

## Algas extremófilas: estrategias de supervivencia y uso potencial

Mayra Anzures\*, Martha Gaytán y Estela Cuna.

División de Investigación. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. de los Barrios No.1, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla de Baz, Edo. Mex. C.P. 54090.

mayanz268@gmail.com

### Resumen

Esta investigación recopila la información bibliográfica sobre las estrategias de supervivencia que han llevado a tener éxito ecológico a las algas y cianoprocariontes extremófilas, con la finalidad de aportar al conocimiento y aprovechamiento de estos organismos. Se realizó una síntesis de cada estrategia documentada para los valores extremos de los siguientes factores ambientales: temperatura, pH, salinidad, luz y nutrientes. Se enlistaron los principales taxones extremófilos reportados en la bibliografía consultada y se incluyó información sobre los posibles usos médicos y biotecnológicos de las moléculas orgánicas producto de sus estrategias de supervivencia, si había información disponible. Las algas termófilas y psicrófilas presentan adaptaciones de supervivencia a estos ambientes extremos principalmente a nivel membrana y enzimas. Las alcalófilas, acidófilas y halófilas presentan modificaciones a nivel membrana y estructuras celulares, así como mecanismos para las deficiencias en estos ambientes (presencia de sideróforos, mecanismo para la captación de CO<sub>2</sub> para las acidófilas y síntesis de soluto compatible en las halófilas). Las que habitan en ambientes de irradiación extrema modifican la cantidad de carotenos para protegerse del daño oxidativo en alta luminosidad o aumentan la cantidad de clorofila, ficocianina y ficoeritrina para eficientizar la captación de luz, cuando escasea la misma. La presencia de estructuras especializadas (gránulos de cianoficinas, polifosfato y carboxisomas), permite su almacenamiento cuando existe exceso de nutrientes. Cuando hay escasez de ellos, se activan vías metabólicas alternas para almacenar alimentos. Las enzimas presentes en los extremófilos se usan en la industria productora de detergentes, la alimentaria, la textil, la peletera, la papelera y la farmacéutica, en tanto que sus moléculas orgánicas (pigmentos, antioxidantes, vitaminas, proteínas, alcaloides, etc) se utilizan profusamente en la industria alimentaria, cosmética y farmacéutica. La capacidad de almacenar nutrientes y la producción de agentes quelantes son utilizados para procesos de bio-remediación. Los usos potenciales (generación de hidrógeno y biodiesel, degradación de plásticos, etc) son muy diversos.

**Palabras clave:** Algas extremófilas, cianoprocariontes, estrategias de supervivencia, biotecnología.

### Abstract

This research compiles the bibliographic information on the survival strategies that have led to the ecological success of the extremophilic algae and cyanoprokaryotes, in order to contribute to the knowledge and use of these organisms. A synthesis of each documented strategy was made for the extreme values of the following environmental factors: temperature, pH, salinity, light, and nutrients. The main extremophilic taxa reported in the consulted bibliography were listed and information on the possible medical and biotechnological uses of organic molecules because of their survival strategies was included if information was available. Thermophilic and psychrophilic algae show survival adaptations to these extreme environments, mainly at the membrane and enzyme levels. Alkalophilic, acidophilic and halophilic have modifications at the membrane level and cellular structures, as well as mechanisms for deficiencies in these environments (presence of siderophores, mechanism for CO<sub>2</sub> uptake for acidophilic plants and synthesis of compatible solute in halophiles). Those that live in

environments of extreme irradiance modify the number of carotenes to protect themselves from oxidative damage in high light or increase the amount of chlorophyll, phycocyanin and phycoerythrin to make light capture more efficient, when it is scarce. The presence of specialized structures (cyanoficin granules, polyphosphate and carboxysomes) allows their storage when there are excess nutrients. When there is a shortage of them, alternate metabolic pathways are activated to store nutrients. The enzymes present in the extremophiles are used in the detergent, food, textile, fur, paper and pharmaceutical industries, while their organic molecules (pigments, antioxidants, vitamins, proteins, alkaloids, etc.) are They are widely used in the food, cosmetic and pharmaceutical industries. The ability to store nutrients and the production of chelating agents are used for bio-remediation processes. The potential uses (generation of hydrogen and biodiesel, degradation of plastics, etc.) are very diverse.

**Key words:** Extremophilic algae, cyanoprokaryotes, survival strategies, biotechnology.

## Introducción

Las algas, junto con las cianoprocariotas, son los principales productores primarios en los ecosistemas acuáticos; producen la materia orgánica que ingresa a las cadenas tróficas (Wehr et al., 2015; Sigee, 2005) a través del proceso de fotosíntesis, siendo responsables del 80 % del oxígeno atmosférico (Bravo et al., 2014). Las podemos encontrar también en ambientes terrestres húmedos y en ambientes considerados extremos.

Un ambiente extremo es aquél cuyas condiciones son hostiles para la mayoría de los seres vivos, en ellos encontramos los rangos extremos de los factores ambientales como la temperatura, la desecación, la radiación y la presencia de especies reactivas de oxígeno (Granada, 2010; Rothschild y Mancinelli, 2001), algunas de estas condiciones extremas pueden causar oxidación en los ácidos nucleicos, proteínas y lípidos, ocasionando graves daños a los organismos. Los organismos que sobreviven en estos ambientes extremos, entre ellos algunas algas, son llamados extremófilos, del griego "philos" que significa amante, por lo tanto, son "amantes de lo extremo", es decir, su crecimiento óptimo se da en ambientes que presentan una característica extrema (Hernández, 2012).

Los organismos extremófilos son nombrados dependiendo del o de los parámetros físicos o químicos involucrados, por ejemplo: los termófilos crecen a temperaturas mayores de 55° C, con crecimiento óptimo entre los 55 - 65° C, los

termo-acidófilos crecen a un pH inferior o igual a 4.0 y a temperaturas óptimas igual o mayores a 60° C, los hipertermófilos crecen a temperaturas óptimas igual o mayores a 80° C, etc. (Sigee, 2005; Jaenicke y Sterner, 2006; Ferrera y Louise, 2007).

Es importante diferenciar las algas extremófilas y las algas extremo-tolerantes. Las extremófilas han adaptado sus genotipos y fenotipos para sobrevivir a estas condiciones inusuales y por ello las condiciones no son "extremas" para ellas, por lo que su sobrevivencia depende exclusivamente de la selección sobre la variabilidad genética ya existente. Las extremo-tolerantes, si bien pueden encontrarse en ambientes extremos, están presentes en formas latentes de resistencia (López et al., 2009; Hernández, 2012).

Algunas algas extremófilas son estrictamente dependientes de su entorno y no sobreviven incluso a una corta exposición a condiciones "normales", como las cianoprocariotas del género *Spirulina*, el cual es un taxón alcalófilo cuyas células se lisan cuando se exponen a un pH neutro (Seckbach, 2007).

