

# LOS MICROORGANISMOS COMO SUJETO DE DERECHOS

SU IMPORTANCIA EN EL ORIGEN DE LA VIDA Y CONTINUIDAD DE LOS CICLOS VITALES

## La Naturaleza con Derechos



# **LOS MICROORGANISMOS como sujeto de derechos**

Su importancia en el origen de la vida  
y continuidad de los ciclos vitales

Elizabeth Bravo

2024

## LA NATURALEZA CON DERECHOS

### Los microorganismos como sujeto de derechos.

Su importancia en el origen de la vida y continuidad de los ciclos vitales

Autora: Elizabeth Bravo

Diseño y diagramación: Soledad Jácome

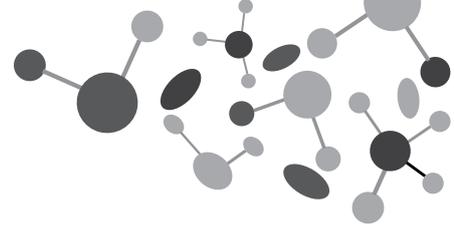
Enero, 2024

Esta publicación fue hecha con el apoyo de ASTM



# TABLA DE CONTENIDOS

PRESENTACIÓN.....	5
CAPÍTULO UNO. Introducción al mundo microbiano y sus derechos.....	9
CAPÍTULO DOS. Los ciclos bio-geo-químicos y los microorganismos.....	21
CAPÍTULO TRES. Viviendo al extremo: las arqueas, nuestros ancestros más antiguos.....	32
CAPÍTULO CUATRO. Efectos del crudo en las poblaciones microbianas.....	40
CAPÍTULO CINCO. Bacterias: soberanas invisibles del planeta.....	46
CAPÍTULO SEIS. La resistencia a los antibióticos desde un punto de vista evolutivo.....	61
CAPÍTULO SIETE. Los virus como sujetos de derechos.....	65
CAPÍTULO OCHO. Nuestro microbioma.....	74
CAPÍTULO NUEVE. Los reinos multicolores de las algas.....	80
CAPÍTULO DIEZ. Microorganismos en entornos acuáticos mesofóticos.....	91
CAPÍTULO ONCE. La ubicuidad de los protozoos.....	96
CAPÍTULO DOCE. Herbicidas y sus impactos en los microorganismos, las redes tróficas y la evolución.....	103
CAPÍTULO TRECE. Hongos: pequeños grandes limpiadores de la naturaleza.....	108
CAPÍTULO CATORCE. Ecología microbiana de la polinización.....	122
CAPÍTULO QUINCE. Líquenes o el arte de convivir.....	130
REFERENCIAS.....	138



# PRESENTACIÓN

## LOS MICROORGANISMOS, SUJETOS DE DERECHOS

Hablar de los microorganismos como sujeto de derechos puede causar asombro. La mayor parte de estudio de estos diminutos y fascinantes organismos, se ha centrado en verlos como seres causantes enfermedades humanas, de plantas y de animales; sobre cómo combatirlos y erradicarlos de manera exitosa.

Otro abordaje empezó hacia la segunda mitad del Siglo XX, cuando la Fundación Rockefeller destinó ingentes fondos al estudio de los virus como agentes infecciosos, pero también para entender su funcionamiento, e instrumentalizar los descubrimientos científicos que surgían, dando lugar a una nueva ciencia: la biología molecular.

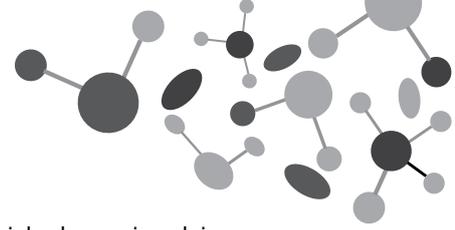
Con los increíbles descubrimientos de la biología molecular, surgen las empresas biotecnológicas, que ven a los microorganismos como fuente de nuevas moléculas con aplicaciones potenciales para el desarrollo de nuevos antibióticos y otros fármacos; agrotóxicos para el control de plagas, inclusive con aplicaciones en la ingeniería genética (como es el caso de los cultivos transgénicos resistentes a insectos, o cultivos Bt), nuevos fermentos y aditivos para la industria de alimentos ultraprocesados, nuevos cosméticos, etc. A través de la ingeniería genética, los microorganismos son transformados en “herramientas valiosas” para la manipulación génica. Por ejemplo, se usa la capacidad biológica de invasión células que tienen los virus, para usarlos como “vectores” en la transformación de células de plantas, animales y otros microorganismos, y desarrollar organismos transgénicos con importancia comercial.

Otra perspectiva es ver a los microorganismos como “servicios ambientales”; por el valor que pueden tener para alguna actividad económica. Economistas ambientales por ejemplo han puesto precio al “servicio” que dan las bacterias en el “ciclo del nitrógeno”, especialmente para la agricultura industrial, o “valoran” el servicio ambiental que prestan las algas en el “secuestro de carbono” para paliar el cambio climático.

En oposición a estas tendencias, en esta publicación se mira a los microorganismos como sujetos de derechos. Desde que se reconocieran los derechos de la naturaleza, hace 15 años, se han dado debates epistemológicos sobre cómo entender y cómo aplicar los derechos de la naturaleza. Se ha planteado que los seres humanos somos naturaleza, y en ese sentido nuestros derechos y los de la naturaleza son interdependientes. Se habla de la interrelación de las sociedades riverleñas con los ríos, de los pueblos andinos con los páramos y el pajonal, y los habitantes costeros con los manglares; pero poco nos preocupamos de la relación que tenemos, como sociedades humanas, con los microorganismos.

Esta publicación se centra en estos pequeños seres invisibles, que revisten una gran importancia en el funcionamiento de la naturaleza y de nuestra propia vida.

Para el reconocimiento de los derechos de la naturaleza, debe garantizarse la existencia, el mantenimiento y la regeneración de los ciclos biológicos y los procesos evolutivos; y esos derechos



no son posible de alcanzar sin la protección de las poblaciones y comunidades microbianas, y de los ecosistemas de los que forman parte.

Esta publicación enfatiza en las relaciones simbióticas que establecen los microorganismos con otros seres, como una fuerza que ha impulsado la evolución y la continuidad de la vida a lo largo de la historia del planeta; y que permite la consecución de casi todos los procesos vitales que ocurren hoy, en cada espacio donde hay vida. Es un recorrido por los dominios y reinos que albergan a los diferentes tipos de microorganismos.

Es difícil pensar en los microorganismos como sujetos derechos de manera aislada e individual, porque sus funciones tienen sentido en la interrelación que establecen con su medio ambiente y con otros seres vivos (que pueden ser otros microorganismos, plantas o animales). Un microorganismo no puede sobrevivir en soledad, por eso se habla de poblaciones microbianas (formadas por muchos organismos de la misma especie), y de comunidades microbianas (formadas por poblaciones de distintas especies que ocupan un mismo hábitat). Así, tenemos comunidades microbianas del suelo, del agua dulce, de los mares profundos, de la atmósfera... De esa manera los derechos de la naturaleza están entrelazados de manera indisoluble con el derecho de los suelos, de los mares; y de los ecosistemas que los albergan. Por eso, la supervivencia o extinción de los microorganismos está interrelacionada con la supervivencia (o la extinción) de los seres con los que establece relaciones y de los ecosistemas donde cumple sus funciones.

La participación de las comunidades microbianas en los ciclos vitales, así como en muchos otros aspectos del funcionamiento de la naturaleza, está amenazada por múltiples agresiones relacionados con el avance del capitalismo sobre los biomas terrestres y acuáticos, sobre el subsuelo y la atmósfera, rebasado varios límites planetarios<sup>1</sup>.

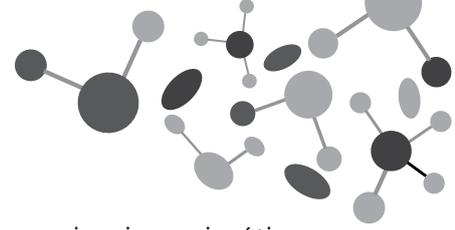
Uno de las graves perturbaciones planetarias, es el cambio climático. Frente a este escenario global, los microorganismos son fundamentales para remover el carbono y otros gases que provocan el efecto invernadero de la atmósfera, incorporándolos en los ciclos biológicos. Por otro lado, las poblaciones y comunidades microbianas, son afectadas negativamente por las alteraciones climáticas.

Otros de los grandes límites planetarios que aqueja a las comunidades microbianas es la introducción a los ecosistemas de nuevas entidades, inexistentes antes del "holoceno industrial"<sup>2</sup>. Cada año se produce y libera al medio ambiente cientos de miles de sustancias químicas sintéticas nuevas. Los efectos potencialmente grandes y persistentes de su introducción es en muchos casos, desconocido; a pesar de que cada vez se entienden mejor los impactos que producen los microplásticos, los disruptores endocrinos y los contaminantes orgánicos persistentes. De reciente preocupación son los PFAS o contaminantes eternos. Otro grupo de entidades nuevas que causan gran preocupación son los materiales radiactivos y sus desechos, siendo su expresión más perversa, las armas nucleares. Frente a estas nuevas entidades, las comunidades microbianas, las

---

1.– Richarson, et al. (2023).

2.– El holoceno es la era geológica que vivimos actualmente. En el año 2000, Paul Crutzen y Eugene Stoermer propusieron que, con los cambios surgidos desde el inicio de la industrialización capitalista, estamos frente a una nueva era: el Antropoceno.



grandes limpiadoras de planeta, no pueden hacer nada, por no tener la maquinaria enzimática para degradarlas. Es más, ponen en peligro su existencia.

Está también la modificación humana de la evolución a través de los organismos genéticamente modificados y genéticamente editados, así como otras intervenciones humanas directas en los procesos evolutivos. En todas estas intervenciones se involucra a uno o más microorganismos de distintos reinos y dominios.

También se han producido modificaciones antropogénicas en el ciclo del agua dulce global, tanto en el caudal del agua de ríos, lagos, humedales y lagunas, como del agua que forma la humedad de los suelos, para que esté disponible biológicamente para las plantas (también llamada agua verde). Estas perturbaciones graves en el ciclo del agua global, afecta a todos los seres vivos que dependen de ella, incluidos los microorganismos.

Como se verá a lo largo de este trabajo, el nitrógeno y el fósforo son dos elementos fundamentales de la vida, cuyos ciclos están todos mediados por microorganismos. Ahora, estos elementos están notablemente alterados debido a la agricultura comercial y la industria, afectando la integridad de la tierra, los océanos y el clima. Es posible que, si se mantiene esta tendencia, se afectarán también el ciclo de otros elementos vitales con un impacto enorme en las comunidades microbianas.

Todas estas agresiones a la naturaleza conducen a la extinción de las especies y de grupos funcionales de microorganismos. La desaparición de especies viene de la mano de la transformación de ecosistemas importantes como los bosques tropicales y boreales, bosques secos, y otros, cuya desaparición arrastra a la extinción de las comunidades biológicas que albergan. Aunque muchas poblaciones microbianas están ampliamente distribuidas en el globo, hay otras especies que están restringidas a ambientes muy particulares, y en la medida en que estos ambientes también estén amenazados, pueden darse extinciones locales.<sup>3</sup> Aunque hay información de plantas y animales<sup>4</sup>, son muy pocos los estudios sobre la extinción de los microorganismos; pero se cree que puede ser muy grande.

Entre los distintos grupos de microorganismos, las arqueas son nuestros antepasados más remotos. Han jugado papeles claves en la historia evolutiva y en la transformación del planeta en un lugar donde sea posible la vida. Han perdurado a lo largo de las eras geológicas en los lugares más extremos del planeta, como lo más profundo del lecho marino, donde apenas llega la luz solar, permitiendo que ahí también fluya la vida.

Las arqueas actúan -junto con las bacterias- en los ciclos bio geoquímicos de algunos elementos fundamentales para el equilibrio planetario como el ciclo del carbono y del nitrógeno (capítulo 3).

De una rama filogenéticamente diferente provienen las bacterias, organismos ubicuos que participan de manera directa, o a través de asociaciones con otros seres vivos, en casi todos los procesos biológicos que tienen lugar en la naturaleza (capítulo 5).

---

3.- Exposito-Alonso, et al. (2022).

4.- De los 8 millones de especies de plantas y animales estimados, alrededor de 1 millón están amenazados de extinción.



Es dentro de este de este grupo que, en algún momento de la evolución surge la fotosíntesis, uno de los procesos más complejos existentes, y que a través de la utilización de la energía solar, han hecho posible la vida como la conocemos hoy. Gracias a la fotosíntesis, la atmósfera primitiva fue reemplazada poco a poco por una rica en oxígeno. Es así como la atmósfera actual fue construida por bacterias fotosintéticas, algas superiores y finalmente por las plantas (capítulo 9).

Las plantas empiezan a poblar la Tierra gracias a la simbiosis con los hongos micorrizas. A más de las importantísimas relaciones mutualistas que establecen con otros organismos, los hongos son los grandes limpiadores del planeta. Degradan gran parte del material orgánico: los grandes troncos que cubren los bosques, los restos animales (dejados por los carroñeros)... en todos los ambientes, permitiendo que estos se reciclen y vuelvan a formar materia orgánica. Los hongos se asocian con algas para formar la forma mejor conocida de simbiosis: lo líquenes, los grandes formadores de suelos (capítulo 13).

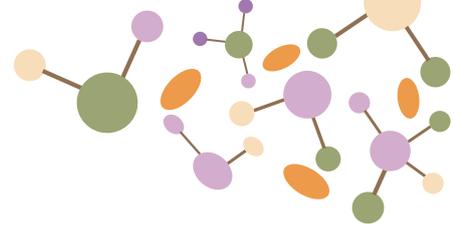
Y finalmente los protozoarios, el grupo del que proceden todos los animales, cumplen, entre otras funciones ecológicas, la de ser reguladores de poblaciones de otros microorganismos, especialmente de bacterias (capítulo 11).

Un análisis aparte hay que darles a los virus. Existe un vívido debate sobre si los virus son seres vivos o no, pues son apenas una capa proteica y material genético; y no pueden vivir sin infectar a otras células. Y por esta habilidad de infectar a otros seres, son los principales impulsores de la evolución, pues la inserción de grandes cantidades de material genético viral en otros seres produce cambios genéticos a gran escala (capítulo 7).

En esta publicación se hace una revisión del impacto de algunas actividades que agreden los derechos de la naturaleza (y de los microorganismos) como la extracción petrolera (capítulo 4), la minería en el lecho profundo (capítulo 3), el uso de plaguicidas (capítulo 12) y de antibióticos (capítulo 6), de los organismos genéticamente modificados (capítulos 1y 5), de la geoingeniería (capítulo 1), y sobre los efectos de las crisis climáticas en las poblaciones microbianas.

Como parte de la complejidad de la naturaleza, se revisan las funciones de las comunidades microbianas (siempre desde un punto de vista evolutivo), en ambientes específicos como el suelo, los diferentes ambientes oceánicos, los arrecifes de coral, el agua dulce, los desiertos, la atmósfera y nuestro propio cuerpo. Se analiza de manera particular el microbioma de la polinización (capítulo 14).

Los microorganismos merecen ser mejor entendidos, pues sufren las mismas agresiones que el resto de la naturaleza. Este escenario de una naturaleza bajo asedio, debe ser entendida desde la perspectiva de derechos, de una naturaleza con derechos, incluidas las comunidades microbianas; y que de la confluencia de derechos depende también nuestra sobrevivencia.



# CAPÍTULO UNO

## INTRODUCCIÓN AL MUNDO MICROBIANO Y SUS DERECHOS

Cuando se habla de microorganismos, generalmente cuando se piensa en el rol que estos pequeños seres vivos en el surgimiento de, epidemias y pandemias; mucho más aún, después de la experiencia que vivimos, como humanidad, con el COVID 19. Si nos dedicamos a tareas rurales, pensamos en enfermedades de plantas o del ganado. Por eso la mayor parte de estudios sobre microorganismos han estado centrados en los microorganismos patógenos.

Sin embargo, la vida en el Planeta tal como la conocemos, ha sido posible gracias a los microorganismos. Las comunidades microbianas han jugado un rol importante en la historia de la vida del Planeta, y siguen siendo vitales en todos los ciclos bio-geo-químicos.

Para propósitos de este trabajo, se entiende por microorganismos a bacterias, arqueas, protozoos (incluyendo algas), hongos y virus, aunque hay un debate sobre si éstos son entes vivos o no. Se incluye además a los líquenes, organismos formados por dos tipos de microorganismos: algas y hongos.

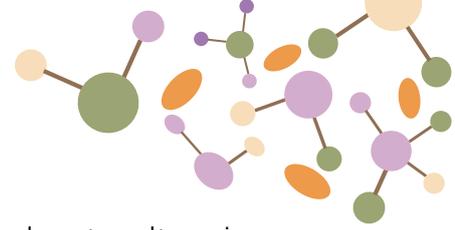
El objetivo de este texto es entender el rol que juegan las comunidades microbianas en la naturaleza, las funciones que cumplen en los ciclos geo-bio-químicos y evolutivos, y las relaciones simbióticas que establecen con otros organismos, coadyuvando a su sobrevivencia, lo que las hace sujeto de derechos.

El sistema urbano industrial está interviniendo en casi todos los biomas del planeta. La frontera del extractivismo y de penetración se expande a ecosistemas cada vez más extremos como el lecho marino y las capas más externas de la atmósfera, produciendo devastación de ecosistemas, alteración de las comunidades y poblaciones de macroorganismos, y con ello de comunidades microbianas, vulnerando los derechos reconocidos en la Constitución del Ecuador.

Recordemos

La Constitución del Ecuador reconoce los siguientes derechos a la naturaleza:

**Art. 71.-** La naturaleza o Pacha Mama, donde se reproduce y realiza la vida, tiene derecho a que se respete integralmente su existencia y el mantenimiento y regeneración de sus ciclos vitales, estructura, funciones y procesos evolutivos.



En el siguiente diagrama se presenta una propuesta que resumen algunas de estas alteraciones, relacionando la vulneración de los derechos de comunidades macrobiológicas, y que podrían afectar a comunidades microbianas.



Figura 1.1.

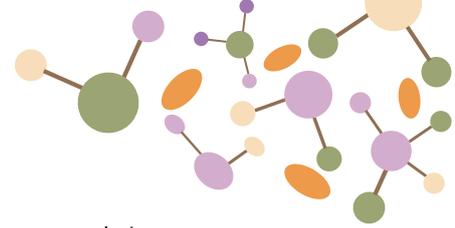
## El origen de los microorganismos está ligado al origen de la vida

Existen al menos una docena de grupos evolutivos importantes de formas de vida microbiana en la Tierra (bacterias, hongos, algas y protozoos) que son más diversos que los reinos animal y vegetal, más conocidos, por lo que podemos afirmar que los microorganismos dominan el árbol de la vida. A estos hay que añadir a los virus. Los microorganismos han habitado la Tierra durante más de 3.700 millones de años, mientras que las plantas y los animales han evolucionado, comparativamente, más tardíamente en la historia de la Tierra.

Las pruebas químicas indican que la vida microbiana surgió 70 millones de años después de la formación del núcleo del planeta. A partir de allí, aparecieron tres líneas evolutivas celulares que dieron origen a las bacterias, arquea y los eucariotas<sup>5</sup>.

La diversificación morfológica de las células ancestrales de bacteria y arquea y eucaria fue lenta, pero a medida que la vida evolucionaba e interactuaban con el medio, lo transformaban creando

5.- Organismos que tienen una célula moderna, con núcleo y organelas rodeadas por membranas. Somos organismos eucariotes los protozoos, hongos, plantas y animales.



las condiciones para que la diversidad y las interacciones entre individuos produjeran nuevas formas de vida. Así, la atmósfera pasó de reductora<sup>6</sup> a oxidante<sup>7</sup>. La temperatura cambió y aparecieron los organismos que pueden vivir a temperaturas altas (los termófilos), y los organismos que podían vivir de compuestos orgánicos como fuente de energía.

La fotosíntesis<sup>8</sup> surgió hace unos 300 millones de años, la misma que se fue haciendo cada vez más compleja, a medida que aumentaba el oxígeno atmosférico. Así surgen los organismos aeróbicos<sup>9</sup>, que ahora dominan el planeta.

Las bacterias debieron ser originalmente termófilas que compartían alguna de las características con las arqueas.

Se ha propuesto que los primeros protozoos adquirieron organelos celulares<sup>10</sup> por endosimbiosis, es decir, por la asociación entre dos especies procariontas<sup>11</sup>. Luego evolucionó la reproducción sexual, y con ello, aumentó la diversidad genética, conduciendo a una explosión evolutiva lo que dio paso a los hongos, plantas y animales.

## Relaciones simbióticas en poblaciones microbianas



Figura 1.2. Elaboración propia.  
Basada en Atlas y Bartha (2002)

6.– Una atmósfera reductora contiene bajísimas cantidades de oxígeno y, contienen altas cantidades de hidrógeno.

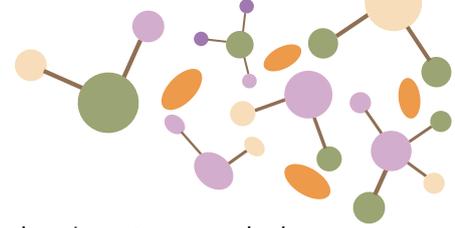
7.– Es una atmósfera que contiene oxígeno como elemento predominante.

8.– Proceso químico que tiene lugar en plantas, algas y algunas bacterias que, en presencia de luz solar, se produce agua y CO<sub>2</sub> que se combinan para formar azúcares, y se desprende oxígeno.

9.– Son organismos que necesitan oxígeno para vivir.

10.– Son unidades estructurales con funciones especializadas (como la respiración o la nutrición). Se encuentran en el interior de las células rodeados por una membrana, la cual permite delimitar y diferenciar una célula de sus organelos.

11.– Organismos procariontas tienen una célula primitiva, sin organelos rodeados por membranas. Su ADN está en el citoplasma.



En una población microbiana, la *cooperación* suele ser la interacción predominante cuando la densidad de la población es baja. El sinergismo beneficia a las dos poblaciones que interactúan en un hábitat<sup>12</sup>. Esta relación es mutualista cuando las poblaciones se benefician. En algunos casos, es tan estrecha la relación que las dos especies no pueden vivir por separado. El mejor ejemplo son los líquenes.

Son relaciones *comensales*, cuando la interacción es neutra para una población y favorable para otra. Se basa frecuentemente en la modificación física o química del hábitat, con la producción, por ejemplo de factores de crecimiento de sustratos o la eliminación de sustancias inhibitorias, que favorecen a la otra población interactuante.

La *competencia* es una forma de interacción negativa entre poblaciones microbianas. Esta es mayor cuando algún factor es limitante entre poblaciones que tratan de ocupar el mismo nicho, o nichos que se superponen parcialmente, durante el crecimiento o la reproducción.

En la relación de *amensalismo*, una población microbiana que dependen de las actividades metabólicas de otra, les causa un impacto negativo. Esto puede ocurrir por modificación del hábitat, que resulte desfavorable a la otra población, por ejemplo, a través de la producción de metabolitos tóxicos.

El *parasitismo* se ejerce una influencia negativa en poblaciones de hospederos susceptibles, y beneficia al parásito. La población que parasita puede depender totalmente de hospedero para sus requerimientos nutritivos. El parásito puede ser biotrófico (si mantiene al hospedero vivo), o necrótrófico (si lo mata en el proceso de parasitismo).

En la depredación hay una especie depredadora y una especie presa. Generalmente se da un equilibrio entre las dos poblaciones.

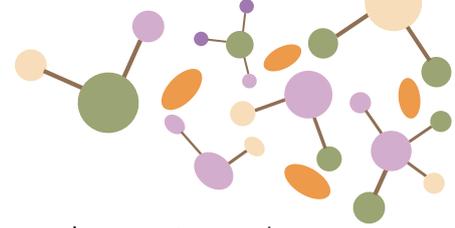
### Vulneración a los derechos microbianos

Las comunidades microbianas están presentes en todo el planeta, desde los ecosistemas más extremos como los lagos salobres, hasta en lugares tan cotidianos como una flor; por lo que la devastación ambiental, la transformación de los hábitats naturales, la contaminación del agua, atmósfera y suelos y muchos otros factores que agreden a la naturaleza, están vulnerando de manera directa o indirecta a las comunidades microbianas.

Las comunidades microbiológicas sobreviven en asociación con otras comunidades, ya sean otras comunidades microbiológicas, o con comunidades vegetales y animales.

Con las *plantas*, las raíces es la parte vegetal con la que más frecuentemente se relacionan con los microorganismos. El conjunto de comunidades biológicas, raíces y el suelo se llama la

12.– Atlas y Bartha (2002). Ecología microbiana y Microbiología ambiental. Pearson Educación S.A. Madrid.



rizosfera. Los microorganismos modifican el suelo, para que las raíces puedan captar mejor el agua; liberan compuestos orgánicos en el suelo como factores de crecimiento vegetal y facilitan la captura de nutrientes minerales. A su vez, las raíces liberan compuestos orgánicos que beneficia a las comunidades microbianas.

Una de las más increíbles relaciones mutualistas son las micorrizas. El hongo se beneficia captando nutrientes de las raíces y contribuye a su vez en la nutrición de la planta sin causarle enfermedad.

Otra relación importante es la fijación de nitrógeno. Las bacterias fijadoras de nitrógeno pueden ser de vida libre, o formar nódulos en las raíces de algunas plantas, especialmente leguminosas. Hay otras relaciones simbióticas relacionadas con la fijación de nitrógeno que no ocurre en las raíces, sino en la superficie de la hoja o filoplano.

Poblaciones microbianas *epífitas* de bacterias heterótrofas y fotosintéticas, y de hongos -especialmente levaduras-, líquenes y algunas algas se desarrollan regularmente en las superficies de las plantas. Estas poblaciones están expuestas a cambios drásticos de temperatura, radiación solar y de disponibilidad de agua, para lo que han desarrollado estructura adecuadas para tolerar estas condiciones extremas, como pigmentos y pared celular gruesa.

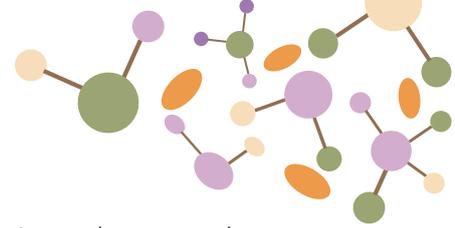
Hay microorganismos que colonizan de manera efímera flores y frutos las flores. Hay especies de levaduras que habitan las flores y que se benefician de los altos contenidos de néctar, y producen ácidos grasos insaturados que inhiben el desarrollo de otras poblaciones bacterianas.

Varios microorganismos *descomponedores*, especialmente hongos, viven en la corteza de las plantas, como los líquenes y algunos hongos que pueden degradar la lignina. Algunas especies fijan nitrógeno del aire, que la vegetación circundante puede utilizar.

Los hongos *endófitos* crecen intracelularmente en plantas que las protege contra los herbívoros, al sintetizar una gran cantidad de alcaloides. En retribución, los hongos reciben productos de la fotosíntesis. Los hongos endófitos no causan ninguna enfermedad en las plantas.

Dada la fuerte interrelación plantas – microorganismos, cualquier vulneración al derecho a las comunidades vegetales, vulnera también los derechos de las comunidades microbianas, ya que se obstruyen los procesos biológicos en los que los microorganismos tienen un papel para su sobrevivencia, como el ciclo del nitrógeno, carbono, la polinización, entre otros.

Otra interacción importante entre microorganismos y plantas es la *patogenicidad*. Virus, bacterias, hongos y protozoos pueden producir enfermedades en plantas. En condiciones naturales, la patogenicidad actúa como un regulador de las poblaciones, tanto de las plantas como del patógeno. Las plantas tienen mecanismos de defensa de resistencia naturales frente a los diferentes patógenos microbianos. Este tipo de resistencia puede seleccionarse genéticamente.



Sin embargo, se convierten en plagas cuando se establecen monocultivos. Los microorganismos convertidos en plagas, se combaten con agrotóxicos; y se crea un círculo vicioso de vulneración de derechos.

Los monocultivos y el uso de agrotóxicos, altera la estructura de las poblaciones de plantas y microorganismos, y sus funciones ecológicas.

La mayoría de las interacciones entre microorganismos y *animales* son beneficiosas<sup>13</sup>. Las relaciones mutualistas incluyen intercambio de nutrientes, y el mantenimiento de un hábitat apropiado para ambas especies. Los microorganismos ayudan a varias especies de animales a digerir algunas macromoléculas que son parte de su dieta como la celulosa, como los simbioses intestinales.

Otros *simbioses intestinales* pueden ser comensales y beneficiar al animal mediante la producción de vitaminas y protegiéndoles contra patógenos.

Las *algas simbioses de pólipos coralinos* y de otros invertebrados, satisfacen la mayor parte de sus necesidades nutritivas, mediante su actividad fotosintética. Las asociaciones con bacterias quimioautótrofas en las fuentes hidrotermales subterráneas, permiten a los invertebrados, vivir de la energía geotérmica. Algunas bacterias endosimbióticas producen luz para algunos invertebrados y peces marinos.

Por otro lado, los invertebrados que consumen microorganismos usan estrategias especiales como el raspado y el filtrado de alimentos.

Entre las *relaciones negativas*, hay hongos que son predadores de nematodos y rotíferos; y otros microorganismos son patógenos de animales, por la producción de toxinas, o por infección directa al animal hospedero. La patogenicidad se agrava con la cría masiva de animales.

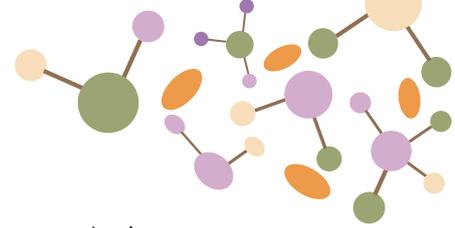
## Los microorganismos y sus hábitats

En cada hábitat hay comunidades microbiológicas adaptados a un conjunto de variables físico-químicas y biológicas que interactúan con otros organismos y sus ecosistemas.

La *atmósfera* brinda espacios temporales para los microorganismos. Aunque se cree que la atmósfera es un medio hostil, ésta es el principal medio de dispersión de los microorganismos. Algunas poblaciones microbianas han desarrollado adaptaciones especializadas que favorecen su supervivencia y dispersión dentro de la atmósfera. Bacterias, virus, hongos, propágulos y biomoléculas - que son conocidos como *bioaerosoles* - son transportados por el aire, y pueden tener origen en el suelo, agua, plantas y algunos pueden ser patógenos humanos o animales. Estos microorganismos atmosféricos son responsables de una serie de transformaciones bioquímicas y biofísicas<sup>14</sup>.

13.- Federici y Madoxx (1996).

14.- Šantl-Temkiv, et al (2022).



La atmósfera está formada por una serie de capas concéntricas delineadas verticalmente, cuya altitud y profundidad definen sus características térmicas. La troposfera es la capa atmosférica más baja, y contiene el 75% de su masa molecular y gaseosa, así como la mayor parte del vapor de agua, partículas atmosféricas, así como la mayoría de las células microbianas.

Hay cuatro límites que ocurren a diferentes altitudes en la troposfera, y que son importantes en términos de la ecología microbiana atmosférica:

- a. la capa límite atmosférica delinea la región de aire más cercana a la superficie donde ocurre la mayor parte de las interacciones superficie-atmósfera, y esto incluye el intercambio de microorganismos con la tierra y ecosistemas marinos.
- b. el nivel de condensación elevado delimita la capa sobre la cual se produce la formación de nubes, y varía con la temperatura y la humedad, y delinea el límite térmico para la condensación de vapor de agua saturado en superficies de partículas. Las nubes se forman a partir de vapor de agua, que se enfrían y condensan con la altura. Esta transición de vapor a líquido requiere de pequeñas partículas en suspensión, los llamados núcleos de condensación de nubes: son la fracción sólida de las nubes, que incluye polen, polvo y bacterias. Vientos fuertes, tormentas y cualquier actividad humana o natural, que implique el movimiento y remoción de tierra y polvo, produce el desplazamiento hacia la atmósfera de estos núcleos de origen biológicos y no biológicos.
- c. la isoterma de congelación delinea la capa sobre la cual se produce la congelación y también es el límite para el metabolismo microbiano activo. Diversos microorganismos y biomoléculas, incluidas bacterias, hongos, microalgas y las proteínas de nucleación de hielo sin células derivadas de microbios, pueden nuclear hielo. De esta manera, los microorganismos son importantes para el ciclo del agua atmosférico y las transformaciones de sustratos orgánicos.
- d. la capa de ozono atmosférico se encuentra en la estratosfera inferior y probablemente delinea el límite altitudinal de supervivencia de muchos microorganismos atmosféricos.

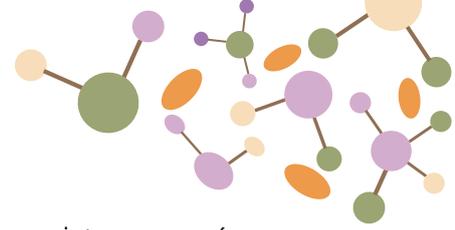
La atmósfera es un sumidero principal de emisiones antropogénicas de gases de efecto invernadero, contaminantes químicos y partículas procedentes de la combustión de combustibles fósiles. Las emisiones alteradas pueden afectar la abundancia, diversidad y dispersión de los bioaerosoles.

Se ha demostrado que las emisiones gaseosas procedentes de la quema de combustibles fósiles, incluidos SO<sub>x</sub> y NO<sub>x</sub>, inhiben la función celular y la supervivencia de cepas de *Pseudomonas* aisladas de las nubes<sup>15</sup>. El metano puede ser metabolizado por bacterias atmosféricas. De esta manera, los contaminantes atmosféricos alteran la estructura de las poblaciones bacterianas, y su rol en los ciclos del agua y del carbono.

La *hidrosfera* es la capa de agua que rodea la Tierra, y está conformada por los ecosistemas de agua dulce (ríos, lagos, pantanos, manantiales, arroyos) y de agua salada o salobre (mares,

---

15.– Kondakova, et al. (2016).



océanos y ecosistemas salobres). Los organismos que habitan en estos ecosistemas varían en temperatura, presión (en lagos) y la cantidad de luz que penetra en ellos.

En la hidrosfera los microorganismos pueden crecer en condiciones de baja concentración de nutrientes, y la mayoría presentan movilidad a los organismos dotados de flagelos u otros mecanismos de navegación.

Los *microorganismos marinos*, son fundamentales para el funcionamiento y salud de los ecosistemas, de su fauna y su flora, porque contribuyen de manera integral a los flujos, procesos y ciclos biogeoquímicos del carbono, nitrógeno, azufre y otros elementos. Representan el 90% de la biomasa de los océanos.

En los ambientes marinos hay una zona litoral e intermareal, una zona nérica<sup>16</sup>, y una zona pelágica, que se extiende desde la plataforma continental hasta el interior del mar. Hay zonas epipelágicas<sup>17</sup> de mar abierto y hábitats bentónicos<sup>18</sup>, en algunos de los cuales hay fosas a gran profundidad. Cada uno de estos hábitats acoge población microbianas marinas características.

En las zonas pelágicas, toda la producción primaria se lleva a cabo por bacterias microscópicas que usan compuestos inorgánicos como fuente de energía, un proceso llamado quimiolitotropía.

Los microorganismos marinos tienen una vida libre en la columna de agua o se adhieren a varios sustratos incluyendo las superficies de invertebrados, vertebrados o plantas, con quienes establecen asociaciones simbióticas que varían desde mutualismo, a comensalismo, competencia y antagonismo.

En las aguas continentales las poblaciones de microorganismos fotosintéticos se concentran en la interfase entre el aire y el agua, donde penetra la luz. Ahí, las algas y las cianobacterias se distribuyen por lo general en la superficie formando el fitoplancton, mientras que las bacterias anaeróbicas<sup>19</sup> fotosintéticas se encuentran a mayor profundidad, aunque en aguas más profundas domina la actividad de descomposición de los restos orgánicos que caen al fondo, permitiendo el ciclo de nutrientes.

En el *agua dulce* los microorganismos desempeñan un papel clave tanto en la productividad, como en la transformación de los componentes orgánicos de estos ecosistemas. Los hongos y bacterias son los principales responsables de la disposición de la materia orgánica y de los ciclos de nutrientes de las corrientes. Las comunidades microbianas suministran biomasa como fuente de alimento para organismos raspadores.

Las comunidades microbianas de los arroyos se encuentran en o sobre todas las superficies y huecos existentes en estos hábitats. En algunos arroyos pequeños, la biomasa en los sedimentos excede

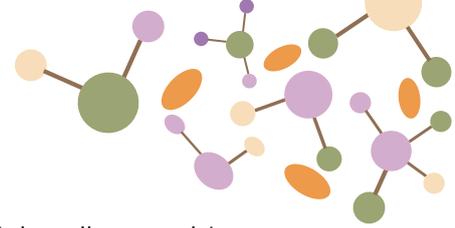
---

16.– Es la parte relativamente poco profunda del océano (hasta los 200 metros) y que está justo por encima de la caída de la plataforma continental.

17.– Es la zona “iluminada por el sol”, abundante en vida.

18.– Es la región el nivel más bajo de un cuerpo de agua. Incluye la superficie del sedimento y de algunas capas del subsuelo. Los organismos que viven en esta zona se llaman bentos.

19.– Organismos que pueden vivir en ausencia de oxígeno.



a la biomasa microbiana planctónica. Los sedimentos bentónicos superficiales albergan biomasa microbiana en la mayoría de los arroyos. Las bacterias son más abundantes que los hongos<sup>20</sup>.

En los estuarios de las zonas litorales, el agua de agua dulce se mezcla con el agua de mar. Son más productivos que los ecosistemas marinos o agua dulce. En ellos se encuentran muchas poblaciones de plantas superiores semi sumergidas como los bosques de manglar. Además, son muy importantes las comunidades de bacterias reductoras de sulfato, bacterias solubilizadoras de fosfato, bacterias anoxigénicas fotosintéticas<sup>21</sup>, bacterias metanogénicas<sup>22</sup>, y las poblaciones fúngicas descomponedores de lignina y celulosa son muy importantes, así como varias especies de algas verdes<sup>23</sup>.

Los *suelos* son hábitats heterogéneos, con numerosos micro hábitats en un mismo sitio, lo que posibilita el desarrollo de una gran diversidad de poblaciones microbiológicas.

Los microorganismos del suelo son sensibles a las perturbaciones ambientales, y dichas alteraciones tienen consecuencias sobre la diversidad y las funciones de las poblaciones microbianas.

La diversidad de las comunidades microbianas, su composición, estructura y funciones, se alteran en suelos perturbados, donde por ejemplo ha habido cambio de uso de la tierra, quemadas, transformación de la vegetación original.

La quema de bosques causa una eliminación significativa de materia orgánica, deterioro de la estructura del suelo, pérdida de nutrientes, lixiviación y erosión, y una marcada alteración, tanto en la cantidad como en la composición de las comunidades microbianas del suelo, y disminuyen sus interacciones benéficas.

Los suelos agrícolas y de pastoreo, y las formas de manejo de estos suelos, transforman también las comunidades microbiológicas del suelo; del mismo modo, la alteración de las comunidades microbianas, afectan la sustentabilidad de los agroecosistemas.

Las funciones de las poblaciones microbianas están directamente relacionadas con las productoras primarias (plantas y microorganismos autótrofos). Son esenciales en la descomposición de materia orgánica y en el ciclo de varios minerales; por ello, el metabolismo microbiano es decisivo para el mantenimiento de la fertilidad del suelo y para el crecimiento vegetal.

En el suelo tienen lugar etapas críticas de los ciclos de nutrientes, como es la fijación del nitrógeno atmosférico llevado a cabo por bacterias especializadas, en formas accesibles para ser absorbidas por las plantas. El suelo es también el escenario de la asociación simbiótica entre las raíces de la mayoría de plantas con hongos micorrizas arbusculares, los que viven en simbiosis con las raíces de la mayoría de plantas, facilitándoles el acceso de nutrientes disponibles en el suelo, como el fósforo.

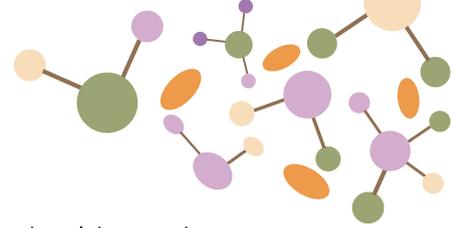
---

20.– Findlay (2010).

21.– Son bacterias fotosintéticas del azufre cuyo resultado de la fotosíntesis no producen oxígeno.

22.– Obtienen su energía mediante la producción metabólica de gas metano

23.– Thatoi, et al. (2013).



La actividad enzimática total de suelo, que es el resultado de la actividad microbianas, juega un papel importante en el desarme de varios tipos de macromoléculas como la celulosa<sup>24</sup>, quitina<sup>25</sup> y la lignina<sup>26</sup>, que se considera el paso limitante de la velocidad en la descomposición y el potencial de mineralización de los nutrientes del suelo<sup>27</sup>.

## Extremófilos, habitantes de hábitats extremos

Existen hábitos extremos en la tierra donde las condiciones de temperatura, pH, salinidad, presión, desecación y otros factores químicos y físicos superan la capacidad de sobrevivencia de los organismos vivos; sin embargo, en estos ambientes, algunos microorganismos han desarrollado propiedades que les permite desarrollarse. Son denominados organismos extremófilos<sup>28</sup>.

Los extremófilos son principalmente procariotes (arqueas y bacterias), y muy pocas especies eucariotas. De acuerdo a las condiciones ambientales en las que alcanzan su crecimiento óptimo, los extremófilos pueden ser: *acidófilos*, con un crecimiento óptimo a pH muy ácidos; los *basófilos* crecen en pH alcalinos o básicos, por encima de un pH 9; *halófilo* se desarrollan en ambientes con altas concentraciones de sal. Los organismos *termófilos* pueden vivir entre 60 y 80 °C; mientras que los *hipertermofílico* pueden crecer por encima de 80 °C. En contraste, los *psicrófilos* tienen capacidad de resistir temperaturas muy frías.

Hay otros extremófilos que crecen en presiones hidrostáticas altas; en ambientes nutricionalmente limitados; que pueden vivir dentro de rocas o de los poros de los granos minerales o en ambientes muy secos. Dependiendo del entorno, ciertos parámetros pueden influir más fuertemente en la diversidad microbiana que otros, como la temperatura en aguas geotérmicas, el pH en las comunidades del suelo, la salinidad en lagos salinos y el contenido de agua en climas secos.

Se han detectado microorganismos en una variedad de ambientes extremos. Prácticamente en cualquier lugar donde haya agua líquida disponible, puede haber vida.

Las condiciones descritas pueden ocurrir en desiertos, zonas polares, en el límite de las nieves perpetuas, en fosas abisales, lagos salados, etc. De acuerdo a Merino y sus colaboradores (2019), el agua es el factor que ha moldeado profundamente la vida en el planeta aun cuando otras condiciones sean extremas. A nivel de ecosistema, el agua puede influir indirectamente en la variación de condiciones fisicoquímicas claves, lo que a su vez controla la composición y diversidad de la comunidad microbiana, influyendo profundamente en los ciclos geo-bio-químicos.

Los ambientes extremos son muy vulnerables a cambios de origen natural y antropogénico. El avance del extractivismo y otras intervenciones en estos entornos, como la minería en mares profundos, la geingeniería para modificar el clima, la extracción petrolera en mares profundos, ponen en peligro a estos organismos extremófilos, que juegan papeles fundamentales en el ciclo y evolución de la vida.

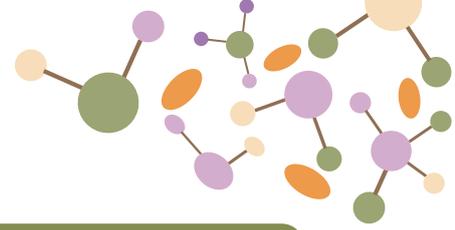
24.– Es la macromolécula que forma parte de las células y fibra de las plantas.

25.– Macromolécula que forma parte de las paredes celulares de los hongos y del exoesqueleto de los artrópodos y algunos órganos de otros invertebrados.

26.– Forman parte de la pared celular de la madera y corteza de especies de árboles.

27.– Chavarría (2018).

28.– Merino, et al. (2019).



## HABITATS MICROBIANOS EN AMBIENTES EXTREMOS

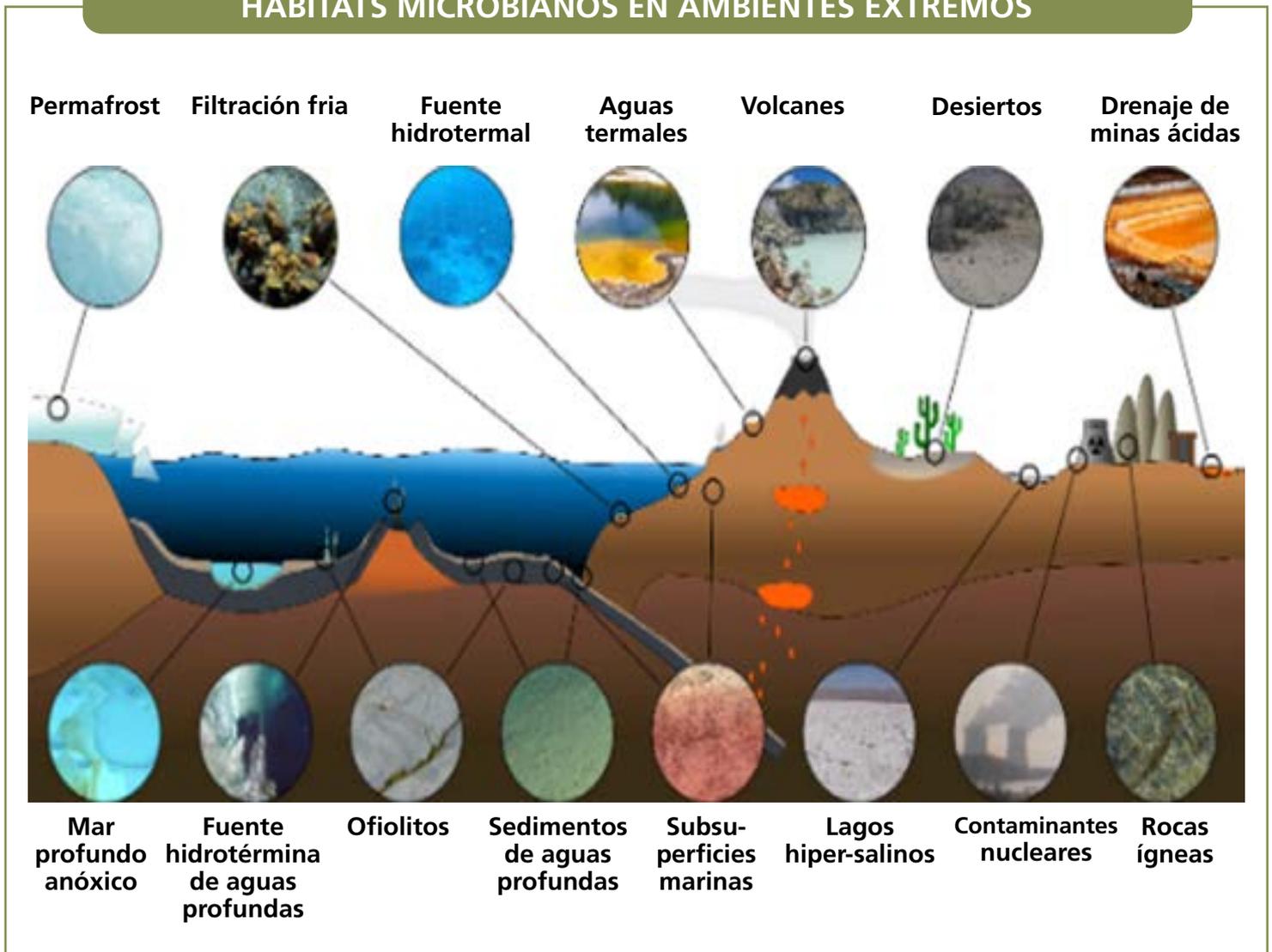
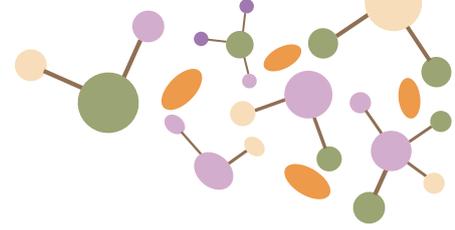


Figura 1.3.  
Fuente: Merino, et al (2019)

### Una especie de cianobacteria vive a 600 metros bajo la tierra, sin luz solar

Se describió una especie de cianobacteria que puede vivir a más de 600 metros bajo tierra, en ausencia de luz solar, en la región de Río Tinto en España.

El paisaje de esta región ha sido comparado con Marte: el paisaje es rojo debido a la abundancia de minerales de hierro y azufre. Debido a sus similitudes con Marte, los investigadores han estudiado muestras de rocas tomadas tanto arriba como debajo de la tierra, para comprender mejor qué tipo de vida puede existir en un lugar tan árido.

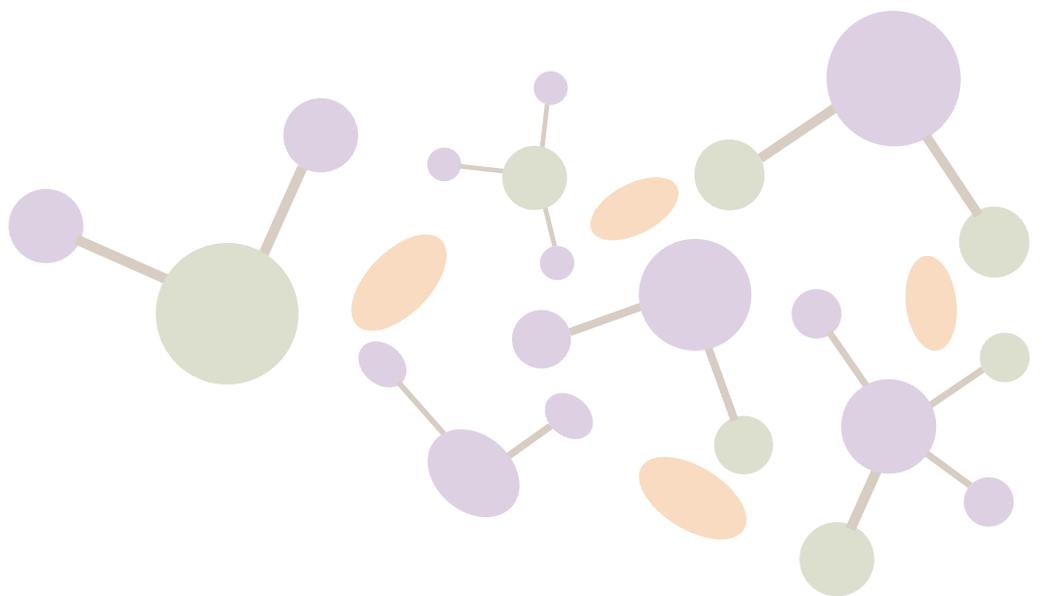


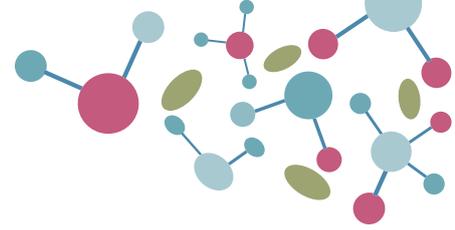
En un pozo de 613 metros, donde los investigadores recolectaron rocas, el equipo encontró cianobacterias que viven en grietas dentro de las muestras. En el pasado se ha encontrado en esta área, otras bacterias que viven muy por debajo de la superficie, pero las cianobacterias son diferentes, porque son organismos fotosintéticos, por lo que necesitan luz solar para obtener la energía necesaria para vivir.

Las cianobacterias son algunas de las formas de vida más antiguas del planeta, y posiblemente son las responsables de emanar oxígeno a la atmósfera, lo que hizo posible la vida en la Tierra.

Para conocer cómo estas cianobacterias pueden vivir sin luz solar, los investigadores examinaron a estos pequeños organismos bajo el microscopio y descubrieron que las diminutas criaturas consumían gas hidrógeno. También encontraron evidencias de que las cianobacterias del subsuelo tenían una pequeña adaptación en su sistema fotosintético que les permitía usar una "válvula de seguridad" para producir energía. En otras cianobacterias, la válvula se utiliza para liberar el exceso de energía para evitar el sobrecalentamiento cuando la luz solar es abundante.

**Fuente:** Fernando Puente-Sánchez, et al. (2018). Viable cyanobacteria in the deep continental subsurface, *Proceedings of the National Academy of Sciences* (2018).





# CAPÍTULO DOS

## LOS CICLOS BIO-GEO-QUÍMICOS Y LOS MICROORGANISMOS

Una de las funciones más importante de los microorganismos, es el rol que juegan en el ciclo de nutrientes.

Recordemos que la Constitución del Ecuador incluye entre los derechos de la naturaleza, el mantenimiento y regeneración de sus ciclos vitales, y ordena al Estado a aplicar medidas de precaución y restricción a actividades que puedan alterar permanentemente los ciclos naturales.

