phototrophic prokaryotes: The cyanobacteria. Ann. Rev. Microbiol. 31:225-274.
92. Stanier, R.Y. 1980. The journey, not the arrival, matters. Ann. Rev. Microbiol. 34: 1-48.
93. Stanier, Y., y col. 1981. The Prokaryotes. Starr, Stolp, Truper, Balows, Schlegel edits. Springer-Verlag. New York.
94. Stanier, R.Y., J.L. Ingraham, M.L. Wheelis y P.R. Painter. 1986. The microbial world. 5th. ed. Prentice-Hall. Englewood Cliffs. pp. 344-381
95. Stewart, W.D.P. y P. Rowell. 1986. Biochemistry and physiology of nitrogen fixation with particular emphasis and nitrogen-fixing phototrophs Plant Soil. 90: 167-191.
96. Stolz, J.F. 1983. Fine structure of the stratified microbial community at Laguna Figueroa, Baja California, México. I. Methods in situ study of the laminated sediments. Precambrian Res. 20: 479-492.
97. Stolz, J.F. y L. Margulis. 1984. The stratified microbial community at Laguna Figueroa, Baja California, México: a possible model for pre-phanerozoic laminated microbial communities preserved in cherts. Origins of life. 14: 671-679.
98. Stolz, J.F. 1984. Fine structure of the stratified microbial community at Laguna Figueroa, Baja California, México. II. Transmission electron microscopy as a diagnostic tool in studying microbial communities in situ. Alan R. Liss. N.Y. pp. 23-38.
99. Thaver, R.K., K. Jungermann y K. Decker. 1981. Energy conservation in chemotrophic anaerobic bacteria. Bacteriol. Rev. 41: 100-180.
100. Tufail, A. 1987. Microbial communities colonizing nutrient-enriched marine sediment. 148(3): 245-256.

101. Veldkamp, H. 1980. El papel de las bacterias en el flujo de energía y en el ciclo de los nutrientes. Conceptos unificadores en ecología. - Blume, Barcelona. pp 58-65.
102. Walsby, A.E. 1981. Cyanobacteria: planktonic gas-vacuolate forms. -- The prokaryotes. A handbook on habitats, isolation and identification of bacteria. Springer-Verlag. Berlin. pp 224-235.
103. Walter, M.R., J Bauld y T.D. Brock. 1976. Microbiology and morphogenesis of columnar stromatolites (conophyton vacerrilla) from hot - - springs. Elsevier, Amsterdam. pp 273-310.
104. Walterm M.R. 1977. Interpreting stromatolites. Am. Sci. 65: 563-571.
105. Waor, S.R.C., R.H. Reed y W.D.P. Stewart. 1987. Low-molecular weight carbohydrate biosynthesis and the distribution of cyanobacteria (blue-green algae) in marine environments. Br. Phycol. J. 22(2): 175-180.
106. Waterbury, J.B. y Stanier, R.Y. 1977. Two unicellular cyanobacteria_ which reproduce by budding. Archives of Microbiol. 115: 249-257.
107. Waterbury, J.B. y Sinclair, C. 1978. Patterns of growth and development in pleurocapsalean cyanobacteria. Bacteriological Rev. 42: 2-44.
108. Wharton, R.A., B.C. Parker y G.M. Simmons. 1983. Distribution species composition and morphology of algal mats in antarctic dry valley lakes. Phycologia. 22: 355-365.
109. Whitton, B.A. y M. Potts. 1982. Marine littoral. The biology of cyanobacteria. University of California Press. Berkeley. pp, 515-542.
110. Wimpenny, J.W.T. 1981. Spatial order in microbial ecosystems. Biol. Rev. 56: 295-342.
111. Wol, C.P. 1982. Heterocysts. The biology of cyanobacteria. Univ. of Calif. Press. Berkeley. pp. 359-386.
112. Wood, P. y A. Peat. 1986. Influence of phosphorus status on fine - - structure of the cyanobacterium (blue-green algae), Calothrix parietina Citobios. 47(189): 89-100.
113. Xia, W., Y Jicheng y L. Xiuhua. 1987. An approach to the origin and features of late Sinian phosphatic stromatolites. Acta Geol. Sin. - - 61(1):82-90.