Las cianoprocariotas generalmente toleran más los ambientes extremos que las algas, por lo que son los microorganismos extremófilos predominantes y en algunos casos, los únicos. Son las responsables de los cambios más drásticos que ha sufrido la evolución de la vida en la tierra y presentan una versatilidad metabólica de sumo interés en biotecnología, agricultura y medio ambiente (Granada, 2010).

Las algas y las cianoprocariotas de los ecosistemas extremos han desarrollado mecanismos (estrategias de supervivencia y adaptación) que les permiten producir una serie de moléculas orgánicas como son: 1) pigmentos naturales -ficocianina, ficoeritrina, carotenoides liposolubles, clorofilas,  $\beta$  carotenos, cantaxantina y astaxantina-; 2) antioxidantes naturales -vitaminas C, E y superoxidismutasa-; 3) ácidos grasos poli-insaturados -EPA, DHA-; 4) proteínas -aminoácidos, proteínas selénicas-; 5) vitaminas; 6) oligoelementos; 7) alcaloides y terpenos, entre otras. Muchas de estas sustancias se emplean en la industria farmacéutica y cosmética, por sus propiedades antiinflamatorias, cicatrizantes, desinfectantes, antifúngicas, antioxidantes, de protección solar, antivirales, nutritivas y antiestrés (Harvey, 2000; Nascimbene et al., 2011). Además, las microalgas son fácilmente cultivables y crecen muy rápido, por lo que proveen una alternativa como fuente de materia prima para la producción masiva de estas sustancias (Freile, 2001).

En general los ambientes extremos han sido poco estudiados y su población microbiológica es poco conocida. Hoy en día estos ambientes han cobrado gran importancia no solo por la necesidad de entender la estructura de las comunidades microbianas que allí habitan, sino por el potencial biotecnológico que representan (Granada, 2010).

En esta investigación se recopila la información bibliográfica sobre las estrategias de supervivencia que han llevado a tener éxito ecológico a las algas y cianoprocariotas extremófilas, así como el uso médico y biotecnológico de las moléculas orgánicas producto de dichas estrategias, con la finalidad de aportar al conocimiento y aprovechamiento de estos organismos. Si bien en las últimas décadas ha aumentado el número de investigaciones sobre estos organismos extremófilos, aún falta información sobre el tema, existiendo especies con alto potencial biotecnológico que han sido poco estudiadas y desaprovechadas.

## **Material y métodos**

Para la realización de este trabajo se recopiló información de distintas fuentes bibliográficas (artículos, tesis, libros especializados y base de datos). Se elaboró una breve síntesis de cada estrategia de

supervivencia documentada en la bibliografía y los datos sobre sus posibles usos médicos y biotecnológicos fueron resumidos en un listado que incluyó a los taxones más estudiados.

## **Resultados y discusión**

Estrategias de supervivencia para cada factor ambiental extremo.

### *Temperatura*

Tiene efecto sobre el crecimiento y la supervivencia de las algas (Seckbach, 2000). A medida que aumenta, se aceleran las reacciones enzimáticas, implicando un desarrollo más rápido del organismo, hasta llegar a una temperatura máxima en la que ciertos componentes celulares se degradan de forma irreversible, el crecimiento cesa y sobreviene la muerte celular (Granada, 2010). A temperaturas bajas se desacelera el metabolismo, sin embargo, el mayor peligro en estos ambientes es el congelamiento y descongelamiento del agua, pues los cristales resultantes pueden romper las membranas (Rothschild y Mancinelli, 2001).

Los organismos termófilos poseen proteínas y enzimas termorresistentes y termo activas (extremoenzimas), su estabilidad térmica es debida principalmente a redes de interacciones iónicas, (Ramírez et al., 2006; Granada, 2010), modificaciones en su membrana plasmática les confiere mayor adaptabilidad (Ramírez et al., 2006).

Estas proteínas termófilas adquieren estabilidad por mecanismos intrínsecos, como son: 1) mayor compactación intramolecular de la proteína, reducción en la relación superficie/volumen; 2) disminución del número y tamaño de las cavidades superficiales; 3) formación de núcleos altamente polares; 4) disminución de glicina para evitar el giro libre de la proteína; 5) optimización de interacciones electrostáticas e hidrofóbicas; 6) intercambio de aminoácidos para incrementar la hidrofobicidad interna y promover la hélice de los residuos en la alfa hélice y 7) la sustitución de aminoácidos sensibles a cambiar su estructura (cisteína), a desaminarse (asparagina y glutámico) o a sufrir un daño oxidativo, por ejemplo en la metionina. También se incluyen procesos

extrínsecos que implican acumulación de solutos orgánicos como inositol y bifosfoglicerato y algunos iones inorgánicos como potasio y sodio (Suárez et al, 2002).

La membrana celular de las algas termófilas tiene un alto porcentaje de ácidos grasos insaturados con elevados puntos de fusión, al incrementar la temperatura incrementa la proporción de ácidos grasos insaturados, lo que le confiere una gran flexibilidad y estabilidad térmica (Rubiano, 2006).

Los ácidos grasos pueden ser aprovechados para la generación de energías limpias como biodiesel. Organismos termófilos generan compuestos antimicrobianos y antitumorales a los que se les puede asignar un uso terapéutico. Moléculas extremófilas como DNA-polimerasas, amilasas, xilanasas y proteasas, se usan como enzimas para biología molecular (PCR), en los biosensores, en el procesamiento textil y de papel (Granada, 2010), en prácticas de biorremediación que incluyen remoción de nutrientes, en efluentes termales y el manejo enzimático de lípidos y de afluentes industriales ricos en aceites. Las principales industrias que se han beneficiado con el uso de extremo-enzimas son las productoras de detergentes, la alimentaria, la textil, la papelera y la farmacéutica, dado que las extremo-enzimas son termoestables, generalmente resistentes a la acción de agentes caotrópicos, desnaturalizantes, detergentes y solventes orgánicos (Oliart-Ros et al., 2016, Tabla 1).

En el caso de las algas psicrófilas (que viven en temperaturas por debajo de 15°C) su membrana celular tiene un alto porcentaje de ácidos grasos insaturados para evitar su congelación, así mantiene su estado fluido, característica que les permite transportar los nutrimentos. Las proteínas muestran disminución en las interacciones iónicas y enlaces del hidrógeno, poseen menos grupos hidrofóbicos y más grupos cargados en su superficie, por lo que pierden su rigidez (Ramírez et al., 2006). Estas algas también recurren a la eliminación del agua intracelular para evitar el rompimiento de membranas por formación de cristales de agua (Rothschild y Mancinelli, 2001).