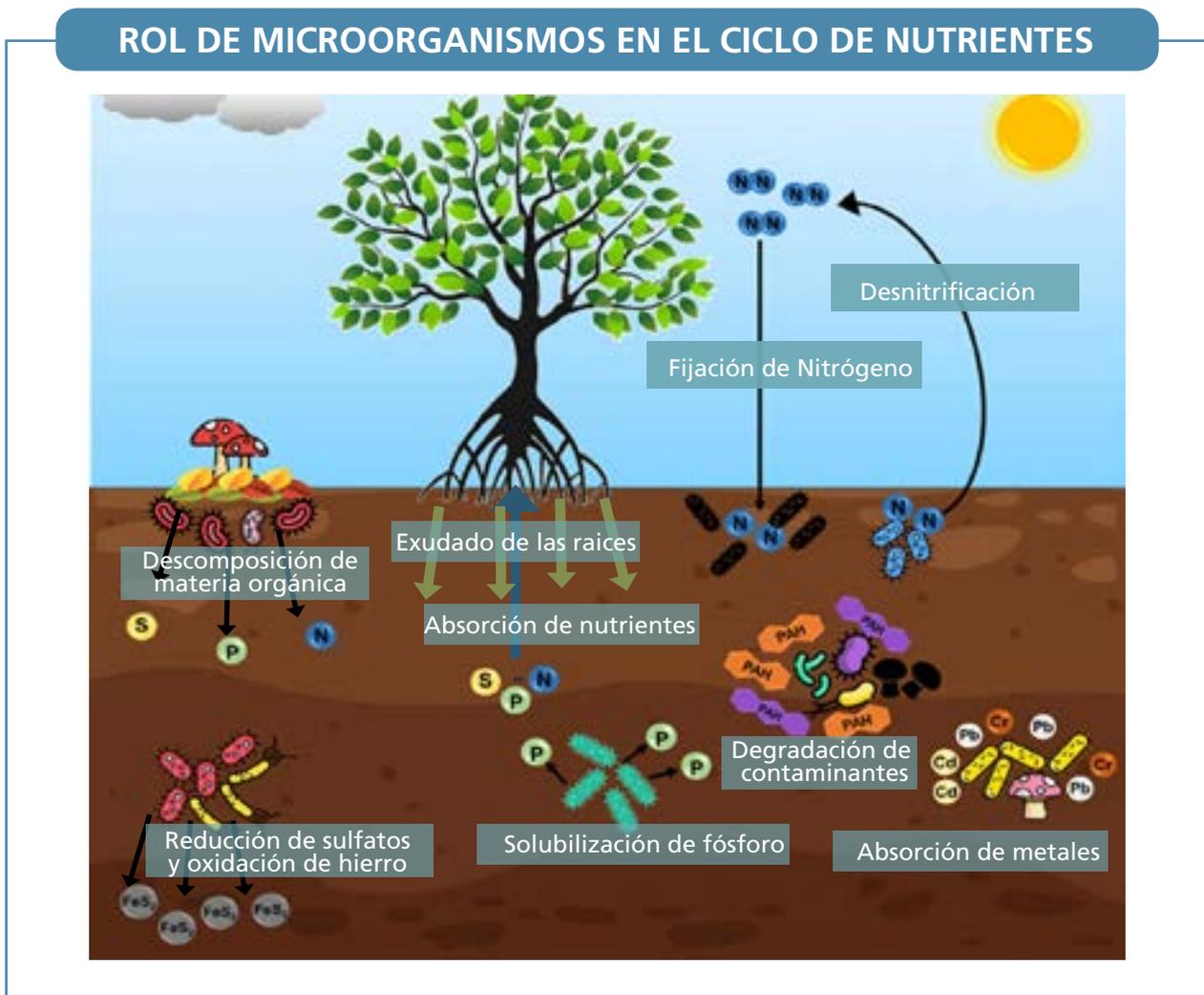
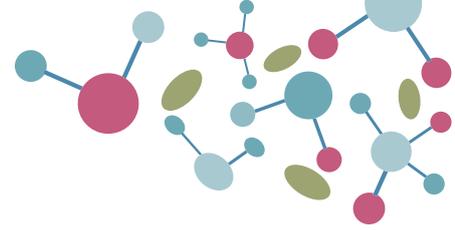


Figura 2.1

Los ciclos biogeoquímicos permiten que los elementos necesarios para la vida, sean convertidos de su estado mineral, a uno que puede ser utilizado por los seres vivos, es decir a su estado orgánico (y viceversa), un proceso en el que intervienen comunidades microbianas de distintos grupos filogenéticos. Sin estos procesos, no sería posible la vida en el planeta.



En estos ciclos naturales, los macronutrientes y los micronutrientes son incorporados a los organismos como materia orgánica, a través de los procesos metabólicos casi siempre mediados por microorganismos. Posteriormente vuelven al medio natural, en su forma inorgánica, gracias a la acción de comunidades microbianas.

El principal macronutriente de los seres vivos es el carbono, por eso la química del carbono se llama "química orgánica". Otros macronutrientes son el hidrógeno, oxígeno, nitrógeno, fósforo y azufre. Estos constituyen más del 95% de la biomasa del conjunto de seres vivos. Los micronutrientes como el hierro, el cobre, el zinc, el cloro, el manganeso y el yodo, tienen una presencia menor en los organismos.

## Ciclo del Nitrógeno

La mayoría de microorganismos necesitan formas combinadas de nitrógeno para incorporarlo en su biomasa celular, pero la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico está restringido a pocas bacterias y arqueas que pueden ser de vida libre o en asociación simbiótica con otros organismos.

Prácticamente todos los pasos críticos del ciclo del nitrógeno son llevados a cabo por poblaciones microbianas<sup>29</sup>.

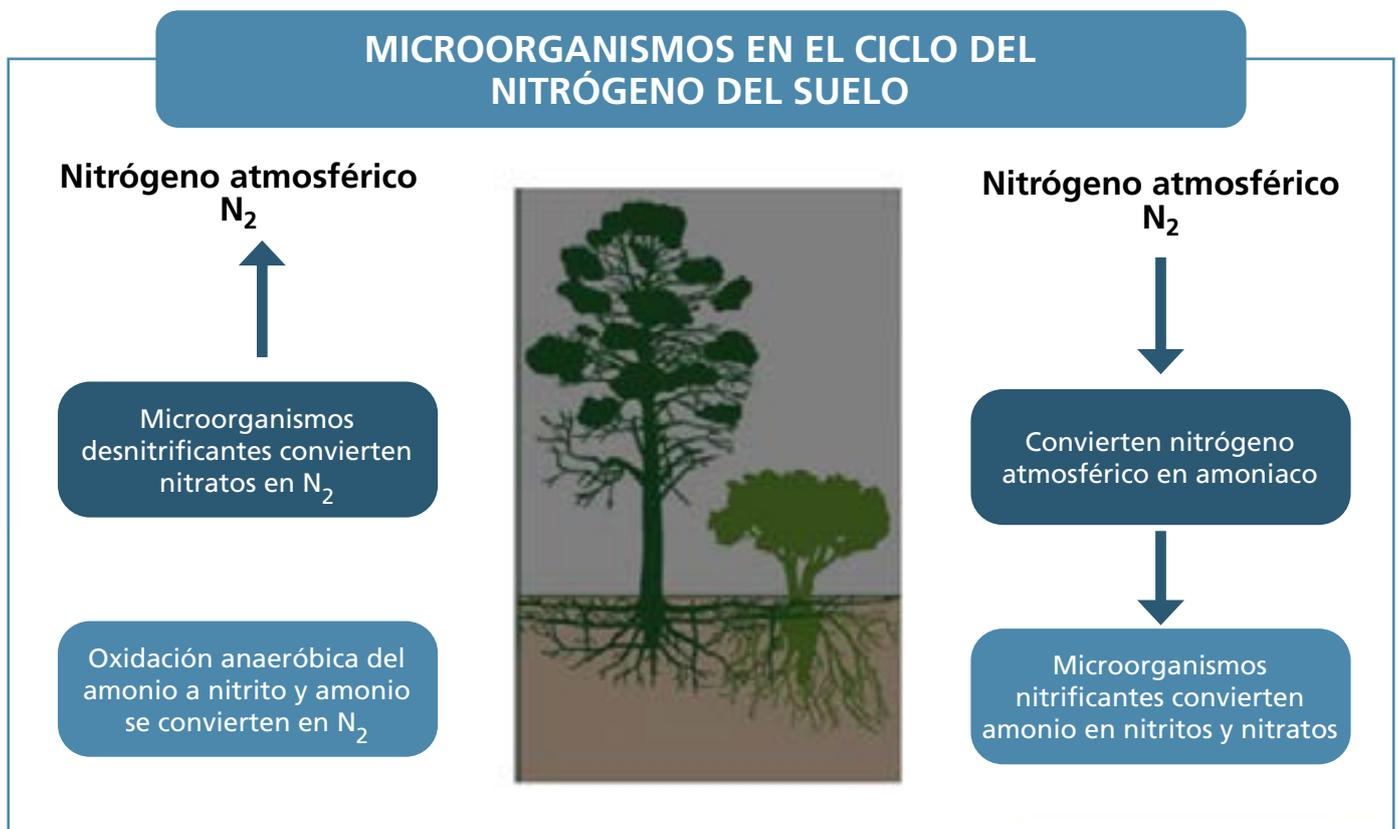
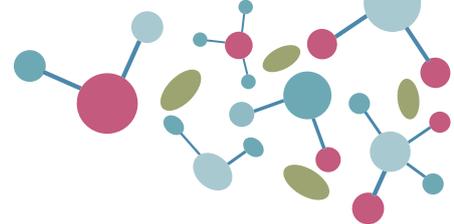


Figura 2.2.

29.- Cerón y Aristizábal (2012)



## Poblaciones microbianas específicas intervienen en las distintas fases del ciclo del nitrógeno

***Fijación de nitrógeno atmosférico:*** El nitrógeno existe en la atmósfera como  $N_2$  gaseoso. La fijación del  $N_2$  gaseoso en compuestos que pueden ser utilizados biológicamente por bacterias, es una transformación hecha por bacterias y arqueas especializadas, que pueden ser de vida libre o estar en relaciones simbióticas. Durante la fijación del nitrógeno, las bacterias convierten el  $N_2$  en amoníaco, nitratos, nitritos o amoníaco, que son forma de nitrógeno que puede ser utilizada por las plantas. La incorporación de nitrógeno es esencial para la fertilidad del suelo y por tanto para la productividad vegetal.

El nitrógeno orgánico puede volver a su estado mineral, a través de las actividades de microorganismos que intervienen en la *mineralización*. Algunos microorganismos del suelo obtienen su energía del rompimiento de los enlaces de las macromoléculas orgánicas provenientes de los residuos de las plantas, para transformarlos en moléculas inorgánicas de bajo peso molecular, que posteriormente son oxidadas a compuestos inorgánicos, y ser inmovilizadas en el suelo o absorbidos por plantas y microorganismos.<sup>30</sup>

***Nitrificación y nitratación:*** Son procesos de dos pasos: primero la formación de nitrito a partir de amonio, llevado a cabo por bacterias especializadas. Luego, a partir de nitrito, se produce nitrato, proceso que es llevado a cabo por la acción de un grupo diferente de bacterias del género *Nitrobacter*. Aunque ambos procesos están muy relacionados, son llevados a cabo por distintas especies de bacterias. Las bacterias nitrificantes, utilizan la energía derivada de la nitrificación para asimilar  $CO_2$  en los suelos.

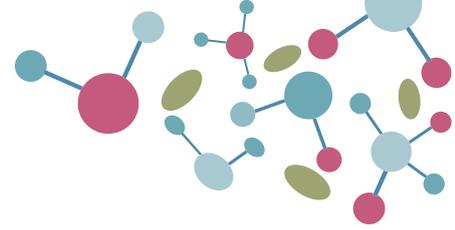
***Desnitrificación:*** Es el proceso más importante para el ciclo del nitrógeno, en el que se devuelve el nitrógeno fijado a la atmósfera por procesos de respiración microbiana.

***Oxidación anaeróbica del amonio:*** es un proceso biológico en el cual, nitrito y amonio se convierten directamente en gas nitrógeno, intermediado por microorganismos.

Todos estos procesos dependen de la estructura de las comunidades bacterianas (cantidad de individuos y de especies), y de sus funciones (actividad e interacciones entre microorganismos, con otros organismos y el ambiente).

Las alteraciones en la composición química del suelo, por introducción de plaguicidas y otros insumos tóxicos, afectan al ciclo del nitrógeno. La mayoría de microorganismos necesitan formas combinadas de nitrógeno para incorporarlo en su biomasa celular pero la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico está restringido a unas pocas bacterias y arqueas de vida libre o en asociación simbiótica con otros organismos.

30.- Monsalve, et al (2017).



## Dinámica del fósforo

El fósforo es un elemento fundamental para la vida, puesto que está incorporado en biomoléculas relacionadas con la herencia, la formación de membranas, y de moléculas que intervienen en procesos que requieren de energía.

Los principales depósitos de fósforo orgánico se encuentran en los sedimentos marinos someros y los suelos. Los residuos de plantas, animales y microorganismos liberan al ambiente compuestos fosforados. Los principales flujos tienen lugar entre la superficie del océano y la biota oceánica, y entre los suelos y la biota terrestre.

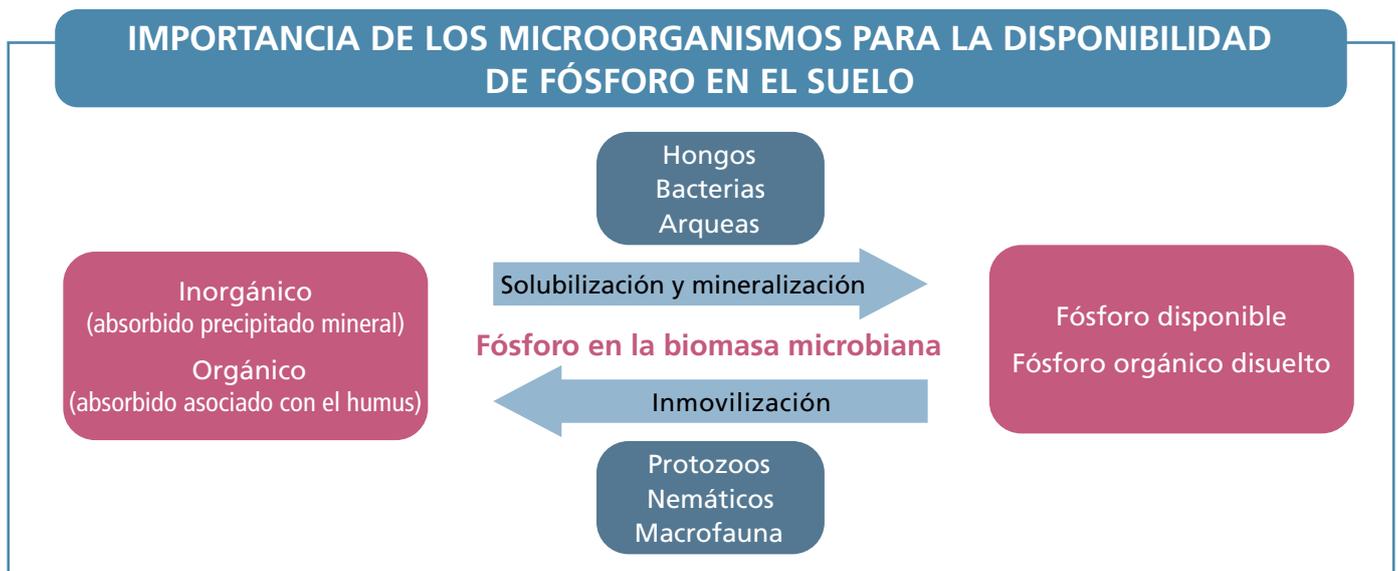


Figura 2.3  
Fuente: Richardson y Simpson (2011)

A partir de los depósitos naturales, el fosfato es liberado a través de procesos como la meteorización, lixiviación, erosión. El fosfato liberado es absorbido por las plantas y las comunidades microbiológicas, incorporándose en la materia orgánica de los suelos y sedimentos, y depositándose en formas minerales poco solubles.

El fósforo es incluido en los sistemas agrícolas a través de los fertilizantes de síntesis, el que provienen de la extracción minera, produciendo cambios en la ecología del suelo, y en las poblaciones microbianas que participan en este ciclo.

Los microorganismos son parte integral del ciclo del fósforo del suelo y, como tales, juegan un papel importante en la mediación de la disponibilidad de fósforos para las plantas. Los microorganismos pueden mejorar la capacidad de las plantas para adquirir fósforo del suelo a través de estimular el crecimiento de las raíces por extensión de los sistemas de raíces existentes; ya sea por asociaciones con micorrizas, o mediante estimulación hormonal del crecimiento de las raíces, ramificación, o desarrollo del pelo radicular<sup>31</sup>.

31.– Richardson y Simpson (2011).



Los principales procesos en el suelo en el ciclo del fósforo involucran la toma por las plantas y su retorno a través de los residuos vegetales y animales, reacciones de fijación a las superficies de arcillas y óxidos y el recambio biológico dado por procesos de mineralización-inmovilización y solubilización dependientes de la actividad microbiana.

### **Hongos micorrizas y su relación con árboles de bosques subtropicales**

*Las micorrizas controlan la relación entre biodiversidad y productividad de los árboles*

Las micorrizas son asociaciones simbióticas entre plantas terrestres y hongos, en las que los hongos obtienen nutrientes a cambio de nutrientes vegetales. Existen distintos tipos de hongo que se asocian con las raíces de las plantas, como las micorrizas arbusculares y las ectomicorrizas.

Una de las estrategias más importante que tienen las plantas para adquirir nutrientes del suelo, es la simbiosis con micorrizas, que pueden expandir la superficie de sus raíces y, por lo tanto, el acceso a los nutrientes.

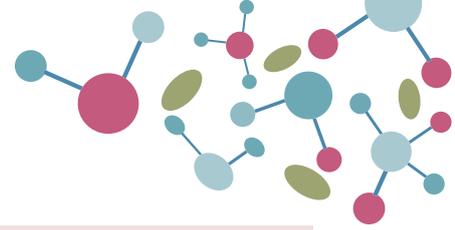
La reabsorción de nutrientes y la descomposición de la hojarasca proporcionan cerca del 90% de las necesidades anuales de nitrógeno (N) y fosfato (P) para el crecimiento de los árboles. Sin embargo, se conoce poco sobre cómo las plantas que se asocian con micorrizas equilibran o coordinan estas dos vías: optimizar su adquisición de nutrientes en ecosistemas de alta diversidad.

¿Cómo ocurre la relación entre micorrizas y las plantas, y cómo afectan las interacciones y la productividad de sus huéspedes?

Un experimento a largo plazo en un bosque subtropical de la China que tiene una de gradiente de diversidad de especies de micorrizas arbusculares y ectomicorrizas, realizado por científicos de la Academia China de Ciencias, demostró que el tipo de micorrizas con los que establecen las plantas asociaciones simbióticas, influyen críticamente el efecto de la diversidad y la productividad vegetal.

Con el aumento de la diversidad, la producción primaria neta de árboles asociado con el hongo micorriza arbuscular aumentó, pero en los árboles asociados con ectomicorrizas, la productividad disminuyó, en gran parte porque los árboles asociados con micorrizas arbusculares son más efectivos para adquirir nitrógeno y fósforo.

Específicamente, con el aumento de la diversidad, los árboles asociados con micorrizas arbusculares mejoran tanto la reabsorción de nutrientes como la descomposición de la hojarasca, mientras que hubo una compensación entre la descomposición de la hojarasca y la reabsorción de nutrientes en los árboles ectomicorrizas.



Estos resultados proporcionan una comprensión de por qué los árboles con micorrizas arbusculares, que utilizan una estrategia de adquisición de nutrientes diferente que los árboles asociados con ectomicorrizas, pueden dominar los bosques subtropicales y, al mismo tiempo mejorar su productividad.

Esto muestra la complejidad de las simbiosis mediadas por micorrizas.

**Fuente:** Deng, et al (2023). Tree mycorrhizal association types control biodiversity productivity relationship in a subtropical forest. *Science Advances* 9.

## El ciclo del Azufre

Una amplia variedad de bacterias y arqueas participan en la oxidación de compuestos reducidos de azufre.

El azufre es un elemento relativamente abundante en la corteza terrestre, y se encuentran principalmente en la forma de sulfatos solubles. Gran parte de los reservorios de azufre inerte está en rocas sulfurosas, rocas sedimentarias oceánicas, emisiones volcánicas y combustibles fósiles. En la atmósfera, la presencia de azufre se relaciona con eventos naturales (como las erupciones volcánicas) y humanas (como la quema de combustibles fósiles). Por lo tanto, el azufre presenta un ciclo que pasa por el aire y los sedimentos.

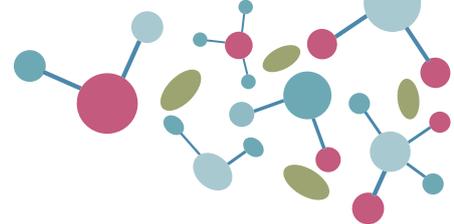
El azufre es muy importante por ser parte de muchos compuestos orgánicos como aminoácidos, proteínas, hormonas, coenzima, lípidos y vitaminas. La materia orgánica viva y muerta constituye un reservorio menor del azufre. En contraste, los compuestos inorgánicos de azufre, tienen un papel biológico más restringido, y son incorporados en compuestos orgánicos o participan en procesos de respiración y fotosíntesis de algunas especies de procariontes<sup>32</sup>.

El ciclo global del azufre depende de las actividades de microorganismos metabólicamente y filogenéticamente diversos, la mayoría de los cuales residen en el océano. Participan en el ciclo del azufre varias especies de arqueas (hipertermófilas), bacterias aerobias estrictas y algunas anaerobias facultativas, muchas de las cuales son acidófilas.

El ciclo del azufre es un proceso químico, biológico y complejo, donde el azufre se encuentra en la naturaleza en sus diversas formas o estados de oxidación, y es crítico para la función del ecosistema. Los compuestos orgánicos de azufre alimentan el metabolismo microbiano en el agua y su recambio tiene importantes consecuencias, por ejemplo, para el sistema climático, pues influyen en la estructura de las poblaciones del fitoplancton, y por lo tanto, en el ciclo del carbono.

---

32.– Espinosa Márquez, et al. (2010).



Microorganismos que participan en el ciclo del azufre se encuentran en los sedimentos marinos y en los respiraderos hidrotermales de aguas profundas.

### La geoingeniería y el ciclo del azufre

Entre las “soluciones” al cambio climático se plantea la geoingeniería. Esta es una nueva disciplina que cubre una amplia gama de tecnologías dirigidas a combatir el cambio climático, por medio de alterar de manera significativa el Planeta. Un bloque de tecnologías son las llamadas “manejo de la radiación solar”, las que, en lugar de proponer una reducción en el uso de los combustibles fósiles y apostar por un descenso de los niveles de consumo de las sociedades del Primer Mundo, promueve reducir la penetración de energía solar a la Tierra, para incrementar el albedo<sup>33</sup>.

Para ello se proponen métodos como bombardear la estratósfera con sulfatos, replicando el efecto de los volcanes<sup>34</sup>, y de esa manera evitar que entre la luz solar al planeta. Esta fuerte interferencia en la disponibilidad de la radiación solar, ciertamente afectará –de concretarse– a la continuidad de los ciclos biológicos, especialmente a la fotosíntesis. Habrá también cambios dramáticos en el ciclo del azufre y en las poblaciones microbianas que participan en este ciclo.

Dada las grandes cantidades de compuestos sulfatados, se generará además una fuerte contaminación en la atmósfera, en la tierra y los océanos de compuestos con base de azufre, con impactos impredecibles a la naturaleza y la salud humana.

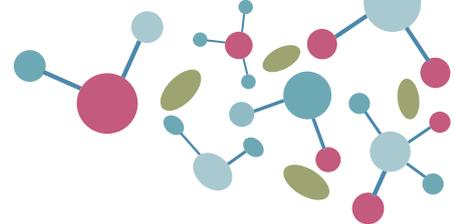
Si se compara a las erupciones volcánicas con las tecnologías propuestas, y aplicadas experimentalmente en ciertos lugares, tenemos que uno de los principales efectos sobre los cuerpos de agua es el aumento de turbiedad, con la consecuente disminución de la transparencia. El aumento de la turbiedad afecta el ingreso de luz en la columna de agua con un impacto negativo sobre las algas del fitoplancton, pues la tasa de fotosíntesis disminuye, afectando a toda la cadena trófica.

Se puede prever también un “arrastre” del plancton por decantación de las partículas volcánicas. La deposición de partículas volcánicas sobre el lecho de los ríos, produce un manto que cubre a los organismos que crecen sobre rocas y plantas acuáticas. Se da también alteraciones en los equilibrios químicos. El resultado es la desaparición de las comunidades adheridas a los sustratos, por el efecto abrasivo de las cenizas.

Por otro lado, los modelajes hechos sobre el manejo de la radiación solar muestran que los impactos negativos se distribuirán de forma diferenciada en el mundo, afectando

33.– El albedo es la relación, expresada en porcentaje, de la radiación que cualquier superficie refleja sobre la radiación que incide sobre la misma. Las superficies claras tienen valores de albedo superior a las oscuras, y las brillantes más que las opacas. El albedo medio de la Tierra es del 37-39% de la radiación que proviene del Sol.

34.– Cuando tuvo lugar la erupción del volcán Pinatubo en 1991, bajó la temperatura terrestre en 0,5 grados durante 18 meses.



negativamente a países del Sur global, que son quien tienen menos responsabilidad en el cambio climático.

Las técnicas de manejo de la radiación solar, enmascaran el calentamiento real en la atmósfera, y no aborda sus causas. Al no enfrentar el problema del exceso de gases con efecto de invernadero que se encuentran en la atmósfera estos gases seguirán incrementándose, lo que puede producir la acidificación del océano (por la acumulación atmosférica de dióxido de carbono y la presencia de compuestos sulfatados procedentes de la atmósfera).

¿Se ha declarado una guerra al Planeta? ¿Qué impactos habrá en el ciclo biológico del Azufre? ¿en la vida silvestre? ¿en la salud humana? ¿En la producción de alimentos?

La geoingeniería constituirá sin ninguna duda una violación a los derechos de la naturaleza, pero también a los derechos humanos.

**Fuentes:** ETC Group (2017). ¿Cuál es el problema con la gestión de la radiación solar? Cittadini (2011). Lo que el volcán Puyehue nos dejó. *UB Exactas*.

## Otros ciclos biogeoquímicos

Los microorganismos intervienen también en el ciclo biogeoquímico de otros elementos como el manganeso, el calcio, el hierro, todos nutrientes fundamentales para la vida<sup>35</sup>.

El hierro es uno de los cuatro elementos más abundantes en la corteza terrestre pero solamente una pequeña porción de este metal está disponible para el reciclado biogeoquímico, por lo que suele ser un factor limitante para el crecimiento bacteriano.

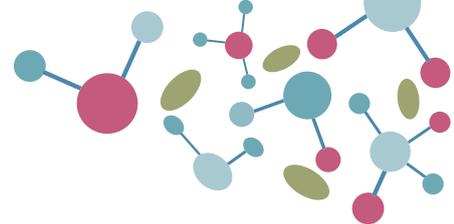
En los ecosistemas terrestres, las plantas absorben hierro a través de sus raíces. Estas necesitan hierro para producir clorofila, la molécula a través de la cual las plantas realizan la fotosíntesis.

El ciclo de hierro consiste principalmente en reacciones de óxido reducción: algunas bacterias reducen el hierro férrico a ferroso y oxidan este hierro ferroso a férrico. Estas reacciones de óxido - reducción son importantes, tanto para los compuestos orgánicos que contienen hierro, como para los compuestos inorgánicos de dicho elemento.

Prácticamente todos los microorganismos, con excepción de determinados lactobacilos, necesitan hierro, que es utilizado como cofactor para muchas enzimas metabólicas y proteínas reguladoras.

---

35.- Atlas y Bartha (2002).



El silicio es el segundo elemento más abundante en la corteza terrestre. Representa el 28% del peso del Planeta. Su papel biológico está restringido a dar estructura a algunos microorganismos. En el mundo microbiano forman el exoesqueleto de diatomeas. Algunas especies de hongos, cianobacterias y líquenes viven en rocas silíceas; ahí esos organismos disuelven activamente la sílice, mediante la excreción de ácidos. La solubilización de las rocas silíceas, contribuyen a los procesos de meteorización de las rocas y la formación de suelos.

Diversos metales pesados tienen ciclos biogeoquímicos mediados por microorganismos. Por ejemplo, algunos microorganismos pueden formar compuesto con el mercurio ambiental. Lo mismo sucede con el selenio, estaño y quizás plomo.

Otros elementos como calcio y el silicio se reciclan entre sus formas solubles por acción de población en microbianas. Las diatomeas acumulan dióxido de silicio, y forman depósitos conocidos como tierra de diatomeas.

Cada mineral es oxidado o reducido por microorganismos específicos. Esto hace que exista una zonificación de ambientes acuáticos. En cada zona se acumulan minerales en diferentes formas bioquímicas, mediadas por diferentes poblaciones microbianas. Lo mismo sucede en el suelo. Algunas formas bioquímicas se adhieren a la arcilla, mientras que otras en la columna del agua.

### **El glifosato y los cultivos transgénicos con resistencia a glifosato, interfieren en el ciclo de nutrientes**

Un transgénico es un organismo vivo que ha sido creado artificialmente, manipulando sus genes, a través de la ingeniería genética. Para hacer un transgénico se aísla segmentos del ADN de un ser vivo (virus, bacteria, vegetal, animal e incluso humano) para introducirlos en el ADN de otro, rompiendo las barreras de Género, Familia y hasta Reino.

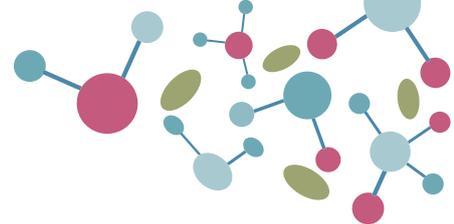
A nivel comercial el tipo de transgénicos que ocupa la mayor superficie sembrada, son los que han sido manipulados para tener resistencia a herbicidas, especialmente a glifosato. Este tipo de transgénicos facilita la erradicación química de las malezas.

Varios estudios demuestran que los cultivos transgénicos no son más productivos, y esto puede estar relacionado con el rol del herbicida glifosato y sus formulaciones, y de la modificación genética que le da a la planta resistencia a este agrotóxico, en la rizosfera.

Esto fue demostrado por Kremer *et al* (2009) en un estudio a largo plazo sobre el impacto de los cultivos de soya resistente a glifosato (soya RR<sup>36</sup>) en la rizosfera. Ellos encontraron altos niveles de Mn inmovilizado (no disponible para las plantas), tanto en suelos cultivados con soya RR que había recibido un tratamiento con glifosato,

---

36.– Es el cultivo transgénico más sembrado en el mundo.



como en suelos con soya RR que no había recibido el tratamiento, lo que alteraba la absorción de este micronutriente<sup>37</sup>.

Por otro lado, en suelos sembrados con soya convencional, sin ningún herbicida no se observó la inmovilización del Mn.

Los autores explican este fenómeno por alteraciones en las comunidades microbianas del suelo; en particular, porque hubo un impacto negativo en las poblaciones de bacterias que reducen Mn como *Pseudomonas* spp.

En resumen, ellos encontraron:

- Una reducción significativa de las poblaciones de *Pseudomonas* en suelos cultivados con soya RR
- Una reducción aún mayor cuando en esos cultivos se aplicó glifosato
- En suelos sembrados con soya convencional no transgénica, las poblaciones de *Pseudomonas* fueron más abundantes
- La disminución de *Pseudomonas* fue moderada cuando se aplicó otros herbicidas en soya convencional

Las bacterias *Pseudomonas*, cumplen varias funciones en el suelo, pues producen metabolitos secundarios, incluyendo los sideróforos<sup>38</sup> (que intervienen en el ciclo del hierro), antibióticos, hidróxido de cianuro, así como enzimas extracelulares, lo que las convierte en antagonistas de hongos patógenos de plantas. Actúan también en la transformación de manganeso en una forma que esté disponible para las plantas (principalmente en la reducción de manganeso).

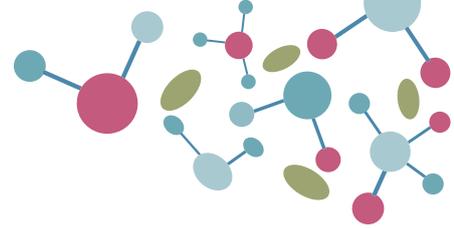
Uno de los grupos de bacterias Mn-oxidantes aisladas de la rizosfera, es *Agrobacterium*, una bacteria saprofítica común en cultivos de soya, su función de oxidación biológica del Mn, se incrementa en presencia de glifosato.

Por otro lado, se eliminan las interacciones entre hongos patógenos y sus antagonistas, favoreciendo a los primeros. Esto significa que en suelos donde se ha aplicado glifosato proliferan los hongos patógenos *Fusarium*, *Phytophthora* y *Phytium*.

*Phytium* es un hongo patógeno que ocasiona la podredumbre común de las raíces, una enfermedad que puede matar a las plantas en semilleros recién plantado; en tanto que *Phytophthora* produce la lanchar de la papa (conocida también como tizón tardío de la papa), pero es patógeno también de otros cultivos. *Fusarium* es un hongo patógeno que produce la enfermedad de la muerte súbita.

37.– Kremer y Means (2009).

38.– Son moléculas presentes en algunos microorganismos que toman y transportan hierro insoluble y lo reducen a un estado aprovechable para todos los seres vivos.



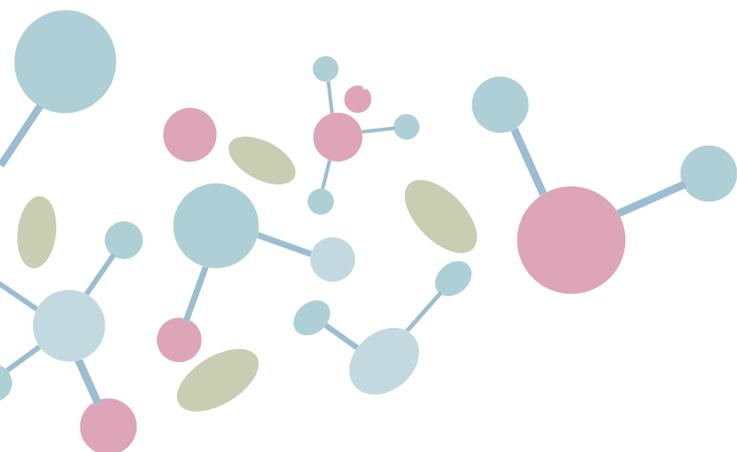
Otros estudios muestran que la aplicación de glifosato en leguminosas, altera la formación de nódulos (donde habitan bacterias que fijan el nitrógeno atmosférico para que pueda ser asimilado por las plantas, aumentando la fertilidad del suelo). La soja obtienen entre 40-70% de sus requerimientos de nitrógeno por a través de sus nódulos.

En un estudio hecho bajo condiciones de invernadero, realizado por investigadores de la Universidad de Auburn, se realizó aplicaciones foliares de glifosato a plantas de soja RR una o dos veces durante el período de estudio. Los controles fueron, **a)** soja RR no tratada y **b)** una variedad de soja no transgénica.. Las plantas se cosecharon dos veces, dos días después de cada aplicación de glifosato.

La soja RR tratada con glifosato tuvo menor contenido de clorofila, de masa de raíces, de masa de nódulos, de N total en la planta y actividad nitrogenasa que el cultivar convencional no tratado, especialmente para la segunda cosecha. Sin la aplicación de glifosato, se observaron pocas diferencias entre los dos cultivares. El glifosato inhibió el crecimiento de las bacterias fijadoras de nitrógeno aislados de nódulos de raíces<sup>39</sup>.

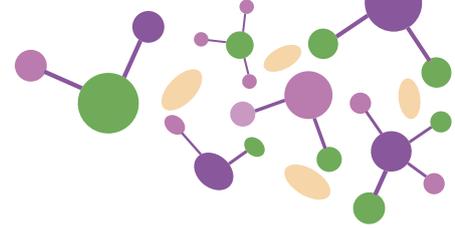
De esta manera se observa que los cultivos transgénicos resistentes a herbicidas y su paquete tecnológico producen alteraciones en el ciclo de nutrientes.

**Fuente:** Bravo y Gálvez (2015).



---

39.– Fan, et al (2017).



# CAPÍTULO TRES

## VIVIENDO AL EXTREMO: LAS ARQUEAS, NUESTROS ANCESTROS MÁS ANTIGUOS

Los tres dominios de la vida en la Tierra incluyen dos grupos procariotas: Arqueas y Bacteria y a los Eucariotas. Los virus no están clasificados en el árbol filogenético, por no tener un metabolismo propio<sup>40</sup>.

Inicialmente, se clasificaba a todos los microorganismos unicelulares que no eran eucariotas<sup>41</sup> como "procariotas"<sup>42</sup> y más tarde, se les ubicó en el Reino Monera. Esta clasificación se basaba en la morfología primaria, pero estudios moleculares y celulares más profundos llevaron a dividir a los procariotas en Bacteria y Arquea.

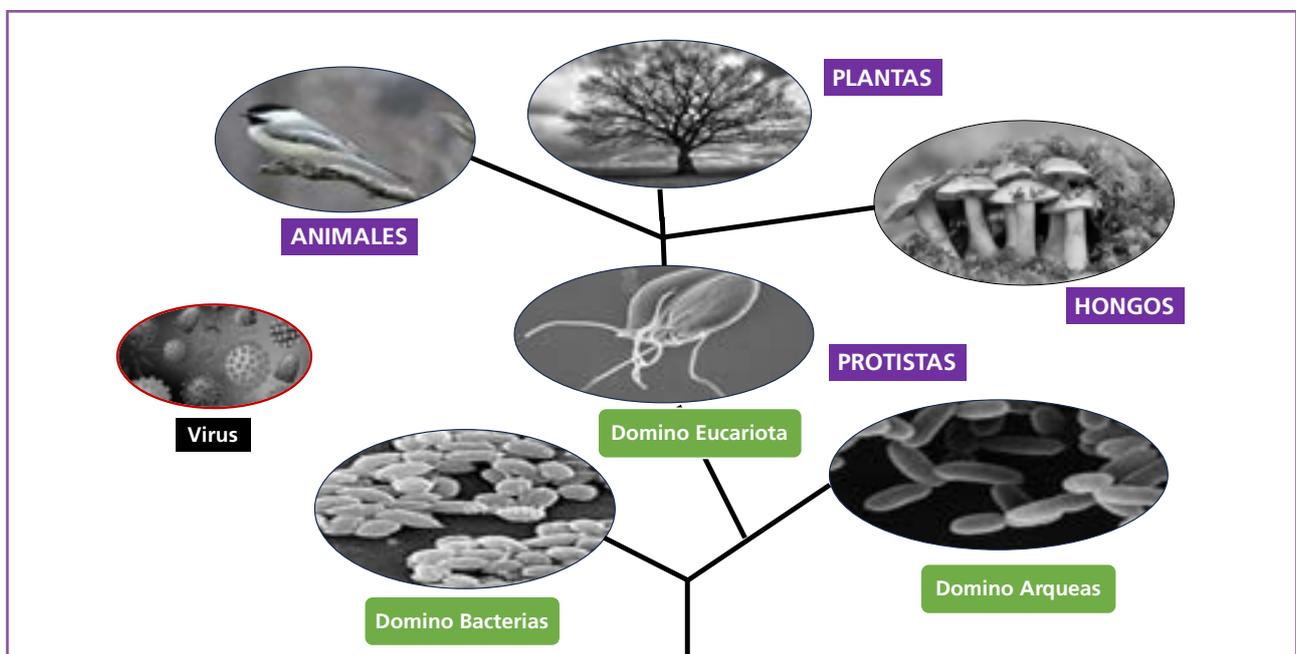


Figura 3.1  
Los tres dominios de la vida en el planeta

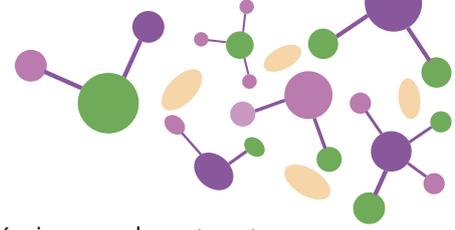
Las Archaea tienen diferencias filogenéticas y bioquímicas con las bacterias, aunque no existe un principio ecológico unificador para diferenciar a estos grupos. La hipótesis es que la adaptación al estrés energético crónico es el factor crucial en la evolución de las arqueas, y uno de los factores que las distinguen de las bacterias. Los mecanismos bioquímicos que permiten a las arqueas hacer frente al estrés energético crónico, incluyen la presencia de membranas de baja permeabilidad y vías catabólicas específicas, lo que ha dado lugar a una radiación evolutiva hacia hábitats extremos<sup>43</sup>.

40.- Ver el análisis en el Capítulo de los Virus

41.- La célula eucariota tiene su material genético en un núcleo envuelto por una membrana, así como otras organelas.

42.- Los procariotas son organismos unicelulares, muy primitivos. Sus células no tienen estructuras envueltas en membranas. Su material genético está disperso en el citoplasma.

43.- Valentine (2007).



Arqueas y eucariotas comparten algunas características genéticas y bioquímicas en la estructura de su pared celular, en la estructura del genoma y la bioquímica genética<sup>44</sup>. A medida que se descubren nuevas especies de Arqueas, las semejanzas con los eucariotas, crecen. Pero los tres dominios tienen sus propias características genéticas y bioquímicas y celulares. Sin embargo, las arqueas tienen más en común con los eucariotas que con las bacterias.

Las Archaea ocupan una posición clave en el Árbol de la Vida y son una fracción importante de la diversidad microbiana. Abundantes en los suelos, los sedimentos oceánicos y la columna de agua, desempeñan funciones cruciales en los procesos que median los flujos globales de carbono y nutrientes. Además, representan un componente importante del microbioma humano.

Las arqueas cultivadas se dividen en cinco grupos: tres fisiológicos (halófilos, termófilos y acidófilos) y dos metabólicos (nitrificadores y metanógenos). Ahora se ha definido un grupo metabólico adicional basándose en amplios análisis ambientales, de laboratorio y metagenómicos: los oxidantes anaeróbicos de metano<sup>45</sup>.

Los microorganismos que no pueden ser cultivados en laboratorios suelen llamarse “la materia negra microbiana”, pero debido a nuevas tecnologías de secuenciación de ADN se ha podido identificar al menos 20 phyla de Archaea. La frecuente recuperación de estos linajes ilustra cuán comunes, aunque desconocidos, son estos microorganismos.

Muchas Arqueas pueden vivir en condiciones ambientales extremas.

Las *arqueas halófilas* habitan en ambientes con concentraciones de sal superiores a 150-200 g l<sup>-1</sup>. Las arqueas halófilas deben evitar que el exceso de sodio ingrese a la célula, ya que este elemento es tóxico en niveles intracelulares elevados, debido a interacciones electroquímicas y osmóticas con ácidos nucleicos y proteínas<sup>46</sup>.

El crecimiento óptimo de las *arqueas acidófilas* está por debajo del pH 7. Las arqueas acidófilas extremas pueden prosperar en ambientes a veces con valores de pH inferiores a cero y, a menudo, en ambientes ácidos a temperaturas elevadas.

Las *termófilas* se desarrollan a temperaturas superiores a 45°C. Las arqueas extremadamente termófilas se caracterizan por un crecimiento óptimo de 80 °C o más, con un récord actual de crecimiento<sup>47</sup> a 122 °C<sup>48</sup>, y altas presiones de 20 MPa, lo que ha ampliado el límite superior de temperatura de la vida en el planeta<sup>49</sup>, y se acercan al límite para la integridad estructural de las células. Las adaptaciones de estas arqueas incluyen el desarrollo de una membrana con mayor permeabilidad y altas tasas de descomposición bioquímica. Estas condiciones son posibles

---

44.– Baker et. al. (2020).

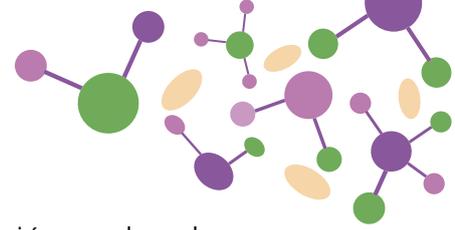
45.– La oxidación anaerobia de metano es un proceso biológico que ocurre a nivel global en ambientes carentes de O<sub>2</sub>. Este proceso contribuye a disminuir la emisión de metano, regulando así la presencia de este potente gas de efecto invernadero en la atmósfera.

46.– Valentine (2007).

47.– Se trata de la arquea Methanopyri (Methanopyrus kandleri)

48.– Van de Vossenberg, et al. (1998).

49.– Takai, et al. (2008).



siempre que exista agua en estado líquido, lo que se consigue si la presión es elevada como ocurre en las profundidades oceánicas)<sup>50</sup>.

La metanogénesis<sup>51</sup> es un metabolismo antiguo e importante, específico de Archaea. Las *arqueas metanógenas* son un grupo estrictamente anaeróbicas que se caracterizan por la capacidad única de producir metano como producto final catabólico.

Estos organismos prosperan en una amplia gama de temperaturas, salinidades y pH. Han sido aisladas también en sedimentos marinos y lacustres profundos, alcantarillas y suelos.

Arqueas metanogénicas se encuentran también en el intestino humano y de otros animales como insectos y rumiantes. Su rol en la diversidad y el papel de los metanógenos de las arqueas en la salud y las enfermedades humanas es poco conocido aún.

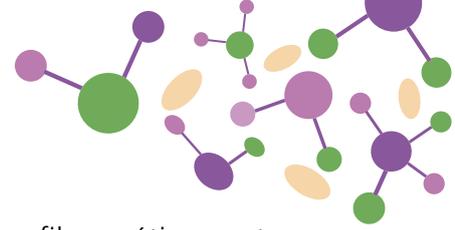


Figura 3.2.

La *metanogénesis dependiente de metilo* es muy extendida, y a medida que avanzan las investigaciones de este grupo, se encuentran nuevas rutas metabólicas relacionadas con el ciclo del metano y, más generalmente, en el ciclo del carbono.

50.– Adam, et al. (2017).

51.– La metanogénesis es una forma de respiración en la que se usa carbono en lugar de oxígeno, y su producto final es el metano.



Las arqueas *oxidantes anaeróbicos de metano* comprenden tres o más grupos filogenéticos, estrechamente relacionados con los metanógenos. Se cree que estos organismos forman asociaciones sintróficas<sup>52</sup> con bacterias reductoras de sulfato<sup>53</sup> o nitrato y crecen oxidando metano.

De particular interés son algunas de las arqueas que habitan en sedimentos bentónicos marinos, que tienen distribuciones ambientales incompatibles con los grupos descritos antes<sup>54</sup>. Dada la baja disponibilidad de energía en los entornos donde prosperan estas arqueas, es probable que tengan funciones metabólicas distintivas y estén adaptadas a bajos flujos de energía.

Dada su gran diversidad metabólica, las arqueas juegan roles muy importantes en el ciclo de nutrientes y del Carbono en condiciones extremas como las descritas arriba.

Entre las arqueas más interesantes se encuentran los linajes Asgard, especialmente el grupo de las Lokiarchaeota, que han sido propuestas como los parientes más cercanos de los eucariotas, una especie de eslabón perdido entre los dos dominios de la vida. Fueron recolectados por primera vez en sedimentos marinos profundos (3283 m bajo el nivel del mar) en la Cordillera del Océano Ártico, en las proximidades del sitio hidrotermal del Castillo de Loki<sup>55</sup>.

Los linajes Asgard son habitantes comunes de sedimentos anaeróbicos marinos, estuarinos y lacustres, y podrían tener un papel importante en el ciclo global del carbono.

Vastas regiones del océano oscuro tienen tasas de sedimentación de materia orgánica ultralentas y sus sedimentos están oxigenados a grandes profundidades, pero tienen niveles bajos de materia orgánica y células. La producción primaria en el fondo marino óxico<sup>56</sup> está sustentada por arqueas que oxidan el amoníaco, mientras que en los sedimentos anóxicos, hay arqueas que tienen el potencial de producir  $H_2$  y  $CH_4$ , alimentando la fijación anaeróbica de carbono. Las bacterias del fondo marino tienen tasas de mutación muy bajas.

### Minería en el lecho marino

Las comunidades biológicas del fondo marino abisal están en gran parte constituidas por poblaciones de arqueas. Estas cubren más del 60% de la superficie de la Tierra. Están formadas por una variedad de terrenos, desde llanuras y cañones hasta montañas volcánicas submarinas. Los científicos creen que hay hasta 10 millones de especies marinas sin descubrir que viven en el fondo del océano.

El fondo marino es la última frontera para el extractivismo. Allí permanecen grandes depósitos minerales de cobalto, el litio y el níquel, que son usados en la fabricación de

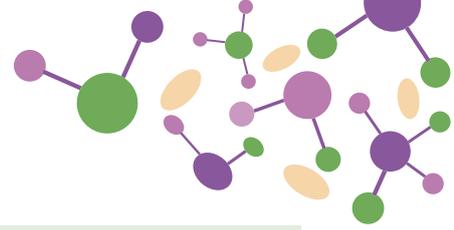
52.– La sintrofia o alimentación cruzada es cuando una especie vive de los productos de otra especie.

53.– Los microorganismos reductores de sulfato se remontan a hace 3500 millones de años y se consideran una de las formas más antiguas de microbios, ya que han contribuido al ciclo del azufre y a la precipitación del hierro marino poco después de que surgiera la vida en la Tierra

54.– Biddle, et al. (2006).

55.– Jorgensen, et al. (2012).

56.– Oxico indica una zona que posee oxígeno disuelto.



baterías para vehículos eléctricos, paneles solares y las turbinas de viento que imperarán en las próximas décadas. El fondo del océano está lleno de vida; y estos minerales y metales proveen hábitat para una variedad de vida microbiana y otras formas de vida más grandes, creando las redes tróficas muy especializadas. Los minerales que las compañías mineras quieren explotar son los fundamentos de los ecosistemas profundos del océano.

Actualmente se han confirmado 30 contratos de exploración minera autorizados por la Autoridad Ambiental de los Fondos Marinos (ISA, por su sigla en inglés), organismo encargado de regular la minería oceánica en el Pacífico, Atlántico e Índico. Pertenecen a 21 contratistas del mundo. De manera específico, la Autoridad Ambiental de los Fondos Marinos estudia la autorizar minería en una zona conocida como Clarion Clipperton, y donde se han encontrado los nódulos minerales de gran importancia para la industria tecnológica. Esta zona es además es el hogar de miles de especies desconocidas que son más complejas de lo que los científicos alguna vez creían.

Las profundidades marinas desempeñan un papel fundamental en el funcionamiento de los sistemas de la Tierra. Los océanos ya se enfrentan a una multitud de presiones y factores estresantes, como el cambio climático, la sobrepesca, la contaminación, la destrucción del hábitat y la acidificación de las aguas. Se estima que, en la actualidad, el 66 % de la superficie oceánica está experimentando un aumento de estos impactos acumulativos; a lo que se sumaría la industria más destructiva: la minería en el lecho del mar.

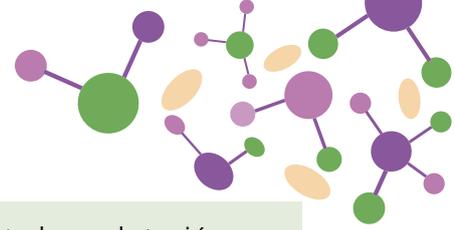
### **Los peligros de la minería en fondos marinos**

La extracción de minerales en el fondo marino puede interferir en el ciclo de nutrientes, especialmente de Carbono, desestabilizar los delicados ecosistemas oceánicos y la biodiversidad. Los impactos en la pesca artesanal, y por lo tanto en la soberanía alimentaria de los pueblos sería un efecto secundario.

En ausencia de la luz del Sol, los microorganismos del océano profundo usan la energía de reacciones químicas para absorber carbón y otros elementos para formar compuestos orgánicos; un proceso llamado quimiosíntesis. Esto construye la capa inferior de la cadena alimentaria de los ecosistemas marinos; y son justamente esos elementos el objetivo de la minería en el lecho marino.

Estos son ecosistemas que tienen muy bajos niveles de recuperación de las intervenciones humanas, pues son habitados por especies cuyos ciclos vitales y de desarrollo son muy lento. Pasan muchos años para llegar a su edad reproductiva y las tasas de fertilidad es baja.

Se pronostica que cada operación minera de los fondos marinos extraiga de manera efectiva entre 8.000 y 9.000 kilómetros cuadrados de fondo marino, en el transcurso de una licencia de 30 años. Además, la liberación de productos químicos tóxicos,



como aguas y metales residuales, descargados por los barcos durante la explotación minera, podrían afectar a cientos de kilómetros de distancia del lugar de la explotación a ecosistemas oceánicos de varias profundidades. Asimismo, los metales liberados podrían resultar tóxicos para algunas formas de vida marina y entrar, a través de estas especies, a las redes tróficas.

Otro impacto previsible es la contaminación acústica y lumínica. El ruido y las luces de esta industria podrían afectar gravemente a especies que se sumergen en las profundidades o viven allí y que utilizan el ruido, la ecolocalización o la bioluminiscencia para comunicarse, encontrar presas y escapar de depredadores. La comunicación de las ballenas y los delfines<sup>57</sup>, por ejemplo, podría verse gravemente afectada con estas intervenciones.

Debido a los impactos que genera, se está promoviendo una “moratoria a las actividades mineras en el fondo del océano”, en el contexto de las negociaciones hechas por la Autoridad Internacional de los Fondos Marinos (ISA).

Mientras tanto, las empresas mineras están buscando minerales utilizados en baterías de vehículos eléctricos y otras tecnologías para la “energía verde”, en “nódulos” en el fondo marino que contienen los minerales.

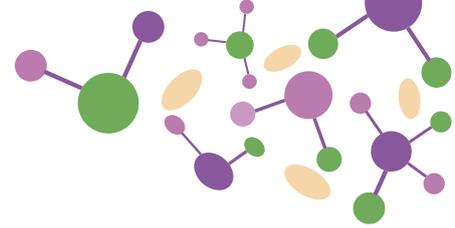
Zona Clarion-Clipperton es una vasta llanura abisal ligeramente mayor que la Unión Europea, situada entre México y Hawái, salpicada de afloramientos rocosos y montes submarinos. Es una de las partes más prístinas y menos exploradas de nuestro planeta, y podría ser la primera operación minera en aguas profundas del mundo.

Trillones de rocas negras del tamaño de un tubérculo de papa, conocidas como nódulos polimetálicos, se encuentran esparcidas por el fondo marino de la CCZ. Los nódulos contienen metales valiosos, como cobalto, cobre y níquel, necesarios para los vehículos eléctricos; elementos de tierras raras cruciales para nuevas tecnologías; y cantidades más pequeñas de litio, de gran demanda para baterías. Los topógrafos esperan que el tonelaje total en la CCZ sea sustancial, en algunos casos superior al de las fuentes que ahora se extraen en tierra.

En el blando fondo marino de la CCZ, los nódulos ofrecen una superficie dura para el desarrollo de microorganismos y esponjas. La temperatura del agua puede alcanzar los cero grados centígrados, prácticamente no hay luz y la presión puede superar los 1.000 bares, lo que equivale a tener un par de elefantes parados sobre el dedo gordo del pie. La vida minúscula atrae a otros animales como los pulpos. Aunque la vida en la ZCC no es abundante, es muy diversa.

**Fuente:** Heffernam O. (2023). Deep-Sea Mining Could Begin Soon, Regulated or Not. Scientific American.

57.– Algunos cetáceos dentados utilizan un sistema de ecolocalización muy preciso; emiten sonidos de alta frecuencia y corta duración en una determinada dirección, cuando éste choca con el objeto rebota y es devuelto al origen como un eco. De esta forma obtienen información sobre el tamaño y distancia de objetos.