G L O S A R I O

Acineto. Célula especializada o espora. Representa una forma de resistencia y reproducción.

Calcárea. Roca formada por cal (óxido de calcio).

Carboxisoma. Inclusión intracelular de cianobacterias, también llamados - cuerpos polihédricos. Contienen a la ribulosa 1-5 bifosfato carboxilasa -- oxigenasa. No se encuentra en heterocisto.

Carotenoide. Pigmento que presenta la estructura básica de un hidrocarburo largo no saturado y provisto de grupos metilos con un total de 40 átomos de carbono. Funcionan únicamente como pigmentos captadores de luz y transportando la energía luminosa que absorben al centro de reacción.

Célula vegetativa. Unidad estructural de cianobacterias que pueden o no estar separadas por constricciones profundas entre sí. La célula vegetativa por un proceso de diferenciación puede formar heterocistos, acinetos y hormogonios.

Ciclo limnológico. Serie de cambios ecológicos, de fauna y flora, en ríos y lagos que ocurren en forma periódica.

Clorofila. Pigmento fotoreceptor que presenta cuatro grupos tetrapirrólicos coordinados a un átomo de Mg por lo que se dice que es una porfirina de magnesio. Desempeña un doble papel en la conversión fotosintética de la energía: es pigmento captador o antena de la luz y es además el sitio del - evento fotoquímico inicial o centro de reacción.

Comunidad microbiana. Conjunto de organismos que se encuentran asociados - en un área o habitat determinado influidos por el medio externo y por otras especies dentro de la comunidad.

Ecología. Estudio de las relaciones mutuas físicas y bióticas entre seres vivos y su medio ambiente.

Ecosistema. Unidad natural de partes vivas e inertes que interactúan para producir un sistema estable en el cual el intercambio entre materia viva y no viva forme un ciclo.

Estromatolito. Cuerpo organosedimentario de arquitectura y estructura determinada producido in situ por comunidades de microorganismos mediante el atrapamiento, incorporación y/o precipitación biótica de sedimentos. Cualquier tapete con potencial de preservación puede ser considerado como un estromatolito.

Ficobilinas. Ficobiliproteínas. Son tetrapirroles de cadena abierta en -- contraste con la clorofila que es un tetrapirrol cíclico. Las ficobilinas carecen del ion magnesio y a diferencia de los cloroplastos y carotenoides, se hayan conjugados con proteínas específicas. La proteína conjugada de la ficoeritrobilina es la ficoeritrina, pigmento rojo. La ficocianina, azul, es el conjugado análogo hallado en las cianobacterias. Funcionan sólo como pigmentos captadores de luz que transportan la energía luminosa o absorbida al centro de reacción.

Fósil. Restos o impresiones de plantas o animales primitivos conservados - por lo común en rocas. Los estromatolitos se consideran fósiles.

Heterocisto. Célula especializada con capacidad fisiológica de fijar nitrógeno bajo condiciones aerobias. Se forma por la transformación gradual de células vegetativas.

Hormogonio. Porción de células vegetativas que forman un tricoma nuevo, - son muy pequeñas, móviles y pueden formar vacuolas de gas.

Litificación. Proceso físico y biológico que provoca la formación de capas o laminas dentro de una roca.

Roca sedimentaria. Estructuras formadas por el depósito o sedimentación de materiales procedentes de la destrucción de rocas.

Sedimentación. Depósito de materiales procedentes de la descomposición de rocas arrastrados por viento y agua.

Tapete microbiano. Ecosistema miniatura producido por comunidades microbianas generalmente fotoautótrofas que colonizan superficies bénticas formando estructuras cohesivas y frecuentemente laminadas, con un potencial de preservación variable.

Tilacoide. Membrana adicional a la membrana citoplásmica que alberga los - centros de reacción, sistema de transporte de electrones, clorofila a, pigmentos antena y carotenoides.

Tricoma. Cadena de células que forman una estructura multicelular.

Zona béntica. Conjunto de organismos que viven en el fondo del mar. La in fauna béntica se refiere a organismos que viven en los sedimentos de la superficie.