Las enzimas psicrófilas son catalizadores eficientes por debajo de los

40°C y se asocian a menudo con una alta termo-sensibilidad, no requieren de cofactores, su especificidad por el sustrato es baja con un bajo costo energético. Funcionan en ambientes fríos y en invierno, evitando calentamiento en los procesos y minimizan reacciones indeseables que pueden ocurrir a temperaturas altas. Las lipasas son biocatalizadores empleados en síntesis de polímeros, biopolímeros y biodiesel (Granada, 2010; Hernández, 2012). Las algas psicrófilas contienen astaxantina y ácidos grasos, producen flavonoides que sirven como filtros solares (Seckbach, 2015).

## *pH*

Cada especie necesita un valor de pH que le permita un crecimiento óptimo y 8 es el más indicado para la mayoría de ellas; por encima o debajo del mismo, se presenta un descenso en la productividad. En valores altos de pH las algas se ven afectadas por la reducción del carbono disponible, que tiende a precipitarse como carbonato. Entre las mayores adversidades para la fotosíntesis en pH ácidos es la baja concentración de carbono inorgánico, pues a pH 2 los bicarbonatos se convierten en CO<sub>2</sub> que representa el 99.995 % del carbono y cuya baja disponibilidad (aproximadamente 0.015 mmol L<sup>-1</sup>), puede ser limitante para el desarrollo algal (Díaz y Maberly, 2009; Pedrozo et al., 2010). Bajo estas condiciones, existe transporte activo que concentra CO<sub>2</sub> en torno de la rubisco (Merino-Moya et al., 2014; Shiraiwa et al., 1992). El aporte de ácido sulfúrico y nítrico a través de la lluvia ácida, la extracción minera o la actividad volcánica acidifican el agua llevándola a valores de pH <4 (Pedrozo et al., 2010), lo que facilita la solubilidad de los cationes metálicos, es especial aluminio y otros metales como Zn, Fe, Cu, Mn (Aguilera, 2013; Edding et al., 2006) originando así, concentraciones tóxicas por la cantidad de protones y metales presentes (Pick, 1998).

Las algas alcalófilas utilizan procesos altamente especializados para sobrevivir ante pH elevados; estos incluyen: 1) La composición de los lípidos en la membrana celular y en la relación lípido / proteína, a menudo asociada con niveles muy altos de componentes de la cadena respiratoria, 2) capacidad de mantener la homeostasis del pH intracelular, 3) posesión de antiportadores

exclusivos de  $\text{Na}^+$  /  $\text{H}^+$ , 4) presencia de portadores de  $\text{Na}^+$  / soluto operados a través de un ciclo de  $\text{Na}^+$ , y 5) una composición de aminoácidos generalmente más ácida de las proteínas que se exponen o excretan en el medio externo (Seckbach, 2000).

A pH alcalinos el hierro forma hidróxidos insolubles, provocando su deficiencia. La limitación de este nutriente puede afectar al fitoplancton reduciendo su tasa de divisiones diarias y su biomasa. Por otro lado, los cultivos pobres en hierro también pueden causar que las microalgas sean más sensibles a la foto inhibición. El hierro también es necesario para la síntesis de ferroproteínas, las cuales son esenciales en procesos clave como: fotosíntesis, respiración, asimilación y fijación de nitrógeno (Robles et al., 2007), por lo que las cianoprocaritas han desarrollado sideróforos para la adquisición del hierro, y son capaces de sustituir proteínas que contienen hierro por otras con diferentes cofactores, como flavinas (Peleato, 2011).

Las enzimas de las alcalófilas se emplean en la industria alimenticia para producir almidón y en la elaboración de detergentes (Ramírez, 2006). Algunas enzimas, como xilanasas, lipasas y proteasas, se producen a gran escala para ser utilizadas en el depilado del cuero, y en la recuperación de plata a partir de rayos X (Oliart-Ros et al., 2016). Los extractos multifuncionales de la alcalófila *Spirulina platensis* tienen múltiples usos (Tabla 1): la ficocianina se adiciona a productos alimenticios como colorante, antioxidante y emulsionante (Papadaki et al., 2017), se emplea como colorante, con la ficoeritrina, en la industria cosmética. Esta alga se usa como alimento por su composición de proteínas, raros aminoácidos esenciales, lípidos, minerales y un amplio rango de vitaminas incluyendo la vitamina  $\text{B}_{12}$  (Kumari, et al., 2015a).

Para evitar el daño por el oxígeno reactivo (generado en medio ácido), como el deterioro del metabolismo celular y de los componentes celulares, las algas acidófilas utilizan mecanismos que incluyen la utilización de antioxidantes no enzimáticos como son: la clorofila, carotenoides, ficobiliproteínas, compuestos fenólicos y antioxidantes enzimáticos (Mostafa et al., 2016). Para mantener la integridad de sus moléculas

lábil en ácido (clorofilas, ADN y ATP), estas algas deben mantener neutro el pH del citoplasma (Messerli et al., 2005; Pedrozo et al., 2010; Aguilera, 2013), lo que consiguen evitando la entrada de iones de hidrógeno desarrollando una permeabilidad selectiva de la membrana o excluyéndolos a través de una fuerte actividad de bomba de protones o (Seckbach, 2000; Messerli et al, 2005).

El alga *Dunaliella acidophila* emplea una combinación de factores para reducir la entrada de protones y facilitar su salida desde la célula. Estos incluyen una carga superficial positiva, y la existencia de una ATPasa en la membrana. Puede haber una diferencia entre el medio interno y externo de 5 unidades (Seckbach, 2000), como sucede en *Chlamydomonas* sp., que puede crecer a pH 2, con un pH en el citoplasma de 6.6 (Messerli et al., 2005).

Las algas acidófilas son de interés por su capacidad de recuperar drenajes de minas abandonadas, pues sus enzimas les confieren resistencia a los metales (Hernández, 2012), sin embargo, es necesario ampliar el conocimiento sobre los procesos y las rutas fisiológicas ligadas a estos procesos en ambientes contaminados (Hernández, 2012). La alga *Cyanidioshizon merolae* puede ser utilizada en biorremediación ya que puede convertir el cadmio en sulfuro de cadmio, y al ser este de baja solubilidad es menos disponible ocasionando una menor toxicidad (Seckbach, 2000).