## Interacción entre arqueas y plantas<sup>58</sup>

Las poblaciones de arqueas constituyen una parte importante del microbioma vegetal. Anteriormente, se han descubierto arqueas en varias especies de plantas terrestres cultivadas como el arroz y el maíz, así como en el pino silvestre, y en varias especies de plantas acuáticas. Las arqueas se asocian con las plantas, principalmente en la rizosfera y, en menor abundancia en la endosfera y la filosfera.

La abundancia y taxonomía de arqueas asociadas con plantas difieren según la especie vegetal, su entorno y su etapa de desarrollo. Los resultados combinados sugieren que las arqueas podrían haber desarrollado funciones específicas asociadas a las plantas en los ecosistemas vegetales.

### ¿Cuál es la función de las arqueas dentro de la salud y el crecimiento de las plantas?

Como se ha visto antes, las arqueas pueden ser viables o adaptarse a ambientes extremos. Esto sugiere que las arqueas podrían ayudar a las plantas a adaptarse a condiciones de estrés abiótico, como la contaminación por metales pesados, la alta salinidad y las altas temperaturas, y participan en la mejora de las respuestas inmunes de las plantas.

En un análisis de la rizosfera del piñón, un arbusto que puede crecer en condiciones de estrés salino y altas temperaturas y poca humedad, se encontró abundantes poblaciones de dos especies de arqueas. Aunque se desconoce el motivo detallado, las arqueas pueden ayudar a al piñón a adaptarse al estrés salino y a las altas temperaturas.

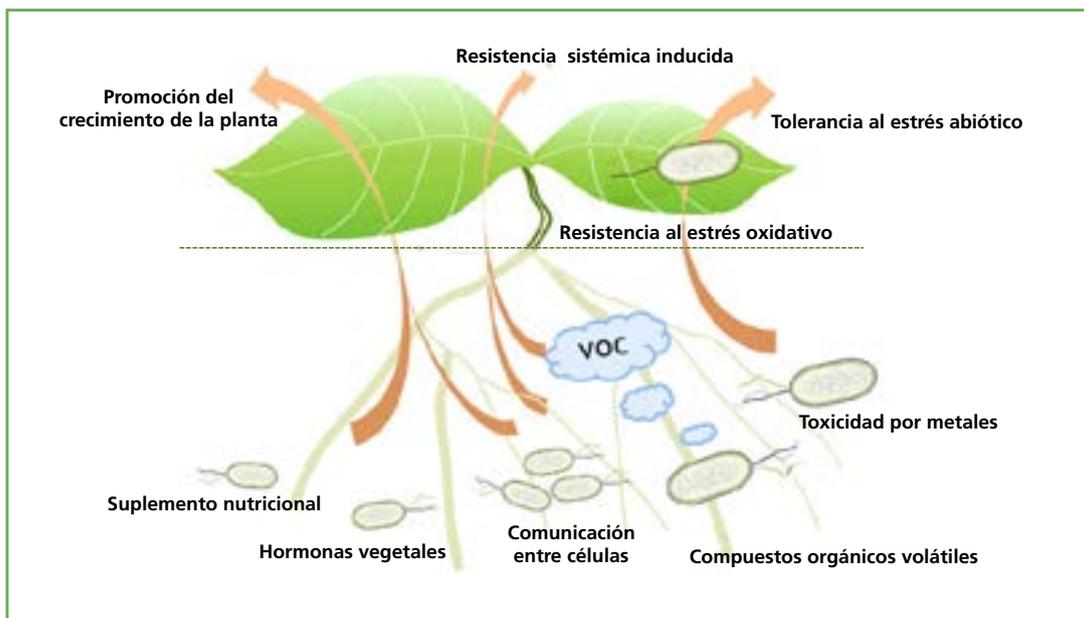
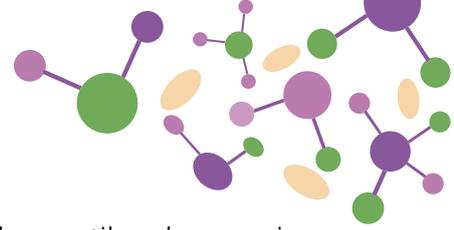


Figura 3.3 Efectos benéficos de las arqueas en las plantas.  
Basado en Jung, et al. (2020)

58.– Jung, et al. (2020).

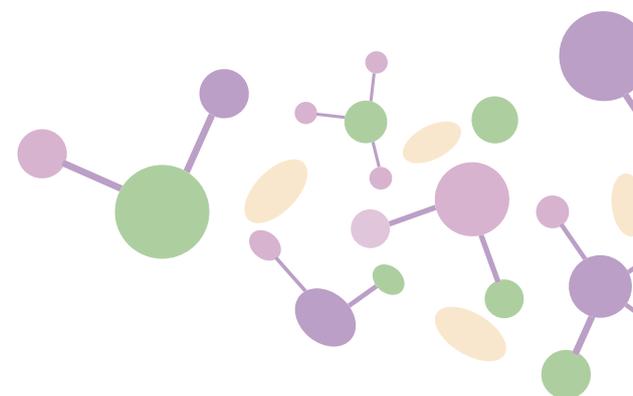


De igual manera se ha encontrado que algunas especies de arqueas pueden metilar el mercurio presente en campos de arroz, lo que sugiere que estas arqueas asociadas a plantas podrían tener funciones importantes en el apoyo al crecimiento de las plantas en condiciones altas de mercurio<sup>59</sup>.

Algunas arqueas interactúan directamente con las plantas, al incrementar la superficie de colonización de las raíces. Hay estudios que indican que las arqueas son promotoras del crecimiento de las plantas, al facilitar, por ejemplo, la absorción de hierro. Pueden también regular el crecimiento de las plantas, modulando la producción de hormonas, pues se ha encontrado que las arqueas promueven la secreción de hormonas vegetales. Una arquea termófila produce una hormona promotora del crecimiento vegetal en niveles mil veces superiores a los observados en los extractos típicos de las plantas<sup>60</sup>.

Las arqueas tienen una variedad de propiedades que benefician a la planta huésped, y que pueden apoyar a la progenie de la planta. En el tomate se ha visto que la planta transmite activamente microorganismos beneficiosos a la siguiente generación, a través de las semillas, pero se cree que durante los procesos de domesticación de las plantas y la aplicación de técnicas de mejoramiento fitogenético y la agricultura industrial han hecho que las semillas pierdan la mayoría de su microbiota, por lo que se cree que las plantas nativas podrían tener comunidades microbianas mucho más ricas.

En un estudio hecho sobre la microbiota de semillas en comunidades vegetales alpinas, se encontró abundancias de arqueas en semillas de plantas nativas. Aunque las plantas no seleccionan ni transmiten activamente arqueas a la descendencia, en las semillas estudiadas, la composición de Archaea era muy específica para cada especie de planta, lo que puede sugerir una coevolución en ambientes nativos. Se encontró que las plantas perennes pueden acumular una mayor diversidad microbiana durante su ciclo de vida, y que hay una convivencia entre poblaciones de arqueas y bacterias en las mismas semillas, lo que muestra la importancia de las interacciones microbianas entre reinos. Los investigadores sugieren que la diversidad asociada con las semillas puede contribuir a mantener la diversidad microbiana del suelo, con importancia para la plasticidad de todo el ecosistema<sup>61</sup>.

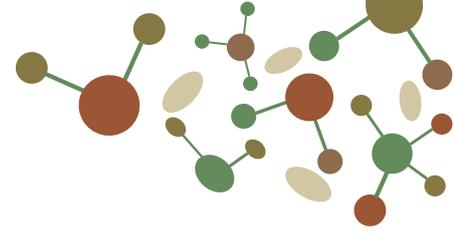


---

59.– Ma, et al. (2019).

60.– White (1987).

61.– Wassermann, et al. (2019).



# CAPÍTULO CUATRO

## EFFECTOS DEL CRUDO EN LAS POBLACIONES MICROBIANAS<sup>62</sup>

Los microorganismos son de especial importancia en el complejo cuenca hidrográfica – río – biota, porque de estos dependen los ciclos bio-geo-químicos que tienen lugar en estos ecosistemas, para asegurar la continuidad de la vida.

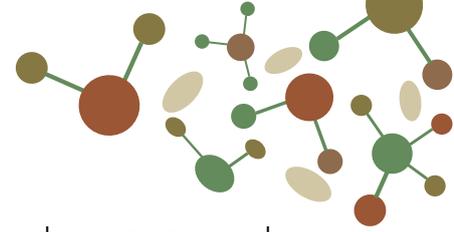
Los microorganismos funcionan en comunidad. La naturaleza y gran magnitud de las actividades metabólicas en las que participan los microorganismos para transformar la materia orgánica, dando continuidad al flujo de materia y energía hace que éstos, en lugar de competir por el mismo nutriente, colaboren para llevar a cabo una transformación determinada que no sería posible si la realizara una sola una especie.



Figura 4.1.  
Cómo los derrames petroleros vulneran los derechos de la naturaleza

Estas comunidades microbianas se encuentran juntas porque tienen requerimientos ecológicos y fisiológicos complementarios, y comparten algunos elementos de su nicho, o porque dependen de la presencia de un factor común para su estrategia de vida. Normalmente el lugar geográfico en el que se ubican esas comunidades, coincide con espacios en donde las condiciones ecológicas son las óptimas, es decir, donde los microorganismos experimentan el mayor crecimiento y reproducción.

62.– Este texto fue parte de un Amicus Curiae presentado ante la Sala Única de la Corte Provincial de Orellana. Apelación Acción de Protección - Juicio No: 22281-2020-00201, por el derrame petrolero ocurrido en abril 2020, y demandado por varias organizaciones sociales.



La continuidad de esta estructura de poblaciones y comunidades interactuando se rompe con los derrames petroleros. De igual manera, se rompen los ciclos de nutrientes en los que participan.

## **Ciclo de nutrientes**

La Constitución del Ecuador reconoce el derecho de mantener y regeneración de los ciclos biológicos y evolutivos<sup>63</sup>. Uno de los ciclos más importantes en la naturaleza es el ciclo de nutrientes.

Las comunidades microbianas juegan un rol central en el ciclo de nutrientes. De estos ciclos depende el proceso del crecimiento de las plantas, y a partir de ellas, de todas las cadenas tróficas.

Los microorganismos contribuyen también en la descomposición de materia orgánica muerta (peces, algas, invertebrados acuáticos, vegetación proveniente de ecosistemas terrestres aledaños, etc.), cerrando las cadenas tróficas. Si algún factor externo altera las poblaciones microbianas, habrá una alteración en el ecosistema en general.

Los ciclos del nitrógeno, del fósforo, que son fundamentales para la vida de todos los seres vivos, están mediados por microorganismos. Estudios realizados en el Golfo de México muestran que la exposición continua a contaminación por hidrocarburos altera el ciclo del Nitrógeno<sup>64</sup>.

Si pensamos el lecho de los ríos como rizosfera, es decir la capa donde convive comunidades de microorganismos, material en descomposición y raíces de árboles que emergen del río; vemos que el petróleo crudo afecta las interacciones ecológicas que se dan entre los microorganismos y los otros componentes de la rizosfera. Cuando ocurre un derrame petrolero en un río, el crudo eventualmente lleva al suelo de las orillas. En esos casos, se produce alteraciones en la composición (estructura) de las poblaciones microbianas.

El crudo en el suelo produce alteraciones en la dinámica de los hongos micorrizas (tanto en su diversidad como en su abundancia). Estos hongos ayudan a las plantas en la captación de fósforo y otros elementos vitales para el metabolismo vegetal.

También se afectan las comunidades de bacterias nitrificantes; tanto aquellas que se asocian con las plantas para la transformación del nitrógeno atmosférico en nitrógeno utilizable biológicamente, como las bacterias nitrificantes de vida libre que juegan un rol en el metabolismo del nitrógeno biológico en la rizosfera.

## **Efectos de los hidrocarburos de petróleo en la vida microbiana**

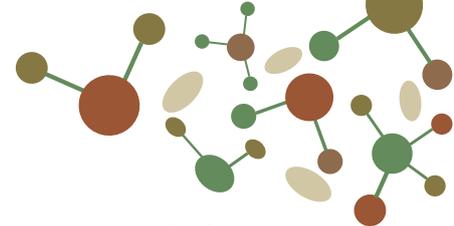
### *Efectos en el tamaño de las poblaciones*

La contaminación por hidrocarburos de petróleo (crudo) altera la estructura de las comunidades microbianas, porque mientras la mayoría de especies son eliminadas, las especies tolerantes a la contaminación por hidrocarburos proliferan.

---

63.- Constitución del Ecuador, artículo 71

64.- Horel, et al (2014).



**Es decir, se atenta contra el derecho al mantenimiento de la estructura de las comunidades microbianas.**

La acción inhibidora de los componentes del petróleo sobre los microorganismos puede ser bacteriostático o bactericida. Ciertos petróleos crudos contienen componentes tóxicos volátiles que son bacteriostáticos, lo que retrasa la biodegradación de los hidrocarburos y aumenta las poblaciones de microorganismos que degradan los hidrocarburos hasta que se evaporan<sup>65</sup>. Población de algas también se reducen en presencia de componentes de petróleo solubles en agua, y la toxicidad está asociada con los componentes volátiles del petróleo. El benceno, el tolueno, el xileno y el naftaleno tiene un efecto similar al de los componentes solubles del petróleo en concentraciones bajas, pero en concentraciones altas provocan la muerte de las algas. Los efectos inhibidores de los componentes del petróleo a menudo dependen en gran medida de la solubilidad y la concentración.

Además de la toxicidad directa provocada por los hidrocarburos a las poblaciones microbianas, los productos de la degradación microbiana, pueden ser tóxicos.

Se ha descubierto que los productos de oxidación de los hidrocarburos aromáticos son más tóxicos que el hidrocarburo original. Los efectos inhibidores de los hidrocarburos de petróleo no solo dependen de la naturaleza química de los hidrocarburos, sino también de la población microbiana particular. Las poblaciones bacterianas de un área contaminada aumentan en presencia de hidrocarburos, pero las poblaciones bacterianas de un área no contaminada disminuyen cuando se exponen a los mismos hidrocarburos<sup>66</sup>.

Los hidrocarburos también pueden provocar disminuciones selectivas de algas y protozoos. Poblaciones de algas verdes cocoides y protozoos ameboides desaparecen en presencia de petróleo crudo; y la presencia de crudo en bajas concentraciones, impide la división celular de dinoflagelados y diatomeas.

Por otro lado, luego de un derrame petrolero, puede haber aumentos o disminuciones selectivas en el tamaño de las poblaciones microbianas. El efecto de los hidrocarburos sobre el tamaño de las poblaciones microbianas dependerá de la composición química de los hidrocarburos contaminantes y de las especies de microorganismos presentes dentro de la comunidad microbiana del ecosistema particular.

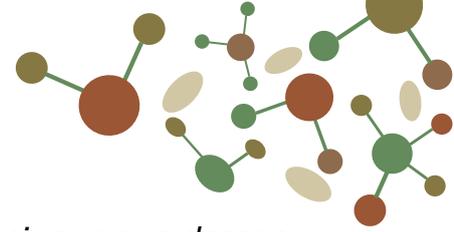
Luego de un derrame aumentarán principalmente los microorganismos capaces de degradar los hidrocarburos y, de manera secundaria, los microorganismos capaces de utilizar los metabolitos producidos por el proceso de degradación del primer tipo de microorganismos.

Además de alterar el tamaño de la población, los derrames petroleros pueden alterar la diversidad de especies microbianas en el ecosistema. En estudios de las comunidades microbianas luego de un derrame se ha encontrado sólo un número limitado de bacterias lo que da cuenta de la disminución de la diversidad de especies bajo el estrés ambiental provocado por la presencia de crudo.

---

65.– Atlas and Bartha (2002).

66.– Colwell (1977).



*Es decir, se atenta contra el derecho a la existencia de las poblaciones que desaparecen en la comunidad microbiana.*

## Efectos sub-letales del crudo en las poblaciones microbianas

En estudios biológicos hechos después de derrames petroleros se había asumido que los impactos a las poblaciones biológicas de los derrames se reducían casi exclusivamente a una mortalidad aguda. Sin embargo, la persistencia del petróleo a niveles tóxicos y las exposiciones crónicas, aun a niveles sub-letales, toxicidad retardada afecta de manera continua a la biodiversidad, incluyendo a la micro-flora y fauna, produciendo efecto cascadas en las comunidades existentes en los ecosistemas afectados, y en las redes tróficas.

Los hidrocarburos pueden tener una variedad de efectos sub-letales sobre los microorganismos. Dado que los microorganismos juegan un papel esencial en la biogeoquímica en el ciclo de nutrientes, la interferencia con las actividades metabólicas microbianas puede tener un gran alcance.

Se ha encontrado alteraciones en las funciones que deben cumplir los microorganismos en el ecosistema. Por ejemplo disminuyeron las tasas de fotosíntesis de las algas y la fijación de nitrógeno, en presencia de petróleo crudo.

Un efecto sub-letal importante de los hidrocarburos sobre los microorganismos es la interferencia con la quimio-recepción<sup>67</sup>. La interferencia con la quimio-recepción dará lugar a cambios de comportamiento en los microorganismos y puede interferir con el papel ecológico esencial de los microorganismos afectados, con respecto a las relaciones entre depredadores y presas y el equilibrio de la población.

La inhibición de la quimiotaxis<sup>68</sup> parece implicar un bloqueo de los quimio-receptores. En estudios hechos en bacterias marinas que depredan otros microorganismos como fitoplancton, hongos, bacterias o virus; en presencia de hidrocarburos, aunque conservan su motilidad, su movimiento es aleatorio y los organismos no encuentran las fuentes de alimentos disponibles. Pierden su capacidad de detectar sustratos no vivos o presas microbianas vivas, como algas y bacterias<sup>69</sup>.

Otro posible efecto subletal de los hidrocarburos del petróleo sobre los microorganismos implica la bioconcentración de dichos contaminantes, como los encontrados en una especie de la bacteria *Acinetobacter sp.* que acumula hidrocarburos en su citoplasma. Se encontró también que especies de levaduras, hongos filamentosos y protozoos son capaces de acumular hidrocarburos.

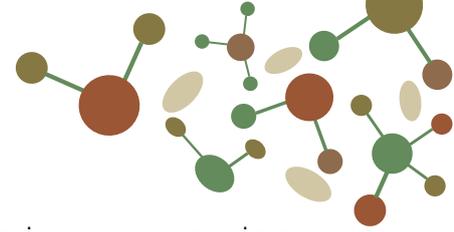
La reducción de poblaciones bacterianas es una respuesta adaptativa a los hidrocarburos debido a sus propiedades hidrofóbicas que reducen la actividad enzimática y la capacidad de las plantas y microorganismos para absorber agua y nutrientes. Además, los microorganismos compiten por los nutrientes y las fuentes de energía disponibles; por tanto, las poblaciones microbianas está restringidas.

---

67.– Es la capacidad que tienen las bacterias de detectar y responder a sustancias específicas existentes en su ambiente.

68.– Es la capacidad de moverse o alejarse en reacción a la presencia de determinados compuesto químicos.

69.– Mitchell, et al (1972).



Cuando ocurre un evento de contaminación por hidrocarburos hay un primer proceso microbiano de rápida degradación de las fracciones lábiles o menos tóxicas de los hidrocarburos; a medida que se consumen estas fracciones, se inicia una segunda fase de degradación en la que se atacan los restantes compuestos tóxicos<sup>70</sup>. Las poblaciones degradadoras de hidrocarburos se multiplican y sufren cambios genéticos. Aumenta el número de plásmidos con genes que intervienen en el catabolismo de hidrocarburos<sup>71</sup>.

Algunos organismos pueden ser muy susceptible a los contaminantes presentes en el petróleo crudo (hidrocarburos y metales pesados). En presencia de irradiación, que es muy alta en zonas tropicales, esta susceptibilidad puede aumentar<sup>72</sup>. Hay otros factores ambientales que incrementan la toxicidad de los hidrocarburos, como es el pH y la temperatura. Dado que los suelos tropicales pueden ser muy ácidos<sup>73</sup> la toxicidad de los contaminantes puede ser aún mayor.

La contaminación a largo plazo provoca la acumulación de una variedad de productos del petróleo en el suelo, incluidos los hidrocarburos aromáticos policíclicos (HAP) y los hidrocarburos alifáticos, los que influye negativamente tanto en la biodiversidad de los microorganismos como en las funciones del suelo<sup>74</sup>.

En estudios hechos en islas oceánicas tropicales de Brasil que están en la zona de influencia del proyecto petrolero pre-sal, se han identificado cambios en las comunidades microbianas debido a la contaminación por hidrocarburos. Esto podrían representar la pérdida de las funciones metabólicas, con efectos catastróficos para el suelo<sup>75</sup>. Se observó que la diversidad alfa microbiana se redujo para las muestras contaminadas, y la abundancia relativa fúngica de las muestras contaminadas se redujo a casi el 40% del total de especies analizadas, y que esta reducción era específica para el grupo taxonómico al que pertenecía la especies.

## Efectos en los cultivos

La contaminación petrolera puede permanecer mucho tiempo en el lecho del río, especialmente en las llamadas zonas de baja energía. Ahí el crudo y sus compuestos asociados migran y se filtran hacia las capas más interiores, y los sólidos y grasas permanezcan en la superficie. Los hidrocarburos de baja viscosidad pueden penetrar en el subsuelo y persistir en ella por mucho tiempo, debido a las condiciones existentes y continuar afectando a las comunidades microbianas. Eventualmente el crudo se mueve hacia las zonas rivereñas.

La contaminación petrolera puede producir un efecto en cascada en la rizosfera. Se produce el sofocamiento de las raíces de las plantas rivereñas, restando el vigor a la vegetación, y en muchos casos, matándola, lo que conlleva a la desaparición o disminución de poblaciones de micro-fauna

---

70.– Kaplan y Kitts (2004).

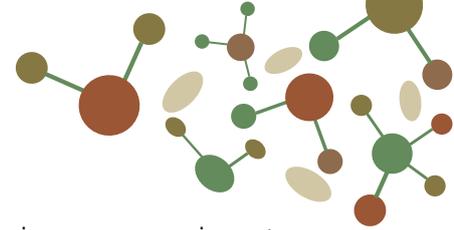
71.– Leahy y Colwell (1990).

72.– Holtst y Giesy (1989).

73.– Baillie (1996).

74.– Gałazka et al. Obra citada

75.– Morais et al. (2016).



y micro-flora del suelo, y a toda la cadena trófica de las que dependen (micro y macro-invertebrados, pequeños vertebrados, grandes vertebrados, y por supuesto, los seres humanos).

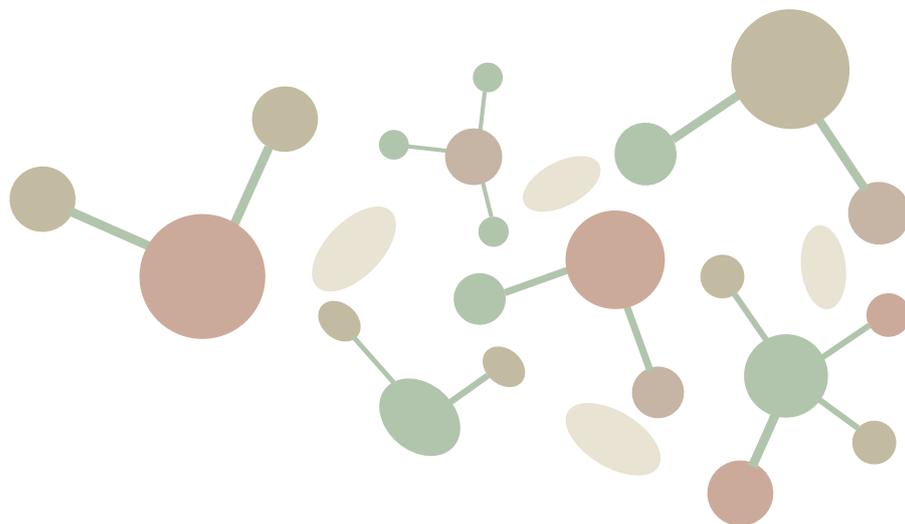
Cuando los contaminantes llegan a zonas cultivadas, se registran pérdidas en las cosechas, pues muchos cultivos mueren en contacto con el crudo. En otros casos la productividad del cultivo baja, lo que tiene serias consecuencias en la economía local. Los derrames petroleros producen una pérdida de fertilidad en el suelo y en las comunidades microbianas que lo habitan, lo que afecta negativamente a los asentamientos humanos de la zona de influencia, y en la biodiversidad en general.

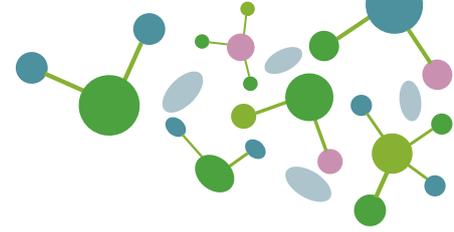
A largo plazo está el tema de la persistencia del crudo en los suelos. El petróleo se adsorbe en gran cantidad a la materia particulada, lo que aumenta su persistencia. A corto plazo, el petróleo y las fracciones que contienen componentes asfálticos no se degradan significativamente. Los residuos y productos de polimerización, formados a partir de reacciones entre los radicales libres de los distintos intermediarios del proceso de degradación, forman residuos alquitrán, un material parcialmente oxigenado con un elevado peso molecular; es muy resistente a la degradación, y que constituyen una fuente continua de contaminación.

### **En conclusión**

Los derrames petroleros, especialmente cuando son constantes, afectan tanto a la estructura de las comunidades microbianas como a la cantidad de poblaciones que las conforman. Por lo tanto, se vulnera su derecho a la existencia y a mantener su estructura y funciones. Se alteran los ciclos de nutrientes que tienen lugar en el lecho del río y los ecosistemas con los que interactúa.

Finalmente se produce un efecto cascada, pues hay una afectación a todos los distintos niveles tróficos de los ecosistemas dulceacuícolas y rivereños, con la consecuente vulneración a sus derechos.





# CAPÍTULO CINCO

## BACTERIAS: SOBERANAS INVISIBLES DEL PLANETA

Los microorganismos dominan el árbol de la vida. De ellos, las bacterias constituyen la base de todos los ecosistemas de la Tierra, siendo responsables de la degradación y el reciclaje de elementos esenciales para la vida como el carbono, el nitrógeno y el fósforo. El poder energético de las bacterias y otros microbios es enorme (mayor que el de todos los demás organismos vivos combinados) y es el motor que impulsa las redes alimentarias terrestres y acuáticas).

Aunque las bacterias siempre se reproducen asexualmente, tienen otros mecanismos para el intercambio sexual: la transferencia horizontal de elementos genéticos móviles extra-cromosómicos como los plásmidos, entre linajes, como la transformación, la transducción y la conjugación. En las bacterias, a diferencia de las plantas y animales que reciben el 50% del genoma de cada sexo, sólo se transfiere una pequeña fracción del genoma, y esto puede ocurrir entre clones de la misma especie, de especies estrechamente relacionadas o especies lejanamente relacionadas<sup>76</sup>.

Las bacterias han habitado la Tierra durante más de 3.700 millones de años, mientras que las plantas y los animales evolucionaron comparativamente más recientemente en la historia de la vida.

Se han clasificado al menos una docena de grupos evolutivos dentro de las formas de vida microbiana en la Tierra. Estas son mucho más diversas que las existentes en los reinos animal y vegetal; de hecho, las bacterias se dividen en 40 reinos y las Archeae en dos reinos.

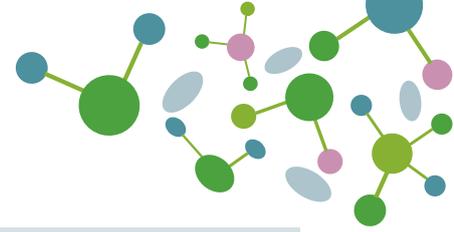
¿Cuántas especies de bacterias habitan el Planeta? Es difícil de decir. Hay alrededor de 30.000 especies con nombres formales que se encuentran en cultivo puro y cuya fisiología ha sido investigada, pero se ha sugerido que, sólo en los océanos, hay alrededor de dos millones de especies y a medida que aumentan los estudios, se estima que el número total de bacterias en el mundo podría contarse en miles de millones de especies

La omnipresencia de las bacterias se explica por su gran diversidad metabólica y funcional, más que por la variabilidad morfológica. Es esa gran diversidad funcional la que ha permitido a las bacterias adaptarse a casi todos los ambientes que existen en la Tierra, desde nuestro propio organismo humano y de otros animales y plantas; como en subsuelos y pozos profundos, en las rocas antárticas (donde metabolizan sólo tres o cuatro horas al año cuando el sol incide directamente sobre ellas); hasta lugares muy contaminados, donde las bacterias pueden descomponer casi todas las sustancias químicas. Sin embargo, la mayor parte de la actividad microbiana se concentra en suelos y sedimentos, donde se deposita la materia orgánica, derivada de los organismos muertos. La descomposición y reconstitución de esta materia y sus subproductos, como moléculas gaseosas, hace posible la reposición y reciclaje de la biosfera<sup>77</sup>.

---

76.– Dykhuizen, (2005).

77.– Alongi, (1994).



### Plásmidos, bacteriófagos y transposones

Los plásmidos, y transposones son elementos genéticos con una historia evolutiva propia. Sus actividades para generar y mantener el flujo de genes en sus huéspedes, contribuyen a la evolución de los genomas bacterianos y a la capacidad de las bacterias para adaptarse a nuevos entornos (como un entorno rico en antibióticos).

Los transposones han permitido la transferencia entre una amplia variedad de plásmidos en muchos géneros bacterianos, promoviendo así su diseminación mundial. Es probable que los transposones puedan proporcionar un modo de respuesta rápida a sustratos o componentes químicos, en ecosistemas donde la flexibilidad genética y una respuesta rápida, son cruciales para la supervivencia de las bacterias.

El proceso evolutivo de las bacterias es un recorrido de millones de años. En los genomas bacterianos hay evidencias de transferencias de genes, tanto verticales como horizontales, especialmente a partir de estos segmentos de ADN extra cromosómicos.

El cambio más notable en el potencial genético bacteriano se debe a los antibióticos usados en el campo de la salud animal y veterinaria, contra bacterias patógenas. El problema es que los antibióticos afectan también a bacterias benéficas. Esto ha dado lugar a la resistencia bacteriana a los antibióticos. Los plásmidos, bacteriófagos y transposones que actúan como genes extra-cromosómicos, son los responsables del desarrollo de esta resistencia.

**Fuente:** Øévreas L. (2000). Population and community level approaches for analysing microbial diversity in natural environments.

### ¿De dónde obtienen su energía las bacterias?

Todos los organismos vivos necesitan obtener energía para su metabolismo. Las bacterias que pueden hacer su propio alimento se llaman *autótrofas*. Las que utilizan la energía de la luz son *fotótrofas* y juegan un rol muy importante en el ciclo del carbono y en la liberación de oxígeno. Las primeras bacterias fotótrofas cambiaron radicalmente la atmósfera terrestre, permitiendo que otras formas de vida se desarrollen en la Tierra. La mayoría de bacterias fotótrofas son cianobacterias<sup>78</sup>.

Si bien para los procesos vitales los animales y las plantas utilizan energía que proviene de la oxidación de los compuestos orgánicos en presencia de oxígeno, usando como fuente primaria de energía a la luz, en el caso de los procariontes, además de estos metabolismos, presentan alternativas energéticas y nutricionales que les permite aprovechar recursos que no pueden usar otras formas de vida.

78.- Las cianobacterias son bacterias que contienen clorofila, lo que les permite hacer fotosíntesis. Antes eran conocidas como algas azul-verdosas. Fueron los primeros seres fotosintéticos y, como tales, consiguieron elevar la concentración de oxígeno en la atmósfera, lo cual fue el origen de las células modernas y de todos los saltos evolutivos importantes que vinieron después.

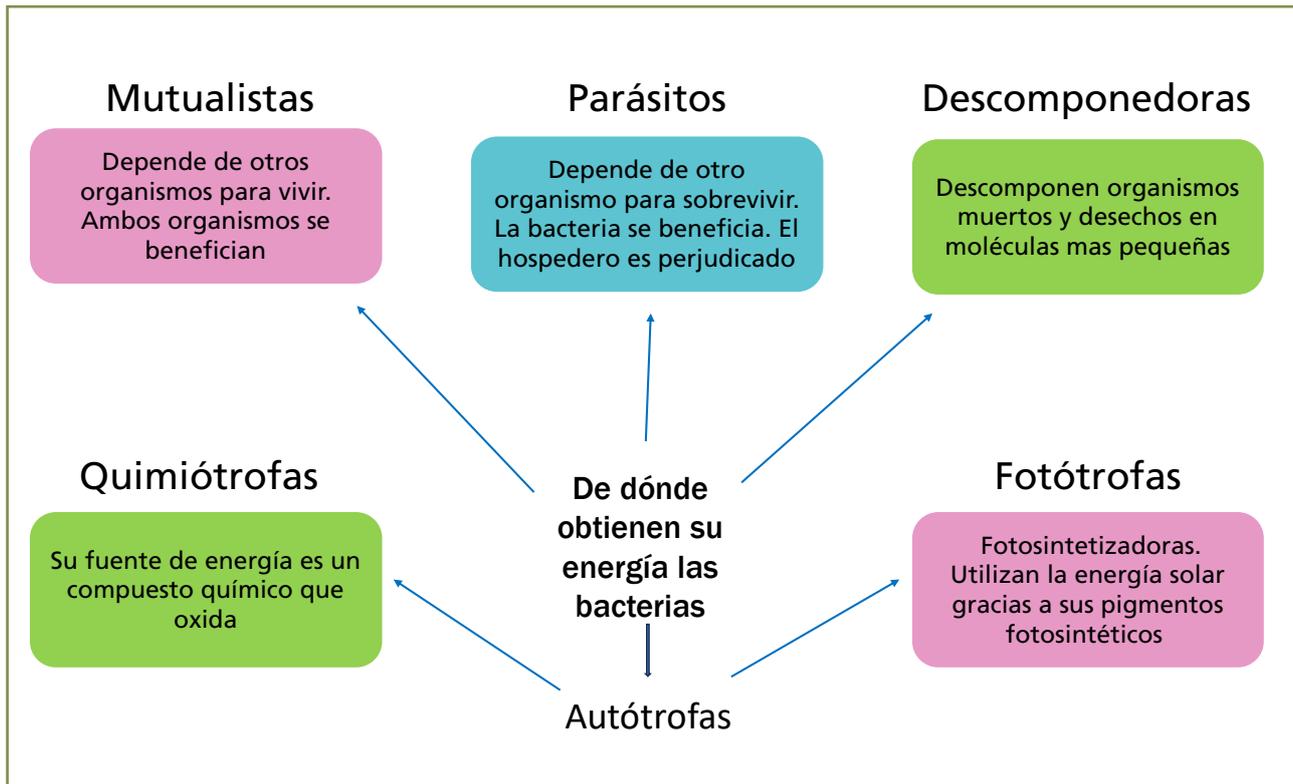
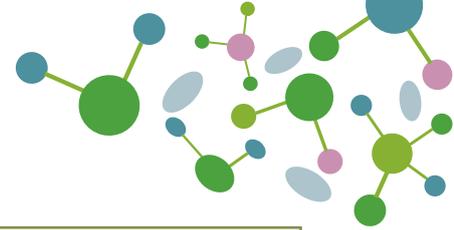


Figura 5.1  
Fuentes de energía de las bacterias

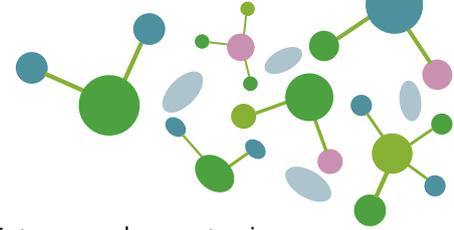
Las bacterias autótrofas que obtienen su energía incorporando compuestos orgánicos como fuentes químicas de energía se llaman *quimiótrofas*. Se encuentran generalmente en el sedimento oceánico, donde no llega la luz solar. En esos ambientes son las productoras primarias. Utilizan el CO<sub>2</sub> como fuente principal de carbono, pero su fuente de energía la obtienen por oxidación de compuestos inorgánicos reducidos. Las bacterias reaccionan con una serie de elementos químicos, entre los que se encuentran los macronutrientes como C, H, O, N, P, S, K, Mg y micronutrientes como Co, Cu, Zn y Mo<sup>79</sup>, los cuales se encuentran combinados en la naturaleza, formando parte de sustancias orgánicas y/o inorgánicas<sup>80</sup>.

Las bacterias que no pueden elaborar sus propios alimentos se las conoce como *heterótrofas*. Algunas viven de la descomposición de materia orgánica o de animales, convirtiéndolos en moléculas más sencillas

Las bacterias *mutualistas* son las que necesitan convivir con otros organismos para obtener su energía. Tal vez el caso mejor conocido son las bacterias fijadoras de Nitrógeno, que se asocian con raíces de algunas plantas (como las leguminosas) para transformar el nitrógeno atmosférico en formas químicas que pueden ser utilizadas por las plantas. Las bacterias *endofíticas* habitan dentro de otros organismos vivos, en una relación beneficiosa.

79.– Los micronutrientes o elementos traza, son aquellos que las bacterias necesitan en pequeñas cantidades, denominados también oligoelementos.

80.– Caycedo Lozano. et al. (2021).



Dentro de la diversidad de las bacterias, son muy pocas las patógenas. Estas producen toxinas que pueden ser:

- endotoxinas (la bacteria muere y las toxinas liberadas se unen a las células del sistema inmunitario de los hospederos, causando fiebre, vómito, diarrea)
- exotoxinas (son secretadas por las bacterias Gram Positivas. La enfermedad es la reacción del cuerpo contra el patógeno. Son muy tóxicas y causan enfermedades como el cólera o los tétanos).

Algunas especies de bacterias producen estructuras de resistencia; las endosporas. Estas son resistentes al calor, a la desecación a la radiación, a ácidos y a algunos agentes químicos. Pueden permanecer muchos años con un metabolismo casi nulo, pero continúan siendo viables y cuando las condiciones se hacen favorables se reactivan.

### Evolución de las mitocondrias a partir de bacterias

A pesar de las teorías darwinistas sobre el origen de las especies, la evolución de las mitocondrias muestra que los grandes saltos evolutivos son producto de la simbiosis colaborativa, donde bacterias y arqueas jugaron un rol fundamental.

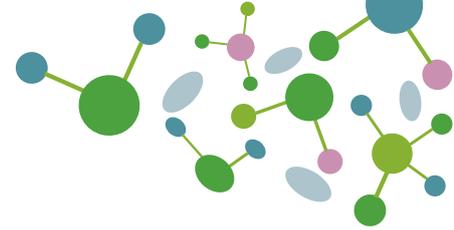
Las mitocondrias (al igual que los cloroplastos), organelas celulares rodeadas de membranas, marcan una de las diferencias fundamentales entre células procariontas y eucarióticas, y su desarrollo es uno de los pasos significativos para que las formas de vida como las conocemos hoy, existan.

La función de las mitocondrias es generar la mayor parte de la energía química necesaria para el metabolismo celular.

Se cree que las mitocondrias provienen de la asociación permanente de dos procariontes: una alfa proteobacteria respiratoria y una arquea que se originaron hace aproximadamente 2.500 millones de años, cuando una alfa-proteobacteria fue engullida por otra célula, probablemente una arquea, estableciéndose una relación simbiótica entre ambos microorganismos. Con el tiempo, las alfa-proteobacterias intracelulares fueron transfiriendo su material genético al núcleo del hospedero, convirtiéndose eventualmente en organelos de la célula eucarionte. Por eso, las mitocondrias actuales conservan remanentes de su origen bacteriano, entre otros, la presencia de un pequeño genoma.

Las proteobacterias son los seres muy abundantes en los océanos y otros ambientes acuáticos. En el fondo marino constituye el 79% de la biomasa bacteriana, el 64% en la superficie del mar y el 40% en agua dulce.

**Fuente:** Raval P.K. (2023). Mitochondrial evolution: Gene shuffling, endosymbiosis, and signaling. *Sci Adv.* eadj4493. *Science Advances*.



## Diversidad ecológica de las bacterias

Las bacterias ocupan extensas áreas del planeta, y han construido nichos ecológicos muy especializados. Han establecido una relación muy estrecha con las plantas, pues son capaces de colonizar las hojas (filosfera), las raíces (rizosfera) y las flores; y hábitats circundantes a las comunidades vegetales como el aire y el suelo.

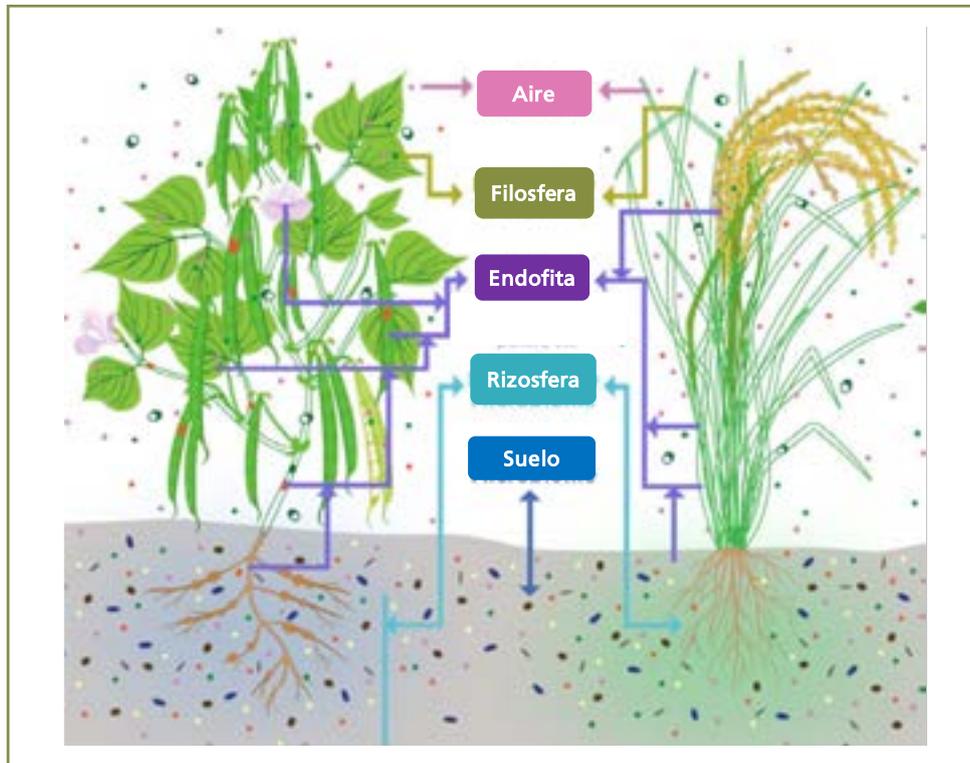


Figura 5.2 Microbiomas existentes en las plantas  
Fuente: FoE (2023)

Debido a su capacidad de adaptarse a condiciones ambientales muy extremas, pueden sobrevivir donde sería imposible para otros organismos, y generalmente son los primeros seres vivos en colonizar ecosistemas extremos como desiertos, zonas polares o lavas volcánicas.

### Bacterias en la rizosfera

La rizosfera es una zona crítica del suelo, donde conviven la raíz de la planta, la hojarasca y una gran abundancia y diversidad de microorganismos, que hacen de los suelos, uno de los hábitats más diversos del planeta<sup>81</sup>.

En la rizosfera, las bacterias interactúan con las plantas, a través de relaciones neutras, patógenas o beneficiosas (simbióticas), y esas interacciones ocurren dentro de la matriz del suelo. Las comunidades microbianas modulan la fisiología y la morfología de la rizosfera de distintas

81.– Alawiye y Babalila (2019).



formas, como produciendo hormonas y factores de protección contra patógenos. Actúan además en el ciclo de elementos fundamentales para el crecimiento de las plantas, transformándolos en formas biológicamente disponibles.

En la interfaz entre la raíz y el suelo, las plantas absorban agua y nutrientes minerales del entorno, y liberen rizodepósitos<sup>82</sup> que son utilizados por la microbiota del suelo. Los rizodepósitos facilitan las interacciones subterráneas entre plantas y microorganismos.

El exudado de las plantas es un factor determinante de la riqueza y abundancia de los microorganismos en la rizosfera, porque sirven como nutrientes para las poblaciones de rizobacterias<sup>83</sup>. Estos exudados incluyen algunos ácidos orgánicos, carbohidratos y aminoácidos los que, secretados por la raíz, desempeñan funciones en la quimiotaxis<sup>84</sup> y factores de crecimiento de plantas. La composición de los exudados de las plantas depende del cultivo y está influenciada por la exposición de la planta al estrés y a la etapa de crecimiento de la planta.

La interacción microbiana y raíz de la planta influye en la dinámica de la comunidad vegetal y el ciclo de nutrientes. Una transformación en la estructura de la comunidad vegetal afecta la composición de la hojarasca, lo que cambia las tasas de renovación de nutrientes y las características del suelo. El cambio en las características del suelo podría cambiar la estructura y composición de la comunidad vegetal.

Además, en condiciones desfavorables, las rizobacterias promotoras del crecimiento de las plantas, pueden ayudarlas en la germinación, la tolerancia a la sequía y otros factores que limitan el rendimiento de las plantas.

El tipo de planta, la edad de la planta, el pH del suelo, las etapas de crecimiento de las plantas, los compuestos orgánicos y la disponibilidad de nutrientes son algunos de los factores que influyen en la abundancia y distribución de las rizobacterias en el suelo. En otras palabras, las especies y cultivares de plantas, la etapa de desarrollo en la que se encuentra la plantas, y las características del suelo, son algunos de los factores que contribuyen a la determinación en la composición de la comunidad de la rizosfera<sup>85</sup>.

Las comunidades bacterianas pueden utilizar un amplio espectro de diferentes compuestos complejos como celulosa, azúcares y lignina, que se encuentran en los tejidos vegetales y cuya abundancia proporcional cambia durante la descomposición. Minerales como el nitrógeno y el hierro son también metabolizados por bacterias, y pueden afectar la composición de las comunidades rizobacterianas.

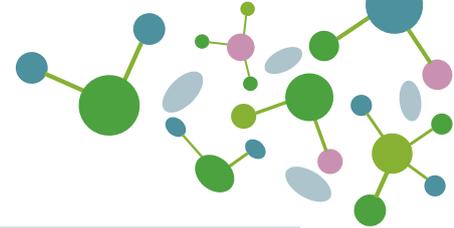
---

82.– Los rizodepósitos son el producto de la secreción de compuestos orgánicos directamente en el suelo por raíces de plantas vivas. Estos compuestos son ricos en carbono y, por tanto, son una fuente de energía esencial para los microorganismos de la rizosfera.

83.– Son las bacterias que viven asociadas a las raíces de las plantas.

84.– La quimiotaxis es un mecanismo por el cual la bacteria responde eficientemente y rápidamente a cambios en la composición química en su ambiente.

85.– Schlemper, et al. (2017).



### **Microorganismos genéticamente modificados del suelo: una nueva frontera del agronegocio**

Las empresas de biotecnología, incluidas las corporaciones agroquímicas más grandes (Bayer-Monsanto, Syngenta y BASF), están desarrollando microorganismos (bacterias, virus y hongos) genéticamente modificados para su uso en la agricultura. El primero de estos productos ya se está utilizando en millones de acres de tierras agrícolas de Estados Unidos. La liberación de microorganismos transgénicos vivos en la agricultura representa un experimento genético al aire libre sin precedentes.

Todos estos microorganismos genéticamente modificados, y los diversos procedimientos para obtenerlos, están sujetos a derechos de propiedad intelectual controlados por tres o cuatro grandes empresas del agronegocio<sup>86</sup>, lo que les permitiría tener control sobre estos microorganismos con implicaciones impredecibles a largo plazo.

Un informe de Amigos de la Tierra Internacional<sup>87</sup> detalla una variedad de riesgos ecológicos, socioeconómicos y para la salud humana, desde el raro pero potencialmente desastroso riesgo de crear una especie invasora o un nuevo patógeno humano hasta la posibilidad de que las corporaciones agroquímicas utilicen patentes sobre microbios transgénicos para afianzar aún más su propiedad sobre la vida y la vida y el sistema alimentario.

#### **Riesgos ambientales**

La liberación de microbios genéticamente modificados al medio ambiente plantea nuevas y serias preocupaciones sobre la contención de las secuencias genéticamente modificadas. Esto es por tres razones.

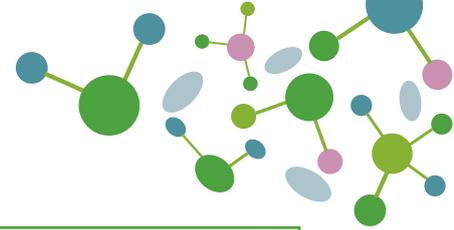
**La escala de la liberación.-** La gran cantidad de organismos liberados en una aplicación de microbios genéticamente modificados es mucho mayor que ocurre con los cultivos genéticamente modificados.

Un campo de maíz contiene alrededor de 35.000 plantas por acre, en tanto que una aplicación promedio de un producto biológico basado en bacterias utilizará de 1 a 5 kilogramos de material que contiene mil millones de células microbianas por gramo. Esto equivale a la liberación de hasta  $5 \times 10^8$  de microorganismos genéticamente modificados en cada acre de tierra de cultivo, más de cien millones de veces la cantidad OGM<sup>88</sup> existentes normalmente en los cultivos.

86.– El organismo internacional que controla las patentes de microorganismos es el Tratado de Budapest.

87.– FoE (2023).

88.– OGM: organismos genéticamente modificados



Un acre con maíz transgénico  
contiene alrededor de 35.000 plantas



Un acre contiene  $5 \times 10^8$  de  
microorganismos genéticamente  
modificados en el suelo



Cien millones de veces la  
cantidad que existentes  
normalmente en los cultivos

Figura 5.3 Escala de liberación de microorganismos transgénicos en el campo

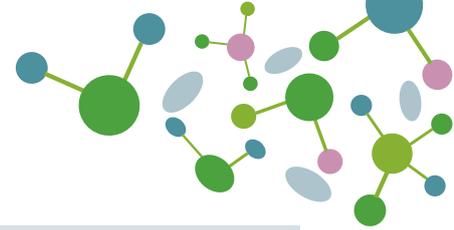
**La contención es imposible.-** La contención completa de los microbios en el suelo en el área de aplicación es imposible. Las esporas de hongos, las células bacterianas y los virus pueden desplazarse largas distancias gracias a las corrientes de aire, cruzando fronteras nacionales en un solo año.

Los microbios también se mueven en aguas subterráneas y son transportados por el movimiento de animales e insectos. A diferencia de las plantas, los microbios no están limitados en el tiempo o el espacio por la reproducción sexual.

La propagación de microbios individuales no puede ser detectada directamente ni siquiera por el agricultor o científico más vigilante, lo que requiere métodos tecnológicos para detectar y confirmar su identidad.

**Transferencia genética horizontal.-** Los microbios son capaces de realizar transferencias genéticas horizontales, un mecanismo mediante el cual, el material genético de un organismo (ADN) puede incorporarse al genoma de otro organismo, a veces sin ninguna relación.

Como resultado, las modificaciones genéticas liberadas dentro de los microbios modificados genéticamente pueden cruzar los límites de las especies de manera impredecible. La cuestión de la transferencia horizontal es más apremiante para las bacterias, que son el grupo de microorganismos con el que se ha trabajado más en ingeniería genética para usos agrícolas en el suelo. En las bacterias, la transferencia horizontal ocurre con mucha frecuencia, y explica algunos fenómenos como la resistencia a los antibióticos. Segmentos de ADN resistentes se insertan en el material genético de otras bacterias, por transferencia horizontal de genes.



En el suelo, las modificaciones genéticas hechas a los microbios genéticamente liberados, pueden cruzar las fronteras de las especies de manera impredecible.

**El desarrollo de resistencia.-** Al igual que ocurre con los pesticidas químicos, lo mismo puede ocurrir con los microorganismos transgénicos usados en agricultura.

La resistencia a las plagas es una preocupación fundamental en la agricultura convencional. Desde la llegada del uso generalizado de pesticidas químicos, cientos de especies de insectos y malezas han desarrollado resistencia.

La vida útil de los agrotóxicos es cada vez más corta debido al desarrollo de resistencia de los organismos que se desea controlar.

Los cultivos genéticamente modificados han desempeñado un papel enorme en el afianzamiento de la resistencia a pesticidas. Actualmente, el 98,2% de toda la superficie cultivada con transgénicos en Estados Unidos son cultivos tolerantes a herbicidas (especialmente a glifosato), principalmente de maíz y soja. El sobreuso de este herbicida ha dado lugar al surgimiento de las llamadas 'supermalezas' resistentes, primero al glifosato, y luego a otros herbicidas que se han introducido al paquete tecnológico, justamente por el desarrollo de resistencia.

Si se introducen OGM microbianos en los sistemas agrícolas de monocultivos a gran escala para suprimir insectos u otros microbios fitopatógenos, pueden surgir también genes de resistencia a estos OGM.

**Fuente:** FoE (2023). Genetically engineered soil microbes: risks and concerns.

## Bacterias en la filosfera

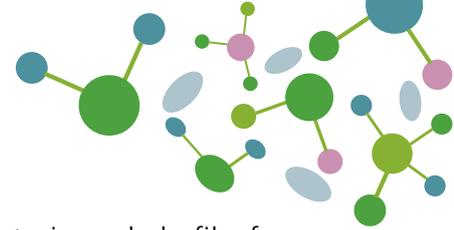
Las partes aéreas de las plantas colonizadas por comunidades microbianas de bacterias, levaduras y hongos, se llama filosfera y sus habitantes se denominan comunidades epífitas<sup>89</sup>.

La superficie de las hojas es considerada como un ambiente hostil para la colonización de bacterianos, ya que está expuesta a temperaturas y humedad relativa que fluctúan rápidamente, así como a una alternancia repetida entre la presencia y ausencia de humedad libre debido a la lluvia y el rocío. Por otro lado, la propia hoja está rodeada por una capa laminar muy delgada en la que la humedad emitida a través de las estomas puede ser tomada por las bacterias, aliviando así el estrés hídrico al que están expuestas las poblaciones bacterianas epífitas.

A pesar de ello, las hojas constituyen un hábitat microbiano muy grande. Se especula que, dado el gran número de bacterias en las hojas en las regiones templadas del mundo y que las

---

89.- Lindow y Brandl (2003).



poblaciones en las regiones tropicales son aún mayores, la población bacteriana de la filosfera planetaria puede ser inmensa.