## Salinidad

Las algas halófilas han desarrollado estrategias para compensar la salida de agua dada la alta concentración de sales del exterior y mantener el citoplasma de hiposmótico a iso-osmótico (González y Peña, 2002). Una de ellas es acumular principalmente  $\text{K}^+$  y  $\text{Cl}^-$ , eliminando sodio al medio extracelular a través de un bombeo o también por intercambio de iones de  $\text{Na}^+$  por  $\text{K}^+$  (Sahoo y Seckbach, 2015). También sintetizan compuestos llamados “extremolitos” o solutos compatibles, como el glicerol, arabinitol y las betaínas, los cuales son solubles en agua, sin carga a un pH fisiológico (González y Peña, 2002) y cuya función es mantener el balance de agua y proteger a las macromoléculas biológicas equilibrando la

presión osmótica externa (González y Peña, 2002; Sahoo y Seckbach, 2015). En el caso particular del glicerol, este actúa como: 1) osmorregulador, 2) soluto protector de la actividad enzimática y 3) fuente de reserva (González y Peña, 2002).

Otros solutos compatibles son: 1) azúcares y sus derivados (sacarosa, trehalosa, glucosilglicerol, manitol) y 2) aminoácidos y derivados de aminos cuaternarias como la glicina betaína. El manitol es uno de los más comunes y se encuentra particularmente en las algas marinas (González y Peña, 2002).

El género *Dunaliella* acumula grandes cantidades de glicerol como respuesta a las altas concentraciones de NaCl del exterior. *Dunaliella* responde al shock hiperosmótico por una rápida contracción, que inicia con la síntesis masiva de glicerol. Esta acumulación de glicerol intracelular recupera el volumen celular (Pick, 1998; González y Peña, 2002; Sahoo y Seckbach, 2015).

*Dunaliella* salina bajo estrés acumula  $\beta$ -caroteno, que se utiliza en la industria alimenticia y médica (Pick, 1998; Xu et al., 2016), como promotor de la coloración de carnes y yemas de huevo y como precursor de la vitamina A (Arrieta, 2008); también como colorante y/o antioxidante en cosméticos y productos farmacológicos (Hossein y Shariati, 2008; Mongra, 2014). Otros productos potenciales son las xantofilas (antioxidantes), el glicerol, polifosfatos y ácidos grasos especiales, que pueden generar biodiesel. Los genes asociados con tolerancia a la sal, resistencia a los ácidos o evitación de la fotoinhibición en *Dunaliella* abren una nueva vía para generar plantas más resistentes a varios tipos de estrés (Pick, 1998).

## Luz

La fotosíntesis se incrementa con el aumento de la intensidad lumínica, hasta alcanzar la máxima tasa de crecimiento específica para cada especie en el punto de saturación por luz. Pasado este punto, se alcanza el punto de fotoinhibición (mayor a  $1500 \text{ fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; Xiu et al, 2016), se acelera el flujo de fotones en la cadena oxidativa lo cual provoca la formación de

radicales libres, con resultados perjudiciales para la misma célula e incluso la muerte (Hernández y Labbé, 2014). Cuanto más corta sea la longitud de onda más dañina será la radiación, la radiación ultravioleta (UV-A: 320-400 nm; UV-B:290-320 nm; UV-C:200-290 nm) es la más peligrosa (Seckbach, 2007). En ambientes de baja intensidad lumínica la realización de fotosíntesis genera altos costos energéticos para el metabolismo basal (Zerriouh, 2013).

El aparato fotosintético es muy vulnerable a la acumulación de radicales libres y especies reactivas de oxígeno debido a la presencia de ácidos grasos poli-insaturados en las membranas tilacoidales (Freile, 2001), por lo que las algas han desarrollado mecanismos de protección (Zerriouh, 2013), los cuales incluyen: 1) foto-protección dinámica, en la que se evita el daño al FSII a través de la disipación de la energía como energía termal; 2) actividad del ciclo de las xantofilas, que consiste en la conversión de violaxantina a zeaxantina, pasando por el intermedio anteroxantina para absorber el exceso de energía de la clorofila en el cloroplasto y disiparla como fluorescencia; el ciclo se presenta en algas verdes (*Chlorophytas*) y pardas (*Phaeophyceae*); 3) movimiento de cloroplastos hacia posiciones paralelas con respecto a la luz, disminuyendo el daño; 4) síntesis de compuestos pantallas o protectores: fenoles y carotenoides, como astaxantina, fucoxantina y  $\beta$ -caroteno (Edding et al., 2006), este último presente en todos los grupos algales, y que por sus abundantes enlaces dobles tienen capacidad de absorber el exceso de energía de los fotosistemas I y II (FSI y FSII) y clorofilas, disipándola. La producción de  $\beta$ -caroteno puede ser maximizada en condiciones particulares, tales como alta salinidad, deficiencia de nitrógeno, la inhibición de la división celular y más eficientemente, altas irradiancias junto a altas temperaturas (Zerriouh, 2013).

Otro mecanismo implicado en la protección por elevada irradiación incluye la reparación del daño (Sahoo y Seckbach, 2015). La proteína D1 forma parte del centro de reacción del fotosistema II y funciona como un fusible que se quema con estrés lumínico; entonces se traslada a las lamelas estomáticas tilacoidales para su fosforilación, ya reparada se reincorpora nuevamente al fotosistema II (De las Rivas, 2013).

Algunos grupos algales poseen flagelos que les sirven para desplazarse en busca de alimento y suelen también tener en la parte anterior de la célula un órgano foto-receptivo que contiene caroteno. A través de él pueden detectar la dirección e intensidad de la luz y desplazarse en dirección contraria a la misma, cuando hay un exceso de radiación (foto-taxis negativa), o acercarse cuando no es suficiente para la fotosíntesis (foto-taxis positiva; (Lee, 2008). Este es otro mecanismo para evitar la alta luminosidad.

Altas concentraciones de materia particulada (fitoplancton y detritus), de material orgánico disuelto (v.g. pigmentos fotosintéticos) o capas de hielo superficiales en lagos polares reducen severamente la luz (Edding et al., 2006), obstaculizando la fotosíntesis, involucrando altos costos energéticos para el mantenimiento y la reparación. A baja irradiación, las algas modifican el número de unidades fotosintéticas y la composición cualitativa de pigmentos (reflejada en aumento de clorofilas, presencia de ficocianinas, ficoeritrinas), elevando su eficiencia ( $\alpha$ ) y capacidad fotosintética ( $P_{max}$ ) (Bermúdez et al., 2002); también intensifican la actividad de las enzimas involucradas en la fijación de carbono. Algunas especies recurren a la heterotrofia, cuando son capaces de incorporar materia orgánica disuelta en el agua, o hacer fagotrofia ingiriendo bacterias, es decir, son mixótrofas (Allende, 2004).

La clorofila producida en altas concentraciones puede ser usada en la industria alimenticia como saborizante y la ficocianina como antioxidante. Los mixótrofos tienen una amplia gama de usos como se muestra en la Tabla 1.

## Nutrientes

En general, la cantidad total de fósforo o de nitrógeno regula la cantidad y tipo de algas presentes en los sistemas acuáticos; una concentración elevada de ellos, condición conocida como eutrofia, produce un crecimiento algal excesivo, disminución de la diversidad y condiciones desfavorables para la biota, como turbiedad en el agua y deficiencia de oxígeno. En contraste, en lagos oligotróficos, donde la cantidad de estos dos nutrientes es muy escasa, es el carbono,

presente en diferentes formas, y el nitrógeno en forma de amonio los nutrientes que marcan la dinámica y abundancia algal (Edding et al., 2006; Hernández y Labbé, 2014).

Muchas cianoprocariotas están bien adaptadas a condiciones de eutrofia, porque contienen varios cuerpos de almacenamiento, incluyendo gránulos de glucógeno, que almacena carbón; gránulos de cianoficinas, que son reservas de nitrógeno en forma de arginina y ácido aspártico; gránulos de polifosfato que almacenan fosfato y, por último, carboxisomas que son compuestos de ribulosa 1,5- bifosfato carbolixilasa/oxigenasa (Vincent, 2009; Velázquez y Quesada, 2011). Estos permiten a las células almacenar energía y nutrientes, para posteriormente utilizar esas reservas para su mantenimiento y crecimiento cuando se encuentren en condiciones adversas (Vincent, 2009).

En muchas algas como las diatomeas, los aceites son las formas principales de almacenamiento energético, mientras que *Chlorella*, *Chlamydomonas*, *Dunaliella*, *Scenedesmus* y *Tetraselmis* han demostrado que acumulan una gran cantidad de carbohidratos (García, 2010; Zerrouh, 2013).

Algunas microalgas han sido empleadas en la depuración de diversos tipos de aguas residuales, entre ellas, las cianobacterias, por su capacidad de almacenar nutrientes. También hay que destacar la capacidad de determinadas microalgas para eliminar metales pesados o compuestos tóxicos orgánicos (hidrocarburos, biocidas, tensoactivos) que pueden ser fijados por ellas mediante adsorción química, intercambio iónico, enlace covalente, precipitación de superficie, reacciones redox o cristalización sobre la superficie de su pared celular. Los metales pesados son internalizados a través de un transporte de membrana (bioacumulación); una vez en el citoplasma, es secuestrado por proteínas ricas en grupos sulfhídricos (metaloneínas, fitoquelatinas) y algunos péptidos de unión a metales. Dependiendo del estado de oxidación son posibles dos transformaciones, una es una solubilización del estado insoluble inicial (lixiviación), la segunda es una insolubilización del metal que lo inmoviliza, inicia con una fase soluble. Los metales de diferentes valencias varían en su toxicidad; cuando se excretan enzimas

redox especiales, los microorganismos pueden transformar el metal a formas menos tóxicas. Si un metal no puede ser reducido por vías celulares o no es conveniente, entonces el metal puede ser acomplejado o transportado al exterior celular, o pueden suceder ambos eventos (Beltrán, 2016). La biomasa generada por biorremediación puede ser utilizada para producir biodiesel, pigmentos, aceites esenciales, entre otros (Hernández y Labbé, 2014).

En contraparte, cuando hay deficiencias nutricionales las algas usan el transporte activo para concentrar los nutrientes, fijan  $\text{CO}_2$  para que los receptores de  $\text{NH}_4$  queden disponibles (Edding et al., 2006), liberan sideróforos para captar metales (Lee, 2008), las cianobacterias activan la enzima fijadora de nitrógeno atmosférico (Rodríguez et al., 2008), muchas son unicelulares y otras presentan flagelos para desplazarse en busca de nutrientes. Algunos de estos flagelados, llamados mixótrofos pueden asimilar compuestos orgánicos en reemplazo de los nutrientes inorgánicos (Rodríguez et al., 2008).

Las diatomeas pueden aumentar el contenido de aceites desde un 20% en condiciones normales a un 40% cuando el nitrógeno en un nutriente limitante (Hernández y Labbé, 2014), como un forma de almacenar energía y bajo escasez de nutrientes, se activa el metabolismo secundario, en el que se obtienen metabolitos altamente activos; Estas sustancias han mostrado propiedades antitumorales, antivirales, antibióticas, entre otras (García et al., 2013; Sahoo y Seckbach, 2015), pero han sido poco investigados y explotados.

Finalmente se presenta en la Tabla 1 ejemplos de los taxones adaptados a las condiciones extremas que se investigaron de los cuales encontramos más información y se anexan los usos potenciales en biotecnología de estos.

## Conclusiones

Las algas termófilas, psicrófilas alcalófilas, acidófilas y halófilas presenta adaptaciones de supervivencia a estos ambientes extremos, principalmente a nivel membrana y enzimas, Las termófilas y psicrófilas modifican sus

enlaces para obtener mayor fluidez, en las alcalófilas, acidófilas y halófilas existe una permeabilidad selectiva a los protones y iones extracelulares ( $\text{Na}^+$ ) o bombeo de los mismos hacia el exterior de la célula, así como mecanismos para compensar las deficiencias en estos ambientes (presencia de sideróforos para atrapar metales, transporte activo para la captación de  $\text{CO}_2$  en las acidófilas y síntesis de soluto compatible en las halófilas. Las que habitan en ambientes de irradiancia extrema modifican la cantidad de carotenos para protegerse del daño oxidativo en alta luminosidad o aumentan la cantidad de clorofila, ficocianina y ficoeritrina para eficientizar la captación de luz, cuando escasea la misma. Las que habitan en ambientes eutróficos presentan estructuras especializadas (gránulos de cianoficinas, polifosfato y carboxisomas) que permiten su almacenamiento cuando existe exceso de nutrientes. Cuando hay escasez de ellos, se activan vías metabólicas alternas para almacenar nutrientes.

Dentro de los principales usos que se documentaron están la aplicación de extremo-enzimas: DNAPolimerasas en ingeniería genética; lipasas, proteasas, amilasas, xilanasas, celulasas, en la producción de detergentes, alimentos (pan, cerveza, sabores), papel, textiles, productos farmacéuticos, agroquímicos, cosméticos, en producción de biodiesel, entre otros usos. Los solutos compatibles sintetizados por las halófilas son aprovechados principalmente en el ramo alimenticio y farmacéutico, al igual que los variados pigmentos producidos (carotenoides-violaxantina, astaxanina, zeaxantina, luteína, fucoxantina,  $\beta$ -caroteno, clorofila, ficocianina, ficoeritrina) para enfrentar las condiciones estresantes. En bio-remediación se aprovecha la producción de sideróforos para la captación de metales pesados, y la presencia de estructuras de almacenamiento para eliminar la excesiva carga de nutrientes en ambientes eutróficos. Finalmente, productos para almacenar energía (aceites), así como metabolitos secundarios que se generan en condiciones de oligotrofia, pueden ser utilizados en la producción de biodiesel y para usos terapéuticos, entre la variada potencialidad que pueden tener.