Las bacterias son, con mucho, los colonos más numerosos de las hojas, y a menudo se encuentran en cantidades promedio de  $10^6$  a  $10^7$  células/cm<sup>2</sup> (hasta  $10^8$  células/g) de hoja. Las comunidades bacterianas en la filosfera pueden cambiar de acuerdo a la edad de la hoja, por el establecimiento de ciertas bacterias antagonistas en diferentes momentos del desarrollo de la planta, la disponibilidad de nutrientes, que varía dentro de la misma hoja, la especie vegetal. Por ejemplo, el número total de bacterias cultivables recuperadas de plantas de hoja ancha como el pepino y los frijoles son significativamente mayor que en pastos o plantas cerosas de hoja ancha.

Las bacterias epífitas están involucradas en procesos de tan gran escala como el ciclo del carbono, porque interceptan compuestos de carbono liberados directamente de las plantas. También intervienen en el ciclo del nitrógeno, como la nitrificación de contaminantes de amonio interceptados por las plantas<sup>90</sup> y la fijación de nitrógeno<sup>91</sup>. También controlan a ciertos artrópodos parásitos.

## Ecología microbiana de los océanos

Los océanos conforman el volumen de agua más importante de la biosfera. La mayor parte de estas masas de agua son frías oscuras y muy pobres de nutrientes. Las formas de vida de toda la columna de agua -de unos 4 km de profundidad en promedio-, se alimentan del carbono orgánico que se produce por fotosíntesis en la parte iluminada superficial -a unos 30 a 50 m de profundidad -. Por esa razón, los océanos de muchas aguas continentales son ambientes muy diluidos, donde los nutrientes son factores limitantes para el crecimiento microbiano.

Las algas unicelulares que conforman el fitoplancton, fijan el carbono inorgánico y liberan al agua carbono orgánico disuelto y particulado (restos celulares). Los organismos consumidores se alimentan de esta producción. Las bacterias incorporan y dirigen el material disuelto, produciendo una nueva biomasa bacteriana por el reciclaje de nutrientes elementales, que retroalimentan a las poblaciones de algas.

Cuando se habla de comunidades microbiana acuáticas se piensa en las algas que conforman en fitoplancton, pero las bacterias son muy importantes en estos ecosistemas.

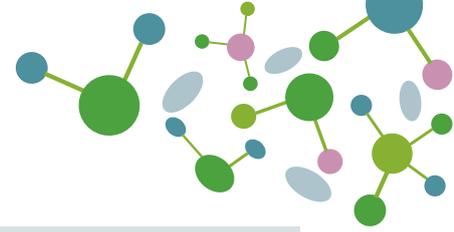
Hasta 1970, las poblaciones de bacterias de los ambientes acuáticos se estudiaban con técnicas que subestimaban notablemente su número. Por entonces se reconocía el papel de las bacterias como mineralizadoras, pero el valor cuantitativo de su biomasa en las cadenas tróficas se consideraba despreciable... Una década después, se sabía que las aguas naturales no contaminadas (continentales y marinas) contienen comunidades bacterianas con biomasa y productividad semejante y, a veces, superior a la del fitoplancton<sup>92</sup>.

---

90.– Pierson, et al. (1998).

91.– Freiberg (1998).

92.– Scheneck y Massarini (2022: 573).



### **Plantas marinas viven en simbiosis con bacterias que fijan nitrógeno**

Los pastos marinos, comunidades vegetales que ocupan grandes franjas de mares costeros poco profundos, son el hábitat para muchos organismos marinos. El hábitat de muchos pastos marinos es pobre en nutrientes, como el nitrógeno, durante gran parte del año, y aunque hay nitrógeno en el mar no está en una forma biológicamente disponible para los pastos marinos,

Antes se asumía que el nitrógeno proviene de bacterias que viven alrededor de sus raíces en el fondo marino, pero hay investigaciones recientes que muestran que al menos una especie de pasto marino, la hierba Neptuno, endémica del Mar Mediterráneo, ha establecido relaciones simbióticas con bacterias fijadoras de nitrógeno, que residen dentro de sus raíces. Algunas especies cercanas a Neptuno, tienen asociaciones con algas marinas<sup>93</sup>.

Tales simbiosis anteriormente solo se conocían en plantas terrestres. Con este descubrimiento, es posible que la simbiosis entre bacterias fijadoras de nitrógeno con las raíces de pastos marinos sea común, es estén presentes en mares tropicales y subtropicales.

Los pastos marinos están muy extendidos en las regiones costeras poco profundas de los mares templados y tropicales, cubriendo hasta 600.000 kilómetros cuadrados. Forman la base de ecosistemas que alberga especies en peligro de extinción como tortugas, caballitos de mar y manatíes, y especies de peces económicamente importantes. Además, los pastos marinos protegen las costas de la erosión de las marejadas ciclónicas y almacenan millones de toneladas de dióxido de carbono cada año.

Cuando los pastos marinos se movieron de tierra a mar hace unos 100 millones de años, probablemente adoptaron las bacterias de las algas marinas, copiando prácticamente el sistema que tuvo mucho éxito en tierra. Para sobrevivir en mares pobres en nutrientes, adquirieron un simbiote marino.

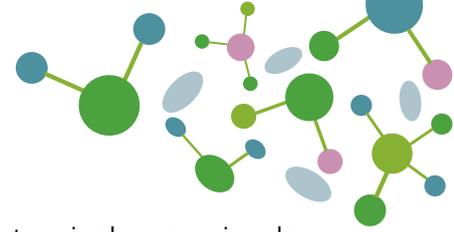
### **Bacterias en bosques de manglar**

Los manglares son importantes humedales tropicales que se forman en la interfase tierra firme - mar abierto. Las bacterias sedimentarias del manglar son el alimento esencial para protistas e invertebrados, ya que forman la base de las redes alimentarias bentónicas. Además; son importante como mineralizadores de detritos orgánicos y recicladores de nutrientes esenciales.

Las bacterias en estos sistemas tropicales son, en promedio, más abundantes y productivas que las comunidades bacterianas en sistemas de latitudes más altas, pues representan una parte desproporcionada de la absorción de nutrientes, y procesan la mayor parte de la energía y los nutrientes en los sistemas acuáticos tropicales.

---

93.– Sociedad Max Plank – Oficina para América Latina (2021)



La mayoría de las bacterias permanecen sin consumir en los depósitos tropicales, muriendo naturalmente y lisándose, y la próxima generación de células consume, mineraliza y recicla este material, ya sea en nueva biomasa o en material disuelto.

Las bacterias en los sedimentos acuáticos tropicales se controlan mediante la entrada de detritos disueltos y particulados, la mortalidad natural y el reciclaje. Para reponer los ecosistemas dañados en los trópicos, es necesaria la restauración del perfil geoquímico natural de los sedimentos, para reiniciar el crecimiento de bacterias y restaurar los procesos de reciclaje esenciales que ayudan en la conservación de los nutrientes<sup>94</sup>.

## Microorganismos del desierto

Los desiertos son uno de los ecosistemas extremos colonizados por bacterias. La vida microbiana es sorprendentemente abundante y diversa en los ecosistemas desérticos globales. En estos entornos, los microorganismos soportan una multitud de tensiones fisicoquímicas, incluido el bajo potencial hídrico, la falta de carbono y nitrógeno y las temperaturas extremas.

La latencia es una estrategia común que facilita la supervivencia microbiana en respuesta a la limitación de agua y carbono. Los organismos fotoautótrofos están restringidos a nichos específicos en desiertos extremos, mientras que los heterótrofos son metabólicamente versátiles y persisten incluso en las capas superiores del suelo hiper-áridas de desiertos como Atacama y la Antártida.

Por eso, los desiertos a nivel mundial suelen estar dominados por bacterias heterótrofas. En estos entornos, dado que puede haber años sin que llueva, los heterótrofos se enfrentan a una hambruna extrema por sus fuentes preferidas de energía orgánica y carbono, pero se han descubierto varios mecanismos metabólicos que pueden permitir que estos microbios sobrevivan a la desecación y al estrés asociado.

La latencia para reducir el gasto energético es una de las estrategias de supervivencia de las poblaciones microbianas en el desierto. Esto aumenta la resistencia celular al estrés externo y reduce el gasto de energía. Sin embargo, la latencia no elimina por completo el requerimiento de energía, dado que se requiere un suministro de energía basal para mantener la integridad celular. Por lo que la latencia no puede mantenerse indefinidamente sin un aporte de energía externa.

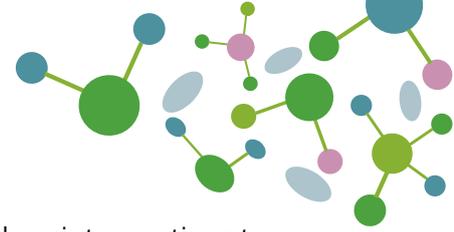
En los ecosistemas desérticos hay suministros transitorios de agua por ejemplo, a partir de precipitaciones ocasionales, condensación de rocío o niebla, y deshielo o nieve en los desiertos polares. Los microorganismos del desierto pueden depender de esas breves "ventanas metabólicas" para generar biomasa y acumular compuestos de reserva en preparación para largos períodos de escasez de agua y el consiguiente requerimiento de energía de mantenimiento.

En los suelos desérticos libres de plantas, los organismos fotosintéticos oxigenados son productores primarios claves, que habitan la biocorteza<sup>95</sup>

---

94.– Alongi (1994).

95.– Las biocortezas son comunidades biológicas de suelos áridos y semiáridos, conformados por cianobacterias, hongos, algas verdes, líquenes y musgos.



Las biocortezas cubren hasta el 70% de las zonas áridas y semiáridas de los siete continentes y comprenden una superficie global de más de 1.300 millones de hectáreas. En estos ambientes, el agua a menudo se suministra en forma de rocío en las primeras horas de la mañana, seguido rápidamente por la desecación. Por lo tanto, las comunidades microbianas dentro de las biocortezas deben responder rápidamente a la humectación reanudando la respiración y la fotosíntesis para la síntesis de biomasa y luego, con la misma rapidez, apagar estos sistemas.

Para los heterótrofos, los sustratos metabólicos quedan disponibles en el momento en que se humedece el suelo. El aumento en el potencial hídrico del suelo provoca la movilización de carbono orgánico extracelular del suelo.

Otra hipótesis es que los microorganismos heterótrofos del desierto poseen una gran flexibilidad metabólica. Pueden satisfacer las demandas de energía durante la hambruna, recolectando continuamente gases - traza atmosféricos o luz solar, como fuentes de energía alternativas. Es probable que estos mecanismos sean particularmente importantes en los suelos desnudos de los desiertos, que típicamente están dominados por bacterias heterótrofas, con un número relativamente bajo de bacterias fotoautótrofas, como las cianobacterias<sup>96</sup>.

Ciertamente, las estrategias no son mutuamente excluyentes, pero es probable que su grado de importancia relativa varíe según la gravedad de los diferentes parámetros ambientales, como la disponibilidad de luz, la oligotrofia y la disponibilidad de agua.

## Bacterias en las nubes

Las nubes están formadas a partir de vapor de agua, y al ganar altitud comienza a enfriarse y condensarse. Esta transición de vapor a líquido requiere de pequeñas partículas en suspensión, los llamados núcleos de condensación de nubes, que pueden estar formados también por microorganismos.

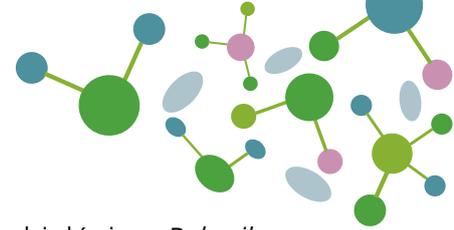
La bacteria *Pseudomonas syringae* secreta una proteína que promueve la condensación y formación de hielo a temperaturas cercanas a 0°C. Así el hielo formado por *P. syringae* rompe la pared celular de las plantas a quienes infecta, favoreciendo su proliferación al interior de ellas. Aunque este fenómeno se produce a nivel terrestre, investigaciones que mezclan la microbiología y el estudio del clima han demostrado la existencia de bacterias en la tropósfera, la capa más baja de la atmósfera terrestre y que va desde los 20 km en el trópico, y hasta los 7 km en los polos.

Se han detectado hasta 100.000 células por m<sup>3</sup> de aire, y en algunos casos representan hasta el 20% del total de micro-partículas en suspensión. Además, un porcentaje mayoritario de estas bacterias se encuentran activas biológicamente, y muchas de ellas parecen funcionar como núcleos de condensación de nubes.

Al actuar como núcleos de condensación de nubes, las bacterias estarían participando de la formación de nubes, de las gotas de lluvia y de la nieve. Llegan a la atmósfera a través de tormentas, huracanes y otras actividades, humana o natural, que implique el movimiento y remoción de tierra y polvo hacia la atmósfera.

---

96.- Leung, et al. (2020).



Las bacterias además generan núcleos de formación de nubes de origen no biológico. *Pelagibacteriales* es el grupo de bacterias más abundante en el océano. Como parte de su metabolismo, estas bacterias degradan un compuesto producido por el plancton, liberando a su vez dimetil sulfuro a la atmósfera, que ayudan a la generación de las nubes, con importantes implicaciones en el clima<sup>97</sup>.

Entre las propuestas para alterar el clima planetario, y disminuir el cambio climático, se ha propuesto manipular el plancton y producir floraciones de algas para “bombear CO<sub>2</sub>”, se produzcan grandes cantidades de dimetil sulfuro, y otros gases como aminas volátiles e isopreno que fomenten la formación de nubes y aerosoles<sup>98</sup>. De esa manera, aumentaría la cantidad de nubosidad, evitaría el ingreso de luz solar al planeta, y el clima se enfriaría, lo que alteraría la capacidad de las plantas y fitoplancton de hacer fotosíntesis, con los impactos sociales y ambientales que esto implicaría.

### Perfumes que protege animales y plantas

María José Soto Missfut  
Estación Experimental del Zaidín

*Los perfumistas del planeta (los protagonistas a la hora de elaborar los aromas florales más delicados) no son sólo las flores, sino también los microorganismos y hongos que las recubren.*

*La microbiota de las flores parece tener un papel clave en la fragancia de las flores.*

Las bacterias son capaces de producir compuestos volátiles; perfumes que se evaporan y propagan fácilmente. La mezcla de compuesto volátiles emitidos por estos microorganismos puede ser muy compleja, con estructura aún desconocida, por lo que hay un interés por desvelar cuál es la naturaleza y el papel biológico de estos compuestos microbianos.

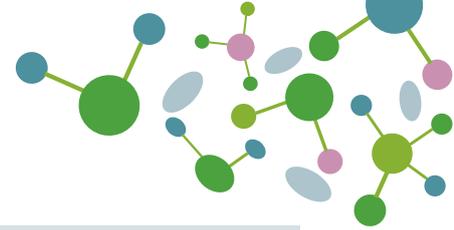
Estos compuestos volátiles podrían actuar como lenguaje químico que sirve a las bacterias para comunicarse con otros microbios e incluso con organismos superiores, y el mensaje puede llegar a receptores situados a grande distancia.

El efecto más reconocido de los volátiles bacterianos es promover el crecimiento de las plantas e incrementar su resistencia al ataque de agentes patógenos.

Estos compuestos pueden ser reconocidos por bacterias de su misma o distinta especie y provocar cambios en su comportamiento, como alteraciones en la movilidad bacteriana, la capacidad de formar comunidades adheridas a superficies o biopelículas,

97.– Smith Griffin y Jaffe (2011).

98.– Lovelock y Rapley (2007).



desarrollar resistencia a antibióticos, con consecuencias importantes en la capacidad patógena de las bacterias.

Las bacterias no sólo producen aromas; además pueden “oler” las fragancias producidas por otros organismos y responder a ellas.

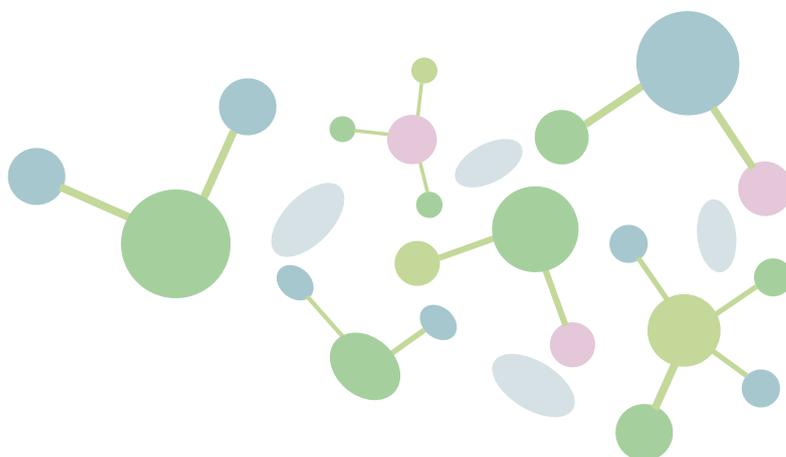
Se ha estudiado el efecto de los antibióticos y su relación con los aromas bacterianas.

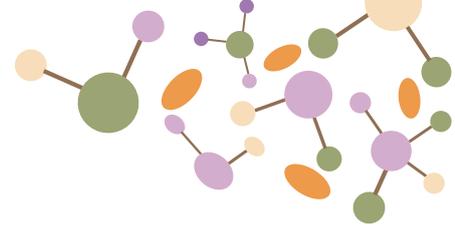
En saúcos rociados con antibióticos de amplio espectro, se encontró estabilidad en el contenido floral interno de los compuestos volátiles y de la respiración, lo que demostraba que los antibióticos no causaban daños ni estrés en las plantas. Sin embargo, la cantidad de los compuestos aromáticos emitidos por las flores, que proporcionan el olor, disminuyeron drásticamente.

Por otra parte, los antibióticos modificaron los tipos de compuestos que emite la flor: se habían dejado de generar algunos compuestos. Así pues, en general, el bouquet de las flores de saúco era completamente diferente siete días después de la pulverización con antibióticos.

“Con los antibióticos, los saúcos, a pesar de seguir teniendo flores sanas no olían a saúco. Y es que los antibióticos no habían afectado a la planta, pero habían eliminado los microorganismos y hongos que viven en las flores. Se demuestra así el papel clave de hongos y bacterias en los olores y perfumes que nos regalan las flores”, comenta Josep Peñuelas de la Universidad Autónoma de Barcelona.

**Fuente:** Peñuelas J, et al. (2004). Removal of floral microbiota reduces floral terpene emissions. *Sci Rep.* 4:6727.





# CAPÍTULO SEIS

## LA RESISTENCIA A LOS ANTIBIÓTICOS DESDE UN PUNTO DE VISTA EVOLUTIVO

### *ReAct Latinoamérica*

Si uno imaginara un partido de fútbol entre los seres humanos y las bacterias, no cabe duda de quién sería el ganador. Las bacterias ganarían no sólo por su mayor número, sino porque por definición son organismos vivos que saben marcar goles, independientemente de cuán bueno sea su portero.

¿Qué les da a las bacterias el poder para resistir y superar lo mejor de las defensas humanas? El poder de evolución de miles de millones de bacterias que mutan velozmente, y la selección natural, que produce un nuevo equipo de fútbol bacteriano cada segundo. Definitivamente, no existe otro grupo de organismos vivos sobre la Tierra que ni de lejos se acerque a la capacidad de las bacterias, tanto por su escala como por su rapidez, para alcanzar sus propósitos.

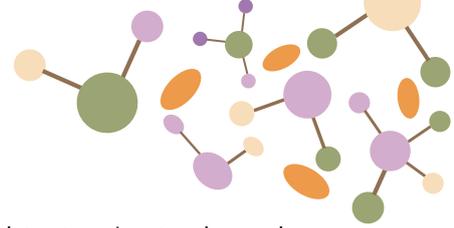
Con este mecanismo de evolución en sus manos, las bacterias han desarrollado históricamente resistencia a cada encuentro con los antibióticos propios de la naturaleza. En las siete décadas pasadas, desde el advenimiento de los antibióticos fabricados por el ser humano, la resistencia bacteriana ha sido seleccionada artificialmente, mediante el uso humano de antibióticos. En otras palabras, la historia de la resistencia a los antibióticos es esencialmente la historia de procesos evolutivos.

Y sin embargo, más de un siglo y medio después de que Charles Darwin propusiera la teoría de la evolución, su comprensión no siempre se refleja muy bien en la práctica médica diaria.

Muchos médicos reconocen que los seres humanos hemos llegado a ser lo que somos gracias a la evolución, pero para efectos prácticos la evolución se detuvo para ellos o sus consecuencias son consideradas triviales. Por tanto, el médico típico, por formación, por hábitos y quizá también por necesidad, lidia con los síntomas inmediatos de sus pacientes, tratándolos como máquinas autónomas que deben ser devueltas a sus "prístinas condiciones anteriores", máquinas que ya han llegado al máximo de su potencial evolutivo.

Desde esta perspectiva, los médicos parecen haber adoptado un "modelo estándar" de cuerpo humano, definido por una serie de parámetros de índole puramente cuantitativa, resultantes de estudios realizados en países occidentales. Cualquier desviación es una invitación a un "tratamiento" inmediato. Los contextos ecológicos, la situación social y económica o las prácticas culturales de la gente raramente son tomados en cuenta.

Individuos diversos a lo largo y ancho del globo son puestos en un solo saco de estadísticas masivas. Por otra parte, la idea de que los seres humanos, dependiendo del contexto donde viven, continúan supeditados a una selección natural y artificial de algún tipo, casi nunca se toma en cuenta.



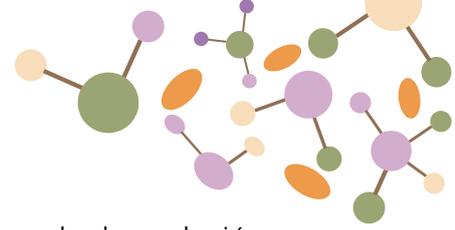
Y como si esto fuera poco, está también la concepción reduccionista del tratamiento, basado fundamentalmente en el uso de medicamentos: una pastilla para cada enfermedad. Todo medicamento es curativo y tóxico a la vez. Tan es así que la ingesta de fármacos innecesarios se ha transformado en una causa importante de enfermedad en nuestros tiempos. Los escándalos relacionados con analgésicos y medicamentos para la diabetes y el colesterol de los últimos años, han revelado más evidencias de que los fármacos a menudo son una amenaza mayor que la propia enfermedad que se supone tienen que curar.

Otro ejemplo de que los médicos han olvidado los principios de la evolución es su interpretación de las respuestas naturales del cuerpo a alteraciones internas o externas como enfermedades en sí mismas. Por ejemplo, el dolor, la náusea, la tos, la fiebre, el vómito, la diarrea, la fatiga y la ansiedad, todas respuestas naturales del cuerpo, están entre los “problemas” médicos más comunes. Gran parte de la práctica médica se enfoca en aliviar el sufrimiento por medio de la prescripción de medicamentos que bloquean esas respuestas. Desde un punto de vista evolutivo, sin embargo, en sí mismas, esas respuestas no son un problema, pues son manifestaciones del propio cuerpo para sanar un problema subyacente.

Para los casos complicados, por supuesto, se necesita intervenir. Por ejemplo, el bloqueo de la fiebre puede evitar las convulsiones y detener el vómito previene la deshidratación. Sin embargo, en muchos casos, el bloqueo de estas respuestas naturales del cuerpo puede ser innecesario y hasta peligroso. Por ejemplo, la supresión excesiva de la tos puede causar la muerte. Cada año miles de personas pierden la vida debido a intoxicaciones por paracetamol, ya que se lo usa indebidamente para “curar” todo episodio de dolor o de fiebre. El uso innecesario de antibióticos para combatir las toses y los resfriados son otro buen ejemplo de cómo los médicos y los pacientes tratan de ignorar el hecho de que el cuerpo humano, a lo largo de su historia evolutiva, ha adquirido habilidades autocurativas y a menudo no necesita ningún tipo de asistencia externa para recuperarse.

Sin embargo, otro aspecto que suele ser pasado por alto en la práctica médica tiene que ver con el hecho de que los seres humanos, al introducir cambios drásticos en su entorno, hacen avanzar el proceso evolutivo rápidamente, de formas imprevisibles. Desde la aparición de la agricultura y el surgimiento de la “civilización”, en los últimos diez mil años, los seres humanos han “seleccionado” muchas cosas con un propósito consciente: sus hábitats, los alimentos que consumen, el tipo de vivienda, la ropa, el transporte por medio de la domesticación de animales y la invención de la rueda.

En los tiempos modernos, la invención del motor de combustión interna y el automóvil, la creación del clima personalizado mediante el aire acondicionado y la calefacción, el uso generalizado de materiales sintéticos y el uso de medicamentos tales como los antibióticos, están entre los factores más importantes que afectan el ritmo de evolución no sólo de los seres humanos, sino de sus enfermedades. Sorprendentemente, salvo unos pocos, la mayoría de estos nuevos factores que determinan la salud humana no son tenidos en cuenta por los profesionales médicos en el trato con sus pacientes. ¿Cuántos profesionales de la salud tienen el tiempo suficiente y las ganas para aconsejar a sus pacientes acerca de factores ambientales tales como la contaminación y la toxicidad de los alimentos producidos con pesticidas o con respecto a los antibióticos?



El control de infecciones es una de las áreas de la medicina donde comprender la evolución es crítico. Está demostrado que mientras más dura su circulación por ambientes hospitalarios, las cepas nosocomiales<sup>99</sup> de varias especies bacterianas tienden a volverse más virulentas. Cuando estos microorganismos se exponen a los antibióticos, lo más probable es que lleguen a ser resistentes al tratamiento. Adicionalmente a este problema, está el hecho de que las manos, la ropa y otros objetos usados por el personal hospitalario frecuentemente son portadores de cepas patógenas, y que el diseño de las salas de neonatología y de las UCI de los hospitales es particularmente propicio para la multiplicación de “súper bacterias”. Varios expertos han sugerido que la única forma de eliminar a estos gérmenes es interrumpir su desarrollo evolutivo, trasladando cada cierto tiempo las salas de neonatología y los UCI a un lugar estéril completamente diferente, con materiales nuevos, a más de la no transferencia de infantes o pacientes desde sus habitaciones previas. Aunque esto implica un gasto considerable, el costo bien puede valer la pena si se consigue reducir las tasas de infecciones resistentes.

De igual forma, desde una perspectiva evolutiva, se está cuestionando insistentemente la actual práctica de manejar la evolución de la resistencia eliminando a los patógenos antes de que se multipliquen, con grandes cantidades de antibióticos administrados por largos periodos. Si bien esto puede prevenir la aparición de nuevos genes de resistencia, maximiza la ventaja evolutiva de los patógenos resistentes que están presentes. La mayoría de los genes de resistencia no son mutaciones nuevas, sino preexistentes y se transmiten horizontalmente.

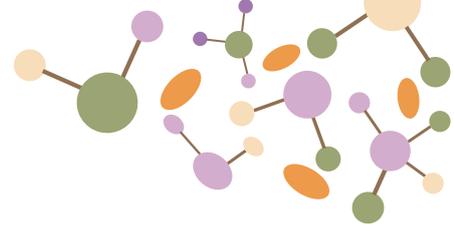
De modo que al “curar” eficientemente las infecciones patógenas con altas dosis de antibióticos, se estaría acelerando la misma resistencia que se trata de prevenir. Las bacterias resistentes ocupan rápidamente los espacios vacantes dejados por las bacterias susceptibles. Desde un enfoque evolutivo, es necesario comprender ecológicamente cómo las cepas bacterianas coexistentes compiten por los nutrientes disponibles y la forma en que se controlan entre sí. Asimismo, es necesario comprender cómo responde el sistema inmunitario a esta dinámica, antes de que multitudes de bacterias lo superen. Se requiere la comprensión de cada cepa, su entorno social y sus contextos. El principio básico de los modelos evolutivos es no apretar el acelerador de la selección natural (a través de la dosificación y de la duración del tratamiento antibiótico), lo cual es absolutamente necesario para controlar las infecciones.

En síntesis, ya se trate de la resistencia bacteriana o de cualquier otro problema, es esencial un enfoque evolutivo para comprender qué está sucediendo realmente y qué se debe hacer. En vez de concebir a la enfermedad como un defecto de una máquina anteriormente perfecta, una perspectiva evolutiva nos ayuda a ver el cuerpo como el resultado de la selección natural, con fortalezas, pero también con vulnerabilidades que muchas veces nos conducen a la enfermedad.

Por tanto, los médicos no deberían verse a sí mismos como mecánicos o “ingenieros médicos” entrenados para reparar una máquina estática. En lugar de ello, los médicos deberían considerarse sanadores o incluso “agricultores” del cuerpo humano, conscientes de las dimensiones evolutivas y ecológicas que dan origen a la enfermedad, para influenciar esas fuerzas positivamente a fin de afrontar la infección, compensar lo que el cuerpo no alcanza a remediar y aliviar el sufrimiento cuando sea posible.

---

99.– Enfermedades contraídas durante la estadía en hospitales



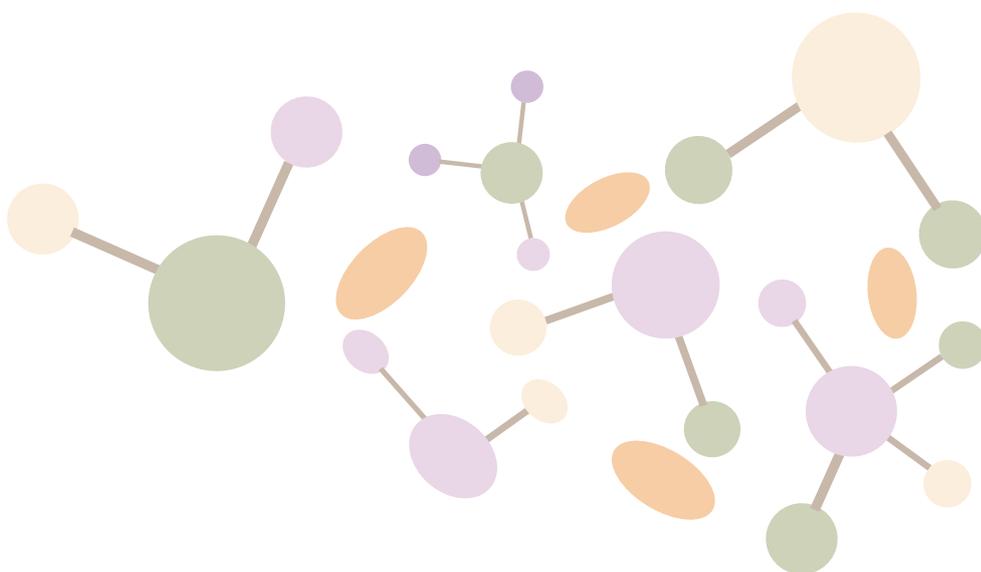
**Nota:** ReAct Latinoamérica es la red de acción a la resistencia bacteriana. En su página web dice:

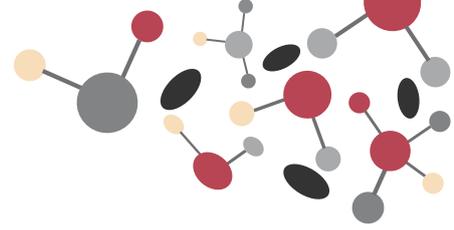
ReAct Latinoamérica tiene una forma bastante particular de afrontar el problema de la resistencia bacteriana a los antibióticos. Parte de la idea clarividente de que urge trasladar el accionar desde el eje de la guerra contra las bacterias hacia el afrontamiento a las causas sociales de las enfermedades bacterianas. Para plasmar una visión tan amplia y profunda, el elemento indispensable es la participación y la movilización social frente al problema.

En estos tiempos, se debate intensamente en Latinoamérica la inaplazable necesidad de un cambio, desde el actual paradigma civilizatorio al paradigma del Buen Vivir, donde el afán de riqueza sea remplazado por la placida búsqueda de la plenitud y el respeto integral a la trama de la vida. El Buen Vivir es el modelo donde cabe la estrategia de acción de ReAct Latinoamérica frente a la resistencia bacteriana, como herramienta y objetivo.

En este recuento, veremos estas ideas en estado de ebullición, vibrando, hablando por sí mismas, vividas por la gente, revestidas de ciencia, de arte y de cultura, evidencias de que esta forma particular de afrontar el problema, con soluciones de fondo e integrales, aparte de ser un llamado ético, es perfectamente posible.

**Fuente:** ReAct Latinoamérica (2016). Reimaginando la Resistencia. Hacia un nuevo paradigma en las relaciones entre seres humanos y bacterias.





# CAPÍTULO SIETE

## LOS VIRUS COMO SUJETOS DE DERECHOS

Durante mucho tiempo se ha considerado que los virus existen al margen de la vida y se los considera como agentes causantes de epidemias humanas y enfermedades en plantas y animales. Ahora los nuevos conocimientos sobre la simbiosis y la ecología viral han demostrado que éstos son fundamentales para la vida.

La naturaleza biológica de los virus ha sido debatida ampliamente, pues al no poder reproducirse de manera autónoma, hay muchos virólogos, los científicos que los estudian, que no los consideran como seres vivos. Este es un dilema que parece no ser relevante cuando hablamos de derechos de la naturaleza, pues todo lo que existe en la naturaleza es sujeto de derechos.

En lo que hay más consenso es que, sin estos pequeños entes biológicos, la vida en el planeta tal y como la conocemos dejaría de existir. Los bacteriófagos, que son los virus que infectan bacterias, son extremadamente importantes como reguladores primarios de las poblaciones bacterianas en muchos ecosistemas del planeta, incluyendo los océanos, donde más del 90% de toda la vida es microbiana.

Las comunidades microbianas en los océanos producen cerca de la mitad del oxígeno del planeta, un proceso facilitado por los virus. Los virus matan, cada día, a cerca del 20% de todos los microbios oceánicos, y a cerca del 50% de todas las bacterias oceánicas. Al controlar las poblaciones microbianas, los virus aseguran que el plancton productor de oxígeno tenga suficientes nutrientes para hacer fotosíntesis. De esta manera, gran parte de la vida en la Tierra puede continuar.

### Estructura y funciones de los virus

Los virus pueden reproducirse únicamente luego de infectar a una célula hospedera. Una vez en la célula, utilizan la maquinaria bioquímica del huésped para reproducirse. Los virus infectan a todo tipo de organismos, desde animales, hongos, plantas, protistas hasta bacterias y arqueas. También hay virus que infectan a otros virus y se llaman virófagos.

Un virus está conformado por una capa protectora de proteína llamada cápside, que envuelve a una molécula de ADN o ARN. Algunos virus poseen además una capa de membrana llamada envoltura, que la toma de la célula hospedera, a medida que salen de ella. La envoltura ayuda al virus a unirse a las células hospederas. Por ejemplo, las espinas de los coronavirus son la vía de entrada a las células que infecta.

La forma de la cápside es diferente para cada tipo de virus; estas pueden ser helicoidal, icosaédrica y hay otras estructuras más complejas. La cápside ayuda al virus a protegerle del sistema inmune del huésped.

Un factor clave en la evolución de los virus es su capacidad para generar diversidad genética, lo que les permite adaptarse a entornos y huéspedes nuevos, y producir cambios metabólicos en la célula infectada.

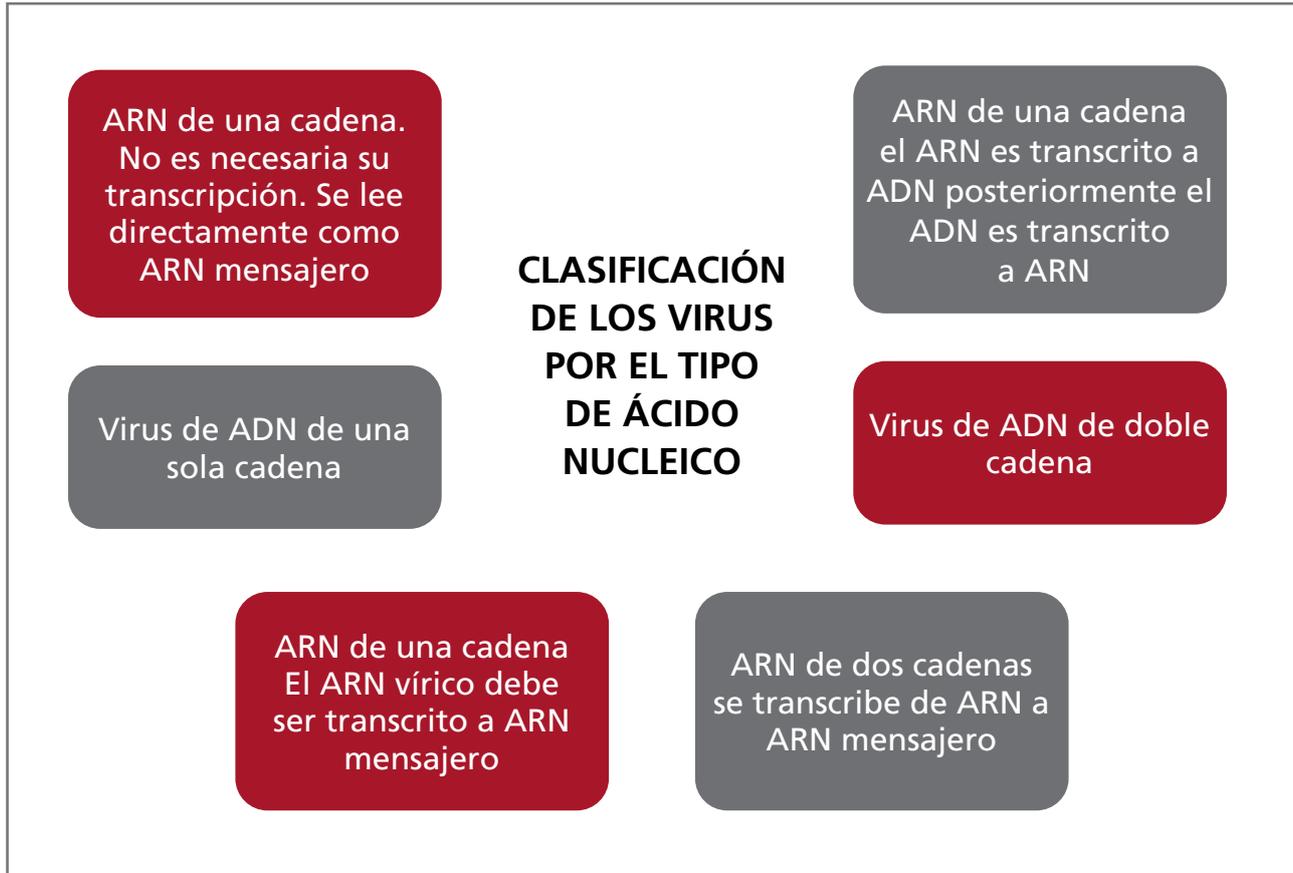
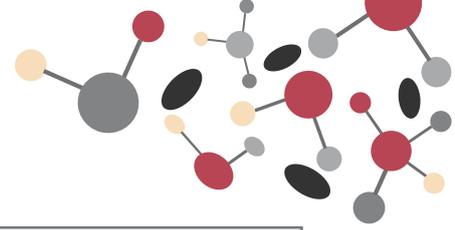


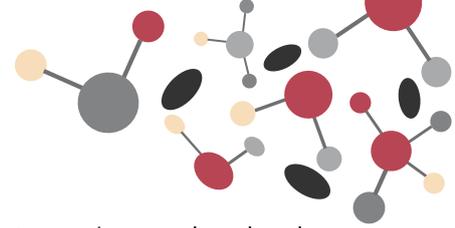
Figura 7.1  
Diversidad genética de los virus

Los virus tienen una gran diversidad en relación a la información genética que poseen. Estos pueden ser de ADN o de ARN; pueden ser de una cadena o de doble cadena. Un retrovirus es un virus que utiliza ARN como material genómico. Tras la infección por un retrovirus, la célula afectada convierte el ARN retroviral en ADN, que a su vez se inserta en el ADN de la célula huésped. La célula luego produce más retrovirus, que infectan otras células.

### Los virus en relaciones simbióticas

Durante mucho tiempo se ha considerado que los virus existen al margen de la vida y solo causan problemas para sus huéspedes. Al adoptar un enfoque diferente de la virología, utilizando los principios bien desarrollados de la simbiosis y la ecología, es evidente que éstos son fundamentales para la vida.

Los virus establecen necesariamente relaciones simbióticas para replicarse y diseminarse. La simbiosis es un tipo de relación que establecen dos entidades biológicas a través de la cual, viven juntas. Abarcan diferentes estilos de vida, incluyendo el comensalismo (probablemente el estilo de vida más común), mutualismo (socios beneficiosos importantes) y antagonismo (o patógenos, el estilo de vida más estudiado para virus).



En las relaciones simbióticas, hay un continuo entre el mutualismo y antagonismo, donde el ambiente juega un papel importante en ese continuo (una relación conocida como mutualismo condicional). De hecho, en la mayoría de los casos la relación simbiótica no puede clasificarse estrictamente como perteneciente a una sola de las tres categorías (antagonismo, mutualismo, comensalismo), pues estas pueden variar según el entorno u otras circunstancias.

La simbiosis puede ser obligatoria, lo que significa que la relación entre el virus y su huésped es necesaria para la supervivencia de uno o ambos seres, o no obligatoria. Los virus son simbioses obligados porque no pueden replicarse fuera de sus huéspedes<sup>100</sup>.

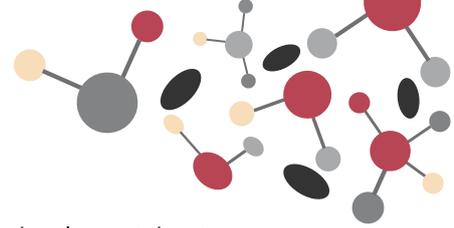
## VIRUS MUTUALISTAS



Figura 7.2  
Basado en Pradeu (2016)

Desde el punto de vista ecológico, los virus son entidades biológicas muy abundantes y diversas. Encuestas recientes de biodiversidad en ecosistemas de desierto, océano, suelo, intestino de mamíferos y plantas han descubierto una abundancia de virus en cada ecosistema y forma de vida examinada. Se han descrito virus mutualistas en todos los reinos de la vida y juegan un papel central en la salud o supervivencia de sus anfitriones.

100.– Roossinck (2011).



En poblaciones virales muy densas, los virus funcionan como un reservorio de nutrientes, por ejemplo, en ambientes pobres en nutrientes como los arrecifes de coral. En estos ecosistemas, los virus son capturados y digeridos por esponjas marinas<sup>101</sup>.

En poblaciones de bacterias, los bacteriófagos codifican toxinas y otros factores que facilitan la invasión del alga a su macro huésped. De hecho, la mayoría de bacterias patógenas humanas son ayudadas por sus fagos. Los fagos participan también en la transferencia horizontal de genes esenciales para sus huéspedes.

En las plantas, los virus pueden mejorar los impactos del estrés biótico; por ejemplo, las plantas de trébol blanco son menos atractivas para los mosquitos fúngicos cuando están infectadas con el virus del mosaico del trébol blanco; y las calabazas silvestres son menos atractivas para los escarabajos cuando están infectadas con el virus del mosaico amarillo del calabacín.

Los virus pueden también conferir tolerancia a climas extremos a determinadas plantas. En el Parque Nacional Yellowstone, las plantas que pueden sobrevivir en áreas geotérmicas, toleran las altas temperaturas del suelo solo cuando son colonizadas por un hongo que, a su vez, está infectado con un virus.

Un virus críptico del trébol blanco, previene la formación de nódulos fijadores de nitrógeno (un proceso que es costoso para las plantas) si hay suficiente nitrógeno presente en el suelo, donde la fijación microbiana del nitrógeno se hace innecesaria.

En insectos, los virus mutualistas tienen efectos positivos sobre el desarrollo, vida útil y fecundidad, junto con una mayor resistencia a ciertos métodos de control biológico. Un virus que ataca a un áfido de la manzana, induce el desarrollo de alas, lo que es importante para que el áfido pueda moverse a una nueva planta.

En mamíferos, incluidos los humanos, los virus ayudan a fortalecer el sistema inmunológico.

## **SIMBIOGÉNESIS: VIRUS ENDOGENIZADOS**

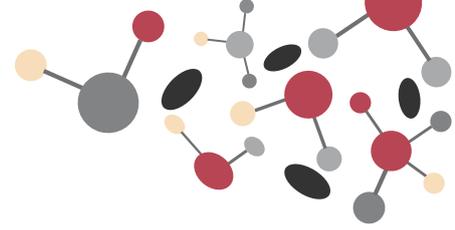
La simbiogénesis es el extremo de la simbiosis. La simbiogénesis ha sido una importante fuerza impulsora en la evolución tanto de los virus, como de sus huéspedes.

En el contexto de los virus, el término se refiere a la fusión genética de todo o parte de un genoma viral con el genoma de su huésped, o con otro virus. Los virus se convierten en parte del genoma de su huésped a través del proceso de endogenización. Esto ocurre cuando el ADN viral se integra en las células de la línea germinal del huésped, que luego puede heredarse verticalmente en la población.

Aunque la mayoría de los elementos de virus endógeno son de origen retroviral (es decir, son retrovirus endógenos), muchos no retrovirus, incluidos los virus de ARN citoplasmático, también se han encontrado en el genoma de otros seres vivos.

---

101.– Hadas y Marie (2006).



Con el avance de las tecnologías de secuenciación y bioinformática, se han descubierto elementos de virus endógeno en prácticamente todos los genomas que se han analizado.

Los elementos de virus endógeno pueden influir en múltiples facetas de la biología del huésped, incluidas las respuestas inmunitarias<sup>102</sup>.

En los mamíferos se ha asociado a los virus en procesos evolutivos muy importantes como la formación de la placenta, la que se desarrolló por un proceso de simbiogénesis. Se ha propuesto que la placentación apareció en un ancestro común de todos los mamíferos por la captura de un gene retroviral y una subsecuente endogenización durante la evolución y diversificación de los mamíferos. La fecha estimada para la formación de esta placenta primitiva es de alrededor de 150 millones de años<sup>103</sup>.

## VIRUS COMENSALES

Los primeros muestreos centrados en microscopía y los avances más recientes en tecnologías de secuenciación génica han revelado que los virus están en todas partes y abundan en todas las formas de vida y los entornos celulares. La gran mayoría de virus establecen relaciones mutualistas o de comensalismo con sus huéspedes.

A pesar de la asombrosa cantidad de virus encontrado en diversos entornos, muchas poblaciones de huéspedes no muestran signos de mortalidad inducida por virus o incluso de enfermedad, por lo que parece probable que la mayoría de los virus sean comensales, es decir, no tienen impactos negativos detectables en sus huéspedes.

En los estudios de biodiversidad de virus de plantas, se encontraron virus en miles de plantas, pero no se observaron síntomas de enfermedades que pudieran correlacionarse con la presencia de virus, a pesar de que se encontraron virus estrechamente relacionados con patógenos de cultivos. Incluso en individuos enfermos, muchos virus no pueden realmente vincularse con la enfermedad. De igual manera, en estudios hechos en el viroma humano se han encontrado muchos virus, pero pocos vínculos con enfermedades<sup>104</sup>.

La ubicuidad, diversidad y abundancia de los virus sugieren que los agentes infecciosos virales son comunes en toda la vida celular. Desde este punto de vista, los virus pueden considerarse miembros imparciales de comunidades microbianas, y la patología derivada de la infección por virus podría considerarse atípica<sup>105</sup>.

En las últimas décadas, se ha aclarado los roles dinámicos de los virus en los ciclos biogeoquímicos y ecológicos de la tierra y los océanos, y se han descubierto varios ejemplos de relaciones entre los virus y sus huéspedes, y sus dinámicas interacciones en los procesos evolutivos.

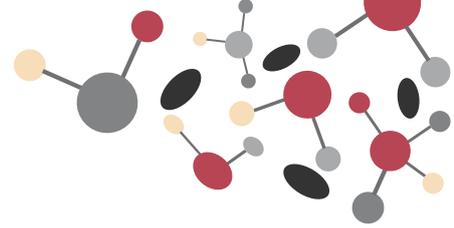
---

102.– Roossinck y Bazán (2017).

103.– Para conocer mejor este proceso de simbiogénesis de la placenta en mamíferos, se puede leer Esnault, et al. (2013).

104.– Roossinck (2011).

105.– Roossinck y Bazán (2017).



Los virus comensales, pueden ayudar a aumentar la variabilidad genética de sus huéspedes, cuando se necesitan cambios rápidos.

## LOS VIRUS COMO ANTAGONISTAS

Desde sus inicios, la virología<sup>106</sup> se ha centrado en los virus como agentes causantes de enfermedades y en la mortalidad que produce en sus huéspedes.

Aunque hay virus que pueden producir pandemias muy graves como la que vivimos con el COVID-19, y otras que se han suscitado en el pasado, los virus antagonistas han sido importantes en el desarrollo de muchos aspectos de la respuesta inmune y el control de poblaciones biológicas.

Mirar las relaciones antagónicas en el contexto de la simbiosis proporciona un marco para comprender cómo los virus pueden moldear la evolución de sus anfitriones. Dada la enorme plasticidad evolutiva de los virus y la dramática diferencia que tienen cada generación de virus con los tiempos de sus huéspedes, es difícil imaginar una coevolución sencilla en la que una entidad cambie en respuesta a su huésped en una batalla competitiva en curso. El papel de los virus antagonistas en la configuración de la evolución de sus huéspedes es mucho más complejo y los estudios experimentales son difíciles.

Por ejemplo, el sistema inmunológico adaptativo de las plantas para combatir a los virus, participan también en otras funciones que tienen las plantas para su sobrevivencia. ¿Impulsaron los virus la evolución de este sistema que tiene una influencia de tan amplio espectro, o el anfitrión adoptó estos sistemas ya establecidos para combatir virus antagónicos? o ¿fueron los virus los que impulsaron la evolución de estos sistemas? Estas son preguntas que se hacen para entender la coevolución de los virus con sus huéspedes.<sup>107</sup>

Hay dos estrategias desarrolladas por los virus antagonistas frente a sus huéspedes: en la primera, los virus atacan a sus huéspedes, estos desarrollan resistencia, los virus se hacen más infecciosos y hay un nuevo desarrollo de resistencia... en este caso, hay una coevolución direccionada entre los virus y sus huéspedes.

En el otro modelo, la población del huésped aumenta hasta que el virus toma control. La población del huésped cae, la del virus sube hasta llegar a un límite en el que ya no es viable su supervivencia y comienza a bajar, mientras que el huésped aumenta; y así sigue de manera cíclica. Aquí la evolución no es direccionada.

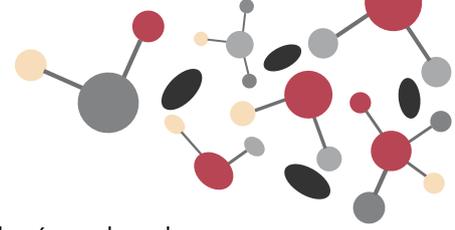
En ecosistemas marinos los virus bacteriófagos infectan diferentes poblaciones bacterianas en distintos momentos, impidiendo que las bacterias desarrollen resistencia, lo que da como resultado niveles muy altos de diversidad genética en el huésped, impulsando la diversidad del plancton<sup>108</sup>.

---

106.– El estudio de los virus.

107.– Roossinck y Bazán (2017).

108.– Avrani, et al. (2012).



Se ha reportado casos en los que el virus mata a los competidores de su huésped, y de esa manera el huésped (que puede ser una bacteria), se hace “adicta” del virus.

## En resumen

Las comunidades naturales son sistemas complejos cuyos miembros interactúan constantemente entre sí, y son el resultado de millones de años de coevolución a gran escala entre los virus y sus diversos huéspedes; produciéndose una gran variabilidad en las secuencias genéticas de los huéspedes.

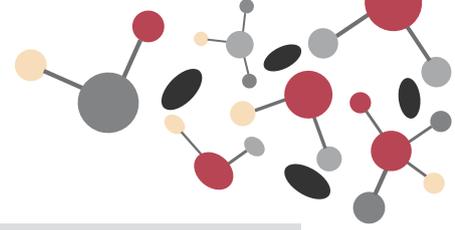
La mayoría de los virus son comensales, y aunque no hacen ni daño ni benefician a su huésped, si aumentan su repertorio genético, produciendo cambios evolutivos rápidos. Se han descrito virus mutualistas en todos los grupos de seres vivos conocidos, y juegan un papel central en la supervivencia de sus huéspedes. Los virus simbiógenos forman grandes porciones de genomas de los organismos modernos, y pueden proporcionar material genético novedoso. Los virus antagonistas son importantes en el desarrollo de respuestas inmunológicas, para el control de la población y de los ecosistemas en general.

### La naturaleza de los virus a debate

*Los virus tienen un mecanismo de supervivencia tremendamente sencillo a la par de eficaz, sin embargo, el carecer de las estructuras necesarias para realizar las funciones de la vida, ha llevado a los científicos a mantener un eterno debate sobre su naturaleza: ¿podemos considerarlos seres vivos?*

Perdónenme Homero y Virgilio por deconstruir -y ustedes por emplear la palabra deconstruir- el episodio relativo al caballo de Troya de sus magnas obras, para tratar de explicar cómo funciona un virus. Las semejanzas se presentaban tales que, desperdiciar la oportunidad, hubiera sido un motivo de reproche personal. Para ello vamos a empezar hablando de Troya, y a tratar de entender esta ciudad que un día floreció en lo que hoy es la costa de Turquía, como si de una de esas pequeñas unidades llamadas células se tratara.

Así, contemplaremos Troya como una entidad independiente, con una muralla que le protege del exterior y dentro de la cual se produce toda una serie de procesos que podemos identificar con los mecanismos que gobiernan el metabolismo celular. De este modo, así como en una célula encontraríamos diferentes orgánulos como las mitocondrias, que desempeñan la respiración celular dotándola de energía, las vacuolas que almacenan nutrientes o el aparato de Golgi que se encarga de la síntesis de subproductos innecesarios; en la ciudad de Troya tendríamos un flujo constante de alimento, energía, información, y productos de desecho que circulan entre el interior y el exterior de la polis.



En caso de que las cosas fueran bien, los troyanos podrían desarrollarse al amparo de sus murallas hasta, llegado el momento, disfrutar incluso de tales niveles de bonanza que les permitirían salir de su propia ciudad para fundar una urbe gemela; un proceso reproductivo que a nivel celular recibiría el nombre de mitosis. Por último, el ADN de nuestras células estaría representado por una serie de mandatarios que, desde el ágora de la ciudad -el núcleo de la célula- tomarían todas las decisiones que rigen la vida en la polis.

Al igual que una ciudad, de forma muy básica, así es como funciona una célula: siguiendo las pautas que caracterizan a todo ser vivo. Es decir, desempeñando los 7 procesos que diferencian a las cosas vivas de lo que no lo están, que son: la capacidad percibir estímulos, nutrirse, moverse, crecer, obtener energía, depurar desechos y reproducirse. Es por ello que podríamos imaginar, que Troya, al igual que cada una de nuestras células, es un organismo vivo. Un organismo, además, en el que ante la situación de la llegada de un invasor, adquiere un especial protagonismo su muralla, la cual podríamos identificar con la membrana que comunica el interior de la célula con su medio exterior.