# Artículos

Tabla 1. Ejemplos de algunos taxones extremófilos y su potencial biotecnológico.

TAXÓN ALGAL	POTENCIAL BIOTECNOLÓGICO
<b>T E R M O F I L A S</b>	
<i>Phormidium laminosum</i>	<p>Presencia de ácidos grasos para la producción de biodiesel.<sup>1,2</sup></p> <p>Componentes con actividad antitumoral y antiespasmódica.<sup>3</sup></p> <p>Glicolípidos que inhiben la actividad enzimática de HIV-1.<sup>3</sup></p> <p>Alto valor nutricional, principalmente proteínas.<sup>3</sup></p> <p>Agente antibacteriano para microorganismos Gram negativos y positivos, <i>Candida albicans</i> y <i>Cladosporium resinae</i>.<sup>4, 5, 6</sup></p>
<i>Aphanocapsa thermalis</i>	Ácidos grasos para la producción de biodiesel. <sup>1,5</sup>
<i>Synechococcus elongatus</i>	<p>Ácidos grasos utilizados para la producción de biodiesel.<sup>1</sup></p> <p>Poli-hidroxibutirato (degradación biológica de plásticos).<sup>6</sup></p> <p>Producción de hidrógeno, energía alterna.<sup>7</sup></p> <p>Captura el CO<sub>2</sub> de origen antropogénico.<sup>7</sup></p> <p>Remover los nutrientes de efluentes termales.<sup>7</sup></p> <p>Dispositivos sensibles a la luz, tecnología para convertir la energía solar en cantidades limitadas de electricidad autosustentable sin generar CO<sub>2</sub>.<sup>7</sup></p>
<i>Mastigocladus laminosus</i>	El extracto metanólico contiene componentes antibacteriales que inhiben <i>E. coli</i> , <i>Pseudomonas aeruginosa</i> , <i>P. siringe</i> , <i>Enterobacter sp.</i> y <i>Enterococcus faecalis</i> . <sup>6</sup>
<b>P S I C R Ó F I L O S</b>	
<i>Chlamydomonas nivalis</i>	Modelo para investigar la respuesta de adaptación al estrés ocasionado por las bajas temperaturas, intensidades de luz, radiación UV excesiva y ausencia de nutrientes. <sup>8</sup>
<b>A L C A L O F I L A S</b>	
<i>Spirulina platensis</i>	<p>Industria alimenticia por su alto contenido de proteínas, aminoácidos esenciales no comunes, lípidos, minerales y un amplio rango de vitaminas incluyendo B12.<sup>9</sup></p> <p>Contenido lipídico del 5.6 a 7% de su peso seco, el 83% puede ser utilizado en saponificación, el restante contiene parafinas esenciales, pigmentos, alcoholes terpenos y esteroides.<sup>9</sup></p> <p>Precursor de la vitamina A.<sup>9</sup></p> <p>Bajo porcentaje de ácidos nucleicos (4.2-6%), mucoproteínas de fácil digestión, no tóxicas y con ácidos grasos que no forman colesterol (potencial alimento para personas con enfermedad coronaria y obesidad).<sup>9</sup></p> <p>Puede reducir los niveles de colesterol y estimular el sistema inmune, así como prevenir e inhibir algunos tipos de cáncer, reduce la nefrotoxicidad por fármacos y metales tóxicos, protección de la radiación.<sup>11</sup></p> <p>Uso terapéutico.<sup>10</sup></p> <p>Evita las complicaciones relacionadas con la hiperlipidemia.<sup>10</sup></p> <p>Es una fuente natural de antioxidantes hidrosolubles (pigmentos de ficocianina, principalmente la C, y componentes fenólicos) y de enzimas antioxidantes (superóxido dismutasa, catalasas y peroxidasas).<sup>3</sup></p>

# Artículos

## A C I D O F I L A S

<i>Cyanidioschyzon merolae</i>	Puede ser utilizada en biorremediación, ya que esta puede convertir el cadmio en sulfuro de cadmio, y al ser este de baja solubilidad es menos disponible por lo que su toxicidad es menor. <sup>18</sup>
--------------------------------	---

## H A L O F I L A S

<i>Dunaliella salina</i>	<p>Fuente de genes para transformar plantas<sup>12</sup></p> <p>Pigmento <math>\beta</math>-caroteno que puede ser utilizado en la industria médica y alimenticia<sup>12, 13</sup>, en cosméticos y productos farmacológicos como colorante y/o antioxidante.<sup>14, 7</sup></p> <p><math>\beta</math>-caroteno ha mostrado efectos preventivos en varios tipos de tumores cancerígenos y melanomas en humanos y animales. incluso esta alga es considerada como la mejor fuente productora de este pigmento <sup>14</sup></p> <p>Suplemento para animales como peces, al que además se le adiciona colorante, medicamento o sustancias para elevar la fertilidad en los organismos.<sup>14</sup></p> <p>También posee otros pigmentos: clorofila-<math>\alpha</math>, violaxantina, neoxantina, zeaxantinas y luteína, los cuales están relacionados con actividad potencial contra los radicales libres en el sistema inmune.<sup>14</sup></p> <p>Antioxidante y precursor de la vitamina A.<sup>13, 14</sup></p> <p>Al tener la capacidad de remover y acumular componentes como <math>\text{NH}_4</math> y <math>\text{PO}_3^{-4}</math> y metales pesados puede ser utilizada en el tratamiento de aguas residuales.<sup>14</sup></p>
--------------------------	---

## F O T O - I N H I B I D O R E S

<i>Ishige okamura</i>	<p>Vitamina E (Tocoferol).<sup>14</sup></p> <p>Ingredientes bio-activos en cosméticos.<sup>14</sup></p> <p>Fuente de Diphlorethohydroxycarmalol (DPHC), que protege a las células del daño por rayos UV.<sup>14</sup></p>
<i>Fucus spp.</i>	Vitamina E (Toco-ferol). <sup>14</sup>
<i>Ascophyllum nodosum</i>	Vitamina E (Toco-ferol). <sup>14</sup>
<i>Laminaria digitata</i>	Vitamina E (Toco-ferol). <sup>14</sup>
<i>Palmaria palmata</i>	Vitamina E (Toco-ferol). <sup>14</sup>

## M I X O T R O F A S

<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	<p>Alternativa para la producción de proteínas recombinantes, debido en parte por su cultivo fácil y económico, así como su gran capacidad para acumular biomasa y por ser inocuas para el ser humano.<sup>15</sup></p> <p><math>\beta</math>-caroteno, tiene utilidad en la industria alimenticia y cosmética; mientras que los ácidos grasos tienen utilidad en los biocombustibles.<sup>15</sup></p> <p>Potencial para ser manipulada genéticamente, lo que incrementa su valor como biorreactor para la producción de proteínas recombinantes de interés médico.<sup>15</sup></p> <p>Sustracción de metales pesados en los cuerpos de agua, útil en bioremedación.<sup>15</sup></p> <p>Consume metales pesados como Pb, Cd y Hg.<sup>16, 17</sup></p>
----------------------------------	---