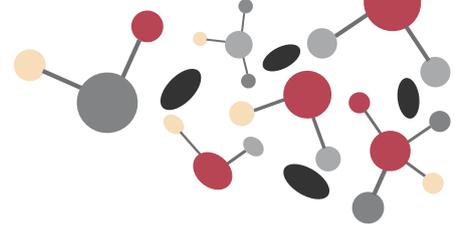
Las células que conforman tanto animales como plantas y hongos, son organismos vivos, ya que cumplen con las condiciones de la vida, las cuales se extienden por definición a otros organismos como las bacterias, las arqueas, las algas y los protozoos por cumplir con el desempeño de las funciones que enumerábamos tan solo unas líneas atrás. Sin embargo empezábamos este artículo hablando de los virus, por lo que seguramente os estéis preguntando: ¿qué pasa con ellos? ¿Es que no son los virus seres vivos?

### **¿Los virus se pueden considerar seres vivos?**

Siguiendo con nuestra analogía, un virus que se presenta a las puertas de una célula lo hace del mismo modo en que los aqueos -inspirados por Atenea u Odiseo, según las versiones- se presentaron ante las murallas de Troya con un caballo de madera. Si bien antes comparábamos la ciudad con una célula donde se produce una serie necesaria de procesos, del mismo modo podríamos comparar este caballo con un virus, pues a la par en cuanto a simpleza se refiere, se hallan los mecanismos que sirvieron a los aqueos para saquear Troya y los que sirven a los virus para invadir las células.

Los virus, al igual que aquel caballo de madera, solo desempeñan una única función, la de tratar de engañar a los troyanos para que les abran las puertas de la muralla y hacerse con el control de esta. No pueden obtener energía, alimento, crecer, producir desechos o reproducirse de manera independiente. El único propósito de su existencia es encontrar un huésped del que valerse.

Si los gobernantes de nuestras células, es decir el ADN, estaban representados por los mandatarios del ágora, un virus por el contrario solo cuenta con unas pequeñas



cadena de ADN o ARN, en este caso representadas por los soldados escondidos dentro del caballo, cuya única función, una vez dentro de la ciudad, es sustituir a los mandatarios del ágora y poner a su propia disposición toda la maquinaria de la ciudad para producir a su vez más caballos de Troya y dirigirse a la conquista de nuevas ciudades. El exterior del caballo, su estructura, representaría la membrana de los virus, llamada cápside, cuya única función es la de engañar a la membrana de las células para que le permitan el paso al interior.

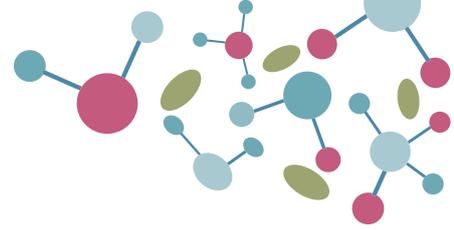
Así es, de forma muy básica, como funciona un virus, cuya única función es tratar de evadir las defensas de nuestras células para una vez en el interior parasitarla, tomar el control de la misma y emplear sus orgánulos para poner a estas a fabricar nuevos virus que a su vez infecten nuevas células. Se trata de un mecanismo de supervivencia tremendamente básico a la par de eficaz, pero que al carecer de las estructuras necesarias para realizar las funciones de la vida, ha llevado a los científicos al mantener un eterno debate sobre su naturaleza: ¿son los virus seres vivos?

El problema radica en que no pueden clasificarse dentro de ninguno de los grandes reinos en los que se clasifica la vida, por lo que son considerados por muchos científicos como meras estructuras que carecen de un metabolismo propio y que interactúan con las células verdaderamente vivas, y por lo tanto, considerados seres inertes.

Otros científicos, por el contrario, alimentan el debate, ya que pese a no metabolizar energía, crecer, ni reproducirse de forma autónoma, los virus mutan -evolucionan según otras opiniones- lo que constituye una cualidad intrínseca de la materia viva. Por otro lado, otros autores consideran a los virus, al igual que sucede con algunos tipos de bacterias, como parásitos obligados de otras células vivas, por lo que entienden a los virus como seres vivos, aunque eso sí, por su gran dependencia de otras células hospedadoras, los sitúan al borde de la fina línea de la definición de la vida.

¿Un ser vivo? ¿Un ser inerte? ¿Un muerto viviente? ¿Un zombi? El descubrimiento hace unos años de algunas cepas hasta entonces desconocidas de virus gigantes, también llamados girus, así como investigaciones más recientes sobre su origen, y teorías contrapuestas sobre su evolución, arrojan más madera al fuego del debate de la naturaleza de los virus, el cual lleva años encendido. Una pregunta cuya respuesta, se presume, tardará todavía algunos años en llegar.

**Fuente:** Héctor Rodríguez. National Geographic. 19 de marzo de 2020



# CAPÍTULO OCHO

## NUESTRO MICROBIOMA

Hasta hace poco, la naturaleza compleja y dinámica de nuestro microbioma no era completamente reconocida, debido a las limitaciones de las técnicas de cultivo microbiológico *in vitro* y de las tecnologías de secuenciación génica. A partir del Proyecto del Microbioma Humano (HMP por sus siglas en inglés), se ha iniciado un estudio del repertorio de genes microbianos y genomas (microbioma).

El papel de la microbiota asociada a la salud y la enfermedad, ha recibido una nueva apreciación debido a nuestra capacidad para cuantificar y calificar los tipos y las capacidades metabólicas y funcionales de los grupos microbianos asociados con nuestros cuerpos.

Antes de completar el proyecto de secuenciación del genoma humano, se predecía que el ser humano podría tener unos cien mil genes; pero en realidad tenemos apenas unos 20 mil genes, un número no muy diferente al de la mosca de la fruta.

Pero si expandimos la visión sobre nosotros mismos, podríamos decir que tenemos más de cien mil genes, y estos provienen de los microorganismos con los que convivimos.

Aunque se dice que tenemos 10 veces más bacterias que células humanas, nuevos estudios calculan que tenemos casi el mismo número de bacterias que de células humanas (1:1). En cuanto a los virus, se estima que tenemos alrededor de 380 billones de virus viviendo dentro de nuestro cuerpo, 10 veces más que el número de bacterias.<sup>109</sup>

Los genomas colectivos de nuestros simbioses microbianos (o microbiota) nos proporcionan rasgos que no hemos tenido que evolucionar por nuestra propia cuenta; de esa manera, si nos consideramos como un conjunto de especies microbianas y humana, nuestro panorama genético es una suma de nuestros genes incrustados y de nuestra microbiota. De igual manera, nuestras características metabólicas son una fusión de rasgos humanos y microbianos.

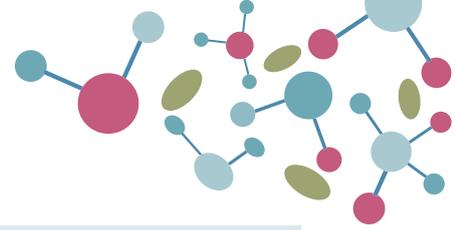
### Los virus y la evolución humana

Los humanos hemos interactuado con los virus a lo largo de toda nuestra historia evolutiva. Algunos virus han mantenido una relación íntima y de co-especiación<sup>110</sup> de larga data con los homínidos, mientras que otros los adquirimos más recientemente.

Los virus interactúan con cientos o miles de proteínas en los mamíferos. En un estudio realizado en el departamento de biología de la Universidad de Stanford se analizó

109.– Sendres, et al. (2016).

110.– La especiación es el proceso mediante el cual la población de una determinada especie, da lugar a otra población o a otras especies. Si la relación entre dos especies es muy cercana, pueden experimentar una especiación en paralelo que se la llama coespeciación. Ocurre especialmente entre un parásito y su huésped.



la adaptación en unas 1300 proteínas, que interactúan con virus seleccionados, a partir de un conjunto de 9.900 proteínas conservadas en todos los genomas de mamíferos secuenciados.

Ellos mostraron que los virus utilizan las proteínas más restringidas evolutivamente dentro de las funciones celulares con las que interactúan y que, a pesar de esta alta restricción, las proteínas que interactúan con los virus representan una alta proporción de toda la adaptación de proteínas en humanos y otros mamíferos. La adaptación es elevada en las proteínas que interactúan con los virus en todas las categorías funcionales, incluidas las funciones inmunes y no inmunes.

Los investigadores sugieren que los virus son uno de los impulsores más dominantes del cambio evolutivo en los proteomas<sup>111</sup> de mamíferos y humanos<sup>112</sup>.

¿A qué se refieren estos cambios adaptativos? En los últimos diez años, los biólogos evolutivos han descubierto una gran cantidad de mutaciones adaptativas en una amplia variedad de lugares del genoma<sup>113</sup> humano y de otros mamíferos frente a situaciones de estrés.

Cuando una población se enfrenta a un cambio ambiental fuerte, puede adaptarse debido a cambios en sus genes. La teoría generalizada es que estos cambios se generan a partir de las mutaciones y algunas de estas mutaciones, pueden ser "adaptativas". Pero estas mutaciones son puntuales, aleatorias y no explican totalmente la adaptación.

Los virus brindan una mejor explicación, ya que los virus están siempre presentes, cambian constantemente e interactúan con muchos lugares diferentes del genoma. De esa manera, los virus explicarían una parte sustancial de la adaptación total observada en los genomas de humanos y de otros mamíferos. En el caso del proteoma humano, un tercio de las mutaciones adaptativas pudieron haber ocurrido en respuesta a virus.

---

Durante la evolución, la endogenización retroviral en humanos ocurrió con suficiente frecuencia como para poblar el genoma humano con 450.000 elementos retrovirales. El genoma humano consta de casi el 50% de retrovirus endógenos de longitud completa o truncados y retroelementos relacionados. Algunos genes humanos contienen de hasta el 80% de elementos virales<sup>114</sup>.

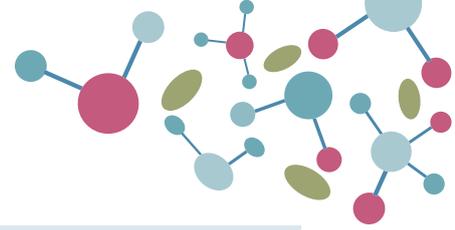
---

111.– El proteoma es el conjunto de proteínas sintetizadas por un organismo, en este caso, el ser humano. Mientras el genoma, que es el conjunto de genes que contiene un organismo vivo, es constante, el proteoma difiere de célula a célula, y experimenta cambios a través de sus interacciones bioquímicas con el genoma y el ambiente.

112.– Enard., et al (2016).

113.– El genoma es el conjunto completo de ADN en un organismo.

114.– Broecker y Moelling (2019).



Los virus probablemente han contribuido en las respuestas inmunes en humanos. También pueden haber desempeñado un papel en la pérdida de receptor para muchos agentes infecciosos.

Se han encontrado antiguas inserciones retrovirales en nuestro genoma, que se derivan de retrovirus que eran anteriormente infecciosos, y que ahora pueden ser beneficiosos.

## El microbioma en nuestro organismo

Es así como el autorretrato que emerge es que somos un 'supra-organismo humano', que incluye también a nuestro microbioma, la que influye en nuestra diversidad genética y fisiológica.

Los cambios que la sociedad industrial ha impuesto en nuestros estilos de vida y en la biosfera, están influyendo también en nuestra evolución tanto micro como microbiológica.

Nuestro microbiota influye en varios aspectos de nuestro organismo.

El microbiota es regulador del metabolismo:

- Interviene en la biodisponibilidad de los medicamentos.
- Algunos microorganismos que conviven con nosotros, ejercer la función de bio-remediación y desintoxicación de carcinógenos ingeridos.
- El metabolismo del oxalato por la microbiota se ha relacionado con la predisposición (o no) a los cálculos renales<sup>115</sup>.
- La modificación microbiana de los ácidos biliares afecta el metabolismo de los lípidos<sup>116</sup>

Además, el valor nutritivo / energético de nuestros alimentos está influenciado, en parte, por la microbiota. Por otra parte, se ha encontrado que la renovación de las células epiteliales del intestino es más lenta en animales libres de gérmenes.

La microbiota influye en la expresión de compuestos antimicrobianos en el huésped. Influye en la susceptibilidad a la colonización por enteropatógenos<sup>117</sup>. Se han demostrado correlaciones entre la incidencia de asma, y el tratamiento con antibióticos de amplio espectro durante la primera infancia, los mismos que afectan a la composición del microbioma<sup>118</sup>.

El tamaño cardíaco es más pequeño en relación al peso corporal en animales libres de gérmenes<sup>119</sup>. El mecanismo subyacente a este fenotipo aún no se ha definido, pero el fenómeno

---

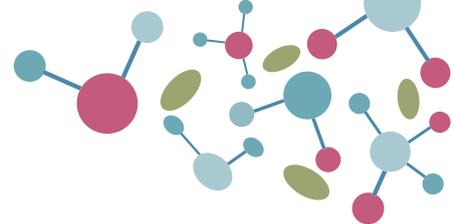
115.– Sidhu, et al. (2001)

116.– Martin, et al.(2007).

117.– Cash, et al. (2006)

118.– Kozyrskyj, et al. (2007)

119.– Wostmann, et al. (1982)



enfatisa la importancia de ampliar los estudios de cuánto de nuestra fisiología está modulada por nuestros microbiomas.

Nuestro microbioma humano, abarca todo el árbol de la vida, pues incluye arqueas, virus y eucariotas. Se ha identificado una pequeña cantidad de géneros de arqueas en el microbioma humano sano, principalmente en el intestino. El viroma humano<sup>120</sup> es muy extenso, aunque no se lo ha estudiado mucho. Dada la naturaleza variable de los virus, se espera que cada persona albergue un viroma único, compuesto principalmente por bacteriófagos. Los fagos también proporcionan un medio adicional de transferencia horizontal de genes entre bacterias, aumentando también su diversidad. Por eso, el contenido total de ADN de los microbios que habitan nuestros cuerpos, es bastante muy variable entre seres humanos, pues la mayoría de seres humanos sanos compartimos apenas un 30% de genes microbianos.

Aunque los microorganismos eucariotas más conocidos y estudiados que se encuentran dentro o sobre el cuerpo humano (principalmente hongos y protistas) son típicamente patógenos, es importante recordar que muchos de estos eucariotas, están omnipresentes inclusive en personas sanas.

Se han encontrado pocos ejemplos de relaciones mutualistas directas entre humanos y hongos. Hay algunas especies de levaduras probióticas, y otras de protozoos, que son habitantes comunes de microbiomas sanos, con una variabilidad interpersonal mayor que las bacterias<sup>121</sup>.

La microbiota del *sistema digestivo* humano es la más estudiada. Ahí habita la vasta mayoría de los microorganismos; especialmente en el colon. Las poblaciones microbianas del colon, son muy diferentes entre las personas, lo que depende de la geografía, la dieta y el estilo de vida, el medio ambiente y la cultura <sup>122</sup>.

La *microbiota intestinal* constituye un ecosistema diverso que contiene miles de especies microbianas diferentes. La microbiota comensal intestinal proporciona innumerables beneficios al huésped sano, incluyendo la resistencia a la colonización contra patógenos. Se ha descubierto que algunas bacterias comunes optimizan la digestión de los polisacáridos de la dieta humana.

Las perturbaciones a la microbiota intestinal pueden afectar negativamente al estado de salud de la persona y debilita la protección contra la colonización. Dado el uso de antibióticos a lo largo de nuestra vida, hay toda la gama de genes de resistencia a los antibióticos, tanto en bacterias patógenas como no patógenas lo que afecta negativamente a nuestra microbiota.

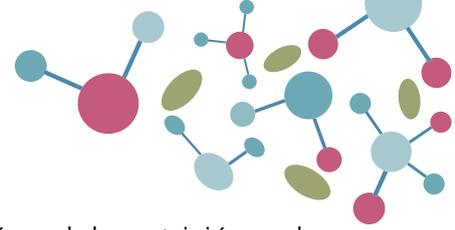
La *saliva humana*, contiene diversas comunidades bacterianas, que reflejan nuestro estado de salud, los patrones dietéticos, hábitos como el tabaquismo; y que contribuyen a la variabilidad en la percepción sensorial de los alimentos. Una función importante de la saliva es interactuar con los microorganismos que entran a la cavidad bucal. Las proteínas salivales facilitan

---

120.– El viroma humano es el conjunto de todos los virus encontrados en el organismo humano. La composición del viroma humano incluye virus que infectan células humanas, elementos antiguos derivados de virus insertados en nuestros cromosomas y bacteriófagos que infectan una amplia gama de bacterias que nos habitan.

121.– Lloyd-Price, et. al. (2016).

122.– Eckburg, et al. (2005).



la adhesión bacteriana a las superficies, la evasión de la defensa del huésped, la nutrición y el metabolismo bacteriano.

La *microbiota salival* está compuesta por bacterias indígenas que son específicas para cada persona y son estables a largo plazo. Si hay cambios estructurales en la cavidad bucal (como pérdida de dientes, gingivitis etc.), pueden darse cambios ecológicos que afecten la microbiota de la saliva. El ambiente externo también influye en las poblaciones microbianas de la saliva<sup>123</sup>.

Como ecosistema complejo, la *cavidad bucal* humana alberga miles de grupos bacterianos que interactúan entre sí, con otros microorganismos y con la cavidad en general. Es un sistema ecológico que contiene muchos sub-nichos distintos, que incluye placas dentales, surco gingival y células epiteliales en las mejillas, la lengua y los dientes. Hay una alta heterogeneidad entre la composición de las comunidades microbianas que colonizan en los diferentes ecosistemas. La saliva recoge los microorganismos de todos los nichos ecológicos de la boca humana, con estabilidad a largo plazo. Se han encontrado 68 taxones bacterianos principales que se detectan consistentemente en la saliva<sup>124</sup>.

La *piel* - el órgano más grande del cuerpo humano - también está colonizada por una microbiota diversa. Nuestra piel alberga millones de bacterias, hongos y virus que componen la microbiota cutánea. Al igual que en nuestro intestino, los microorganismos de la piel desempeñan funciones esenciales en la protección contra organismos patógenos, el fortalecimiento del sistema inmunológico y la descomposición de productos naturales.

Cuando se altera el equilibrio entre comensales y patógenos, pueden producirse enfermedades de la piel, incluso enfermedades sistémicas. Las zonas de la piel humana se pueden clasificar según sus características fisiológicas, es decir, si son sebáceas (aceitosas), húmedas o secas; cada una con su propia microbiota: los sitios sebáceos están dominados por bacterias lipófilas, mientras otras bacterias prosperan en ambientes húmedos como los codos y los pies. A diferencia de las comunidades bacterianas, la composición de las comunidades fúngicas es similares en las zonas centrales del cuerpo y los brazos (independientemente de la fisiología), que en las zonas de los pies donde son más abundantes.

Los microorganismos de la piel se han adaptado para utilizar los escasos nutrientes disponibles en la piel. Muchos microorganismos cutáneos pueden producir moléculas que inhiben la colonización de otros microorganismos o alteran su comportamiento. En un adulto sano, la microbiota cutánea permanece estable en el tiempo, a pesar de las perturbaciones ambientales, y algunas enfermedades de la piel están asociadas con un estado microbiano alterado<sup>125</sup>.

La *vagina humana* aloja diversas comunidades de microorganismos, conocidas como "flora vaginal". En un estudio hecho sobre la microbiota vaginal de encontraron 581 especies de bacterias<sup>126</sup>. Las especies más conocidas y estudiadas pertenecen el género *Lactobacillus*, que

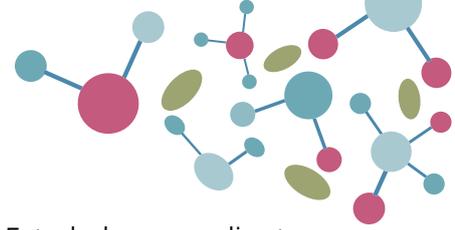
---

123.– Cruz, et al. (2017).

124.– Runa, et al (2022).

125.– Byrd., et al. (2018).

126.– Diop, et al. (2019).



protege a la mucosa del establecimiento de microorganismos patógenos. Esto lo hace mediante tres mecanismos complementarios: **a)** la adherencia específica al epitelio, que bloquea su asentamiento, **b)** la producción de compuestos antimicrobianos y **c)** la co-agregación con los patógenos, que potencia su efecto microbicida. A pesar de ello, en ocasiones se ve desplazada por microorganismos patógenos, lo que se asocia con la aparición de vaginosis bacteriana, vaginitis por *Candida spp.*, tricomoniasis y otras<sup>127</sup>.

El microbioma del *tracto respiratorio* humano es un ecosistema microbiano de múltiples reinos que habita en varios nichos a lo largo de todo el tracto, y que contribuyen a nuestra salud, estimulando el sistema inmunológico y protegiéndonos contra infecciones de patógenos. Nuestro tracto respiratorio está continuamente expuesto al ambiente externo sin barrera física (excepto cuando se cierra la laringe). Cada día inhalamos más de 8000 litros de aire; aproximadamente 10<sup>5</sup>-10<sup>7</sup> células bacterianas, y entre 10<sup>3</sup> y 1.012 esporas de hongos.

El tracto respiratorio humano consta de varios nichos: en la parte superior está la cavidad nasal, los senos paranasales, la nasofaringe, la orofaringe y la porción supraglótica de la laringe, mientras que el tracto digestivo bajo comprende la porción infraglótica de la laringe, la tráquea y los pulmones. La diversidad, complejidad y cantidad de biomasa que habita en los distintos nichos disminuye desde la zona más externa hasta los pulmones<sup>128</sup>.

Nuestra microbiota se alberga también en los *ojos*, que consiste en una comunidad relativamente pequeña, que se encuentra en la conjuntiva (el tejido que recubre la parte blanca del ojo) y la córnea. La flora que se encuentra en el párpado y en las pestañas es considerada como parte de la flora de la piel.

En el *oído*, sus distintos componentes (pabellón auricular y por el conducto auditivo, terminando en la membrana timpánica), contienen sus propios componentes microbianos<sup>129</sup>.

La microbiota de la *glándula mamaria* está formada por bacterias benéficas que acceden a la glándula a través de una ruta interna. Una vez iniciada la lactancia, los microorganismos son transferidos al intestino de los niños que son amamantados<sup>130</sup>.

Los eventos perturbadores, como la ingesta de antibióticos, alteran significativamente la ecología y el equilibrio de nuestra microbiota.

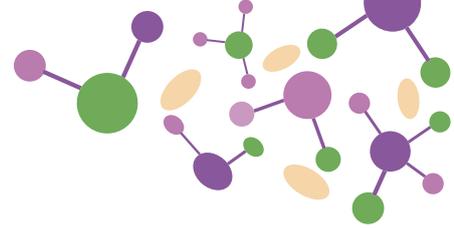
---

127.– Martín, et al. (2008).

128.– Pérez-Cobas, et al. (2023).

129.– Tovar, et al. (2013).

130.– Osorio y Umbarilla (2015).



# CAPÍTULO NUEVE

## LOS REINOS MULTICOLORES DE LAS ALGAS

La importancia de las algas radica en su gran capacidad de hacer fotosíntesis; es decir, de usar la luz solar como fuente de energía, para transformar el dióxido de carbono en alimentos, y generar oxígeno; es decir, son productoras primarias.

Las algas son un grupo de organismos que van desde especies unicelulares hasta quelpos gigantes<sup>131</sup>, que se distribuyen en dos reinos: el reino de los protistas y el reino de las plantas.

El reino protista reúne a organismos unicelulares fotosintéticos. Estas pequeñas algas conforman el fitoplancton, que son los más importantes productores primarios en los ecosistemas. Se encuentran sobre la superficie del agua. Las algas del reino de las plantas, son algas primitivas, carecen de los tejidos especializados y probablemente son el origen de las plantas más complejas como los helechos, las coníferas y las plantas con flores.

Los dos tipos de algas son extremadamente importantes en ecosistemas acuáticos, tanto de agua dulce como salada, porque impulsan las redes alimentarias y los ciclos biogeoquímicos, especialmente el ciclo del carbono.

La clasificación de las algas se basa en los tipos de reservas alimenticias que tienen, y en los pigmentos fotosintéticos que contienen, y por ello, a las algas se les clasifica por sus colores.

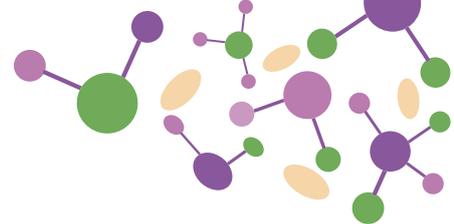
La diferencia de pigmentos fotosintéticos permite a las algas (y a las bacterias fotosintéticas), acceder a distintas longitudes de onda de luz solar: violeta, azul, verde, amarillo, naranja y rojo. La biosfera recibe radiación solar en un amplio rango de longitudes de onda, pero la mayor proporción de la energía está concentrada en el rango de luz que puede ser absorbida por los distintos tipos de clorofilas y otros pigmentos accesorios de las algas y algunas bacterias fotosintéticas, especialmente el verde.

Esta diversidad de pigmentos fotosintéticos les permite a los organismos fotosintéticos (algas y bacterias) adaptarse a distintas profundidades del océano, donde penetran distintas longitudes de onda de luz solar.

Las *algas verdes* o clorofitas, habitan aguas dulces o saladas, aunque pueden vivir en otros hábitats como en acumulaciones de nieve o sobre rocas. Contienen "clorofilas a y b", y algunas también contienen betacaroteno. Su nivel de organización va desde formas unicelulares móviles (biflageladas) o inmóviles, hasta formas filamentosas (simples o ramificadas) o laminadas con pseudotejidos. La mayoría son de tamaño microscópico, aunque algunas pueden alcanzar hasta de un metro de longitud.

---

131.— El término quelpo (kelp, en inglés) se refiere a más de 100 especies de algas pardas de gran tamaño que constituyen uno de los hábitats más productivos y diversos del planeta. Proporcionan un hábitat para la cría y alimentación de una gran diversidad de organismos marinos, hasta contribuir de manera crítica a un sentido de identidad para los pueblos indígenas y costeros que lo han utilizado durante generaciones como medicina, alimento y material, el kelp es de vital importancia para el planeta y la gente.



Las *algas pardas* son multicelulares marinas. Su talo tiene una parte fotosintética similar a una hoja y una estructura que semeja a un tallo que les ayuda a la fijación. Contienen clorofilas a y c, xantofilas y fucoxantina, lo que les da el color marrón. Estas algas son una importante fuente de alimento para comunidades humanas, sobre todo costeras.

Las *algas rojas* son marinas y tienen talos multicelulares que se encuentran principalmente en el mar, aunque hay algunas especies que son unicelulares.

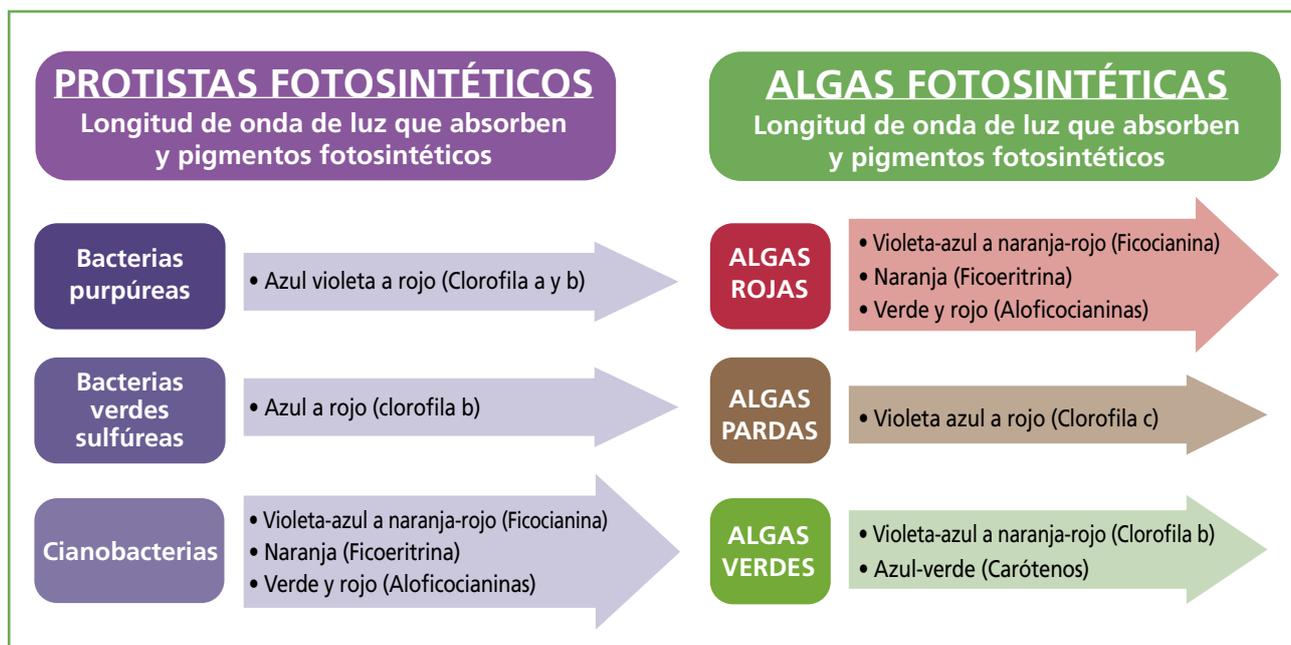


Figura 9.1. Organismos fotosintéticos y sus pigmentos  
Basada en Manrique Reol (2003)

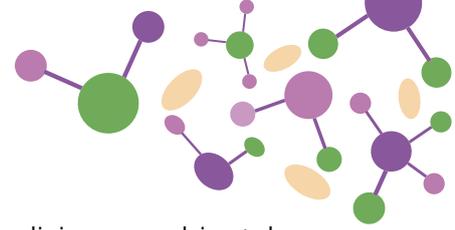
Completan el grupo las *diatomeas* y los *dinoflagelados*. Las diatomeas conforman uno de los grupos más diversos e importantes del fitoplancton y del fitobentos<sup>132</sup>; están en la base de las cadenas tróficas, son participantes fundamentales en el reciclamiento de carbono y de silicatos, pues su pared celular contiene sílice. Esta una de las características del grupo, por lo que se les conoce como "pequeños gigantes de cristal"<sup>133</sup>.

Las *diatomeas* son muy sensibles a las alteraciones físico-químicas del agua (eutrofización, cambios de salinidad, temperatura, presencia de metales pesados o acidificación), por lo que son bioindicadoras de las condiciones ambientales del medio en que se han desarrollado.

Los *dinoflagelados* son micro algas que forman parte del fitoplancton y el fitobentos. Son unicelulares, aunque pueden formar colonias. Existen dinoflagelados fotosintéticos, endosimbióticos y parásitos. Los dinoflagelados fotosintéticos, poseen pigmentos con clorofila a y c y carotenoides.

132.- El bentos son comunidades formadas por los organismos que habitan el fondo de los ecosistemas acuáticos. El fitobentos es la parte vegetal de esas comunidades.

133.- Lora Vilches, et al. (2020).



Los dinoflagelados son capaces de sobrevivir sin muchos nutrientes ni condiciones ambientales favorables. La capacidad de supervivencia más sorprendente es la relación que establecen con células animales de manera mutualista, como son los corales. Los dinoflagelados son cruciales para la supervivencia de los corales. El alga transmite nutrientes críticos a sus huéspedes, lo que ha hecho posible que los corales prosperen incluso en áreas áridas. Esta es una relación que ha durado millones de años.

El blanqueamiento y muerte de los arrecifes de coral es uno de los problemas asociados al cambio climático, y se debe a la pérdida de la relación simbiótica coral-alga, esto sucede cuando el alga, generalmente un dinoflagelado, muere o es expulsado de la simbiosis.

Algunas especies de dinoflagelados y de diatomeas son responsables de las mareas rojas y floraciones algales nocivas. Las mareas rojas son una proliferación de microalgas acuáticas que se pueden observar a simple vista como una mancha en el mar, con una coloración diferente a la normal.

Algunos dinoflagelados pueden emitir luz a través de la bioluminiscencia.

### **Bioluminiscencia: un ejemplo de simbiosis, supervivencia y comunicación en la naturaleza**

Las bacterias y dinoflagelados (que forman parte del fitoplancton) son los dos grandes grupos de microorganismos que están implicados en la bioluminiscencia acuática. Estos microorganismos producen luz, al convertir su energía química en luminosa mediante una reacción química similar a la que producen las luciérnagas; ambos usan una molécula natural llamada luciferina.

Cuando un pez nada cerca de los dinoflagelados, el movimiento estimula a estos microorganismos y crean un contorno luminoso. Millones de estos organismos unicelulares crean un hermoso efecto brillante, especialmente cuando hay poca luz de luna. El brillo del plancton suele ser azul, pero cuando es intenso, puede parecer blanco a los ojos.

La mayoría de animales del océano produce su propia luz, o alberga microorganismos que lo hace, una habilidad útil para la comunicación, encontrar presas, atraer su pareja, defenderse de sus predadores o camuflarse<sup>134</sup>.

Hacer luz es un rasgo tan útil que ha evolucionado de forma independiente al menos 40 veces, y al menos 27 veces en los peces. Ocurre más comúnmente en el océano, donde la bioluminiscencia es a menudo la única fuente de luz. En las condiciones adecuadas, se puede ver un destello bioluminiscente a cien metros de distancia.

134.– Langley (2019).

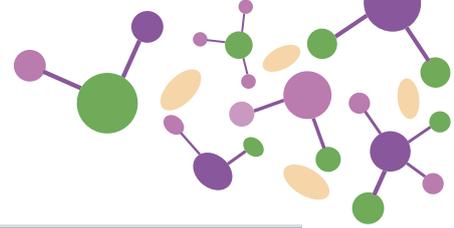


Figura 9.2 - Dinoflagelados y bioluminiscencia  
Tomado de Pérez y Portillo (2022)

La asociación peces – bacterias luminiscentes, es una relación simbiótica ancestral, donde las bacterias encuentran un hábitat para desarrollar su forma de vida, y los peces, usan la luz para una variedad de situaciones.

Los misterios de por qué y cuántos animales en las profundidades marinas emiten luz, continúan desconcertando a los científicos que estudian la evolución de este resplandor natural.

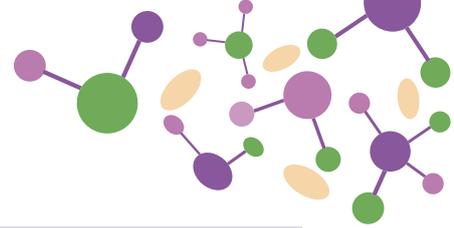
Algunas criaturas terrestres también brillan; algunos famosos, como las luciérnagas, y otros más desapercibidos, como los hongos o los escarabajos.

Los peces están dotados de 4 tipos de células cono. Los ojos de los peces les proporcionan 4 canales independientes para transmitir la información del color. Además, algunos peces ven la luz cerca del espectro ultravioleta (UV) <sup>135</sup>.

Se sabe que hay al menos 1.500 especies de peces son bioluminiscentes, incluidos tiburones y peces dragón, y los científicos descubren regularmente nuevas. Entre los más emblemáticos se encuentran los peces de aguas profundas como el rape, cuyas hembras lucen un señuelo de carne brillante que actúa como cebo para cualquier presa lo suficientemente cerca como para ser arrebatada.

El calamar hawaiano se ilumina a través de bacterias bioluminiscentes que viven en uno de sus órganos; la luminiscencia los camufla contra la luz de la luna en la superficie y elimina su sombra, ocultándolos de los depredadores.

135.– Balcome (2018).



El tiburón más pequeño del mundo, el tiburón linterna de seis pulgadas, busca su pareja a través de fotóforos (u órganos productores de luz) agrupados alrededor de sus órganos reproductivos.

Cada especie tiene un patrón de luz específico, “como una etiqueta con su nombre”, para que puedan encontrar parejas en las oscuras profundidades del océano.

El 90% de los organismos de la zona mesopelágica (entre 100 y 1000 metros), cuentan con órganos emisores de luz (fotóforos) que les sirve como faro en medio de la penumbra. Ese porcentaje es aún mayor en los organismos de la zona abisopelágica (2000 metros de profundidad), donde reina la obscuridad absoluta).

Los animales de agua dulce no brillan porque muy pocos peces bioluminiscentes pueden tolerar niveles bajos de salinidad. El único caso de bioluminiscencia en un animal de agua dulce es el caracol *Latia neritoides*, nativo de los arroyos de Nueva Zelanda, donde emite un destello brillante cuando se le molesta.

## Funciones ecológicas

Más de la mitad del oxígeno del mundo es producido por algas microscópicas.

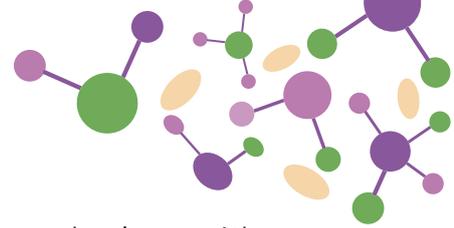
Dentro de las algas unicelulares microscópicas, se destacan las que conforman parte del fitoplancton, el principal productor de oxígeno del planeta y la fuente de alimentación más importante para muchos habitantes de los mares y otros cuerpos de agua. Sólo las diatomeas, como microorganismos autótrofos- fotosintéticos, producen el 30% del oxígeno planetario.

El fitoplancton sostiene las redes tróficas en hábitats acuáticos, pues hay pequeños animales que se alimentan de estas algas, y animales de mayores que se alimentan de éstos. Las microalgas son el alimento de los moluscos bivalvos, que sirven también para la alimentación humana. Se alimentan del fitoplancton también pequeños animales que conforman el zooplancton, que son consumidores primarios, así como las grandes ballenas oceánicas.

El fitobentos está formado tanto por micro como macro algas que viven en los sustratos de los fondos de lagos, mares y otros ecosistemas acuáticos, siendo las diatomeas el grupo más diverso y abundante. Constituyendo entre el 80-90% de la comunidad fitobentónica.

Las algas coralinas son productoras primarias bentónicas. Secretan esqueletos de carbonato de calcio, donde se asientan otros organismos. Su gran diversificación revela la capacidad de este grupo para colonizar una amplia gama de condiciones de luz, temperatura y acceso a la energía, y lo han sido a lo largo de las eras geológicas. Son colonizadoras tempranas.

Las comunidades del fitoplancton y fitobentos son cruciales para la diversidad de las comunidades de invertebrados tropicales y templados y pueden estar sujetos a cambios a medida que cambia el entorno oceánico.



Las algas más grandes proporcionan además un hábitat para peces y otros animales acuáticos. Como base de producción primaria en los cuerpos de agua dulce, como ríos, lagos, arroyos, las comunidades de algas del perifiton<sup>136</sup>, son particularmente importantes para el ciclo de nutrientes, el flujo de energía y los niveles tróficos más altos.

## Las algas en relaciones simbióticas

La simbiosis es una estrategia de supervivencia importante entre las algas. Establecen relaciones con otros organismos o complejos de organismos.

La relación simbiótica más conocida en la que participan algas son los líquenes, en el que participa un hongo, que es el elemento principal, y un alga verde o una cianobacteria. El alga o la cianobacteria aporta los nutrientes, y el hongo aporta la capacidad de adherirse al sustrato y protección, además de sales y aguas de minerales que obtiene del sustrato. Los líquenes pueden colonizar casi todos los ecosistemas que se conocen, y tienen una capacidad de adaptación muy alta<sup>137</sup>.

Una relación simbiótica novedosa, es la que establecen un alga verde con la salamandra manchada amarilla. Este es el primer y único vertebrado fotosintético conocido. Cada primavera las hembras de la salamandra pone cientos de huevos en charcos de aguas poco profundas. Los huevos se rodean grandes masas gelatinosas. Después de la deposición, las masas son penetradas por el alga verde mutualista, que ingresa en cada una de las cápsulas del huevo, donde proliferan y se agregan cerca del embrión, proporcionándole oxígeno, lo que promueve un crecimiento y desarrollo embrionario más rápido, una eclosión más sincrónica de los huevos, y les protege de infecciones bacterianas<sup>138</sup>. Cuando la salamandra abandona la etapa embrionaria, las algas comienzan su ciclo de dormancia, en forma de quistes que permanecen en animación suspendida el resto del año. Es una clásica relación de ectosimbiosis mutualista<sup>139</sup>.

Pero una de las asociaciones más fascinantes, en las que las algas juegan roles vitales son los arrecifes de coral. La relación mutuamente beneficiosa entre las algas y los corales modernos, que proporciona refugio a las algas, da color a los arrecifes de coral y suministra nutrientes a ambos organismos.

La simbiosis de los corales con las algas comenzó hace más de 210 millones de años, como lo muestran los esqueletos fosilizados de coral relacionados con algas. Aunque se reconoce que la simbiosis es importante para el éxito de los arrecifes actuales, no estaba tan claro que ese fuera el caso de los corales antiguos. Esto da idea de la importancia que tienen la relación simbiótica corales – algas, porque parece que el origen de la simbiosis corresponde a la expansión de los arrecifes de coral en general<sup>140</sup>.

---

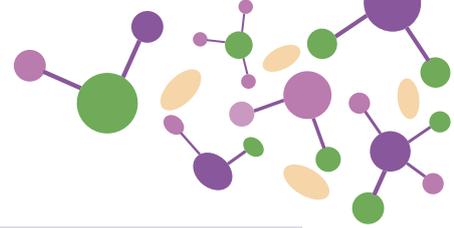
136.– El perifiton es una comunidad compuesta principalmente de algas, así como bacterias, hongos e invertebrados, la cual se encuentra en los ecosistemas de agua dulce de todo el mundo.

137.– El tema de los líquenes se desarrolla con más detalle en el capítulo 15.

138.– Graham, et al. (2014).

139.– Marshall (2013).

140.– Frankowiak, et al. (2016).



### **Bacterias fijadoras de nitrógeno se aliaron con algas unicelulares y originaron nuevas especies**

Células del grupo de las cianobacterias viven en simbiosis dentro de algas unicelulares, de mayor tamaño, y ambas intercambian nutrientes entre sí. Según los resultados de un estudio realizado por el Instituto de Ciencias del Mar, esta relación se mantiene desde hace más de 90 millones de años y desempeña un papel clave en el ciclo de nitrógeno en los océanos.

En esta relación de conveniencia, la cianobacteria aporta nitrógeno a su hospedador, mientras que el alga realiza la fotosíntesis, produce materia orgánica a partir del carbono, de la cual se puede beneficiar el simbiote.

Este es un caso de simbiosis obligatoria, que incluye la reducción de sus genes para que la cianobacteria se centre principalmente en la fijación de nitrógeno. Este tipo de simbiosis tan extrema, hace pensar que estamos ante un proceso evolutivo similar al que dio lugar a los cloroplastos en las plantas, es decir, a la formación de un orgánulo fotosintético de origen bacteriano, que se incorporó a las células vegetales.

Los investigadores creen que la simbiosis ha favorecido al desarrollo de nuevas especies a partir de un ancestro común a los hospedadores (que son las algas), así como de otro antepasado también común a los simbiotes (las cianobacterias), que se separaron hace unos 90 millones de años, una etapa donde los nutrientes en el océano eran escasos, lo que pudo haber propiciado el establecimiento de esta relación simbiótica entre el alga y la cianobacteria. La simbiosis fue beneficiosa para el alga, porque la cianobacteria le proporcionaba los nutrientes que necesitaba<sup>141</sup>.

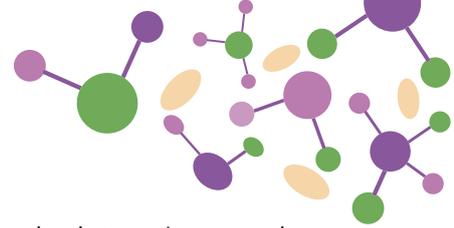
### **Factores que afectan a las comunidades de algas**

La *pesca de arrastre* desorganiza y empobrecen las comunidades bentónicas, incluidas las poblaciones de algas, siendo este uno de los mayores problemas ambientales en los mares. La pesca con redes de arrastre es la que más genera efectos perjudiciales en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. El deterioro del ambiente físico en los fondos marinos y el incremento de la turbidez promovido por la operación de las redes de arrastre, reduce crónicamente su capacidad fotosintética.

Hay un efecto negativo inmediato por la remoción mecánica de la biomasa algal, lo cual puede generar un cambio rápido en la composición de especies de algas, favoreciendo a corto plazo a las especies de rápida colonización o de ciclos de vida corto. El daño parcial a los talos y su fragmentación, pueden tener un menor efecto a mediano plazo porque las macroalgas pueden

---

141.– Cornejo-Castillo, et al. (2016).



recuperarse rápidamente, pero los impactos a largo plazo son más difíciles de determinar por la falta de estudios, especialmente en mares tropicales<sup>142</sup>.

La *minería subterránea* ha provocado que decenas de miles de kilómetros de arroyos y otras fuentes de agua en todo el mundo se están degradando por las cargas ácidas, altas concentraciones de metales y hábitat alterado causado por el drenaje ácido de minas subterráneas y de superficie, abandonadas.

Se está debatiendo en espacios multilaterales la posibilidad de ampliar la frontera minera hacia el lecho marino en mares internacionales, donde hay grandes cantidades minerales útiles para la transición energética. De concretarse, se pondría en riesgo las comunidades marinas, incluidas las poblaciones de algas, con graves impactos en la estabilidad ambiental global.

Estos factores estresantes simplifican los ecosistemas, y afectan a la diversidad de especies y cantidad de individuos en las comunidades de algas y sus roles funcionales en los ecosistemas fluviales (la productividad primaria y la absorción y retención de nutrientes, incluido el CO<sub>2</sub>).

La *eutrofización* es el proceso de contaminación más importante de las aguas en lagos, balsas, ríos, embalses, etc. Es un proceso provocado por el exceso de nutrientes en el agua, principalmente nitrógeno y fósforo. La producción global de fósforo ha aumentado 18 veces desde 1940, y la de nitrógeno creció más de seis veces. El flujo anual de fósforo a los sistemas acuáticos se ha triplicado, mientras que el flujo de nitrógeno se ha duplicado.

El *exceso de nutrientes* puede alterar dramáticamente las redes alimenticias en lagos, ríos y ecosistemas costeros, cuyos sistemas terminan dominados por el fitoplancton. La producción de microalgas y macrófitas bentónicas disminuye en el agua, lo que puede ser finalmente crítico para la supervivencia de los peces.

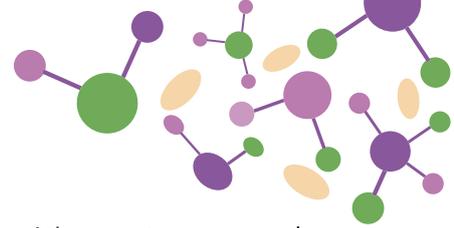
Aunque las algas y las plantas acuáticas dependen de estos nutrientes para su crecimiento natural, las cantidades excesivas de estos elementos en el agua tienden a desencadenar un crecimiento extremo. En los cuerpos de agua, la eutrofización produce pérdida de biodiversidad y promueve la proliferación de floraciones de algas nocivas; aumenta las emisiones de metano y óxido nitroso que generar efecto invernadero, contribuyendo al cambio climático global.

Cuando el dióxido de carbono atmosférico (CO<sub>2</sub>) se disuelve en el mar, el agua se vuelve más ácida. La *acidificación de los océanos*, ha puesto en peligro a las algas bentónicas, por la vulnerabilidad de sus esqueletos de calcita, lo que interrumpe las múltiples funciones ecológicas que cumplen en los ecosistemas bentónicos.

La acidificación de los océanos representa una de las amenazas a largo plazo más graves para los ecosistemas de arrecifes de coral, un problema que continuará, aun cuando se den pasos positivos para reducir el CO<sub>2</sub> atmosférico. La acidificación de los océanos afecta el crecimiento de los corales y las algas coralinas. Hay un proceso de erosión química del sustrato del arrecife, lo que también afecta significativamente a las comunidades de peces que forman parte del ecosistema en su conjunto.

---

142.– Flórez-Leiva, et al. (2007).



El *cambio climático*, y su incidencia en que haya cada vez más eventos climáticos extremos, y el fenómeno de El Niño (ENSO), afecta a los bosques de algas y los arrecifes de coral, produciéndose alteraciones en su estructura, en la densidad de sus poblaciones y en la cobertura que pueden alcanzar estos ecosistemas.

Si los eventos ENSO y otros relacionados con las crisis climáticas, aumentan y se hacen más severos, podría afectarse la distribución geográfica de estas especies, disminuir su fertilidad y éxito reproductivo, y afectar en las etapas iniciales del desarrollo de las algas.

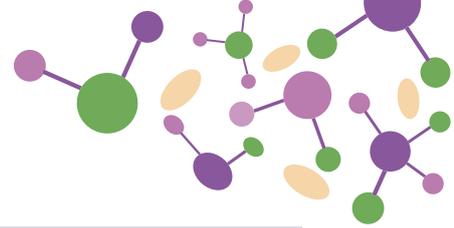
Dentro del conjunto de soluciones tecnológicas para enfrentar el cambio climático sin afectar el uso de combustibles fósiles y el modelo de desarrollo imperante, se propone un conjunto de tecnologías llamadas *geoingeniería*. Una de las propuestas desde la geoingeniería se centra en reducir la cantidad de gases invernaderos en la atmósfera, especialmente el CO<sub>2</sub> a través de manipulan especies y ecosistemas para crear nuevos y más eficientes “sumideros” de carbono. Una de esas técnicas es la fertilización del mar. Esto se hace añadiendo grandes cantidades de nutrientes al agua de los océanos (nanopartículas de hierro), para estimular el crecimiento del fitoplancton en un intento por promover la captura de carbono en las aguas profundas. La fertilización en el mar puede tener efectos negativos en todas las redes tróficas.

### **Los eventos climáticos extremos afectan la bioquímica de los tapetes microbianos costeros**

Las variaciones meteorológicas extremas y el aumento del nivel del mar son una de las primeras manifestaciones de la crisis climática que vivimos, y afectan particularmente a los entornos marino - costeros, porque son particularmente vulnerables a estos eventos climáticos.

Al estar en la interfaz de la tierra, el océano y la atmósfera, los entornos costeros se ven directamente afectados por el aumento del nivel del mar, el clima extremo -incluyendo los cambios en la temperatura- y la química del aire y del océano. Algunos ecosistemas costeros, por ejemplo, los arrecifes de coral y las marismas, ya están sufriendo pérdidas devastadoras en extensión y biodiversidad, mientras que otros, como los bosques de manglares, están mitigando los impactos del cambio climático, al mejorar la estabilización de la tierra e incorporar el carbono atmosférico a su metabolismo.

Un ecosistema predominantemente microbiano, que enfrenta los desafíos del cambio climático, son los tapetes microbianos fotosintéticos, que a menudo se encuentran en estrecha asociación con los manglares, y se cree que desempeñan un papel importante en la disponibilidad de nutrientes en sedimentos poco profundos. Estos



tapetes microbianos fotosintéticos son ensamblajes de microbios que forman estructuras macroscópicas en capas. Su estructura está compuesta comúnmente por cianobacterias filamentosas.

Dentro de un tapete, hay una red compleja con distintos nichos: uno que recibe la luz solar directa en las capas superficiales; otro que se encuentra en el subsuelo, que sustenta una amplia gama de organismos anaeróbicos, que participan en diferentes ciclos biogeoquímicos.

Estos ecosistemas han sido componentes importantes de la biosfera desde mucho antes del surgimiento de plantas y animales en el Planeta. Su historia está registrada en los vestigios mineralizados preservados en rocas sedimentarias antiguas. Hay además una diversidad morfológica entre los distintos tapetes microbianos. Estos pueden ser planos, en forma de ampollas o poligonales. Las texturas de esteras conservadas en el registro fósil brindan pistas sobre los antiguos ecosistemas microbianos.

Un estudio hecho en Little Ambergris Cay en las islas Turks y Caicos evaluó el impacto del huracán Irma (de categoría 5)<sup>143</sup> en los tapetes microbianos y en el ciclo de nutrientes. La pared del ojo del huracán transitó la isla en septiembre de 2017.

Los investigadores encontraron que, aunque un hubo crecimiento robusto de una nueva capa en el tapete microbiano seis meses después del huracán, se había dado una afectación notable en su biogeoquímica, incluso cuando las capas permanecieron intactas, debido al efecto del huracán.

Lo más notable es que no había un olor perceptible a sulfuro (que puede detectarse por el olfato en cantidades muy bajas). El olor a sulfuro era una característica omnipresente en los tapetes antes del huracán, lo que fue confirmado por exámenes químicos posteriores.

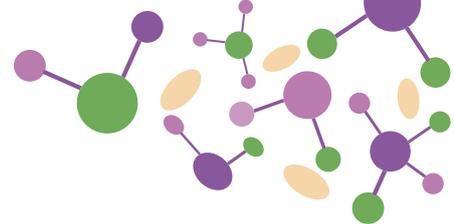
Sólo en 2019 se obtuvo un perfil de sulfuro similar a la línea de base previa al huracán. Estas observaciones sugieren que el impacto del huracán interrumpió temporalmente el ciclo del azufre dentro de los tapetes.

El ciclo del azufre tiene conexiones importantes con el potencial de almacenamiento de carbono de los ecosistemas de manglares. Estos bosques son excepcionalmente importantes en el almacenamiento global de carbono.

Las reacciones entre los sulfuros disueltos y la materia orgánica, disminuyen la conservación de la materia orgánica. Esto fue lo que ocurrió en los tapetes microbianos de Little Ambergris.

---

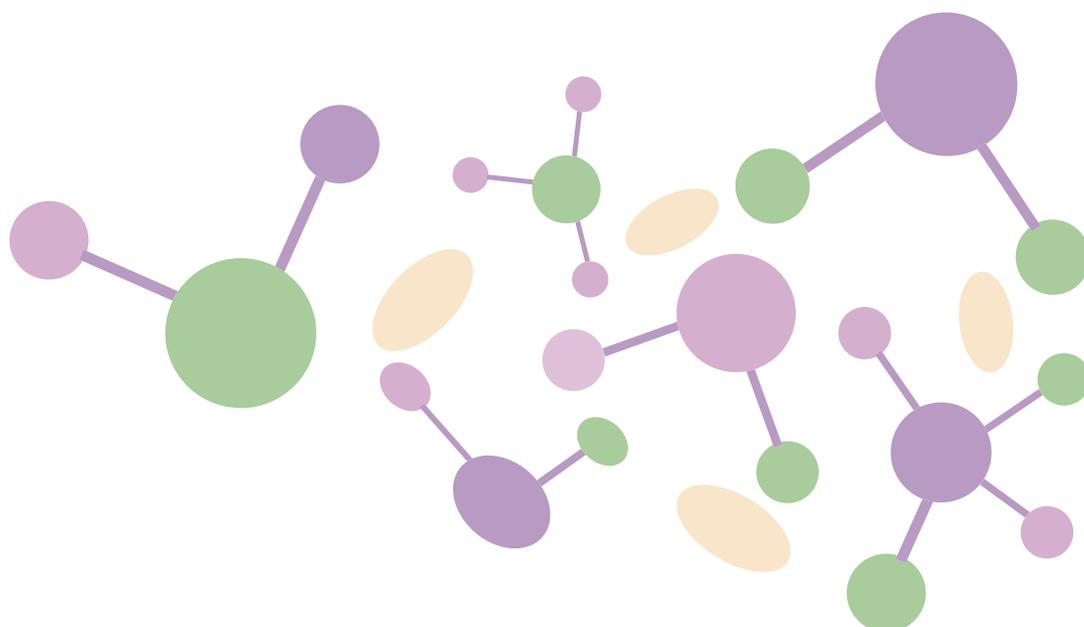
143.– Son los más fuertes.

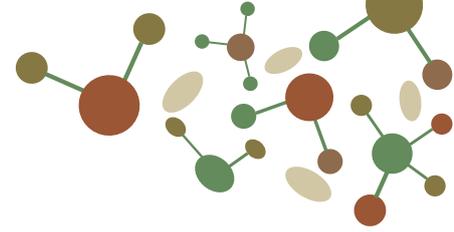


Aunque el ciclo del azufre en el tapete microbiano finalmente se recuperó del impacto del huracán, la perturbación observada probablemente tenga consecuencias en el almacenamiento de carbono a largo plazo.

Con el aumento de eventos climáticos extremos debido al cambio climático, estas perturbaciones pueden tener efectos negativos en el ciclo de carbono en los ecosistemas de manglares y los tapetes microbianos.

**Fuente:** Lingappa U.F. et al. (2022). Early impacts of climate change on a coastal marine microbial mat ecosystem. *Science Advances* 8 (21).





# CAPÍTULO DIEZ

## MICROORGANISMOS EN ENTORNOS ACUÁTICOS MESOFÓTICOS

Los ecosistemas de coral mesofóticos son comunidades de arrecifes que se encuentran a profundidades intermedias (30 a 200 m) de la zona fótica<sup>144</sup> en las que están presentes corales dependientes de la luz (zooxantelados<sup>145</sup>), corales duros, macroalgas y esponjas. Estos ecosistemas se encuentran típicamente a lo largo de los taludes insulares y continentales, así como en la cima de los montes submarinos.

Los ecosistemas de coral mesofóticos son frecuentes lo que sugiere que pueden desempeñar un papel crítico en la conectividad/continuidad de los ambientes de los arrecifes de coral<sup>146</sup>.

Hay una gran diversidad de grupos de microorganismos que forman parte de los ecosistemas mesofóticos, aunque muy poco investigada por la ciencia. Las algas que crecen en arrecifes mesofóticos reciben suficiente luz solar para que puedan crecer y realicen la fotosíntesis. Los microorganismos son una parte clave de la biología de corales, esponjas y algas. Estas plantas e invertebrados son en realidad holobiontes: meta-organismos compuestos por el huésped macroscópico, algas simbiotas (zooxantelas), bacterias, arqueas, hongos y virus<sup>147</sup>.

### Protistas

Los *dinoflagelados* son zooxantelas asociadas simbióticamente con esponjas, macroalgas y corales. Las zooxantelas viven dentro del tejido de su huésped. Las zooxantelas proporcionan carbohidratos al coral o las esponjas, a través de la fotosíntesis. Esta asociación simbiótica permite que el coral dirija los recursos hacia el crecimiento y construya su esqueleto de carbonato de calcio. El huésped a cambio, proporciona a las zooxantelas nutrientes y un entorno protegido.

Se han identificado zooxantelas en varios diferentes tipos de coral, y parecen estar adaptados a diferentes niveles de irradiancia y temperatura que son independientes de la tolerancia que tengan sus huéspedes. Se debate cuán flexible es la asociación entre corales y zooxantelas, porque algunas especies de corales pueden albergar más de un tipo de zooxantelas, mientras que otras especies de coral, parecen estar restringidas a tipos específicos de zooxantelas.

Muchas esponjas marinas albergan comunidades microbianas densas y diversas de considerable importancia ecológica. Cumplen pasos claves en el ciclo del nitrógeno, como la desnitrificación y la oxidación anaeróbica de amonio a través de la asociación de las esponjas con diversas bacterias<sup>148</sup>.

---

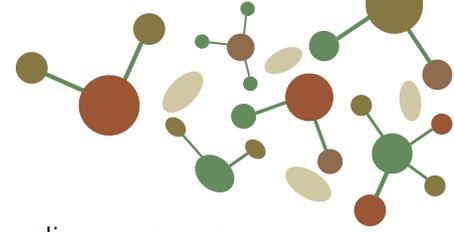
144.– Es la zona hasta donde penetra la luz solar. Su profundidad es muy variable: puede terminar a sólo unos decímetros de la superficie en aguas muy turbias de ríos y pantanos, o a los 200 m, en las regiones tropicales de los océanos con aguas transparentes. La profundidad fótica o nivel fótico es la profundidad con intensidades de luz del 1%.

145.– Las zooxantelas son organismos endosimbiontes de varias especies de animales marinos y dinoflagelados y en menor grado con diatomeas.

146.– Olso y Kellogg (2010).

147.– Armstrong, Rogerson y Leftley (2000).

148.– Webster y Taylor (2012).



Se han detectado poblaciones de organismos protistas en ecosistemas coralinos, y parece que no tienen un efecto dañino sobre los corales. Se cree que los corales pueden consumir a los protistas o beneficiarse indirectamente de sus capacidades bioquímicas, como la producción de carotenoides o ácidos grasos poliinsaturados<sup>149</sup>. Sin embargo, se ha determinado que un protista ciliado era patógeno para 24 especies de corales del Indo-Pacífico<sup>150</sup>

Varios estudios han documentado la presencia de *protistas heterótrofos*, amebas desnudas y diatomeas en especies de macroalgas de aguas poco profundas, pero no se ha documentado información sobre la presencia de estos organismos en macroalgas mesofóticas; sin embargo, debido a que algunas de estas especies de algas hospedantes están presentes en profundidades mesofóticas, es probable que estas asociaciones se mantengan en estos ecosistemas.

Se han reportado numerosas *diatomeas* en esponjas marinas en profundidades mesofóticas, y estas asociaciones parecen ser más comunes en las regiones polares. Hay diatomeas que son parásitas en esponjas recolectadas de 100 a 120 m de profundidad en el Mar de Ross en la Antártida, donde las diatomeas consumen carbohidratos producidos por la esponja huésped.

## Hongos

Desde mediados del siglo XIX se conoce que los hongos están asociados con los corales y se han detectado en corales de aguas poco profundas. La mayoría de estudios se refieren a hifas de hongos endolíticos no clasificadas observadas por microscopía u observaciones indirectas basadas en estudios metagenómicos.

Aunque la mayoría de los informes sobre especies de corales tropicales sugieren que los hongos se comportan como patógenos, se han observado hongos en corales sanos, lo que significa que actúan como comensales, o que los corales son capaces de mantener a estos patógenos bajo control.

La mayoría de estudios hechos sobre hongos asociados con macroalgas, reportan que éstos producen lesiones. Una respuesta a estas infecciones puede explicar la presencia de compuestos antimicóticos en algas. Se han encontrado también hongos epífitos de algas.

Se han aislado una gran diversidad de hongos en esponjas de aguas poco profundas. Parece que las esponjas sustentan comunidades de hongos de distintas especies dependiendo de la columna de agua ambiental.

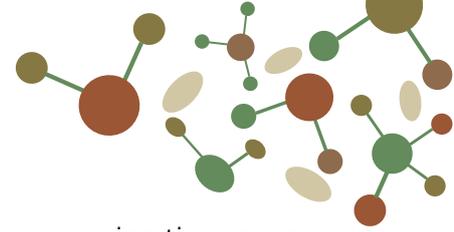
## Bacterias

Existen comunidades bacterianas específicas asociadas con los *corales*. Las cianobacterias son de particular interés en profundidades mesofóticas porque la disminución de la fotosíntesis aumenta la capacidad de estas bacterias para fijar nitrógeno; pero hasta el momento, una cuarta parte de la comunidad bacteriana asociada a los corales está formada por organismos desconocidos.

---

149.– Kramarsky-Winter, et al. (2006).

150.– Antonius y Lipscomb (2001).



Las bacterias asociadas con *esponjas* son increíblemente diversas. Las esponjas tienen un grupo “central” de bacterias asociadas de entre el 20% y el 50 %, y el resto de la comunidad bacteriana puede estar influenciado por factores bióticos y abióticos; pero hay muy pocos estudios que han examinado esponjas y sus asociados bacterianos que viven entre 30 y 200m de profundidad.

Las *macroalgas* tienen comunidades bacterianas conservadas y potencialmente específicas para cada especie, y que son distintas del agua circundante. Se han documentado cambios estacionales, tanto en el número de bacterias como en la riqueza de especies. Se ha descubierto que diferentes comunidades bacterianas están asociadas con diferentes partes de las algas, por ejemplo, son diferentes las bacterias de la fronde, el rizoide y el estipe.

## Arqueas

Las arqueas están comúnmente asociadas con *corales* zooxantelados, pero no son especie específicas como las bacterias asociadas a los corales. Sin embargo, existen tipos similares de arqueas en corales geográficamente distantes de múltiples especies, lo que indica que hay un grupo de arqueas que son “específicos de los corales”<sup>151</sup>.

La mayoría de las arqueas asociadas a *esponjas*, independientemente de la profundidad a la que se encuentre la esponja huésped, muestra la existencia de asociaciones específicas entre esponjas y arqueas.

## Virus

Se sabe que los virus son patógenos de muchos organismos marinos, pero su papel como simbioses ha recibido muy poca atención; esto a pesar de que se ha descubierto que varios virus que confieren beneficios a un conjunto de huéspedes marinos taxonómicamente diversos, entre ellos corales, esponjas y macroalgas.

Los virus asociados con los *corales* tienen múltiples objetivos de huésped: bacterias, arqueas, zooxantelas, hongos y el animal coralino.

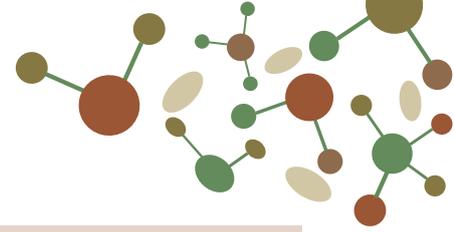
Los virus también pueden actuar como agentes de la evolución, principalmente a través de la transferencia lateral de genes. Este es un campo que avanza rápidamente en la microbiología de los corales, pero es algo que aún no se ha abordado en las *esponjas*<sup>152</sup>.

Teniendo en cuenta la gran cantidad de huéspedes potenciales para los virus en las esponjas, se requiere más investigación para explorar la función viral, ya que esto podría ser de importancia fundamental para comprender la ecología y la evolución de las simbiosis de estos invertebrados.

---

151.– Siboni, Sivan y Kushmaro (2008).

152.– Webster y Taylor (2012).



En Chile, en Rapa Nui y las Cordillera Salas y Gómez<sup>153</sup>, se han observado organismos bentónicos dependientes de la luz hasta ~280 m, y con la presencia de corales zooxantelados formando ecosistemas de coral mesofóticos a profundidades de entre 30 y 280 metros.



Fuente: Easton, et al. (2019).

Los ecosistemas están dominados por algas coralinas crustosas con parches ocasionales de rodolitos<sup>154</sup>, con una biodiversidad poco conocida. Los primeros informes muestran que hay tanto especies de amplia distribución en el Pacífico, como posibles nuevas especies de peces y equinodermos.

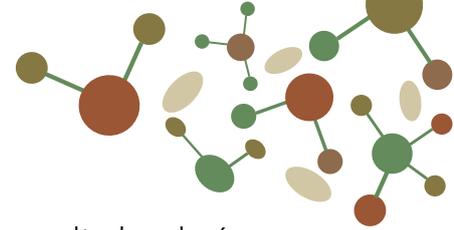
## Factores ambientales que influyen en las comunidades de corales, esponjas y macro algas

*Irradiancia.* - Se ha demostrado que la cantidad de irradiancia<sup>155</sup> afecta tanto a las comunidades microbianas asociadas tanto con los corales como con las esponjas. Una irradiancia más baja disminuye la tasa de fotosíntesis, lo que aumenta la capacidad de fijación de nitrógeno a medida

153.- Las dorsales de Salas y Gómez y Nazca, frente a las costas de Chile, comprenden más de 110 montes submarinos y se extienden por sobre 2.900 kilómetros.

154.- Los rodolitos son estructuras libres compuestas por una o varias especies de algas rojas coralinas y otros organismos incrustantes como briozoarios, foraminíferos, gasterópodos, etc.

155.- Irradiancia es la cantidad de energía solar que incide en un área.



que la enzima nitrogenasa<sup>156</sup> se inactiva en presencia de oxígeno. Como resultado, el número de colonias que contienen cianobacterias simbióticas aumenta con la profundidad.

También se ha demostrado que las esponjas apoyan a sus asociados fotosintéticos, cuyas poblaciones se ven afectadas negativamente por una disminución de la irradiancia, por ejemplo, por una disminución de las concentraciones de clorofila a.

*Temperatura de agua.*- El papel de la temperatura en el blanqueamiento de los corales ha sido bien establecido. El blanqueamiento da como resultado un cambio taxonómico y funcional en las comunidades bacteriana asociada a los corales.

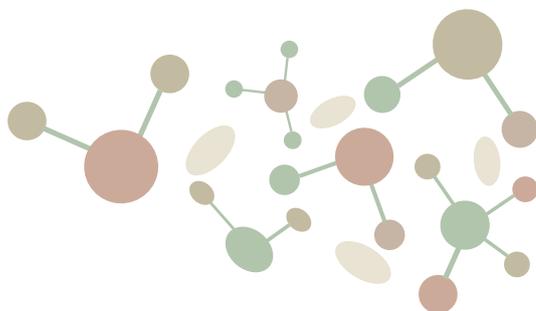
Las comunidades microbianas asociadas a las esponjas también se alteran por los cambios en la temperatura del agua. A mayor profundidad en los ambientes mesofóticos, se mitiga en cierta medida su exposición a los aumentos de temperatura de la superficie. Se espera que se observen cambios similares en la comunidad microbiana y protista en respuesta a temperaturas más altas.

*Nutrientes.*- Las masas de agua donde la temperatura sufre una bajada dramática, poseen concentraciones más altas de nitrógeno y fósforo inorgánicos biológicamente disponibles, que las aguas cálidas poco profundas. El afloramiento de esta agua fría y rica en nutrientes puede proporcionar nutrientes a ecosistemas de aguas poco profundas que de otro modo estarían relativamente agotados en nutrientes.

Las concentraciones de picoplancton y bacterias heterótrofas en la columna de agua aumentan con la profundidad<sup>157</sup> y sirven como principal recurso alimentario para las esponjas. Como resultado, las esponjas de aguas profundas demuestran una tasa de crecimiento más alta que sus contrapartes de aguas poco profundas.

El aumento de la biomasa de esponjas proporciona un hábitat adicional para los microorganismos asociados.

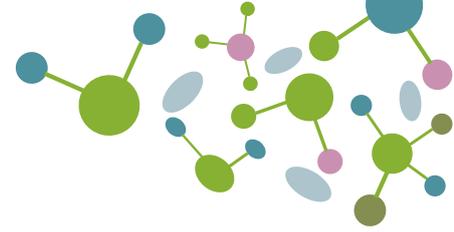
Las mayores concentraciones de nitrógeno y fósforo disponibles en el agua ambiental probablemente promueven el crecimiento de una comunidad microbiana diversa en las superficies de las algas.



---

156.- Las nitrogenasas son enzimas que convierte el nitrógeno en amoníaco, fácilmente asimilable por las plantas.

157.- Lesser (2006).



# CAPÍTULO ONCE

## LA UBICUIDAD DE LOS PROTOZOOS

Los protozoos son los organismos no fotosintéticos más abundantes del Planeta. Los “protozoos” no son un taxón filogenético formal, pero se utilizan libremente para describir diversos organismos eucariotas unicelulares microscópicos, con un estilo de vida mayoritariamente heterótrofo.

Los protozoos se encuentran prácticamente en todos los ambientes húmedos de la Tierra, incluido el agua dulce y marina, el suelo, los ambientes extremos y los fluidos de plantas y animales. Pueden ser de vida libre, parásitos o simbióticos, o pueden hacer una transición entre estos estilos de vida. Para persistir en condiciones estresantes, algunas especies pueden formar quistes o esporas latentes. Estas estructuras también permiten a los protistas sobrevivir al transporte pasivo de un lugar a otro.

Los Protozoos son considerados un sub-reino de los Protista. Su estructura interna es relativamente compleja en las que se desarrollan todas sus complejas actividades metabólicas de alimentación, locomoción e intercambio de material genético. Algunas especies tienen estructuras para la propulsión u otros tipos de movimiento como pseudópodos y cilios y flagelos.

La ciencia ha descrito más de 50.000 especies de protozoos, la mayoría son organismos de vida libre, aunque algunos mantienen relaciones simbióticas con otras especies de protozoos, con musgos, y otros organismos. Algunas de estas relaciones pueden ser como comensales, mientras que en otros casos, los protozoos son parásitos que pueden producir enfermedades, o no. Todos los protozoos parásitos requieren sustancias orgánicas preformadas, es decir, la nutrición es holozoica<sup>158</sup> como en los animales superiores.

El registro fósil en forma de conchas en rocas sedimentarias muestra que los protozoos estuvieron presentes en la era Precámbrica.

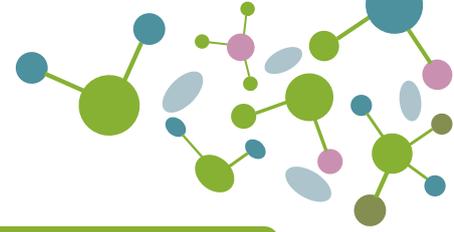
### Tipos de protozoos

La clasificación de los protozoos ha sido difícil, pues esta se ha hecho desde un punto de vista morfológico, pero estudios moleculares muestran que las semejanzas morfológicas no se corresponden con un parentesco filogenético.

Además, se ha incluido en el grupo de los protozoos a grupos de organismos que antes eran clasificados como hongos. Este es el caso de los oomicetes o conocidos también como hongos de agua, que en su mayoría se alimentan de restos de organismos muertos y se desarrollan en ambientes de agua dulce o suelos muy húmedos; aunque hay formas parásitas como la fitoftora que produce una enfermedad muy grave en la papa.

---

158.– La nutrición holozoica es un tipo de nutrición heterótrofa que se caracteriza por la internalización (ingestión) y procesamiento interno de líquidos o partículas sólidas de alimentos. Los protozoos, como las amebas, y la mayoría de los animales de vida libre exhiben este tipo de nutrición.



## ALGUNAS MORFOLOGÍAS DE LOS PROTOZOOS



Figura 11.1  
Morfología de algunos tipos de protozoos

El grupo más grande de protozoos son las foraminíferas, que habitan ambientes marinos, especialmente en el bentos.

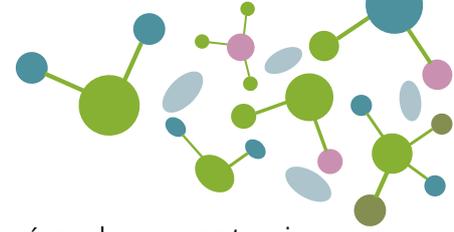
### Reproducción y fisiología

Desde el punto de vista de la complejidad funcional y fisiológica, un protozoo se parece más a un animal que a una sola célula, pues sus orgánulos cumplen funciones similares a los órganos de los animales superiores.

Las etapas de los protozoos parásitos que se alimentan y multiplican activamente con frecuencia se denominan trofozoítos. Los quistes son estadios inactivos de los protozoos, y cuentan con una membrana protectora o pared engrosada. Los quistes de protozoos que deben sobrevivir fuera del huésped suelen tener paredes más resistentes que los quistes que se forman en los tejidos.

La forma de reproducción más común entre los protozoos es la fisión binaria. Hay diversas formas de división asexual múltiple entre las especies de protozoos. Hay además reproducción sexual en algunos grupos. Por ejemplo, los protistas Apicomplexa<sup>159</sup> tienen un ciclo vital complejo, que

159.— Es un extenso grupo protistas caracterizado por la presencia de un orgánulo único denominado complejo apical. Todos son parásitos de animales y forman esporas.



incluye reproducción asexual y sexual. Este empieza cuando uno de sus huéspedes se contamina ingiriendo quistes, que se dividen para producir los esporozoitos que entran en sus células. Eventualmente las células revientan, liberando merozoitos que infectan nuevas células. Esto puede ocurrir varias veces, hasta que se producen gametocitos, que dan lugar a los gametos, que se fusionan para crear nuevos quistes. Estos organismos se reproducen sexualmente bajo condiciones de estrés, como cuando ocurre la transferencia a un nuevo huésped.

Muchos Apicomplexa tiene más de un huésped. Se cree que se originaron a partir de los protozoos fotosintéticos dinoflagelados, cuyos antepasados desarrollaron la capacidad de invadir las células intestinales de sus depredadores y que perdieron posteriormente las funciones fotosintéticas. Hay algunas especies de dinoflagelados que invaden los cuerpos de las medusas y mantienen su capacidad fotosintética, pues los órganos de las medusas son casi transparentes, y la luz puede entrar fácilmente.

Durante su ciclo de vida, un protozoo generalmente pasa por varias etapas que difieren en estructura y actividad. Hay una etapa activa, de alimentación y de multiplicación en la mayoría de los protozoos. En especies parásitas esta es la etapa generalmente está asociada con la patogénesis. Dentro de los complejos ciclos de vida de los protozoos, algunos protozoos forman quistes que contienen una o más formas infecciosas. La multiplicación en algunas especies tiene lugar en los quistes, y a partir de ahí se liberan más de un organismo.

Todos los protozoos necesitan materiales orgánicos para su nutrición. Los protozoos de vida libre se alimentan por fagocitosis, que es una forma de alimentación que consiste en encerrar la presa dentro de una vacuola, donde tiene lugar digestión. Los restos de la digestión son excretados al ambiente.

Los protozoos fagotróficos son capaces de consumir grandes cantidades de presas cada día, a menudo varias veces su propio peso corporal. Los flagelados heterótrofos más pequeños tal vez sólo sean superados por las bacterias heterótrofas en la velocidad a la que pueden procesar el material alimenticio<sup>160</sup>.

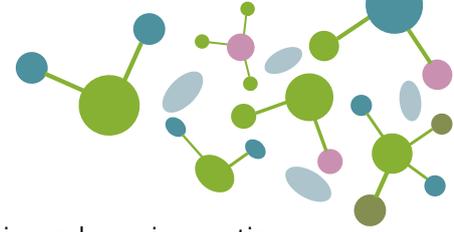
Los protozoos planctónicos marinos pueden ser herbívoros, carnívoros u omnívoros y pueden ingerir presas tan grandes o incluso más grandes que ellos mismos. El pastoreo de los protozoos directamente sobre organismos fotosintéticos es particularmente importante donde las algas y cianobacterias pequeñas dominan la biomasa de fitoplancton<sup>161</sup>.

Las amebas engullen partículas o gotitas de alimentos a través de una especie de boca temporal, realizan la digestión y absorción en una vacuola alimentaria y expulsan las sustancias de desecho. Muchos protozoos tienen una boca permanente, a través de la cual pasa el alimento ingerido para quedar encerrado en vacuolas alimentarias. Otras extraen un líquido a través de pequeñas aberturas temporales en la pared del cuerpo. El material ingerido queda encerrado dentro de una membrana para formar una vacuola alimentaria. Su principal fuente alimenticia son las bacterias, además de algas, levaduras, hongos, nematodos, y posiblemente "detritus" orgánicos.

---

160.– Vickerman (1992).

161.– Patterson y Larsen (1991).



Las rutas metabólicas son similares a las de los animales superiores y requieren los mismos tipos de compuestos orgánicos e inorgánicos. La mayor parte de estudios sobre el metabolismo de los protozoos se ha centrado en las especies patógenas.

## Su rol en la naturaleza

Los protozoarios heterotróficos de vida libre se encuentran prácticamente en todos los ecosistemas del mundo debido a su gran capacidad de tolerancia a condiciones extremas, como un gran rango de tolerancia de temperatura (de 0 a 50 grados C), pH, presión osmótica<sup>162</sup>. Los protozoos que hacen quistes pueden tolerar condiciones de estrés hídrico<sup>163</sup>.

Una variedad de protozoos de vida libre (ciliados, flagelados y amebas) han evolucionado hasta convertirse en verdaderos anaerobios, y para ellos el O<sub>2</sub> es tóxico. Son probablemente los únicos organismos fagotróficos<sup>164</sup> capaces de vivir permanentemente en ausencia de oxígeno. Estos viven principalmente en agua dulce y sedimentos marinos, hay muchas especies, pero no son abundantes<sup>165</sup>.

## Los protozoos del suelo

Los grupos de protozoos que son más generalmente encontrados en los suelos cultivables son los flagelados, amebas desnudas y ciliados. Los flagelados heterótrofos de vida libre y las amebas desnudas son los más numerosos. Sus poblaciones pueden oscilar de entre 10<sup>3</sup> a 10<sup>6</sup> organismo por gramo seco de tierra<sup>166</sup>.

A pesar de que los protozoarios constituyen una parte relativamente insignificante de la biomasa microbiana total, su contribución a la nutrición del suelo está relacionada con la velocidad de producción de biomasa, y no tanto con su volumen. La biomasa de los protozoarios es de un grado de magnitud similar a la biomasa producida por las lombrices de tierra<sup>167</sup>.

Los flagelados pueden ingerir (y digerir) un volumen total de partículas por hora equivalente a su propio volumen celular. El tiempo de generación varía de 1 a 3 días. En el suelo, la principal fuente de alimentos de los protozoos son las bacterias, pero pueden comer además algas, levaduras, hongos, nematodos, otros protozoos y detritus orgánico.

Los protozoos son los principales predadores de bacterias, y pueden alimentarse de una amplia variedad de bacterias, aunque se ha visto cierta preferencia por algunas especies, especialmente cuando hay poblaciones mixtas de ciertas bacterias. Por otro lado, se ha registrado que algunas especies de bacterias del género *Pseudomonas* pueden ser tóxicas para los protozoos.

---

162.– Corliss (1973).

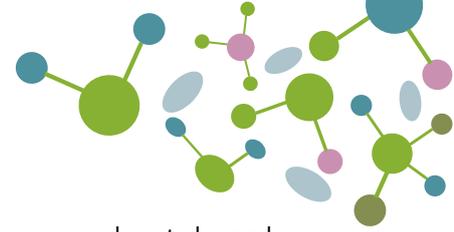
163.– Bryant, et al. (1982).

164.– La fagotrofia es el comportamiento de células u organismos que obtienen los nutrientes por ingestión de organismos enteros o partes sólidas de ellos.

165.– Finlay (1998).

166.– Vargas (1990).

167.– Golebiowska y Ryskowski (1977).



Las especies de protozoos que mejor se adaptan al suelo son aquellas que pueden tolerar las fluctuaciones de humedad en el suelo. Los protozoos y sus presas bacterianas se localizan en el agua capilar de poros entre y dentro de los agregados de partículas minerales que conforman el suelo.

Las bacterias y sus predadores protozoos actúan en el ciclo del nitrógeno en el suelo. Se ha registrado un aumento en la mineralización del nitrógeno en presencia de poblaciones bacterianas, así como de sus depredadores como son las amebas. Ambos son necesarios para la mineralización de nutrientes inmovilizados microbiológicamente en el suelo, un proceso clave en el ciclo de este elemento<sup>168</sup>.

## Protozoos de agua dulce

Los protozoos son organismos eminentemente acuáticos. Varios de los grupos de protistas contienen especies de protozoos de agua dulce de vida libre. Son los herbívoros más importantes de microbios en ambientes acuáticos y los únicos herbívoros de importancia en hábitats anóxicos<sup>169</sup>.

En los sedimentos, los ciliados suelen ser los protozoos dominantes. La biomasa de ciliados bentónicos representa poco menos del 10% de la biomasa total de invertebrados bentónicos, pero la producción de ciliados puede igualar o incluso superar la producción de los invertebrados.

Los protozoos bentónicos de agua dulce comparten su nicho ecológico con nemátodos, rotíferos, tardígrados y gasterópodos. La importancia relativa de estos grupos, no se conoce bien, aunque es probable que los protozoos, debido a su gran abundancia, sean los herbívoros cuantitativamente más importantes de los bentos.

Las especies de ciliados son características de los sedimentos de agua dulce, y con pocas excepciones, son diferentes de los ciliados de los sedimentos marinos. También es cierto que los ciliados planctónicos marinos son generalmente diferentes de los del plancton de agua dulce, aunque, la comunidad de ciliados en la columna de agua salobre se parece a la de agua dulce<sup>170</sup>.

Entre los ciliados hay muchas especies que pastan bacterias, algas unicelulares, cianobacterias filamentosas, otros protozoos y ocasionalmente rotíferos y zooplancton, ya sea suspendidos o adheridos a superficies. Algunos ciliados capturan individualmente alimentos relativamente grandes, como diatomeas, dinoflagelados, otros protozoos, cianobacterias filamentosas. Muchos tienen una boca apical simple y pueden matar presas móviles y otras partículas de alimentos.

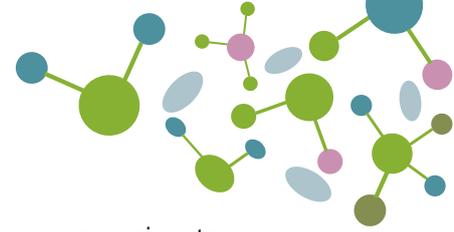
Entre los protozoos que se alimentan filtrando los alimentos microbianos en suspensión; algunos tienen un filtro de malla fina relativamente grande, que se utiliza para atrapar bacterias suspendidas. Estos ciliados suelen ser pequeños y relativamente abundantes en los sedimentos. En muchos ciliados hay una densa hilera de membranas que genera una corriente de agua y recoge las partículas de alimento que contiene, que suelen ser relativamente grandes.

---

168.– Vargas (1990).

169.– Ambientes donde el oxígeno libre es escaso o inexistente.

170.– Finlay y Esteban (1998).



Las amebas envuelven a sus presas con pseudópodos, incluso si primero es necesario atravesar la pared celular de la presa. Algunas pocas especies son planctónicas, pero la mayoría están en suspensión.

Los flagelados heterótrofos son los principales consumidores de bacterias suspendidas e importantes pastores de bacterias asociadas con superficies y sedimentos. Aquellos que se alimentan de partículas suspendidas pueden hacerlo mediante interceptación directa (también conocida como alimentación rapaz), mediante alimentación por filtración o mediante alimentación por “difusión”<sup>171</sup>.

### Los Protozoos como mutualistas

Una de las relaciones mutualistas más importantes de los protozoos, son las que se dan entre zooflagelados superiores con insectos carnívoros, así como con las termitas y algunas cucarachas. El insecto huésped depende de los simbioses flagelados para producir la celulasa<sup>172</sup>, que les permite a las termitas basar su dieta en la madera. El mutualismo aquí es obligatorio<sup>173</sup>.

Varias especies de ciliados intervienen en la digestión del forraje de los rumiantes: de los artiodáctilos (en el estómago) y de los perisodáctilos (en el ciego).

Hay investigaciones que muestran que algunos ciliados cultivan sus bacterias anexas, las transportan a ambientes favorables e ingieren algunas de ellas para proporcionar una fuente de alimento. Un ejemplo bien documentado es un ciliado marino intersticial que cultiva una bacteria fotosintética del azufre. Hay ciliados que habitan lugares sin oxígeno, como sedimentos acuáticos, tanques de aguas residuales y vertederos, los que frecuentemente albergan bacterias metanogénicas<sup>174</sup>.

### Los Protozoarios como parásitos y como patógenos

Como parásitos, los protozoos son más conocidos que sus homólogos de vida libre, porque han sido más estudiados, y porque algunos de ellos causan enfermedades en humanos y animales domésticos.

La mayoría parasita a los animales sin que se produzca ninguna enfermedad discernible; y la patogenicidad patente es la excepción. Las plantas rara vez albergan protozoos parásitos, aunque si hay algunas especies que producen enfermedades en vegetales.

Las principales enfermedades humanas causadas por protozoos requieren de un vector (generalmente un insecto infectado) para su transmisión. La enfermedad del sueño o enfermedad de Chagas, producida por tripanosomas; la leishmaniasis (*Leshmania*) y la malaria cuyo agente causal es un *Plasmodium*, son algunos ejemplos de enfermedades producidas por protozoos.

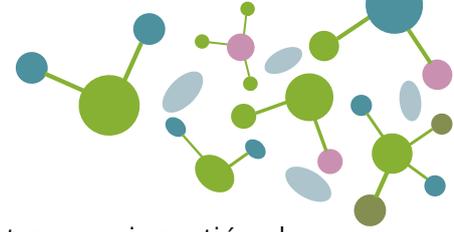
---

171.– Finlay y Esteban (1998).

172.– La celulasa es una enzima que degrada la celulosa, el principal componente de la pared celular de las plantas.

173.– Martin (1991).

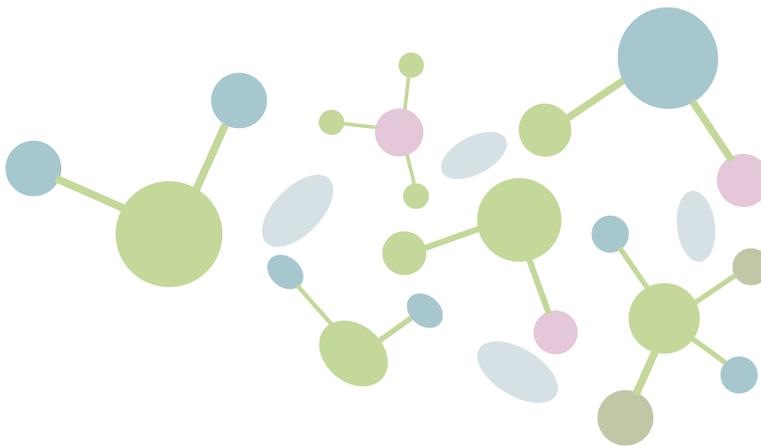
174.– Fenchel y Finlay (1991)

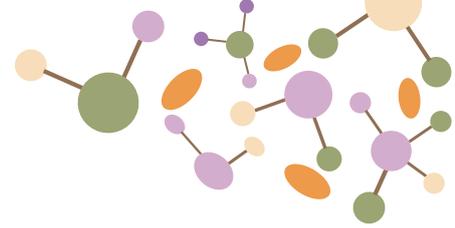


La toxoplasmosis es producida por una especie de *Toxoplasma*. Se contrae por ingestión de carne contaminada o por contacto con gatos enfermos. Hay enfermedades puramente digestivas como la criptosporidiosis producida por los esporozoos de *Cryptosporidium*; y otras más comunes como la amebiasis producida por la *Entamoeba*. Otros agentes causales de enfermedades humanas incluyen *Naegleria* (meningoencefalitis amebiana) y *Acanthamoeba* (encefalitis amebiana y la queratitis de la córnea).

En los animales domésticos, los tripanosomas, los coccidios (*Sporozoa*) y los piroplasmas (*Sporozoa*) son importantes agentes patógenos. Los protozoos también producen enfermedades epidémicas en moluscos y crustáceos alimentarios.

Los protozoos son parásitos abundantes de los insectos, incluidas algunas plagas, y podrían jugar un rol como agentes de control biológico.





# CAPÍTULO DOCE

## HERBICIDAS Y SUS IMPACTOS EN LOS MICROORGANISMOS, LAS REDES TRÓFICAS Y LA EVOLUCIÓN

Los microbios juegan papeles imperativos en adaptaciones eco-evolutivas desde el origen de la vida; sin embargo, el uso intensivo de agroquímicos, como los herbicidas, alteran la estructura de las comunidades microbiológicas, e interfieren con sus funciones.

La sobreexplotación y la quimificación de los suelos a través de la agricultura intensiva, son los principales impulsores de la pérdida acelerada de biodiversidad, una de las mayores amenazas globales para las funciones de los ecosistemas naturales y agrícolas.

Muchos organismos están globalmente expuestos a los herbicidas, incluyendo plantas y otros organismos que no se quieren eliminar. Aunque inicialmente se consideraba que el mecanismo de acción de los herbicidas afectaba sólo a las plantas, recientemente se ha entendido que los herbicidas pueden tener efectos profundos en las comunidades microbianas del suelo; y a través de ellas, de plantas y animales. Este es el caso del glifosato, el herbicida más usado en el mundo. Cada vez hay más evidencias que demuestran los efectos que tienen en las funciones de los ecosistemas, así como en las comunidades microbianas que los sustentan.

Es probable que los cambios en el microbioma del suelo provocados por los herbicidas, influyan en el ciclo de nutrientes claves y en las interacciones planta-suelo. Las alteraciones en el microbioma por la acción de los herbicidas, afecta en las interacciones tróficas a nivel de los herbívoros y de la polinización. Se predice que estos cambios pueden dar lugar a consecuencias ecosistémicas e incluso evolutivas para los microbios, los huéspedes y las comunidades en su conjunto.

### Cómo afectan los herbicidas a los microbios y las comunidades microbianas

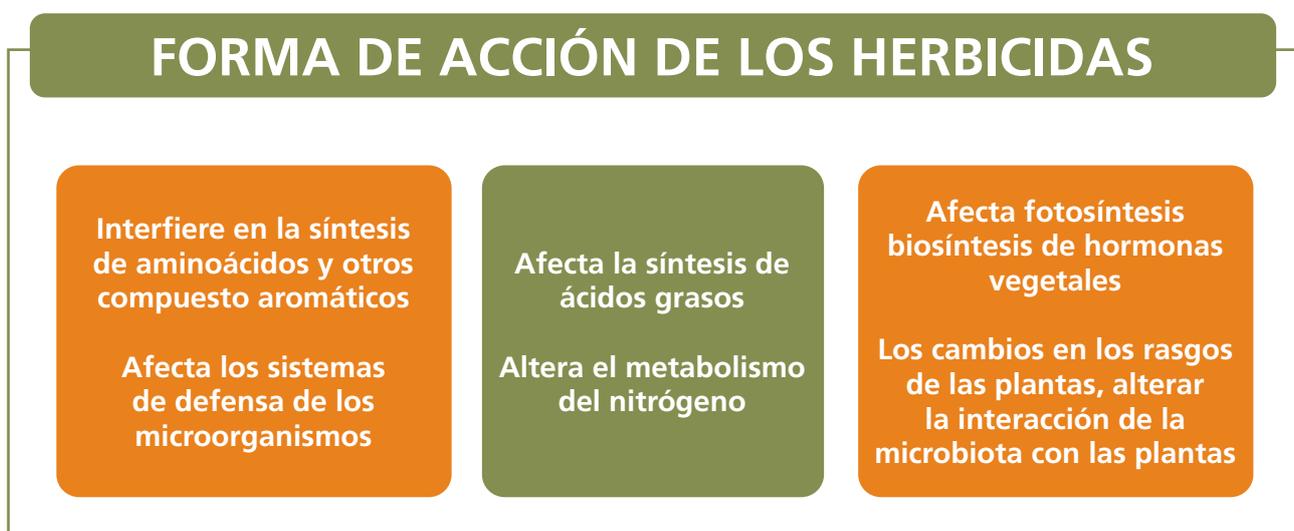
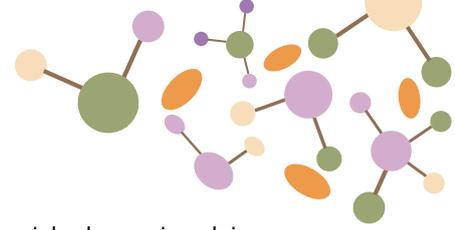


Figura 12.1



Los herbicidas pueden tener efectos negativos directos sobre las comunidades microbianas asociadas al suelo y al huésped, al influir en las funciones y supervivencia de los microorganismos, o indirectos, a través del medio ambiente o de sus huéspedes, según el modo de acción del herbicida.

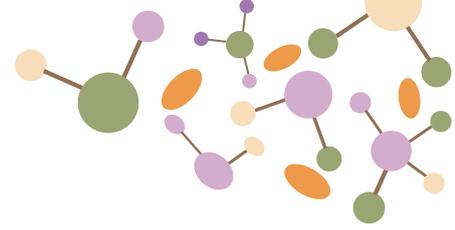
El glifosato puede influir directamente en la supervivencia microbiana, ya que inhibe la enzima 5-enolpiruvilshikimato-3-fosfato sintasa (EPSPS) de la ruta del shikimato, que actúa en la biosíntesis de los aminoácidos aromáticos fenilalanina, tirosina y triptófano, así como una extensa gama de metabolitos secundarios. Esta es una ruta metabólica que está presente tanto en las plantas como en la mayoría de los microorganismos.

Otros herbicidas que inhiben directamente los procesos metabólicos microbianos, como los herbicidas inhibidores de la acetolactato sintasa (ALS). Estos herbicidas interfieren con la síntesis de ácidos grasos, inhiben el aminoácido glutamina y altera el metabolismo del nitrógeno.

El modo de acción de otros herbicidas no afecta directamente a los microbios sino al metabolismo celular de las plantas, como la fotosíntesis o la biosíntesis de hormonas vegetales. Sin embargo, cualquier cambio en los rasgos de las plantas, puede alterar la interacción de la microbiota con las plantas.



Figura 12.2



## Consecuencias de los herbicidas en las interacciones planta-microorganismos y planta-animal

Los residuos de herbicidas pueden afectar a una planta y sus microorganismos asociados, ya sea individualmente o en conjunto. Ahora se reconocen cada vez más las consecuencias de las dosis sub-letales de herbicidas, especialmente el glifosato, para los procesos ecológicos en el suelo, pero los efectos sobre la microbiota asociada a las plantas, la fisiología de las plantas y las consecuencias subsiguientes para las interacciones entre especies siguen sin comprenderse bien. Se ha observado repetidamente el impacto negativo del glifosato (el ingrediente activo y formulaciones) en la colonización y densidad de hongos micorrizas arbusculares. Esto tiene consecuencias negativas en la economía de agua y en la capacidad de absorción de nutrientes en las plantas, afectando al funcionamiento del ecosistema.

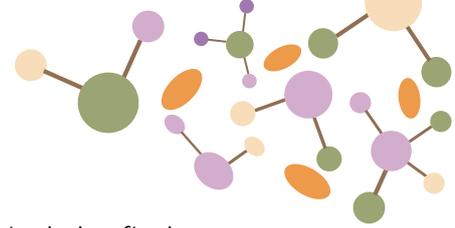
Se sabe mucho menos sobre los impactos de los herbicidas en los hongos ectomicorrizas, aunque la mayoría son potencialmente sensibles al glifosato. Se sabe que estos hongos desempeñan un papel clave en los ecosistemas de bosques boreales y de taiga. Dado que los hongos asociados a las raíces afectan la aptitud de sus huéspedes, la supresión selectiva de los hongos asociados, pueden dar forma a las comunidades de plantas y a los ecosistemas que dependen de ellos.

Del mismo modo, las comunidades bacterianas de la rizosfera de las plantas están moldeadas por la exposición a los herbicidas (tanto al ingrediente activo y como a sus formulaciones). Si bien los hallazgos sobre las estructuras comunitarias generales son variables y dependen de la planta huésped, el sistema experimental y los niveles de exposición, los estudios muestran que hay una reducción constante en la abundancia relativa de bacterias fijadoras de nitrógeno y una represión en las funciones microbianas beneficiosas para las plantas.

Dado que muchos aspectos de las plantas, como su crecimiento, fenología y resistencia a los factores estresantes abióticos y a organismos patógenos, son modulados por el microbioma de la rizosfera (los microorganismos que habitan el suelo), es probable que los cambios en la composición y el funcionamiento de la rizosfera, provocado por los herbicidas, tenga efectos negativos en la aptitud y el crecimiento del huésped.

En las plantas, los compuestos derivados de las vías fisiológicas interferidas por los herbicidas, como la vía del shikimato, son precursores esenciales para muchos metabolitos de defensa y señalización de las plantas. Por lo tanto, las dosis sub-letales de glifosato (ingrediente activo y formulaciones) pueden alterar todas las interacciones que tiene la planta con los organismos de la rizosfera con que ha coevolucionado como patógenos, microorganismos mutualistas de plantas, herbívoros y polinizadores.

Las fitohormonas son reguladores claves de la biosíntesis de metabolitos de las plantas, que les permite desarrollar mecanismos de defensa frente al ataque de herbívoros o infecciones microbianas. Varias bacterias asociadas a las plantas modulan el fenotipo de las plantas mediante la biosíntesis y la regulación de fitohormonas como las auxinas y el etileno. Por lo tanto, los residuos



de herbicidas con base a glifosato en el suelo pueden alterar la homeostasis de las fitohormonas de las plantas directa o indirectamente porque los microbiomas del suelo están alterados.

Algunos herbicidas pueden reducir la visita de polinizadores y alterar el comportamiento de los herbívoros debido a los cambios de los compuestos orgánicos volátiles liberados por las plantas, y que son derivados de la ruta del shikimato.

### Impactos de los herbicidas para huéspedes animales y las interacciones entre especies

Se sabe que los microbiomas intestinales influyen en la salud de animales tanto en invertebrados como en vertebrados, y desempeñan funciones claves en la digestión, en la resistencia a patógenos e incluso en la coordinación neuroconductual. Se ha demostrado que los herbicidas con efectos antimicrobianos directos influyen en la composición del microbioma en huéspedes invertebrados y vertebrados.

Hasta ahora, los estudios en invertebrados terrestres se han concentrado principalmente en las abejas. Estos estudios han descubierto que el glifosato aumenta la susceptibilidad a patógenos en abejas, y disminuyen las poblaciones de bacterias simbióticas de las abejas, lo que puede afectar su susceptibilidad a los patógenos virales y fúngicos, con efectos en todo el ecosistema.

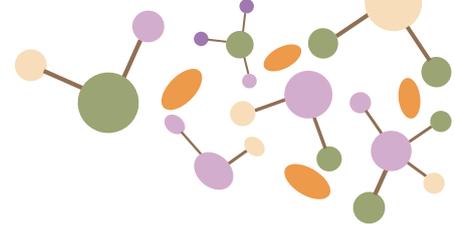
Además, puede haber contaminación del polen y del néctar en plantas expuestas directamente a herbicidas, lo que podría afectar la alimentación de los polinizadores y herbívoros, con efectos negativos en sus microbiomas intestinales y, por lo tanto, en la salud de los polinizadores y de los herbívoros.

Los herbicidas también conducen a cambios funcionales y de composición de las comunidades microbianas en animales vertebrados como ratones y aves de corral. Los cambios provocados por los herbicidas en los microbiomas intestinales del huésped animal pueden conducir a cambios a nivel del ecosistema. Por ejemplo, los microbiomas intestinales alterados pueden afectar directamente la resistencia de un animal a microorganismos patógenos, porque disminuye sus respuestas inmunológicas.

Puede haber también afectaciones indirectas porque se producen alteraciones cambios en el comportamiento de los polinizadores y herbívoros, y se pueden producir alteraciones en las interacciones entre organismos como en la competencia o la depredación.

*La salud de las comunidades microbianas es sumamente importante, ya que mantienen el bienestar de los ecosistemas, lo que se ve alterado por la exposición a herbicidas, ya que pueden alterar la estructura y funciones de las comunidades microbianas, con impactos en los ecosistemas de gran alcance, a largo plazo e imprevistos.*

**Fuente:** Ruuskanen S., et al. (2023). Ecosystem consequences of herbicides: the role of microbiome. *Trends in Ecology & Evolution* 38 (1): 35-43.



## COMUNIDADES ALTERADAS POR LOS HERBICIDAS

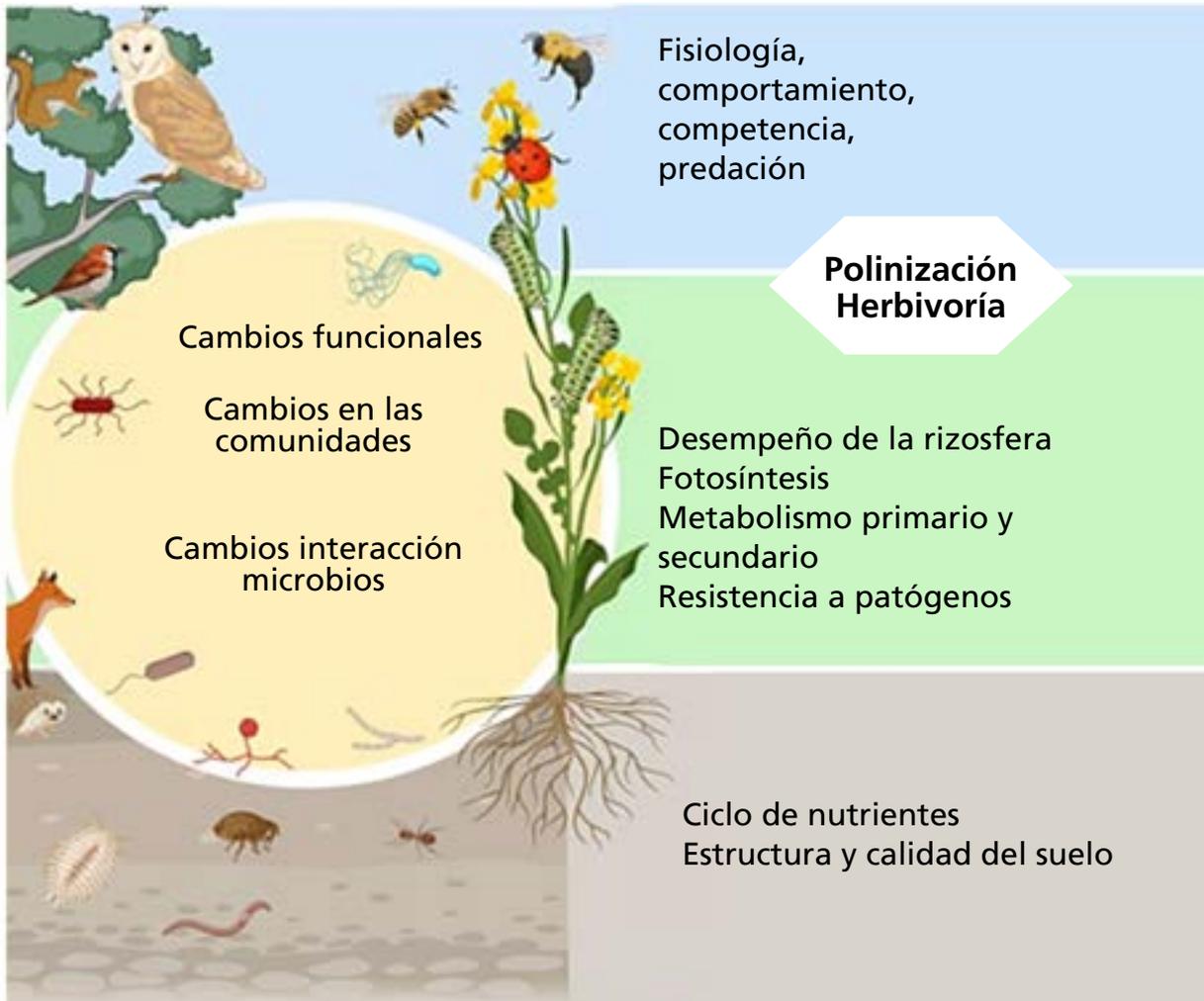
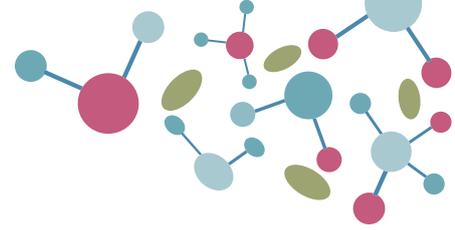


Figura 12.3  
Basado en Ruuskanen et al. (2023)



# CAPÍTULO TRECE

## HONGOS: PEQUEÑOS GRANDES LIMPIADORES DE LA NATURALEZA

Los hongos son uno de los tres linajes de eucariotas que dominan los ecosistemas terrestres. Tienen un ancestro común con los animales, y uno más remoto con las plantas. Debido a algunas características únicas en su morfología y fisiología, ha sido clasificado como un reino aparte: el Reino Fungi.

Los hongos han jugado un papel fundamental en la evolución de la vida. Las plantas lograron colonizar la tierra hace unos 500 millones de años, gracias a su asociación con hongos micorrizas.

Los hongos son un grupo muy diverso de organismos que no hacen fotosíntesis, y que obtienen sus nutrientes a partir de la digestión externa de sus alimentos, secretando enzimas, y luego por absorción de las moléculas orgánicas disueltas. Si bien los hongos unicelulares, como las levaduras son comunes, parte del éxito evolutivo del grupo reside en su capacidad de crecer indefinidamente como una célula cilíndrica multinucleada llamada hifa, y que en conjunto se llaman micelio. Algunos grupos de hongos tienen sus hifas con tabiques.

Otra característica de los hongos es su capacidad de cambiar su estado: de hifas a formas parecidas a levaduras. Estos cambios están condicionados por el ambiente, y es una característica común entre los hongos patógenos.

La mayoría de hongos obtienen sus nutrientes a partir de plantas, ya sea como saprofitos<sup>175</sup>, parásitos o en relaciones mutualistas. En menor grado, se nutren a partir de la degradación de interacciones con animales. Por ejemplo, usan sus capacidades de descomposición para degradar insectos como termitas y hormigas; mientras que otro grupo de hongos anaeróbicos que se asocian con rumiantes, para ayudarles en la digestión, pues degradan macromoléculas que son difíciles de digerir.

Los cuerpos fructíferos son estructuras espectaculares entre los hongos, y su rol está restringido a la reproducción sexual, y por lo mismo son efímeros: su ciclo puede ser de pocas horas a pocos días, con algunas excepciones de hongos muy resistentes, cuyos cuerpos fructíferos son perennes. Los cuerpos fructíferos promueven la dispersión de esporas<sup>176</sup>.

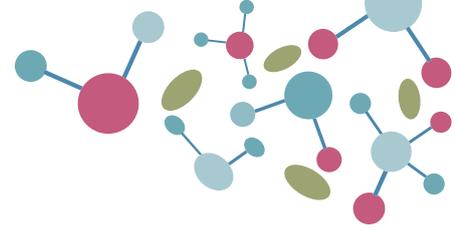
Los hongos producen importantes metabolitos secundarios<sup>177</sup>, entre los que se encuentra la penicilina, terpenos y alcaloides.