### Referencias:

1. Mejjide et al., 2015.; 2. Ertuğrul y Dönmez, 2011.; 3. Rodríguez et al., 2008.; 4. Lukavský et al., 2011.; 5. Abed et al., 2008.; 6. Mongra, 2012.; 7. Mongra, 2014.; 8. Na et al, 2012.; 9. Kumari et al., 2015a.; 10. Kumari et al., 2015b.; 11. Mostafa et al., 2016.; 12. Pick, 1998.; 13. Xu et al., 2016.; 14. Hosseini y Shariati, 2009.; 15. Rivera et al., 2011.; 16. Seckbach, 2007.; 17. Pereira, 2013.; 18. Sahoo y Seckbach, 2015.

## Referencias

- Abed RMM, Dobretsov S y Sudesh K (2008) Applications of cyanobacteria in biotechnology. *Journal of applied microbiology* 106:1–12.
- Aguilera A (2013) Eukaryotic organisms in extreme acidic environments, the Rio Tinto case. *Life* 3: 363-374.
- Allende L (2004). Estructura de las fracciones del fitoplancton de lagos antárticos de Bahía Esperanza con estado trófico contrastante. Variaciones estivales a interanuales, e interacciones con otros componentes planctónicos. Tesis de doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires. 280 pp.
- Arrieta BE (2008) Aplicaciones biotecnológicas de las microalgas (Biotechnologic uses of microalgae). *Revista del colegio de microbiólogos y químicos clínicos de Costa Rica*, 14: (1), 8-13.
- Beltrán PME, Gómez RAM (2016) Biorremediación de metales pesados cadmio (Cd), mercurio (Hg) mecanismos bioquímicos e ingeniería genética: una revisión. *Universidad Militar Nueva Granada* 12(2): 172-197.
- Bermúdez JL, Ladeiras C y Morales E (2002) Producción de biomasa de la microalga marina *Chroomonas* sp., en función del pH, intensidad luminosa y salinidad. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 31: 167-185.
- Bravo JG, Morales AT y Ayala A (2014) Aislamiento e identificación de microalgas en la región de la planta geotermoeléctrica CFE de “Los azufres” en el estado de Michoacán. In: *Ciencias de la Ingeniería y Tecnología, Volumen IV* (Libro electrónico). Ramos M y Aguilera V (Ed). Universidad Tecnológica del Suroeste de Guanajuato, México. pp 1-7.
- De las Rivas J (2013) Utilización de la energía luminosa en la fotosíntesis. In: *Fundamentos de Fisiología vegetal*. Azcón-Bieto J y Talón M. Mc Graw Hill Education-Interamericana, 2da. Ed. pp. 191-209.
- Díaz MM y Maberly CS (2009) Carbon-concentrating mechanisms in acidophilic algae. *Phycology* 48 (2):77-85.
- Edding EM, Tala F y Vásquez AJ (2006) Fotosíntesis, productividad y algas marinas. *Fisiología vegetal* (11):1-40.
- Ertuğrul KS y Dönmez G (2011) Microbial oil production from thermophile cyanobacteria for biodiesel production. *Applied Energy* (88):3632–3635.
- Ferrera I y Louise A (2007) *Thermophiles*. *Encyclopedia of life sciences*.
- Freile PY (2001) Algas en la botica. *Avance y perspectiva* 20: 283-292.
- García VMJ (2010) Captura de CO<sub>2</sub> mediante algas unicelulares. Tesis de licenciatura. Universidad Politécnica de Madrid. pp. 1-118.
- García GA, Gutiérrez MIE, Acedo FE, Burgos HA, López TM, Valdés CM y Burboa ZM (2013) Las algas y otros organismos marinos como fuente de las moléculas bioactivas. *Revista de Ciencias Biológicas y de la Salud. Biotecnia* (1): 25 – 32.
- González HJC y Peña A (2002) Estrategias de adaptación de microorganismos halófilos y *Debaryomyces hansenii* (Levadura halófila). *Revista latinoamericana de microbiología* 44 (3-4): 137 - 156.
- Granada TCA (2010) Biotecnología de microorganismos extremófilos. Tesis de especialidad. Universidad Católica de Manizales. Venezuela. pp. 1-52.
- Harvey A (2000) Strategies for discovering drugs from previously unexplored natural products. *Drug discovery today* (5): 294 - 300
- Hernández AWI (2012) Caracterización de dos comunidades microbianas de ambientes extremos ácidos del parque nacional Volcán Rincón de la Vieja, Guanacaste, Costa Rica. Tesis de maestría. Universidad de Costa Rica. <http://repositorio.sibdi.ucr.ac.cr:8080/jspui/handle/123456789/2041>