---

175.– Saprofitos son organismos que obtienen sus nutrientes y energía a partir de materia orgánica muerta.

176.– Nagy, et al. (2016).

177.– Son productos químicos sintetizados por plantas y microorganismos que no son esenciales para su crecimiento y reproducción.



## Clasificación de los hongos

Los hongos están clasificados en cinco grandes grupos o phyla<sup>178</sup>:



Figura 13.1  
Basado en Schenek y Masserini (2022)

## Algunas anotaciones sobre la ecología de los hongos

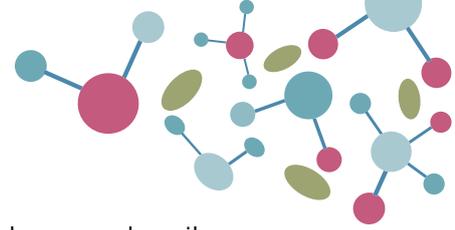
Los hongos han conquistado numerosos nichos ecológicos y han dado forma a todo un mundo de interacciones con otros organismos vivos, gracias a su gran diversidad metabólica.

El crecimiento celular en las estructuras filamentosas de hongos, tiene lugar casi exclusivamente desde la punta. Esto les permite crecer a medida que se alimentan, y esto es parte del éxito de los hongos como colonizadores exitosos.

Sheldrake resume así la fascinante habilidad de los hongos por conquistar el mundo

Hasta nuestros días, los hongos han fundado nuevos ecosistemas. Cuando emergen nuevas islas volcánicas, o cuando los glaciares retroceden y dejan al descubierto la piedra, los líquenes –una simbiosis de hongos con algas o bacterias– son los primeros organismos en formarse y en crear el suelo donde las plantas echarán raíces. En ecosistemas bien formados, la lluvia desarticularía rápidamente el suelo si no fuera por la densa malla de tejido fúngico que lo mantiene unido. Desde los sedimentos en el lecho marino hasta la superficie de los desiertos, los valles helados de la Antártida e incluso nuestros intestinos y orificios, hay pocos rincones en el globo en los que no

178.– Schenek y Masserini (2022)



haya hongos. En las hojas y tallos de una sola planta pueden existir decenas de miles de especies. Estos hongos se enredan tejiendo brocados en los huecos entre las células de las plantas para ayudarlas a defenderse de las enfermedades. No se ha descubierto ninguna planta que crezca en estado natural que no tenga estos hongos; forman parte del reino de las plantas como lo son las hojas o las raíces (Sheldrake, 2020: 11).

Los hongos se originaron en *ecosistemas acuáticos*. Los más primitivos son parásitos del fito y zooplancton. A partir de ahí, colonizaron la tierra. Existen dos hipótesis principales para explicar el proceso de colonización de la tierra desde los entornos acuáticos: **a)** los hongos desarrollaron hábitos saprofitos en los sedimentos de los cuerpos de agua, a partir de los cuales colonizaron los suelos y **b)** los hongos establecieron relaciones mutualistas con algas verdes, que empezaron a colonizar la tierra.

## ALGUNAS FORMAS DE VIDA DE LOS HONGOS



Mycoparásitos



Saprofitos



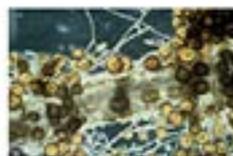
Mohos



Parásitos de insectos



Parásitos biotróficos de plantas



Micorrizas arbusculares



Levaduras



Parásitos de animales



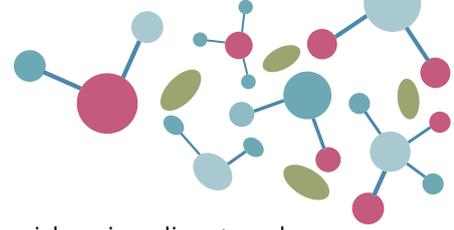
Ectomicorriza



Líquen

Figura 13.2 Algunas formas de vida de los hongos  
Basado en Naranjo-Ortiz y Gabaldón (2019)

Los hongos son *parásitos* importantes tanto de vertebrados como de invertebrados, aunque los mecanismos varían mucho entre los dos grupos. Los *parásitos de invertebrados* utilizan sus capacidades de degradación de la quitina para atacar al huésped. Los *parásitos de vertebrados* tienen que superar las respuestas inmunitarias del huésped que los protege de la infección de organismos extraños. La patogénesis en estos linajes parece surgir del comensalismo de hongos con los animales, y que eventualmente son patógenos facultativos.



La relación entre hongos y plantas es muy antigua. Una de las primeras evidencias directas de vida fúngica terrestre, son fósiles de micorrizas arbusculares.

Los *hongos endofitas* habitan en las plantas sin causar síntomas aparentes de enfermedad. Hay una estrecha relación entre el endófito y su planta hospedera. El hongo es capaz de producir metabolitos bioactivos, que pueden modificar los mecanismos de defensa de su hospedera, permitiendo e incrementando la sobrevivencia de ambos organismos.

El *parasitismo* en plantas se divide en dos grupos principales de estrategias: a) los hongos que viven en sus huéspedes sin matarlos o *biotróficos*, y los hongos que matan a su huésped, o *necrotróficos*.

Finalmente, están los hongos *saprofitos*, que descomponen lignina, lo que les ha dado su capacidad para formar cuerpos fructíferos muy complejos<sup>179</sup>

El estilo de vida del *liquen* puede haber sido clave durante el proceso de colonización de ecosistemas terrestres, y se cree que es muy antiguo. Hay muchos líquenes que han perdido su estilo de vida de líquenes hacia formas saprofitas.

Los hongos similares a las *levaduras* han evolucionado de forma independiente en varios linajes. Los hongos con el estilo de vida de las levaduras parecen formar una fracción importante de las comunidades microbianas en condiciones extremas como ambientes marinos, árticos y altamente osmóticos. Son también componentes menores en las superficies de las plantas y en los suelos.

### CUANDO LOS HONGOS ERAN ÁRBOLES<sup>180</sup>

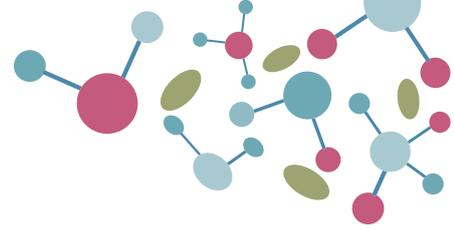
De entre todos los organismos fósiles que poblaron la Tierra en el pasado, los hongos del género '*Prototaxites*' son, probablemente, los más extraños.

Los *prototaxites* eran hongos terrestres actualmente extintos que existieron en los períodos geológicos Silúrico y Devónico, hace aproximadamente 420 millones hasta hace 370 millones de años, cuando en la Tierra no había animales, ni selvas, y solo pequeñas plantas. La mayor parte de la vida aún estaba en el mar, un mar exuberante y rebosante de seres vivos. Entonces una especie que destacó en tierra firme: los prototaxites.

Tenía una longitud de 8 metros y una anatomía tubular sin ramas. Los tubos entrelazados eran de tan solo 50 micras (milésimas de milímetro) de diámetro. Son considerados como los organismos no animales más grande de aquella época, ya que las plantas alcanzaban tan solo 20 centímetros de altura.

179.– Naranjo-Ortiz y Gabaldón (2019).

180.– Bayón (2022); Hobbie y Boyce (2010); Hueber (2001).



Hace 444 millones de años una extinción masiva, en la que desapareció hasta el 60 % de las especies, abrió las puertas a un nuevo período: el Silúrico. De las cenizas de la extinción, una nueva radiación evolutiva permitió a los peces desarrollar un esqueleto óseo y mandíbulas fuertes. Los artrópodos experimentaron una enorme diversificación, desde grandes escorpiones marinos hasta los primeros animales en salir a tierra firme. Que ya estaba colonizada por las plantas. A finales del período, hace unos 420 millones de años, las plantas empezaban a tener tejidos vasculares, y las más grandes alcanzaban hasta medio metro de altura.

*Prototaxites* fue el ser vivo terrestre más grande de su época, y el más grande que en el planeta se había desarrollado hasta entonces. Cincuenta millones de años antes de que las primeras plantas arbóreas poblasen el suelo terrestre, estos hongos ya dominaban la tierra firme.

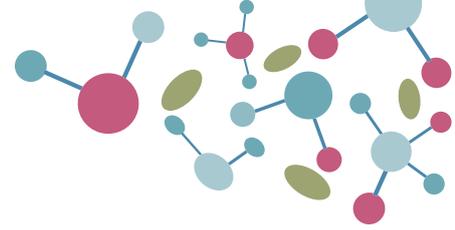
Durante mucho tiempo se pensó que los fósiles de *Prototaxites* correspondían a una conífera, pero era muy distintas, tanto en su anatomía como en su ubicación temporal. Posteriormente se creyó que era un alga verde, roja, parda, e incluso como un líquen. Pero ninguna de esas explicaciones era satisfactoria, y no había consenso respecto a la naturaleza de estos fósiles.

Un rasgo común a todos los organismos mencionados, líquenes, algas y plantas, es que son autótrofos, es decir, que se nutren de la luz solar y del CO<sub>2</sub> atmosférico para elaborar sus propios alimentos, liberando en el proceso oxígeno.

¿Eran los *Prototaxites* autótrofo o heterótrofo? Un grupo de investigación liderado por el investigador Kevin Boyce, de la Universidad de Chicago, analizaron a los *Prototaxites* usando isótopos de carbono, y se descartó que fueran algas o plantas. Encontraron que estos organismos obtenían el carbono de fuentes distintas: plantas, animales, o incluso restos de descomposición bacteriana; y que cambiaban su fuente de alimento con el tiempo o en función de dónde se encontraban.

Todo ello llevó a la conclusión de que *Prototaxites* era un hongo. Un enorme hongo saprófito, que debía de tener un micelio subterráneo, una extensión de hifas que se extienden por el suelo, más allá de su cuerpo fructífero.

Se han encontrado *Prototaxites* fosilizados, invadiendo los tejidos de las plantas vasculares que había en su proximidad.



## Los hongos micorrizas

Una de las principales características de los hongos es su capacidad de formar interacciones simbióticas con las plantas, que pueden ser parasitarias, neutrales o mutuamente beneficiosas. Muchas de estas asociaciones, especialmente las micorrizas, probablemente evolucionaron en paralelo con la colonización de la tierra por las plantas.

Las asociaciones micorrícicas pueden ser:

- **Endomicorrizas o micorrizas arbusculares:** las hifas del hongo penetran al interior de las células de la raíz de la planta simbiote. Las micorrizas arbusculares favorecen a la absorción de nutrientes en las plantas. La energía se mueve de la planta al hongo y los recursos inorgánicos del hongo a la planta
- **Ectomicorrizas:** que rodean el exterior de la raíz de la planta

La simbiosis micorrícica ofrece protección a la planta ante el ataque de hongos patógenos y nematodos, aumenta la resistencia a los herbívoros, ya que influyen en la producción de sustancias defensivas en la planta; limitan la absorción de metales pesados como el zinc y el cadmio, que son retenidos en las hifas del hongo; y aumentan el área de exploración de la raíz, permitiendo incrementar el flujo de agua del suelo a la planta. Además, los hongos contribuyen a mejorar las propiedades físico-químicas del suelo mediante el enriquecimiento de materia orgánica<sup>181</sup>.

*Las simbiosis entre plantas y hongos han jugaron un papel crucial como fuerza impulsora en la evolución de ambos simbiotes.*

## Ectomicorrizas

Las ectomicorrizas son hongos que establecen una relación entre especies de árboles de gimnospermas y angiospermas, con hongos de los grupos de los basidiomicetes y ascomicetes. Pueden crecer temperaturas entre 20 y 30 grados centígrados, en suelos con pH ácidos (entre 4 y 6).

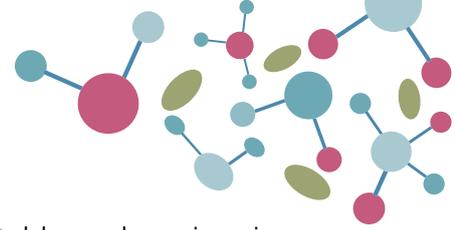
Las raíces de las plantas que se asocian con ectomicorrizas, tienen una mayor longevidad; pueden desarrollar una mejor capacidad de enfrentar patógenos, que de otra manera atacarían a las raíces. Las ectomicorrizas producen un efecto sobre cómo se ramifican las raíces, pues gracias a esta asociación, se prolonga su crecimiento, y se alarga la superficie de las raíces. Esto se explica porque el hongo produce hormonas de crecimiento que transmite a las raíces de las plantas con las que se asocia.

## Endomicorrizas

Se puede subdividir en micorrizas arbusculares, micorrizas de orquídeas y micorrizas ericoides, aunque hay muchos otros tipos de micorrizas en grupos de plantas más pequeños.

---

181.– Nazareno, et al (2019)



La forma de simbiosis más importante y común en la Tierra, es la que establecen las micorrizas arbusculares con especies vegetales. Casi todas las plantas terrestres se asocian con micorrizas arbusculares. Uno de los beneficios más importantes que reciben las plantas, es la transferencia de fósforo que hacen las micorrizas a través de sus raíces.

Las micorrizas arbusculares desarrollan una forma de árbol en las células vegetales de la raíz. Las células vegetales se reorganizan completamente durante la colonización fúngica, y la colonización en sí depende en gran medida de la planta. Aquí, los hongos liberan moléculas, que actúan como señales químicas que son reconocidas por la planta, mientras que las plantas secretan diversos compuestos que influyen en el hongo antes de la colonización<sup>182</sup>.

Prácticamente las raíces de todas las orquídeas están internamente infectadas y atacadas por un tipo de hongos micorrizas específicos, que entran a través de las células superficiales hacia las células corticales. El mutualismo de las orquídeas con sus micorrizas es obligatorio, pues dependen de sus simbiosis para la germinación de las semillas. Algunas orquídeas han perdido parcial o totalmente su capacidad fotosintética en la etapa adulta. Los procesos de descomposición impulsados por los hongos, que también pueden vivir del producto de la descomposición de la materia orgánica, suministran el carbono que necesitan las plantas<sup>183</sup>

Algunas ericáceas (que es la familia de los mortiños, los arándanos y otras bayas) tienen raíces especializadas, extremadamente delgadas y simples. Crecen en lugares con una rotación orgánica muy lenta, como altas montañas tropicales y zonas boreales, donde la disponibilidad de fósforo y nitrógenos es baja, y donde sus suelos son ácidos y puede haber metales pesados como aluminio y zinc. Todas estas características explican por qué las ericáceas se han asociado con micorrizas especializadas, llamadas micorrizas ericoides<sup>184</sup>.

### **Las micorrizas: una relación simbiótica que dura más de 400 millones de años**

El término micorriza, que literalmente significa hongo-raíz", define las asociaciones simbióticas mutualistas, no patógenas, entre raíces de plantas y micelios de hongos, en las que ambos resultan beneficiados.

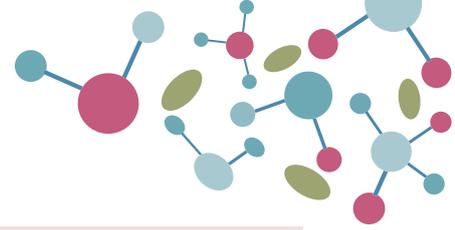
Los hongos necesitan obtener sus fuentes alimenticias a partir de otros organismos; y los hongos micorrícicos reciben directamente de las plantas los azúcares que precisan para desarrollarse. A cambio captan del suelo y ceden a sus huéspedes vegetales los nutrientes minerales y el agua que necesitan para crecer.

La coevolución entre hongos micorrícicos y raíces de plantas se remonta al Paleozoico, hace más de 400 millones de años, con el origen de las primeras plantas terrestres. De hecho, los ancestros de los actuales musgos y helechos ya presentaban asociaciones que recuerdan a las ahora conocidas como micorrizas arbusculares.

182.– Bonfante y Genre (2015).

183.– Smith y Read (2008).

184.– Bedoya (2005).



En el tiempo en que las plantas empezaron la “terrestrialización” o colonización de ambientes terrestres, el Planeta era muy diferente al actual, especialmente en cómo eran los continentes, el clima y, por supuesto, la biodiversidad.

En el *Ordovícico* (500-440 millones de años), se inicia la “ocupación” de los ambientes terrestres. La colonización de las embriofitas<sup>185</sup> primitivas se dio en espacios con climas fríos en las paleo-latitudes más meridionales del gran continente Gondwana<sup>186</sup>.

Las latitudes extremas de alguna de las masas continentales, junto con las elevadas concentraciones de CO<sub>2</sub>, (hasta veinte veces superiores a la actual), la ausencia de filtros que limiten la entrada de rayos ultravioleta, las fuertes oscilaciones térmicas, etc., permiten especular que las primeras plantas terrestres tuvieron que enfrentar largos periodos de oscuridad, alternados con otros igualmente largos de luz. Esto condicionaría, sus estrategias vegetativas y reproductoras. La disponibilidad de agua, nutrientes minerales y materia orgánica era, necesariamente, muy inferior a la existente hoy.

*Tan exigentes condiciones ambientales respaldan la idea de la importancia de la simbiosis micorrícica como mecanismo de colonización de aquellos paleo-ambientes que emergían progresivamente.*

La simbiosis micorrícica apareció en repetidas ocasiones a lo largo del tiempo y en diferentes lugares de la geografía del Paleozoico. Los hongos que inicialmente se “especializaron” en la simbiosis micorrícica consiguieron estabilizarse morfológicamente y, prácticamente, se han mantenido iguales hasta nuestros días. Otros tipos de micorrizas, como las ectomicorrizas, surgirán más tarde, en otros ambientes.

La eficiencia de la relación simbiótica planta – hongo, ha perdurado por más de 400 millones de años, sin cambios en el componente fúngico (Glomeromycota)<sup>187</sup> pero con una enorme diversificación de las plantas que los hospedan, las que han desarrollado a lo largo de la evolución, raíces y estructuras aéreas muy complejas.

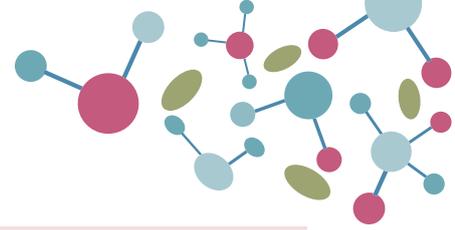
La coexistencia de los primitivos glomales con las primeras plantas, se remonta al inicio de la colonización de ambientes terrestres. Las evidencias fósiles muestran que los hongos micorrícico-arbusculares fueron esenciales para la territorialización y el éxito de las primeras plantas terrestres.

Si el *Devónico* se considera como el periodo de la “terrestrialización” y de adaptación a los nuevos espacios terrestres que iban surgiendo, con la expansión de la diversidad

185.– Son plantas que descienden de algas verdes, y las primeras en colonizar la tierra. Tienen una estructura especializada que protege al embrión. Pertenecen a este grupo los musgos y helechos, entre otras plantas.

186.– Es el nombre del antiguo bloque continental meridional que existió desde hace 550 millones de años, hasta unos 270 millones de años.

187.– Uno de los grupos en los que se clasifican los hongos, conocidos también como glomales.



de plantas terrestres, el *Carbonífero* es el periodo de su consolidación y diversificación. Se desarrollan los primeros bosques; con árboles que alcanzaron hasta 60 m de altura.

El *Pérmico* es inicialmente una continuación del *Carbonífero*; pero, a mitad del periodo, empiezan a dominar las primitivas gimnospermas<sup>188</sup>, mejor adaptadas a los cambios climáticos, tanto en su parte aérea como en la radical. En este período se produce una progresiva aridez, y el periodo concluirá con una pronunciada glaciación.

Durante el tránsito del Pérmico (hacia el final del Paleozoico) al *Triásico* (a inicios del Mesozoico) se produce la mayor extinción vivida en el planeta: el 95% de las especies marinas y el 70% de las terrestres desaparecen. Es en este periodo de transición cuando se constatan los primeros registros fósiles de simbiosis entre las raíces de las plantas con hongos micorrizas glomales.

En el *Triásico* se imponen las plantas con semillas, y su diversificación se consolida en el *Jurásico*. Todas las primitivas gimnospermas adoptaron a las micorrizas arbusculares como estrategia nutricional para colonizar los ambientes cambiantes del Triásico y del Jurásico.

El *Cretácico* es el periodo de expansión y diversificación de las plantas con flores, las que adquirirán un rápido y progresivo protagonismo en el paisaje vegetal del Cretácico Superior. La evolución en sus sistemas radicales, con capas celulares y ramificación más organizada es parte de esta radiación evolutiva. Tanto las Angiospermas<sup>189</sup> primitivas como la gran mayoría de las plantas con flores actuales, mantienen el mutualismo con micorrizas arbusculares.

Posteriormente, las plantas con flores desarrollan estructuras radicales innovadoras para adaptarse a biomas con condiciones climáticas más exigentes, con mayores oscilaciones en la temperatura y las precipitaciones. Sus sistemas radicales incorporan raíces secundarias con crecimiento limitado, que establecen relaciones simbióticas con un nuevo grupo de hongos especializados: las *ectomicorrizas*.

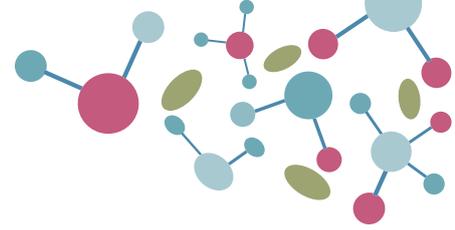
Después del último episodio de extinción masiva, en el tránsito del Cretácico al Terciario, que coincidió con la diversificación y expansión definitiva de las plantas con flores, algunas de familias de angiospermas desarrollaron formas particulares mutualismos con hongos, como es el caso de las micorrizas de las ericáceas (la familia de los arándanos y mortiños) y de las orquídeas.

***El mutualismo micorrízico-arbuscular es una de las más antiguas, abundantes y ecológicamente importantes formas de asociación en la historia y evolución de la Tierra.***

**Fuente:** Honrubia (2009). Las micorrizas: una relación planta-hongo que dura más de 400 millones de años. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 66S1: 133-144.

188.– Las gimnospermas son las primeras plantas que producen semillas. Incluye a los pinos, abetos, cipreces, araucaruas, entre otros.

189.– Las Angiospermas son las plantas con flores, que encierran un ovario con óvulos. tienen varias estructuras que facilitan la polinización.



## La descomposición



Figura13.3  
Descomposición de la madera hecha por hongos

Los hongos cumplen la función de limpieza de los ecosistemas, gracias a su capacidad de degradar materiales difíciles como la madera. Esta es una de las más importantes estrategias que tienen los hongos para obtener nutrientes y energía.

Gracias a esa capacidad, el planeta no está lleno de restos de plantas y animales muertos. Los hongos convierten la materia orgánica en compuestos más sencillos que se incorporan al suelo y entran al ciclo de nutrientes. Gracias a la actividad de otros microorganismos, que actúan en ciclos bioquímicos más especializados, estos compuestos se transforman en moléculas biológicamente accesibles para las plantas, que finalmente se incorporan a la biomasa vegetal. De esa manera, los hongos juegan un rol importante en reintroducir en el ciclo del carbono, el producto de la descomposición de los restos vegetales y animales, contribuyendo al funcionamiento de todos los ecosistemas.

La capacidad de descomponer los componentes de la *madera* probablemente evolucionó hace unos 700 a 750 millones de años.<sup>190</sup> Hay varios sistemas de degradación de las paredes celulares vegetales que contienen lignocelulosa, que han aparecido a lo largo de la historia evolutiva de los hongos. Los hongos han desarrollado tres estrategias para descomponer la madera.

190.– Floudas, et al. (2012).



Las células vegetales están envueltas por una pared celular compuesta principalmente de celulosa y lignina. Mientras que la celulosa es fácilmente degradable, la lignina es muy resistente y sólo es degradada por los hongos de la pudrición blanca.

Los hongos de pudrición blanca tienen una extraordinaria capacidad para descomponer la lignina, a través de una diversidad de metabolitos y enzimas. Estos hongos absorben los productos de deconstrucción de lignina y los utilizan como fuentes de carbono. La importancia de la función que cumplen los hongos de la pudrición blanca radica en que la lignina representa el 30% del carbono orgánico de la Tierra.

El 7% de todas las especies conocidas de hongos que descomponen la madera hacen descomposición blanca y crecen principalmente en coníferas. Su descomposición se caracteriza por la degradación de la celulosa y hemicelulosa dejando un residuo pardusco de la lignina oxidada, perdiendo además su textura fibrosa. Aunque no puede utilizar la lignina para la producción de energía, los hongos de la pudrición café desarrollaron mecanismos para modificar la lignina, de modo que las fibrillas de celulosa que se encuentra junto a la lignina se vuelvan más accesibles<sup>191</sup>.

Las hifas de los hongos de la *pudrición blanda* descomponen enzimáticamente la celulosa de los tejidos leñosos, generando pequeñas cavidades dentro de la madera. La pudrición blanda es común en ecosistemas con ambientales extremos y adversos que inhiben el establecimiento de otros tipos de hongos descomponedores.

En el proceso de descomposición, los hongos han desarrollado un amplio rango de sistemas enzimáticos para atacar y descomponer materiales vegetales complejos. Los descomponedores más eficientes entre los microorganismos son los hongos que descomponen lignocelulosa, una macromolécula presente en la pared celular de las plantas leñosas.

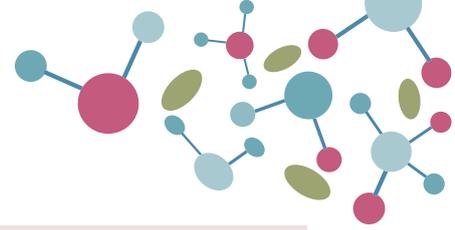
### HORMIGAS CULTIVADORAS DE HONGOS

Varias familias de insectos, entre las que se encuentran las hormigas, las termitas, las abejas o los escarabajos, cultivan hongos como su principal fuente de alimento. Las hormigas de la subtribu *Attini* llevan unos 50 millones de años especializadas en esta función. Conocidas por cortar hierbas y hojas, llevarlas a los nidos de sus colonias y cultivar hongos en ellas.

Estos hongos del género *Leucoagaricus* obtienen su energía de la descomposición de la celulosa de las hojas recolectadas por las hormigas. Las hormigas que traen las hojas a los nidos se alimentan de la savia que toman cuando cortan las hojas y tallos de distintos tipos de plantas. Mientras, los hongos cultivados son utilizados para alimentar a las larvas.

Esta es una relación altamente especializada en la cual ninguno de los participantes puede sobrevivir sin la presencia del otro; es una simbiosis mutualista obligatoria.

191.– Cragg, et al. (2015).



Para cultivar el hongo, es primordial tener grandes cantidades de hojas. Durante este proceso, en infestaciones severas. Las hormigas pueden defoliar una planta al día, desde el ápice hacia la base de la hoja, dejando solo las nervaduras centrales, razón por la cual son consideradas como plagas en algunos cultivos.

La actividad de estas hormigas es de gran importancia ecológica para los ecosistemas terrestres: modificación del suelo, reducción de la eficiencia reproductiva en las plantas que cortan y apertura del dosel.

Se estima que el cultivo de hongos como alimento (micófagia) se originó hace unos 45 o 65 millones de años en el ancestro de las hormigas *Attini*, cuando surgió una transición evolutiva hacia una alimentación basada en el cultivo de hongos. El mutualismo en las hormigas *Attine* y los hongos, probablemente surgió de interacciones con hongos que crecían espontáneamente en el interior de los nidos de estas hormigas, que generalmente son subterráneos. En una etapa más avanzada de la relación, probablemente las propias hormigas comenzaron a transportar estos hongos, a nidos de reciente fundación.

Diversos estudios sugieren que las interacciones simbióticas son más complejas de lo que se creía. Se ha descubierto que en los cultivos de hongos mantenidos por estas hormigas en sus nidos, hay además una gran cantidad de otros microorganismos asociados, como hongos filamentosos, levaduras y bacterias que explotan los recursos energéticos de la interacción mutualista.

Los microorganismos asociados a los nidos incluyen hongos patógenos. Algunas especies de bacterias producen metabolitos que protegen a los hongos cultivados de la infección de hongos patógenos.

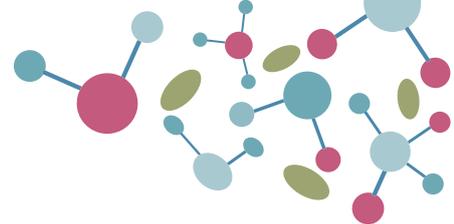
En un estudio conjunto de las universidades de Sao Paulo y Harvard <sup>192</sup> se encontró que las bacterias presentes en estos hormigueros se encuentran en múltiples ubicaciones geográficas en Brasil y que casi dos tercios de las cepas de la bacteria *Pseudonocardia*, eran productoras de un potente agente antifúngico, que lo llamaron *attinimicina*.

Las hormigas *Attine* se originaron como una única especie en un lugar concreto del Amazonas hace 50 millones de años. Desde entonces se han diversificado y evolucionado en 200 especies distintas que han extendido sus prácticas agrícolas por toda América Central y del Sur. De igual manera parecen haber evolucionado los metabolitos que producen las bacterias asociadas a los cultivos de hongos hechos por las hormigas attinas.

**Fuentes:** INECOL. Chicatanas: las hormigas que cortan hojas para cultivar hongos. Rodríguez H. (2021). Hormigas granjeras, una fábrica subterránea de medicamentos. National Geographic España.

---

192.– Fukuda, et al. (2021).



## Hongos endófitos

Las plantas no viven solas como entidades individuales, sino que están estrechamente asociadas con los microorganismos presentes en su entorno, y especialmente con los que viven internamente, por eso se habla de microbioma vegetal. El microbioma vegetal incluye a los endófitos<sup>193</sup>. Los endófitos son microorganismos (hongos y bacterias<sup>194</sup>) que pasan al menos parte de su ciclo de vida dentro de las plantas, sin causarles daño aparente.

Algunos estudios muestran que los microorganismos endófitos tienen efectos beneficiosos para las plantas<sup>195</sup>. La estrecha relación entre el endófito y su planta hospedera se considera de gran importancia, ya que el hongo es capaz de producir metabolitos bioactivos, así como modificar los mecanismos de defensa de su hospedera, permitiendo e incrementando la sobrevivencia de ambos organismos. Los hongos endófitos producen compuestos activos que le confieren protección a su hospedera contra el ataque de patógenos y herbívoros, así como factores de crecimiento.

Se han encontrado hongos endófitos en todo tipo de plantas (pastos, algas, musgos y plantas vasculares), desde el ártico a los trópicos, y en campos agrícolas. Hay una mayor diversidad de endófitos en bosques templados y tropicales. Los hongos endófitos son muy específicos, aunque algunas especies de hongos pueden colonizar a la misma planta. Algunos hongos endófitos pueden ocupar otros nichos ecológicos, por ejemplo, actuar como parásitos, saprofitos o epífitos.

Aunque las funciones que cumplen las endófitas es muy distinto que el de las epífitas, les separa pocos milímetros en las plantas; aunque hay especies que pueden jugar los dos roles.

Por otro lado, las comunidades epífitas están formadas por hongos y bacterias que viven en la superficie de las hojas u otra superficie de las plantas<sup>196</sup>, aunque también puede incluir insectos y algas.

### **Efecto del cambio climático en las comunidades de hongos y en la vegetación**

Más allá de las alteraciones más obvias en la temperatura, la acidez del océano y los patrones meteorológicos, el cambio climático afecta a las comunidades de manera que apenas conocemos. El cambio climático están generando cambios acumulativos en la composición de las poblaciones de hongos que se encuentran en el suelo.

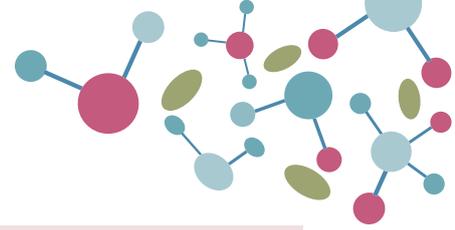
Los hongos son particularmente importantes para la salud y supervivencia de los árboles. En muchos sentidos, no se puede tener uno sin el otro. Algunos hongos ayudan a sus plantas a descomponer los nutrientes. Otros ayudan a descomponer el

193.– La palabra endófito significa 'dentro de la planta'

194.– Como las pseudomonas fluorescentes

195.– Scherling, et al. (2009).

196.– Hardoim, et al. (2015).



material vegetal, para que los nutrientes regresen al ecosistema. Los hongos también pueden coordinar la comunicación de un árbol a otro árbol, a través de lo que algunos científicos denominan “wood wide web.”

En el transcurso de un año, la bióloga Caitlin Looby de la Universidad de California, estudió la composición de hongos en un bosque nublado en una montaña tropical en Costa Rica. Aunque los bosques nubosos de montaña tropical ocupan apenas el 0,4% de la superficie terrestre total del mundo, contienen hasta el 20% de las especies de plantas del mundo y hasta el 16% de los vertebrados del mundo. Pero debido al calentamiento global, la capa de nubes en estos bosques está aumentando, lo que resulta en alteraciones en la biodiversidad de estos ecosistemas.

Durante la investigación se descubrió que el incremento en la temperatura global también está provocando que la composición de los hongos cambie. Aunque solo se estudió la composición del suelo durante un año, que es un período demasiado corto para decir algo de manera concluyente sobre los efectos a largo plazo del cambio climático en el suelo, se pudo establecer que estas comunidades de hongos eran muy vulnerables a los cambios de temperatura, humedad y pH.

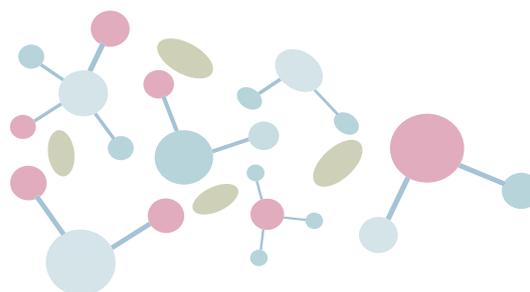
Aunque las comunidades de hongos y su relación simbiótica con las plantas son casi invisibles a nuestros ojos, la presencia y composición de tales comunidades microscópicas son una buena medida para conocer cuán saludable es un ecosistema.

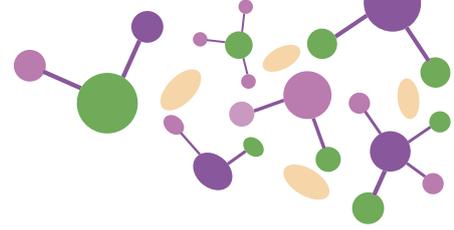
El suelo, después de todo, es la base de la vida vegetal por lo que debería estar lleno de vida. Si ciertas poblaciones microbianas importantes no pueden sobrevivir en el suelo, sus efectos pueden afectar a todos los demás niveles de la vida.

Un componente fúngico saludable corresponde a un sistema vegetal saludable.

**Fuente:** Nadkarni N. y Solano R. (2002). Potential Effects of Climate Change on Canopy Communities in a Tropical Cloud Forest: An Experimental Approach. *Oecologia*, 131(4): 580-586

Wudan Y. (2016). Climate Change, Fungal Change. *JSTOR Dialy*.





# CAPÍTULO CATORCE

## ECOLOGIA MICROBIANA DE LA POLINIZACIÓN

La polinización mediada por animales es una de las formas a través de la cual las plantas se reproducen sexualmente, dado que éstas no pueden moverse. La polinización es la asociación más perfecta que existe entre el animal polinizador y la flor a ser polinizada. A lo largo de la evolución, tanto las plantas como los animales polinizadores han desarrollado varios mecanismos para asegurar que la reproducción vegetal se lleve a cabo, y que el polinizador pueda acceder al polen y néctar floral.

Pero hay un componente adicional en esta relación simbiótica: los microorganismos. Comprender la diversidad microbiológica y sus interacciones es una búsqueda fundamental en la ecología, pero hay pocos estudios, y la mayoría de ellos en plantas de importancia agronómica y con especies de microorganismos patógenos; pero a medida que se estudian algunos los microbiomas de las flores, se encuentra que éstos desempeñan un papel clave en la reproducción de las plantas.

***Los microorganismos (hongos, bacterias y virus) que viven dentro de las flores tienen un rol importante en la polinización. Los microorganismos influyen en la atracción de los polinizadores, no solo en la cantidad, sino también en la calidad de visitas de los animales polinizadores.***

Los microbios pueden estar involucrados en varias etapas de la polinización: las etapas de pre-polinización, polinización o post-polinización. En la etapa previa a la polinización, los microorganismos exófitos o endófitos pueden incrementar la atracción de las plantas hacia los polinizadores al influir en las señales visuales, olfativas y gustativas. Estas señales generalmente están relacionadas con diversos tipos de químicos producidos por los microorganismos. Por lo tanto, los microorganismos podrían afectar la cantidad de visitas florales de los polinizadores<sup>197</sup>.

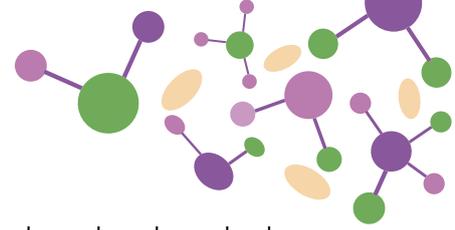
Los cambios en las visitas pueden provocar cambios en la dispersión y recepción del polen (etapa de polinización). En la etapa posterior a la polinización, los microorganismos pueden tener un rol en la germinación del polen, el crecimiento de los tubos germinales o la fertilización y, en última instancia, los microorganismos pueden transmitirse a las semillas.

Los microbios asociados a las plantas pueden afectar el transporte del polen al cambiar el comportamiento de los polinizadores una vez que llegan a la planta. Específicamente, los microbios florales pueden alterar los movimientos de los polinizadores entre las flores dentro de una planta o el comportamiento de búsqueda de alimento en flores individuales, los cuales pueden afectar la acumulación, deposición y dispersión del polen<sup>198</sup>.

---

197.– Cullen, et al (2021).

198.– Minnaar, et al (2019).



Un estudio realizado en plantas en zonas alpina mostró que flores con levadura donaban de dos a tres veces más polen a las plantas vecinas que las flores sin levadura. La mayor dispersión de polen estuvo acompañada por una mayor extracción de néctar<sup>199</sup>.

Bacterias, hongos y virus pueden ser endófitos de plantas con flores; y pueden estar ubicados en todo el cuerpo de la planta, desde donde pueden transmitirse por polen o las semillas. Dados sus efectos bien documentados sobre la fisiología, morfología y defensa de las plantas, también tienen el potencial de atraer a los polinizadores. Estos microorganismos producen compuestos volátiles de defensa para las plantas. Los compuestos volátiles florales pueden servir para atraer a los polinizadores.

Hay otros microorganismos que viven sobre las flores (exófitos). Pueden ser oportunistas que explotan el hábitat transitoriamente sin ningún beneficio ni perjuicio para la flor. Otros les que les dan un beneficio parcial, y otros que, sin ser parásitos, no benefician a la planta.

En experimentos realizados con abejas melíferas, se encontró que pueden distinguir entre néctar estéril e inoculado con levaduras, bacteria o ambas. Las abejas consumieron un 60% más de néctar estéril que cualquiera de las inoculadas con microbios. En otro estudio de laboratorio, se encontró que los abejorros (*Bombus impatiens*) discriminaban entre flores basándose en los microbios colocados en la superficie de los pétalos. *Bombus impatiens* evitó las flores con bacterias, pero no las que tenían levaduras<sup>200</sup>.

Los compuestos volátiles de las plantas juegan un papel importante en la atracción de ciertos polinizadores y en la ubicación de los insectos herbívoros a sus huéspedes. Las infecciones virales inducen cambios en las emisiones de compuestos volátiles de las plantas, haciendo que las plantas sean más atractivas para los insectos herbívoros, como los pulgones, que actúan como vectores virales; pero también atraen a los polinizadores. Algunos virus pueden mejorar la competitividad de las plantas susceptibles e inhibir la aparición de cepas de plantas resistentes. El virus recompensa a la planta susceptible, por medio de aumentar su atractivo para los polinizadores, lo que probablemente aumentará las tasas de fertilización y la diseminación del polen de plantas susceptibles y puede compensar un menor rendimiento de semillas en las plantas infectadas por el virus<sup>201</sup>.

La asociación de bacterias y levaduras con el néctar de las flores, no siempre es beneficiosa. Por ejemplo, en un estudio experimental realizado en la Universidad de Stanford, se investigaron los efectos de las bacterias y levaduras que habitan en el néctar de un arbusto polinizado por colibríes. Encontraron que una bacteria común del néctar reducía el éxito de la polinización, la formación de semillas y el consumo de néctar por parte de los polinizadores; porque se redujo el pH del néctar, la concentración total de azúcar; disminuyó la concentración de glucosa y aumentó la concentración de fructosa, debilitando así el mutualismo planta-polinizador. Esto no sucedió con las levaduras<sup>202</sup>.

---

199.– Schaeffer y Irwin (2014).

200.– Citado en Cullen, et al. (2021).

201.– Groen, et al. (2016).

202.– Vannette, et al. (2013).

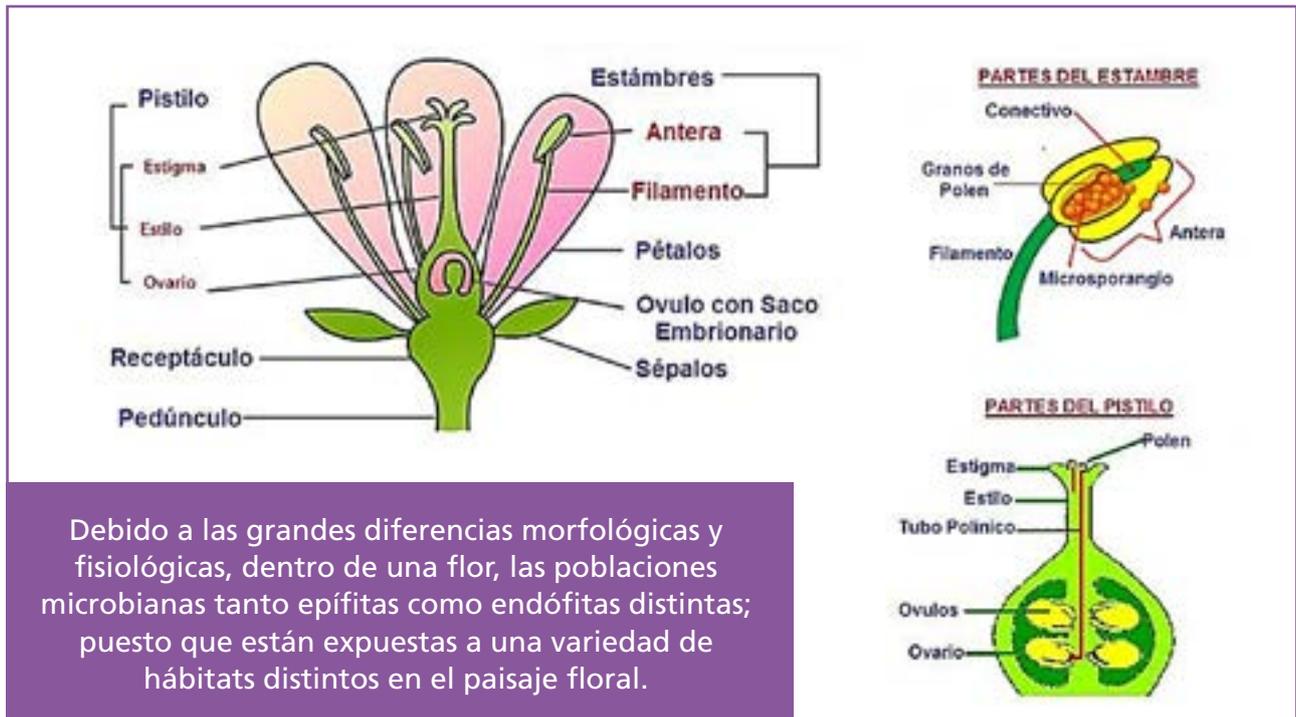
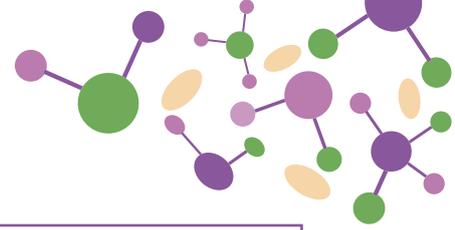


Figura 14.1

### La diversidad y composición de la microbiota floral

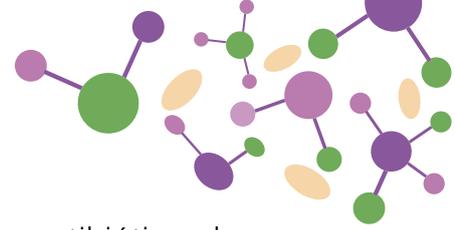
Algunos grupos de bacterias y hongos (especialmente levaduras) parecen ser miembros constantes del microbioma de las flores. Estos microorganismos están presentes en una variedad de plantas que cubren un rango geográfico impresionante.

Las flores a menudo se consideran como una estructura unitaria. Sin embargo, los órganos dentro de una flor proporcionan diversos hábitats para los microbios. Un estudio que investigó las levaduras en diferentes partes de las flores: corola interna y externa, así como en el polen, el néctar y sus polinizadores asociados en dos especies de plantas, encontró que las comunidades microbianas eran distintas en cada una de éstas, lo que indica una separación de las comunidades microbianas dentro de la flor<sup>203</sup>.

### Pétalos y sépalos

Si bien los sépalos y los pétalos pueden ser superficialmente similares, son diferentes en la estructura, química y función de sus células epidérmicas. Los sépalos comúnmente tienen pelos y ocasionalmente glándulas sebáceas que sobresalen de la epidermis, mientras que las superficies de los pétalos a menudo contienen células cónicas y pigmentos brillantes, creándose distintos hábitats para las poblaciones microbianas. Las paredes celulares de los pétalos carecen de lignina, sus superficies se colonizan más fácilmente por hongos endófitos que las superficies de los sépalos. Hay además diferencias de humedad y temperatura entre los sépalos y pétalos.

203.– Pozo, et al (2011).



Algunos de los compuestos volátiles de los pétalos, tienen propiedades antibióticas, lo que restringían el crecimiento de algunos tipos de bacterias en sus superficies. Algunos compuestos comúnmente producidos en las flores, como los terpenoides y los bencenoides, tienen un olor atractivo para los polinizadores, pero también propiedades antimicrobianas.

Los sépalos brindan protección contra la colonización microbiana de los pétalos y las estructuras internas del botón floral en desarrollo durante la maduración. ¿Cómo es la composición del microbioma de los sépalos? ¿Es similar al microbioma de las hojas? ¿o se asemeja al de los pétalos? Dada su gruesa capa cuticular, que funciona como una barrera protectora para la colonización endófitas, los sépalos podrían tener sus propias comunidades microbianas.

### El carpelo<sup>204</sup>

El carpelo es un hábitat diverso en sí mismo, una estructura compleja formada por el estigma, el estilo y los ovarios, cada uno de los cuales posee sus propios entornos únicos.

El *estigma* puede tener un ambiente seco o húmedo, dependiendo de la especie de flor. Se sabe que los estigmas secos tienen células superficiales intactas que a menudo forman papilas de diferentes formas y cuya superficie está cubierta por una pared celular primaria, una cutícula cerosa y una película proteica.

Los estigmas húmedos, por otro lado, tienen células superficiales que a menudo se lisan y exudan una secreción que contiene proteínas, lípidos, polisacáridos y pigmentos. Además de variar en su capacidad para capturar microbios dispersos en la flor, el estigma húmedo puede ser más adhesivo que el seco, los exudados estigmáticos también pueden funcionar como una fuente de nutrientes para microorganismos.

Por lo tanto, las diferencias en la exudación del estigma contribuyen a la creación de distintas comunidades microbianas asociadas con diversas especies de plantas.

Morfológicamente los *estilos* pueden ser abiertos o cerrados. En estilos abiertos, los tubos polínicos crecen en un canal lleno de mucílago, mientras que en estilos cerrados, los tubos polínicos crecen a través de un tejido transmisor que es una extensión de la zona secretora en el estigma.

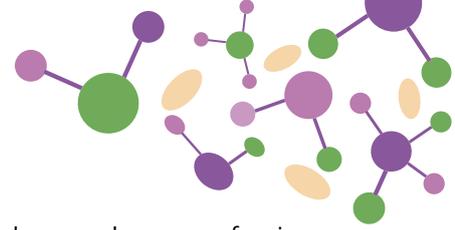
Las células de la materia transmisora *estigma - estilos* cerrados secretan una matriz intercelular que contiene azúcares, polisacáridos, aminoácidos, proteínas, glicoproteínas, proteoglicanos y compuestos fenólicos que ayudan en la nutrición, reconocimiento y orientación del tubo polínico. Estos compuestos también podrían nutrir comunidades bacterianas específicas o estimular la colonización de hongos<sup>205</sup>.

Los *ovarios* transportan y protegen los óvulos, y en muchos casos son las paredes del ovario que se convierten en la pulpa de los frutos. Esto hace que los ovarios sean un hábitat deseado para

---

204.– Es la parte reproductiva femenina de la flor de las plantas angiospermas

205.– Sánchez, et al. (2004).



la colonización microbiana, proporcionando potencialmente recursos a largo plazo y refugio para los microbios que son capaces entrar.

Los microorganismos endófitos ingresan a los tejidos internos de la planta a través de aberturas estomáticas, y hay estomas presentes en las paredes del ovario. Los endófitos también podrían ingresar al tejido del ovario a través de los tejidos de transporte de la planta.

Pocos estudios han analizado directamente las comunidades microbianas en *estambres* de flores, aunque los estambres pueden ser muy importantes para éxito reproductivo de comunidades microbianas. Aunque el filamento puede ser un hábitat poco atractivo para los microbios, por no tener exudaciones y cavidades epidérmicas para colonizar, la antera proporciona a los microbios una superficie más gruesa.

Si los microorganismos son capaces de ingresar a los sacos de polen, este hábitat ofrece los exudados ricos en nutrientes de los granos de polen y protección contra agresiones externas.

### Microorganismos del polen

Los granos de polen exudan azúcares y lípidos, creando un ambiente húmedo y pegajoso para que puedan adherirse a las superficies estigmáticas de las flores que van a ser polinizadas. Estos exudados pueden crear un hábitat atractivo para colonizadores microbianos.

Se han observado bacterias y hongos colonizando en la superficie de los granos de polen en plantas que tienen una capa menos rica de polen, como las gramíneas. La estructura de la capa de polen es específica para el método de dispersión del polen de una planta. Por ejemplo, en plantas que son polinizadas por insectos tienen un polen con una capa espesa y rica en lípidos, mientras que las especies polinizadas por el viento, su capa es menos rica. Debido a esta variación entre especies de plantas, las comunidades microbianas del polen son distintas.

El microbioma del polen parece menos diverso que las comunidades microbianas de la flor entera, posiblemente debido a su pequeño tamaño o su química única. Lo que se conoce sobre los efectos de los microbios asociados al polen, se limita a los microbios patógenos. Falta por completo estudios sobre microorganismos endófitos beneficiosos, sobre cómo aumentan la tolerancia o defensa del polen al estrés y mejoran la viabilidad de las semillas.

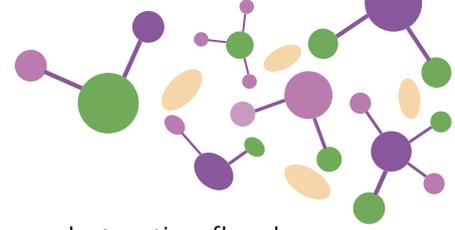
Algunos microorganismos endófitos como virus y levaduras pueden moverse dentro de los granos de polen. Algunos virus asociados al polen disminuyen su funcionalidad, aunque en otros ésta aumenta. Se han observado bacterias, hongos y virus exófitos en el exterior del polen; pero se conoce poco sobre sus efectos en las funciones del polen<sup>206</sup>.

### Microorganismos del néctar

Los microbios que habitan en el néctar son muy importantes en muchos sistemas de *plantas-polinizadores*. Se han identificado poblaciones de bacterias y hongos, incluyendo levaduras y hongos filamentosos, en el néctar diversas especies de plantas. Estos microorganismos pueden influir

---

206.– Citado en Cullen et al. (2021).



en la química del néctar, los compuestos volátiles, la germinación del polen, el atractivo floral y la calidad nutricional de los polinizadores.

La mayoría de las plantas con flores contienen un nectario para proporcionar a los polinizadores un compuesto azucarado y rico en energía. Estos nectarios son un hábitat principal para microorganismos. Los compuestos químicos del néctar que interactúan más estrechamente con las poblaciones microbianas son unas proteínas llamadas nectarinas.

Los microorganismos, sin embargo, se ven afectadas por las propiedades químicas del néctar, lo que limita el crecimiento de varias especies microbianas. Se ha sugerido que los nectarios juegan un papel importante en la defensa de las plantas contra los microorganismos<sup>207</sup>.

Dado que los nectarios y el néctar interactúan fácilmente con los insectos polinizadores, son una puerta de entrada para que la microbiota de los polinizadores colonice el resto de la planta. Sin embargo, no se sabe si los microbios son capaces de dispersarse hacia estructuras florales vecinas o si simplemente se transfieren entre insectos huéspedes y néctar floral.

En un estudio hecho en el desierto de Sonora, donde hay una gran diversidad de polinizadores, como murciélagos, halcones, colibríes e insectos, las investigadoras encontraron que las poblaciones de polinizadores cambian en cada una de las especies florales analizadas, pues en algunas de ellas, las bacterias eran dominantes, mientras que en otras eran las levaduras. Otro factor que influía en las poblaciones microbianas del néctar eran los microorganismos que traían los polinizadores, lo que muestra la complejidad de las dinámicas flor – polinizador - microorganismo<sup>208</sup>.

*En resumen, los microorganismos pueden actuar en el proceso de polinización en diferentes etapas: en la pre-colonización, atrayendo a polinizadores; a través de inducir cambios en la producción de compuestos volátiles. En la post-polinización los microorganismos pueden modificar la dispersión del polen y su recepción en el estigma, en la viabilidad del polen (por ejemplo, haciéndolo más tolerante a la disecación), en la germinación del polen y la formación del tubo germinativo.*

***Una vez más se demuestra la importancia de la simbiosis en los ciclos de la vida.***

## LOS POLINIZADORES

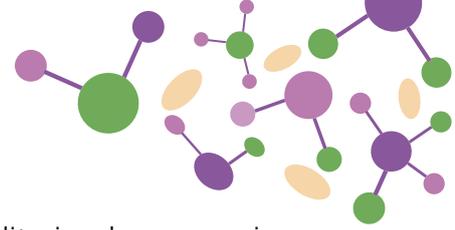
Las poblaciones de importantes polinizadores, como los abejorros y las abejas melíferas, están disminuyendo a un ritmo alarmante en todo el mundo. Es probable que los parásitos contribuyan a este fenómeno.