# Artículos

- Hernández PA y Labbé JI (2014) Microalgas, cultivo y beneficios. *Revista de biología marina y oceanografía* 49 (2): 157-173.
- Hosseini TA y Shariati M (2009) *Dunaliella* biotechnology: methods and applications. *Journal of Applied Microbiology* 107: 14 – 35.
- Jaenicke R y Sterner R (2006) Life at high temperatures. In: *Prokaryotes 2: Ecophysiology and biochemistry*. Dworkin M, Falkow M, Rosenberg E, Scheifer KH y Stackebrandt E. Springer, Berlin. pp. 167-209.
- Kumari S, Pratap R y Varma MC (2015 a) Nutritive value of the blue algae *Spirulina platensis* as a green remedy- A potent nutraceutical agent. *BIOGLOBIA* 2 (2):3 -11.
- Kumari S, Pratap R y Varma MC (2015 b). Diabetes induced alteration in lipid profile of male albino mice and their recovery by using *Spirulina platensis* powder. *BIOGLOBIA* 2 (2): 66 - 72.
- Lee RE (2008). *Phycology*. Ed Cambridge. 4ª edición.USA.
- López RV, Carrera MD, Salgado E, Mateos SA, Báez JC y Costas E (2009) A fascinating example of microalgal adaptation to extreme crude oil contamination in a natural spill in arroyo minero, Rio Negro, Argentina. *Anales de la Real Academia Nacional de Farmacia* 75 (4):883-899.
- Lukavský J, Furnadzhieva S y Pilarski P (2011) Cyanobacteria of the thermal spring at Pancharevo, Sofía, Bulgaria. *Acta botánica croata* 70 (2): 191–208.
- MALGAS (2013) Aplicaciones de las microalgas: estado de la técnica. AST Ingeniería S.L. Asturias. Recuperado de [www.ast-ingenieria.com](http://www.ast-ingenieria.com).
- Meijide FR, Leira M, Torres VJE, López RMC, Carballeira R (2015) Estudio del componente biológico de las aguas mineromedicinales y termales de Ourense: Burgas y Outariz. *Memorias del Congreso Internacional del Agua termalismo y Calidad de Vida*. España.
- Merino-Moya J, Alva-López F, Román-Ramos A y Mendoza-Espinoza S (2014) Efecto de tres concentraciones de CO<sub>2</sub>, obtenido de valvas de *Argopecten purpuratus* “Concha de abanico”, en el crecimiento poblacional de *Tetraselmis suecica* en condiciones de laboratorio. *SAGASTEGUIANA* 1(1): 37-46.
- Messerli MA, Amaral-Zettler L A, Zettler E, Jung SK, Smith PJ (2005) Life at acidic pH imposes an increased energetic cost for a eukaryotic acidophile. *Journal of Experimental Biology* 208: 2569-2579.
- Mongra AC (2012) Distribution pattern of Cyanobacteria in hot water springs of Tattapani, Himachal Pradesh, India. *Journal of Academia and Industrial Research* 1 (7): 363-370.
- Mongra AC (2014) Potential producers of economical and medical important products in hot water spring Tattapani, Himachal Pradesh, India. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences* 3 (1): 494 - 513.
- Mostafa MSI, Mahmoud EAY y Piercey NM (2016) Role of pH on antioxidants production by *Spirulina (Arthrospira) platensis*. *Brazilian journal of microbiology* 47: 298 - 304.
- Na L, Dong W, Feng C y Shang TY (2012) Lipidomic profiling and discovery of lipid biomarkers in snow alga *Chlamydomonas nivalis*, under salt stress. *European Journal Lipid Science Technology* 114 (3):253-265.
- Nascimbene J, Spitale D, Thus H, Cantonati M (2011) Congruencies between photoautotrophic groups in springs of the Italian Alps: implications for conservation strategies. *Journal of Limnology* 70 (1):3-8.
- Oliart-Ros R M, Sánchez-Otero M G, y Manresa-Presas Á (2016) Utilización de microorganismos de ambientes extremos y sus productos en el desarrollo biotecnológico. *CienciaUAT*, 11 (1): 79 - 90.
- Papadaki S, Kyriakopoulou K, Tzovenis I, Krokida M (2017) Environmental impact of phycocyanin recovery from *Spirulina platensis* cyanobacterium. *Innovative Food Science y Emerging Technologies*,44:217-223.
- Pedrozo FL, Díaz MM, Temporetti PF, Baffico GD y Beamud SG (2010) Características limnológicas de un sistema ácido: Río Agriolago Caviahue, Provincia del Neuquén, Argentina. *Ecología Austral* (20): 173-184.

# Artículos

- Peleato SML (2011) Las cianobacterias: cooperación versus competencia. Discurso de ingreso. Real Academia de Ciencias Exactas Físicas, Químicas y Naturales de Zaragoza.
- Pereira MM (2013) Toxicidad del cromo trivalente sobre el alga verde *Dictyosphaerium chlorelloides* y su adaptación a ambiente acuáticos altamente contaminados con este estado de eutrofización del metal pesado. Tesis de doctorado. Universidad Complutense de Madrid pp.1 - 153.
- Pick U (1998) *Dunaliella*-A model extremophilic alga. Israel Journal of Plants Sciences 46 (2): 131 - 139.
- Ramírez N, Serrano JA, y Sandoval H (2006) Microorganismos extremófilos. actinomicetos halófilos en México. Revista Mexicana de Ciencias Farmacéuticas 37 (3): 56 - 71.
- Rivera SRA, Echeverría PS, Herrera VVA (2011) La microalga verde *Chlamydomonas reinhardtii*: nueva alternativa para la producción de proteínas recombinantes de interés médico. Ciencia, comunicaciones libres 62(4): 1 – 9.
- Robles FK, López EJA, Martínez CLR y Serna FM (2007) Evaluación del efecto de la concentración de hierro en el crecimiento y tamaño celular de *Chaetoceros muelleri* cultivada en laboratorio. Revista de Investigaciones Marinas 28 (1): 63-70.
- Rodríguez MLJ, Santoyo S, Cifuentes A, García BR, Señoráns FJ e Ibañez E (2008) Pressurid fluid extraction of bioactive compounds from *Phormidium* species. Journal of Agricultural and Food Chemistry (56): 3517 – 3523.
- Rothschild LJ y Mancinelli LR (2001) Life in extreme environments. Nature 409: 1092-1191.
- Rubiano LC (2006) Aislamiento y caracterización de microorganismos termofílicos anaerobios lipolíticos, proteolíticos y amilolíticos de manantiales termominerales de Paipa e Iza (Boyacá). Tesis de licenciatura. Pontificia Universidad Javeriana. Colombia, Bogotá, pp. 1-70.
- Sahoo D y Seckbach J (2015) The algae world. Springer. Berlin.
- Seckbach J (2000) Journey to diverse microbial worlds: Adaptation to exotic environments. (Vol.2). Springer, Science & Business media. Israel.
- Seckbach J (2007) Algae and cyanobacteria in extreme environments. Springer. Berlin.
- Seckbach J. (2015). The Algae World, (Vol.26). Springer science & business media. Israel.
- Shiraiwa Y, Goyal A y Tolbert N (1992) Alkalization of the medium by unicellular green algae during uptake of dissolved inorganic carbon. Plant and Cell Physiology 34(5): 649-657.
- Sigeo CD (2005) Freshwater microbiology. Biodiversity and dynamic interactions of microorganisms in the aquatic environment. John Wiley & Sons, Hoboken, NJ.
- Suárez NC, Alazard D, Ramírez VF, Monroy HO y Fernández LL (2002) Las enzimas termoestables y sus aplicaciones industriales. Biotecnología 7 (1): 7 - 23.
- Velázquez D, Quesada A (2011) Las cianobacterias en ambientes polares. Asociación Española de Ecología Terrestre. Ecosistemas, 20 (1): 14-22.
- Vincent WF (2009) Plankton of Inland waters. Elsevier Academic Press.
- Wehr DJ, Sheath GR y Kocielek JP (2015) Freshwater algae of North America. Ecology and classification. Academic Press.
- Xu Y, Ibrahim MI, Harvey JP (2016) The influence of photoperiod and light intensity on the growth and photosynthesis of *Dunaliella salina* (Chlorophyta) CCAP 19/30. Plant physiology and biochemistry 106: 305-315.
- Zerriouh O (2013) Diseño de una biorrefinería de microalgas a nivel planta piloto. Tesis de Ingeniería. Universidad de Almería. pp 1-30.