Recientemente se ha demostrado que las abejas adultas y los abejorros albergan una comunidad de bacterias especializada y sorprendentemente pobre en especies en su intestino. Estas

---

207.– Thornburg, et al. (2003).

208.– Fase de expansión de una flor, durante la cual ocurre la polinización. También se llama así a todo el desarrollo floral.



bacterias específicas parecen estar ausentes en las especies de abejas solitarias, lo que sugiere que la sociabilidad en estos grupos de abejas sociales puede facilitar una asociación estable con sus huéspedes.

Experimentos con larvas de abejas melíferas han demostrado un efecto protector de las bacterias del ácido láctico, contra infecciones secundarias de bacterias patógenas.

En un estudio realizado por investigadores del Instituto de Biología Integrativa, Instituto Federal Suizo de Tecnología, se demostró que, bajo condiciones experimentales, la presencia de la microbiota intestinal, protege a abejas hospedadoras contra un parásito muy virulento y muy extendido en un entorno experimental. Este parásito es muy común y tiene efectos drásticos en las reinas de primavera que están a punto de fundar sus colonias: la infección provoca una pérdida de aptitud física del 40 al 50% de las reinas, en comparación con las reinas sanas.

Se separaron las pupas de las obreras del nido antes de la eclosión, y se mantuvimos a las obreras emergidas aisladas, para simular un estilo de vida solitario. Al exponer un grupo de tratamiento a las heces de sus compañeros de nido, probaron el papel del contacto social para el establecimiento de una microbiota distintiva de las abejas y sus efectos en infecciones parasitarias posteriores.

Los investigadores encontraron que la transmisión de bacterias intestinales beneficiosas es un beneficio importante de la sociabilidad. Los resultados enfatizan la importancia de considerar la microbiota del huésped como un “fenotipo inmunológico extendido” que se suma al sistema inmunológico del huésped<sup>209</sup>.

Los insectos holometábolos<sup>210</sup> experimentan durante las metamorfosis una reorganización intestinal, en la que el intestino larvario se reemplaza por completo. El intestino medio de la pupa se esteriliza a medida que produce una potente mezcla de sustancias antimicrobianas. El intestino recién formado tiene que ser recolonizado por bacterias del medio ambiente, incluyendo su entorno social.

Los microorganismos simbiotes que se transmiten en la población huésped, les confiere protección contra patógenos y otros beneficios propios de la simbiosis. Esta relación simbiótica de protección parece haber surgido numerosas veces en la evolución de los insectos. Recientemente se ha descubierto que las actinobacterias simbióticas extracelulares tienen una función protectora contra las avispa excavadoras<sup>211</sup>, las hormigas cortadoras de hojas<sup>212</sup> y los escarabajos de los pinos.

Por eso, las abejas solitarias tienen dificultad de recuperar su microbioma porque no están expuestas a la socialización<sup>213</sup>.

---

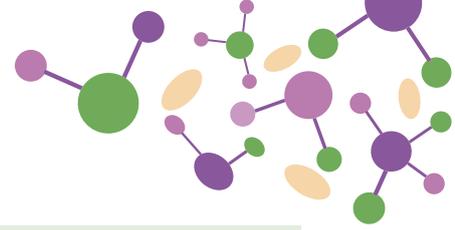
209.– Koch y Schmid-Hempel (2018).

210.– El holometabolismo es un tipo de desarrollo característico de los insectos superiores, en el que se suceden las fases de embrión, larva, pupa e imago (adulto). Las abejas son holometabólicas.

211.– Kaltenpoth, et al. (2005).

212.– Currie., et al. (2006).

213.– Martinson, et al. (2011).



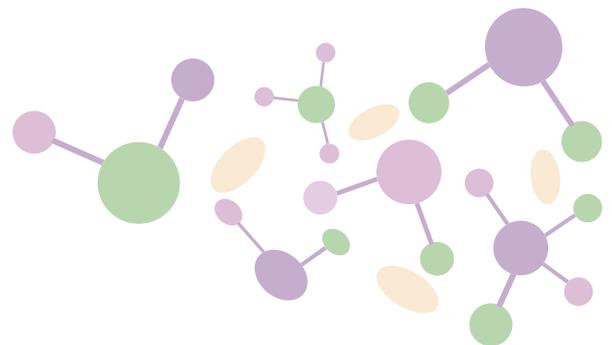
## Microorganismos, polinizadores y plaguicidas

En todo el mundo hay noticias alarmantes sobre la desaparición de los polinizadores, y particularmente de las abejas melíferas.

Se han atribuido a varios factores el aumento de la mortalidad de las colonias de abejas melíferas, entre ellos el incremento del uso de agrotóxicos en los agroecosistemas. Hasta hace poco años se creía que el herbicida glifosato era inocuo para los animales, incluidas las abejas, porque ataca a la formación de una enzima que sólo se encuentra en plantas y microorganismos. A medida que ha aumentado el uso de este herbicida en todo el mundo, esta afirmación ha sido confrontada por una inmensa cantidad de estudios científicos que muestran lo contrario: el glifosato afecta a los animales, incluyendo el ser humano de distintas maneras. Adicionalmente, las abejas dependen de un microbioma intestinal especializado, que beneficia el crecimiento y proporciona defensa contra los patógenos.

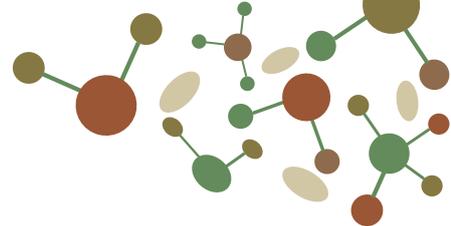
La exposición de las abejas al glifosato puede perturbar su microbiota intestinal beneficiosa, afectando potencialmente la salud de las abejas y su eficacia como polinizadores. La mayoría de las bacterias intestinales de las abejas contienen la enzima que es alterada por el glifosato, por lo que la exposición de las abejas al glifosato altera la comunidad intestinal de las abejas y aumenta su susceptibilidad a la infección por patógenos oportunistas<sup>214</sup>.

En un estudio realizado en la Universidad de Texas en Austin se encontró que el microbioma de los insectos polinizadores se vio afectado por la exposición al glifosato durante y después de la colonización intestinal, y que la exposición al glifosato durante la colonización intestinal temprana aumentó la mortalidad de las abejas expuestas a un patógeno oportunista. Además, que las bacterias intestinales de las abejas difieren en la susceptibilidad al glifosato.



---

214.– Motta, et al. (2018).



# CAPÍTULO QUINCE

## LÍQUENES: EL ARTE DE CONVIVIR

Los líquenes surgen de la relación simbiótica entre un hongo (o micobionte) con un organismo capaz de realizar la fotosíntesis, ya sea una cianobacteria o un alga (o fotobionte), otorgando a los dos organismos, características de las que no tendrían por separado.

Los líquenes son el resultado de un proceso evolutivo complejo que involucra diferentes compañeros simbióticos, y que conduce a una diversidad de fenotipos que reflejan, en diversos grados, radiación adaptativa<sup>215</sup> o evolución convergente<sup>216</sup>.

*Los líquenes incorporan al ecosistema agua y nutrientes atmosférico, y son importantes en la construcción del suelo.*

### La diversidad de los líquenes

Una de las formas de clasificar a los líquenes, es por el tipo de asociación del hongo liquinizados con su simbiote.

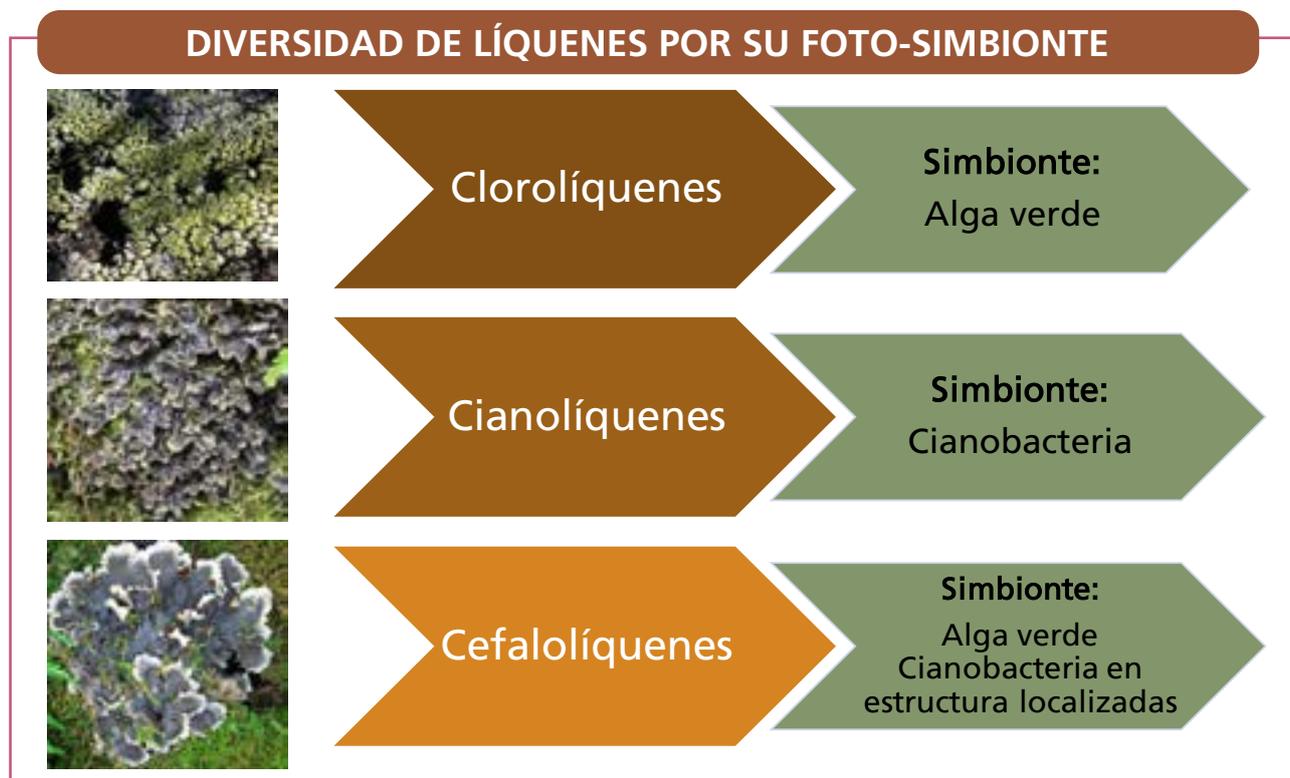
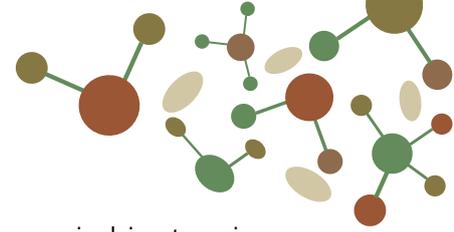


Figura 15.1 Tipo de líquenes por su morfología  
Basado en Herrera-Campos, et al. (2014)

215.– La radiación adaptativa permite a una población biológica evolucionar para ocupar nichos ecológicos nuevo; y a partir de ahí, formar nuevas especies.

216.– La evolución convergente explica cómo estructuras similares han evolucionado independientemente a partir ancestros muy distintos y por procesos de desarrollo evolutivos muy diferentes. Un ejemplo es la evolución del vuelo en los pterosaurios, las aves y los murciélagos.



La diferencia más obvia entre estos grupos es que los líquenes que contienen simbiontes cianobacterias comúnmente fijan  $N_2$  y por lo tanto tienen una mayor concentración de Nitrógeno. Estos grupos también difieren en sus relaciones hídricas, lo que a su vez influye tanto en su estructura física como en su capacidad de retención de agua. Necesitan agua líquida para activar la fotosíntesis, lo que explica por qué son más abundantes en las selvas tropicales y en sitios donde hay fuertes precipitaciones de rocío frecuentes.

Los *clorolíquenes* y *cefalolíquenes* activan fácilmente su fotosíntesis, en equilibrio con una alta humedad del aire ambiental, y algunos de ellos incluso prefieren hábitats deficientes en agua líquida. No es raro verlos debajo de rocas colgantes.

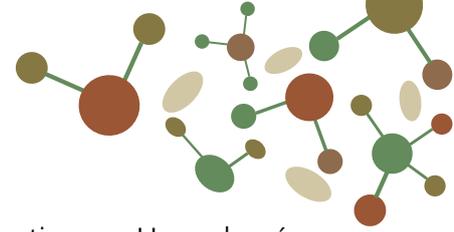
Los líquenes varían considerablemente en tamaño desde apenas milímetros de diámetro hasta varios metros de longitud. Los líquenes pueden ser blanquecinos, grises, cafés, negros: o tener amarillos, anaranjados o rojos brillantes. El color obedece a los pigmentos fotosintéticos del alga, o a las propiedades ópticas de los metabolitos secundarios producidos por el hongo. Esta variabilidad morfológica explica parcialmente cómo han podido adaptarse a tantos microambientes, algunos de ellos extremos<sup>217</sup>.



Figura 15.2 Tipo de líquenes por su morfología  
Basado en Herrera-Campos, et al. (2014)

Por la forma de sus talos, hay micro-líquenes, y se los conoce como costrosos o crustáceos. Forman formas de costa más o menos circulares. Algunos líquenes costrosos crecen dentro de las rocas o células epidérmicas de hojas o de cortezas.

217.- Herrera Campos, et al. (2014).



Entre los macro-líquenes se encuentran los que tienen formas foliosas y fruticosas. Hay además algunas formas intermedias.

Los líquenes *foliosos* tienen talos laminares adheridos total o parcialmente al sustrato mediante rizinas<sup>218</sup> u ombligos. Miden desde unos cuantos centímetros de diámetro hasta 30 cm. Los líquenes *fruticosos* tienen apariencia arbustiva o filamentosa, pueden ser erectos o pendulares y su tamaño es muy variable: desde unos cuantos centímetros a varios metros de longitud.

La morfología de los líquenes influye en su ecología. Los líquenes tienen una alta diversidad funcional asociada con la absorción y retención de agua y de nutrientes.

### Funciones ecológicas de los líquenes

Los líquenes desempeñan roles ecológicos importantes en los hábitats donde viven, relacionados con la concentración de nutrientes del talo, compuestos de defensa, su capacidad de retención de agua.

Los líquenes muestran una gran variabilidad y funcionalidad ecológica; la *concentración de nutrientes del talo*, -un rasgo funcional importante para impulsar la descomposición del talo. Esta alta variabilidad intraespecífica está relacionada con la considerable capacidad de los líquenes para absorber y acumular nutrientes de fuentes atmosféricas.

Los líquenes son importantes captadores de *agua atmosférica*. Se calcula que estos pequeños organismos pueden absorber hasta 3 000% de su peso seco, de agua. Los líquenes varían mucho en su capacidad para retener la humedad, y esto tiene importantes implicaciones ecológicas. Los líquenes delgados y colgantes, tienen una capacidad limitada para retener agua, aunque absorben rápidamente agua del aire húmedo. En contraste, los líquenes cianobacterianos foliosos, gruesos o con forma de gel, pueden retener agua durante períodos prolongados.

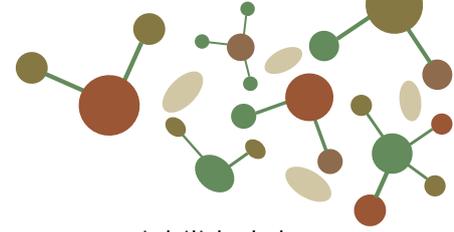
Parece que hay una compensación entre la flexibilidad y rápida de absorción de humedad característica de los clorolíquenes delgados que utilizan aire húmedo todas las noches; y la estrategia conservadora de almacenamiento de agua de los cianolíquenes que limitan su fotosíntesis a los raros períodos de lluvias. En algunos sitios con escasas lluvias, los líquenes epífitos fruticulosos absorben la humedad de la niebla y, por lo tanto, suministran agua a los suelos subyacentes, lo que a su vez mejora la disponibilidad de humedad del suelo para el crecimiento de los árboles<sup>219</sup>

Hay una gama de distintos tipos de *pigmentación* entre los líquenes que va desde casi blanco hasta negro, lo que repercute en la temperatura de la superficie del talo. En ambientes fríos, los líquenes de pigmentación oscura pueden elevar las temperaturas por encima del punto de congelación del agua; en cambio, los líquenes de color claro que forman mantos en el suelo, pueden aumentar el albedo de la superficie terrestre, y enfriarla.

---

218.- Las rizinas son un tipo de raíces, elemento de sujeción, poco diferenciado, que mantiene al talo de los líquenes fijos al sustrato.

219.- Stanton (2013).



Un aspecto importante de los líquenes es que estos producen una importante variabilidad de *metabolitos secundarios* a base de carbono sustancias orgánicas que son producidos por el micobionte. Estos son comúnmente derivados débiles del ácido fenólico.

La mayoría de los metabolitos secundarios son exclusivos de los hongos liquenizados y solo unos pocos, también son producidos por hongos no liquenizados. Se conocen más de mil metabolitos secundarios producidos por líquenes, de los cuales sólo una mínima cantidad son producidos por hongos no liquenizados y plantas.

Es probable que estos compuestos hayan evolucionado para proteger a los líquenes de un conjunto de factores estresantes físicos y bióticos, como daños causados por la luz y ataques de depredadores y patógenos; y es probable que desempeñen papeles claves en procesos ecológicos de las comunidades en las que participan. Las concentraciones de estos metabolitos en el líquen van a depender de condiciones ambientales (como el pH, temperatura), así como del tamaño del talo.

### Los dos metabolismos

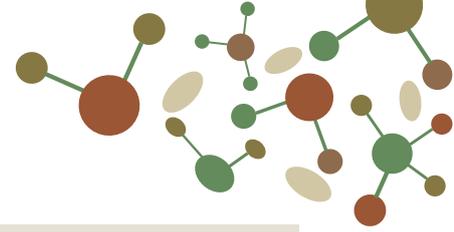
En todos los seres vivos tienen lugar distintas reacciones bioquímicas y procesos físico-químicos, que son la base de la vida a escala molecular, y permiten las diversas actividades de las células: crecer, reproducirse, mantener sus estructuras, responder a estímulos, etc. Este conjunto de procesos se llama *metabolismo*, y están mediados por compuestos bioquímicos llamados *metabolitos*.

Los procesos metabólicos pueden ser *catabólicos* (donde se libera energía como ocurre en la glucólisis en la que se degrada la glucosa) y *anabólicos* (que utilizan la energía liberada en procesos tales como la síntesis de proteínas o de ácidos nucleicos).

El *catabolismo* y el *anabolismo* son procesos acoplados, puesto que cada uno depende del otro. Estos procesos tienen lugar en casi todos los seres vivos, y se denomina *metabolismo primario*.

Sin embargo, algunos organismos vivos tienen un *metabolismo secundario* paralelo, que cumple funciones complementarias a las básicas para la vida. Los microorganismos inician su metabolismo secundario en la fase estacionaria, cuando se detiene la fase de crecimiento, pero siguen metabólicamente activos.

Los llamados *metabolitos secundarios* (cuya biosíntesis se deriva de compuestos intermediarios del metabolismo primario) facilitan la comunicación de un organismo con otros seres de la misma o de otra especie, enfrentar situaciones de estrés (bajas temperaturas, presencia de químicos, sequías, etc.) o al ataque de depredadores, patógenos o parásitos. Es decir que los metabolitos secundarios son producidos bajo condiciones fisiológicas específicas. Tienen un bajo peso molecular y no cumplen un



rol universalmente esencial en los procesos bioquímicos celulares. Pueden ser compuestos con estructuras complejas y químicamente muy diversos; se los clasifica de acuerdo a sus precursores inmediatos del metabolismo primario, y a su peso molecular. Los metabolitos secundarios *volátiles*, son los pequeños y activos en la fase gaseosa, en tanto que los metabolitos *no-volátiles* son moléculas más grandes y se pueden difundir en un sustrato sólido o líquido.

Los metabolitos secundarios tienen una distribución restringida y específica para cada organismo que los producen. Entre ellos se incluyen los antibióticos, alcaloides, terpenos, saponinas, taninos. Muchos de los metabolitos secundarios son utilizados actualmente por la industria farmacéutica, como los antibióticos Penicilina, Cefalosporina, producido por los hongos *Penicillium* y *Cephalosporium* respectivamente y la Estreptomicina producido por la bacteria *Streptomyces*.

Los líquenes aportan en los flujos de nutrientes en los ecosistemas. Nutrientes esenciales como el nitrógeno, potasio, fósforo y azufre, son obtenidos por los líquenes directamente del aire y los incorporan al ecosistema. Se ha estimado que algunos ecosistemas forestales consiguen hasta 25% del nitrógeno a través de los líquenes<sup>220</sup>.

Su rol en el *ciclo de nutrientes* es importante en ecosistemas dominados por líquenes. Aunque las comunidades dominadas por plantas obtienen la mayoría de sus nutrientes del suelo y de nutrientes dentro del sistema, los líquenes los obtienen del exterior del ecosistema terrestre, pues carecen de raíces.

Absorben gran cantidad de nutrientes de las deposiciones húmedas y secas que se originan principalmente fuera del ecosistema, y lo hacen de manera eficiente porque tienen una gran superficie en relación con su biomasa y porque sus superficies carecen de cutículas y estomas. Los líquenes pueden acumular concentraciones de estos nutrientes capturados, que en algunos casos pueden exceder con creces sus necesidades fisiológicas.

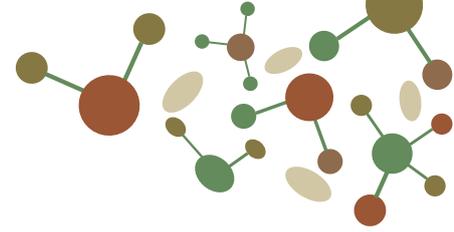
Aproximadamente el 10% de todas las especies de líquenes contienen cianobacterias fijadoras de  $N_2$ . Debido a que los líquenes a menudo crecen en ecosistemas pobres en nutrientes, los líquenes asociados con cianobacterias pueden aumentar el ingreso de nitrógeno al ecosistema<sup>221</sup>.

Algunos líquenes intervienen en el ciclo del azufre. Capturan compuestos de azufre, acumulándolos en forma de dióxido de azufre. En ocasiones esto afecta algunas de sus funciones vitales, como el flujo de nutrientes, sobre todo en la ruta metabólica de los carbohidratos. Asimismo, hay líquenes que pueden liberar el azufre y compuesto de azufre, que los emite a la atmósfera en cantidades significativas. Debido a esta capacidad, los líquenes son a menudo utilizados como indicadores biológicos de contaminación.

---

220.– Fritz-Sheridan (1988).

221.– Asplund y Wardle (2016).



## Su hábitat

Los líquenes se encuentran en la mayoría de los ecosistemas terrestres. Dominan aproximadamente el 8% de la superficie terrestre de la Tierra; aunque en algunos ecosistemas boscosos, tierras secas y tundras pueden constituir la mayor parte de la biomasa de la capa terrestre. Estos pueden crecer en el suelo, rocas, cortezas vegetales, hojas, sobre animales, y en superficies artificiales. En los páramos andinos, los líquenes son componentes conspicuos de la flora, con una alta diversidad de especies<sup>222</sup>.

Los *líquenes terrestres* influyen directamente en los microclimas del suelo, y está fuertemente ligada a la morfología del talo. Tanto la densidad del manto de líquenes como la capacidad de retención de agua del manto están correlacionados negativamente con la temperatura del suelo. El espesor del manto regula la transferencia de calor al suelo, al igual que el contenido de humedad. Además, el color de los mantos de líquenes, afecta al albedo; y por lo mismo a la temperatura del suelo<sup>223</sup>. Pueden colonizar las arenas o rocas sueltas, luego de que ciertos microorganismos, musgos y plantas superiores han ayudado a compactar el suelo.

Los *líquenes epífitos* son aquellos que utilizan como sustrato las cortezas de árboles y arbustos. Se instalan sobre tejidos muertos, y pueden aprovechar los compuestos químicos disueltos por el agua de lluvia. La estructura de sus poblaciones, que están definidas por su composición, abundancia y diversidad, dependen del tipo de bosque. Dado que los líquenes epífitos dependen de la humedad atmosférica, proliferan en bosque nublados y de neblina.

Los líquenes pueden colonizar ambientes que son adversos para muchas otras formas de vida, como desiertos muy secos y cálidos o los fríos extremos. No obstante, algunas especies de líquenes son muy sensibles a presiones ambientales como la radiación solar ultravioleta, la sequía, el calor, el congelamiento y los cambios abruptos producidos por la deforestación<sup>224</sup>.

### La costra biológica del suelo<sup>225</sup>

La costra biológica del suelo son comunidades bióticas formadas por la íntima asociación entre partículas de suelo, cianobacterias, algas, hongos, líquenes, hepáticas y briófitos.

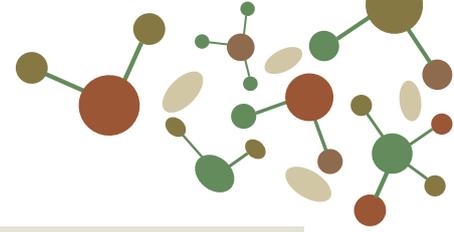
Aunque predomina en zonas áridas, semiáridas, montañosas y polares, estas comunidades están ampliamente distribuidas en muchos tipos de suelo y en casi todas las comunidades vegetales donde la luz alcanza la superficie del suelo, aportando carbono y nitrógeno al suelo, incrementando su estabilidad y brindando protección frente a la acción erosiva de la lluvia y el viento.

222.– Merina – Merchán (2006).

223.– Ellis (2021).

224.– Hawksworth y Hill (1984).

225.– Castillo – Monroy y Maestre (2011).



La costra biológica del suelo incrementa la infiltración, el contenido de humedad en los suelos y disminuye la escorrentía. En algunas comunidades, la costra de líquenes absorbe el agua del rocío, aumentando la disponibilidad de agua en las inmediaciones.

La costra biológica del suelo puede estabilizar dunas en los ecosistemas áridos y semiárido. La deposición eólica y los regímenes de precipitación de estas zonas, están estrechamente relacionados con la formación de estas costras, ofreciendo protección contra la erosión, y constituyéndose en una eficiente trampa de polvo rico en nutrientes. Cumplen además roles importantes en el ciclo del Nitrógeno y Oxígeno.

Los líquenes, al ser productores primarios por su componente fotobionte, sirven de alimentación para algunas comunidades de animales; algunas de las cuales tienen una gran dependencia de los líquenes en sus dietas. Este es el caso por ejemplo de los renos de las taigas y de varias otras especies de mamíferos. Hay varias especies de insectos y otros invertebrados que se alimentan de líquenes<sup>226</sup>. Algunas aves los utilizan como material de construcción para sus nidos.

El talo de los líquenes alberga comunidades de micro-fauna que viven en películas de agua como nematodos, protozoos, rotíferos y tardígrados, formando complejas redes tróficas. Algunos nematodos probablemente se alimentan del micobionte del líquen. También hay una gran diversidad de nematodos depredadores en los líquenes foliosos epífitos, y es probable que también se alimenten de la microfauna asociada a los líquenes.

Las densidades de rotíferos y tardígrados son mayores en especies de líquenes con más biomasa; y la diversidad, pero no la abundancia, de nematodos asociados a líquenes aumenta cuando la concentración de nutrientes minerales del talo.

Los líquenes que crecen sobre rocas albergaron una densidad mucho mayor de nematodos omnívoros que los líquenes epífitos y terrícolas. Hay además una mayor abundancia de nematodos que se alimentan de bacterias en líquenes fijadores de nitrógeno, los que están adaptados en alimentarse de las simbioses cianobacterias.

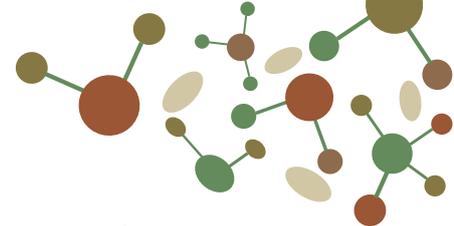
Hay además diversas especies de invertebrados terrestres que se alimenta y busca refugio en líquenes, incluyendo especies de gasterópodos, colémbolos, ácaros, escarabajos, larvas de polilla y cochinillas<sup>227</sup>.

Aunque los líquenes están formados por la asociación de hongos y algas o cianobacterias, se los ubica en el Reino Fungi y representan más del 20% de las especies conocidas de hongos. En contraste, los fotobiontes de los líquenes son mucho menos diversos. En estudios

---

226.– Barreno y Pérez Ortega (2003).

227.– Gerson y Seaward (1977).



recientes se ha encontrado un tercer componente de la simbiosis en algunos líquenes: una levadura. La presencia de estas levaduras, pueden explicar la diversidad funcional que hay entre los líquenes<sup>228</sup>.

### LA EVOLUCIÓN DE LOS LÍQUENES Y LA SIMBIOSIS EN LOS ÚLTIMOS 250 MILLONES DE AÑOS<sup>229</sup>

La simbiosis es una forma de relación entre los seres vivos que se da en todo el mundo natural, y a pesar de los papeles claves que desempeñan en la estructura de los ecosistemas; sus orígenes, persistencia e impacto en escalas de tiempo evolutivo es todavía poco conocido por la ciencia.

Un estudio realizado por un equipo de científicos del *Field Museum* de Chicago, la Universidad de Stanford y el Jardín Botánico y Museo de Berlín, que abarcó más de 3300 especies de líquenes <sup>230</sup>, investigaron cómo y cuándo los hongos líquenes intercambiaban algas asociadas, y cambiaron entre formas de crecimiento durante los últimos 250 millones de años. Estos datos permiten comprender mejor qué asociaciones simbióticas se unen o se separan y cómo sus contribuciones ecológicas han cambiado a lo largo del tiempo.

Los primeros hongos que formaron líquenes surgieron hace aproximadamente 200 millones de años. A lo largo de esa historia evolutiva, algunos hongos perdieron su capacidad de formar líquenes, y pasaron a ser descomponedores o parásitos de plantas, y en algunos casos, finalmente volvieron a liquenizarse. Aunque se cree que los líquenes son organismos primitivos, evolucionaron mucho más tarde que los hongos, coincidiendo con la evolución de hábitats favorables para las algas.

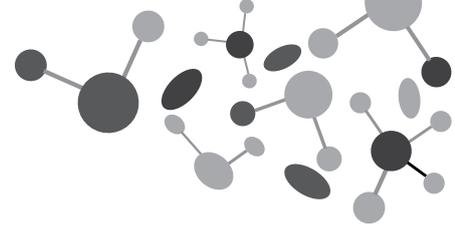
La dinámica evolutiva que se desarrolló con estos hongos y sus compañeros en el pasado profundo, forma la base de las simbiosis que conocemos hoy. Las asociaciones simbióticas están en todas partes y son una fuerza fundamental en la evolución. Dado que los líquenes son un modelo clásico de simbiosis, comprender las formas en que cambiaron de simbiosis, cambiaron de forma física y se diversificaron a lo largo de millones de años, ofrece una visión más amplia de los procesos profundos de la simbiosis en sí misma.

---

228.– Spribille, et al. (2016).

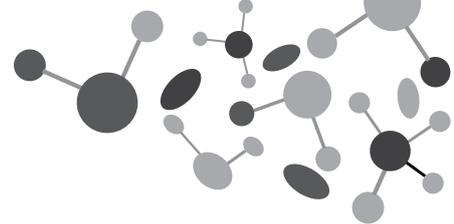
229.– Nelsen, et al. (2000).

230.– Field Museum (2020).

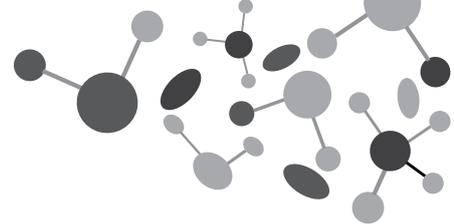


## REFERENCIAS

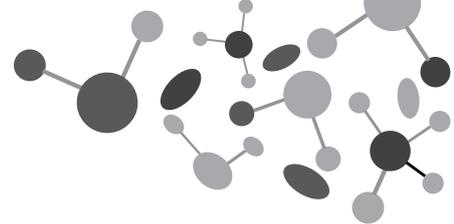
- Adam P.S., et al. (2017). The growing tree of Archaea: new perspectives on their diversity, evolution and ecology. *The ISME Journal* 11: 2407–2425.
- Alawiye T.T. y Babalila O.O. (2019). Bacterial Diversity and Community Structure in Typical Plant Rhizosphere. *Diversity*, 11, 179. doi:10.3390/d11100179
- Alongi D.M. (1994). The role of bacteria in nutrient recycling in tropical mangrove and other coastal benthic ecosystems. *Hydrobiologia* 285: 19-32.
- Antonius A. y Lipscomb D. (2001) First protozoan coral-killer identified in the Indo-Pacific. *Atoll Research Bulletin* No. 481 <https://doi.org/10.5479/si.00775630.481>.
- Asplund J. y Wardle D.A. (2016). How lichens impact on terrestrial community and ecosystem properties. *Biol. Rev.* doi:10.1111/brv.12305
- Armstrong E., et al. (2020). The Abundance of Heterotrophic Protists Associated with Intertidal Seaweeds. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 50: 415–424 doi:10.1006/ecss.1999.0577
- Atlas R.M y Bartha R. (2002). *Ecología microbiana y Microbiología ambiental*. Madrid: Pearson Educación S.A.
- Atlas, R. M. y Bartha R. (1972). Biodegradation of petroleum in seawater at low temperatures. *Can. Microbiol.* 18: 1851-1855. doi:10.1139/m72-289.
- Avrani S., et. al. (2012). Virus-host swinging party in the oceans. *Mobile Genetic Elements* 2(2):88-95. doi:10.4161/mge.20031
- Baker B.J., et. al. (2020). Diversity, ecology and evolution of Archaea. *Nature Microbiology* 5(7): 887-900.
- Baillie, I.C. (1996). Soils of the humid tropics. In: P.W. Richards (ed.). *The Tropical Rainforest: An Ecological Study*. Segunda Edición. pp. 256-286. Cambridge University Press. Cambridge.
- Balcome J. (2018). *El ingenio de los peces*. Bogotá: Planeta.
- Barreno E. y Pérez Ortega S. (2003). *Los líquenes y el medio*. Universidad de Valencia.
- Bartha R. y Atlas R.M. (1977). The Microbiology of Aquatic Oil Spills. *Advances in Applied Microbiology*. 22: 225-266. [https://doi.org/10.1016/S0065-2164\(08\)70164-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2164(08)70164-3)
- Bayón A. (2022) Cuando los hongos eran árboles. <https://www.muyinteresante.es/ciencia/18468.html>
- Bedoya O.C. (2005). *Revisión de la coevolución de sistemas micorrizas Ericoides – Ericacea*. Tesis de pregrado en Biología y Microbiología. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias.
- Biddle J. F. et al. (2006). Heterotrophic Archaea dominate sedimentary subsurface ecosystems off Peru. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 103: 3846–3851
- Bonfante P. y Genre A. (2015). Arbuscular mycorrhizal dialogues: do you speak 'plantish' or 'fungish'? *Trends Plant Sci* 20:150–154 <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2014.12.002>.
- Bravo E. y Gálvez E. (2015). *365 razones para un Ecuador libre de transgénicos*. Universidad Politécnica Salesiana – GIEP. Quito: Abya Yala, pp. 385.



- Broecker F y Moelling K (2019). What viruses tell us about evolution and immunity: beyond Darwin? *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 447: 53–68 doi:10.1111/nyas.14097
- Bryant R.J., et al. (1982). Interactions of bacterial and amoeba populations in soil microcosms with fluctuating moisture content. *Appl. Environ. Microbiol.* 55:1857-1859.
- Byrd A.L., et al. (2018). The human skin microbiome. *Nature Reviews Microbiology* 16: 143–155.
- Castillo-Monroy A.P. y Maestre F.T. (2011). La costra biológica del suelo: Avances recientes en el conocimiento de su estructura y función ecológica. *Revista Chilena de Historia Natural* 84: 1-21.
- Cash H.L., et al. (2006). Symbiotic bacteria direct expression of an intestinal bactericidal lectin. *Science* 313:1126–1130.
- Caycedo Lozano L. et al. (2021). Las bacterias, su nutrición y crecimiento: una mirada desde la química. *Nova* 19 (36). <https://doi.org/10.22490/24629448.5293>.
- Chavarría D.N. (2018). *Las comunidades microbianas del suelo ante la diversificación de un agroecosistema de la Pampa Húmeda*. Tesis de doctorado en Ciencias Agropecuarias. Universidad de Córdoba, Argentina.
- Cerón L.E. y Aristizábal F.A. (2012). Dinámica del ciclo del nitrógeno y fósforo en suelos. *Revista Colombiana de Biotecnología* 14 (1): 285-295.
- Cittadini I. (2011). Lo que el volcán Puyehue nos dejó. *UBA Exactas*. <https://exactas.uba.ar/lo-que-el-puyehue-nos-dejo/>
- Colwell, R. R. (1977). Ecological aspects of microbial degradation of petroleum in the marine environment. *CRC Crit Rev Microbiol.* 5(4):423–44
- Corliss, J.O. (1973). Protozoan ecology: a note on its current status. *Amer. Zool.* 13:145-148.
- Cornejo-Castillo F M., et al. (2016). "Cyanobacterial symbionts diverged in the late Cretaceous towards lineage-specific nitrogen fixation factories in single-celled phytoplankton". *Nature Communications* 7:11071 doi: 10.1038/ncomms11071
- Cragg S.M., et. al. (2015). Lignocellulose degradation mechanisms across the tree of life. *Curr Opin. Chem Biol* 29:108–119 <http://dx.doi.org/10.1016/j.cbpa.2015.10.018>.
- Cruz S.M., et al. (2017). Microbiota de los ecosistemas de la cavidad bucal. *Rev Cubana Estomatol* 54 (1).
- Cullen N.P., et al. (2021). Integrating microbes into pollination. *Current Opinion in Insect Science* 44: 48-54.
- Currie C.R., et al. (2006) Coevolved crypts and exocrine glands support mutualistic bacteria in fungus-growing ants. *Science* 311:81–83.
- Deng M., et al. (2023). Tree mycorrhizal association types control biodiversity productivity relationship in a subtropical forest. *Science Advances* 9.
- Diop K., et al. (2019). Exhaustive repertoire of human vaginal microbiota. *Human Microbioma Journal* 11: 100051. <https://doi.org/10.1016/j.humic.2018.11.002>
- Domingo E. (1996). Basic concepts in RNA virus evolution. *The FASEB Journal.* 10: 859 – 864.
- Dykhuizen, D. (2005). Species Numbers in Bacteria. *Proc Calif Acad* 56(6 Suppl 1): 62–71.
- Easton E.E. et. al. (2019). Chile and the Salas y Gómez Ridge. En Loya et al. (eds.), *Mesophotic Coral Ecosystems* 12: 477 – 490. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0\\_27](https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_27)
- Eckburg P.B., et al. (2005). Diversity of the human intestinal microbial flora. *Science.* 308:1635–1638



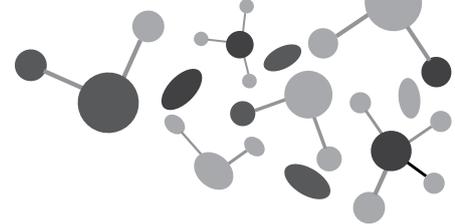
- Ellis C.J. et al. (2021). Functional Traits in Lichen Ecology: A Review of Challenge and Opportunity. *Microorganisms* 9: 766. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9040766>.
- Eloe-Fadrosh E.A. y Rasko D.A (2014). The Human Microbiome: From Symbiosis to Pathogenesis. *Annu Rev Med.* 64: 145–163. doi:0.1146/annurev-med-010312-133513
- Enard D., et al (2016). Viruses are a dominant driver of protein adaptation in mammals. *eLife.* 5: e12469. doi:10.7554/eLife.12469
- Esnault C., et al. (2013). Differential evolutionary fate of an ancestral primate endogenous retrovirus envelope gene, the EnvV syncytin, captured for a function in placentation. *PLOS Genet.* 9: e1003400
- Espinosa Márquez J., et. al. (2010). Rutas metabólicas de oxidación del Azufre en bacterias quimiolitioautótrofas, relevancia ambiental y biotecnológica. *Mensaje Bioquímico XXXIV:* 101 – 120.
- Exposito-Alonso M., et al (2022). Genetic diversity loss in the Anthropocene. *Science* 377, 1431–1435.
- ETC Group (2017). ¿Cuál es el problema con la gestión de la radiación solar? <https://www.etcgroup.org/es/content/cual-es-el-problema-con-la-gestion-de-la-radiacion-solar>
- Fan L., et al. (2017). Glyphosate effects on symbiotic nitrogen fixation in glyphosate-resistant soybean. *Applied Soil Ecology* 121: 11-19. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.09.015>
- Field Museum (2020). Study reveals how lichens stayed together, split up, swapped partners, and changed form over 250 million years. [https://phys.org/news/2020-08-reveals-lichens-swapped-partners-million.amp?\\_\\_twitter\\_impression=true&s=03](https://phys.org/news/2020-08-reveals-lichens-swapped-partners-million.amp?__twitter_impression=true&s=03)
- Finlay B.J. y Esteban G. (1998). Freshwater protozoa: biodiversity and ecological function. *Biodiversity and Conservation* 7: 1163–1186. <https://doi.org/10.1023/A:1008879616066>
- Findlay S. (2010). Stream microbial ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 29 (1): 170-181.
- Flórez-Leiva L., et al. (2007). Macroalgas marinas afectadas por la flota de arrastre camaronero en el Mar Caribe de Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Ciencias.* 31 (118): 41-48.
- Floudas D, et al. (2012). The Paleozoic origin of enzymatic lignin decomposition reconstructed from 31 fungal genomes. *Science* 336:1715–1719. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1221748>.
- Foster MS. (2001). Rhodoliths: Between rocks and soft places. *J. Phycol.* 37: 659-667.
- Frankowiak K. et al. (2016). Photosymbiosis and the expansion of shallow-water corals. *Science Advances* 2(11) doi:10.1126/sciadv.1601122.
- Freiberg, E. (1998). Microclimatic parameters influencing nitrogen fixation in the phyllosphere in a Costa Rican premontane rain forest. *Oecologia* 117:9–18.
- FoE (2023). Genetically engineered soil microbes: risks and concerns. <https://foe.org/resources/ge-soil-microbes/>
- Fritz-Sheridan, R. P. (1988). Nitrogen fixation on a tropical volcano, La Soufriere: nitrogen fixation by the pioneer lichen *Dictyonema glabratum*. *Lichenologist* 20:96-100
- Fukuda T.T. et al. (2021). Specialized Metabolites Reveal Evolutionary History and Geographic Dispersion of a Multilateral Symbiosis. *CS Cent. Sci.* 7(2): 292–299
- Gerson U. y Seaward R.M.D. (1977). Lichen-invertebrate associations. En M. R. D Seaward *Lichen Ecology*, pp. 69–119. Academic Press, London.



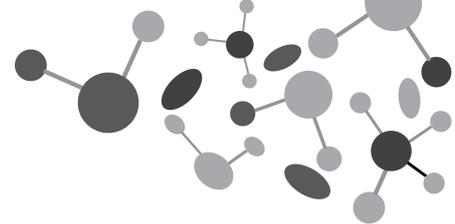
- Gleason F.H. y Frank H. (2008). The ecology of chytrids in aquatic ecosystems: roles in food web dynamics. *Fungal Biology Reviews* 22 (1): 17-25. doi:10.1016/j.fbr.2008.02.001.
- Graham E.R et al. (2014) Intracapsular algae provide fixed carbon to developing embryos of the salamander *Ambystoma maculatum*. *The Journal of Experimental Biology*. 217: 2983 doi:10.1242/jeb.111732
- Groen S.C. et al. (2016). Virus Infection of Plants Alters Pollinator Preference: A Payback for Susceptible Hosts?. *PLoS Pathog*. 12(8): e1005790.
- Hadas E. y Marie D. (2006). Virus predation by sponges is a new nutrient-flow pathway in coral reef food webs. *Limnology Oceanography*. 51:1458–550
- Hardoim, P. R., et al. (2015). The hidden world within plants: ecological and evolutionary considerations for defining functioning of microbial endophytes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 79, 293–320.
- Hatfulla G.F, et al. (2000). The origins and ongoing evolution of viruses. *Trends in Microbiology*. 8, 11 (1): 504-508
- Hawksworth, D. L. y Hill. D.J. (1984). *The Lichen-Forming Fungi*. Londres: Blackie, pp.158.
- Heffernam O. (2023). Deep-Sea Mining Could Begin Soon, Regulated or Not. *Scientific American*. <https://www.scientificamerican.com/article/deep-sea-mining-could-begin-soon-regulated-or-not/>
- Herrera Campos M.A. et al. (2014). Biodiversidad de líquenes en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad Supl*. 85: S82-S99. doi:10.7550/rmb.37003
- Hobbie E.A. y Boyce A.K (2010). Carbon sources for the Paleozoic giant fungus *Prototaxites* inferred from modern analogues. *Proceedings of the Royal Society B* 277(1691): 2149-56 doi:10.1098/rspb.2010.0201
- Horel A. et al. (2014). Impact of crude oil exposure on nitrogen cycling in a previously impacted *Juncus roemerianus* salt marsh in the northern Gulf of Mexico. *Environ Sci Pollut Research* 21:6982–6993. doi:10.1007/s11356-014-2599-z
- Holtst. L.L. y Giesy, J.P. (1989). Chronic effects of photoenhanced toxicity of anthracene on *Daphnia magna* reproduction. *Env. Toxicol. Chem*. 15: 547-581.
- Honrubia M. (2009). Las micorrizas: una relación planta-hongo que dura más de 400 millones de años. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*. 66S1: 133-144. doi:10.3989/ajbm.2226
- Hueber, F. M. (2001). Rotted wood–alga–fungus: the history and life of *Prototaxites Dawson* 1859. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 116(1), 123-158. doi:10.1016/S0034-6667(01)00058-6
- INECOL ( s/f). Chicatanas: las hormigas que cortan hojas para cultivar hongos. <https://www.inecol.mx/inecol/index.php/es/2017-06-26-16-35-48/17-ciencia-hoy/469-chicatanas-las-hormigas-que-cortanhojas-para-cultivar-hongos>
- Jorgensen S.L., et al. (2012). Correlating microbial community profiles with geochemical data in highly stratified sediments from the Arctic Mid-Ocean Ridge. *Proc Natinal Acad Sci USA* 109: E2846–E2855.
- Jung J., et al. (2020). Archaea, tiny helpers of land plants. *Computational and Structural Biotechnology Journal* 18: 2494–2500.
- Kaltenpoth M., et al. (2005) Symbiotic bacteria protect wasplarvae from fungal infestation. *Curr Biol* 15:475–479
- Kaplan C.W. y Kitts C.L. (2004). Bacterial succession in a petroleum land treatment unit. *Appl Environ Microbiol*. 70(3):1777-1786. <https://dx.doi.org/10.1128/AEM.70.3.1777-1786.2004>
- Koch H. y Schmid-Hempel P. (2018). Socially transmitted gut microbiota protect bumble bees against an intestinal parasite. *PNAS* 108 (48): 19288-19292



- Kondakova T., et al. (2016). Response to gaseous NO<sub>2</sub> air pollutant of *P. fluorescens* airborne strain MFAF76a and clinical strain MFN1032. *Front Microbiol* 7: 379.
- Koonina E.V. y Starokadomskyy P. (2016). Are viruses alive? The replicator paradigm sheds decisive light on an old but misguided question. *History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 59: 125-134. doi.org/10.1016/j.shpsc.2016.02.016
- Kozyrskij A.L., et al. (2007). Increased risk of childhood asthma from antibiotic use in early life. *Chest*. 131:1753–1759
- Kremer R.J. Means; N.E. (2009). Glyphosate and glyphosate-resistant crop interactions with rhizosphere microorganisms. *Eur. J. Agron. European J. Agronomy* 31: 153 - 161
- Langley L. (2019). How bioluminescence works in nature. *National Geographic*  
<https://www.nationalgeographic.com/animals/reference/bioluminescence-animals-ocean-glowing/?cmpid=org=ngp::mc=social::src=twitter::cmp=editorial::add=tw20200730animals-resurfbioluminescenceref::rid=&sf236343862=1>
- Leahy J.G. y Colwell, R.R. (1990). Microbial degradation of hydrocarbons in the environment. *Microbial Reviews* 54: 305-315.
- Leung P.M., et al. (2020). Energetic Basis of Microbial Growth and Persistence in Desert Ecosystems. *mSystems* 5(2): e00495-19. doi:10.1128/mSystems.00495-19
- Lesser M.P. (2006). Benthic–pelagic coupling on coral reefs: feeding and growth of Caribbean sponges. *J Exp Mar Biol Ecol* 328: 277–288
- Lindow S.E. y Brandl M.T. (2003). Microbiology of the Phyllosphere. *Applied and Environmental Microbiology* 69(4): 1875–1883
- Lingappa U.F. et al. (2022). Early impacts of climate change on a coastal marine microbial mat ecosystem. *Science Advances* 8(21). doi:10.1126/sciadv.abm7826
- Lloyd-Price J., et. al. (2016). The healthy human microbiome. *Genome Med* 8, 51 <https://doi.org/10.1186/s13073-016-0307-y>
- Lora Vilches M.C. et al. (2020). Algas de cristal: diatomeas. *Recursos Naturales y Sociedad*. 6 (1): 25-42.
- Lovelock, J. E. y Rapley, C. R. (2007). Ocean pipes could help the Earth to cure itself. *Nat. London* 449(7161):403. doi:10.1038/449403a
- Ma M, et al. (2019). Characteristics of archaea and bacteria in rice rhizosphere along a mercury gradient. *Sci Total Environ* 650:1640–51.
- Manrique Reol E. (2003). Los pigmentos fotosintéticos, algo más que la captación de luz para la fotosíntesis. *Ecosistemas* XII(1): 1-11
- Martín R., et al. (2008). La microbiota vaginal: composición, papel protector, patología asociada y perspectivas terapéuticas. *Enfermedades Infecciosas y Microbiología Clínica*. 26(3): 160-167. doi:10.1157/13116753
- Martin F.J., et al. (2007). A top-down systems biology view of microbiome-mammalian metabolic interactions in a mouse model. *Mol. Syst. Biol.* 3:112.
- Martin, M.M. (1991) The evolution of cellulose digestion in insects. *Phil. Trans. Royal Soc. London, Series B* 333: 281-7.
- Martinson V.G., et al. (2011) A simple and distinctive microbiota associated with honeybees and bumble bees. *Mol Ecol* 20:619–628.
- Medina – Merchán M. (2006). Briofitos y líquenes de los páramos Moyas y Los Pozos de Aquitania, Boyacá – Colombia. *Ciencia en Desarrollo* 2(2): 17 – 28.



- Mendes L.W., et al (2015). Soil-Borne Microbiome: Linking Diversity to Function. *Microb Ecol.* doi:10.1007/s00248-014-0559-2
- Merino N. et al. (2019). Living at the Extremes: Extremophiles and the Limits of Life in a Planetary Context. *Front. Microbiol.* 15 (10) <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00780>
- Minnaar, C. et al. (2019). Plant-pollinator interactions along the pathway to paternity. *Ann Botany* 123: 225-245.
- Mitchell, R., Fogel, S. y Chet I. (1972). Bacterial chemoreception: an important ecological phenomenon inhibited by hydrocarbons. *Water Research* 6 (10): 1137-1140.
- Monsalve O.I. et al. (2017). Factores que intervienen en el proceso de mineralización de nitrógeno cuando son aplicadas enmiendas orgánicas al suelo. Una revisión. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas* 11(1).
- Morais D. et al. (2016). Responses of microbial community from tropical pristine coastal soil to crude oil contamination. *Peer J* doi:10.7717/peerj.1733
- Motta E.V.S., Raymann K., y Moran N.A. (2018). Glyphosate perturbs the gut microbiota of honey bees. *PNAS* 115 (41) 10305-10310 <https://doi.org/10.1073/pnas.180388011>
- Nagy L.G., et al. (2016). Six Key Traits of Fungi: Their Evolutionary Origins and Genetic Bases. *Microbiology Spectrum* 5(4). doi:10.1128/microbiolspec.FUNK-0036
- Nadkarni N.M. y Solano R. (2002). Potential Effects of Climate Change on Canopy Communities in a Tropical Cloud Forest: An Experimental Approach. *Oecologia*, 131(4): 580-586.
- Naranjo-Ortiz M.A. y Gabaldón T. (2019). Fungal evolution: major ecological adaptations and evolutionary transitions. *Biol. Rev.* 94: 1443–1476. doi:10.1111/brv.12510
- Nazareno M.C., et al. (2019). Micorrizas arbusculares. Biología y aplicaciones en el sector forestal. Universidad Nacional de La Plata.
- Nelsen M.O. et al. (2000). The macroevolutionary dynamics of symbiotic and phenotypic diversification in lichens. *PNAS* <https://www.pnas.org/doi/10.1073/pnas.2001913117>
- Øévreas L. (2000). Population and community level approaches for analysing microbial diversity in natural environments. *Ecology Letters* 3: 236±251
- Olso J.B. Kellogg C.A. (2010). Microbial ecology of corals, sponges, and algae in mesophotic coral environment. *FEMS Microbiology Ecology* 73(1): 17–30, <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.00862.x>
- Osorio L.M. y Umbarilla A.S. (2015). Microbiota de la glándula mamaria. *Pediatría* 48 (1): 1 – 8. doi:10.1016/j.rcpe.2015.07.001
- Patterson, D.J. y Larsen, J. (1991). (eds) The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates. *Systematics Association Special.* 45. Oxford: Clarendon Press.
- Pearson, H. (2008). “Virophage” suggests viruses are alive. *Nature*, 454(7205), 677. <http://doi.org/10.1038/454677a>.
- Peñuelas J, et al. (2004). Removal of floral microbiota reduces floral terpene emissions. *Sci Rep.* 4:6727. doi:10.1038/srep06727.
- Pérez-Cobas A. E., et al. (2023). Ecology of the respiratory tract microbiome. *Trends in Microbiology.* 31(9): 972-984. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2023.04.006>
- Pérez B. y PortilloT. (2022) Los colores del mar: mareas rojas, bioluminiscencia y dinoflagelados. <https://www.inecol.mx/inecol/index.php/es/ct-menu-item-25/ct-menu-item-27/17-ciencia-hoy/1699-los-colores-del-mar-mareas-rojas-bioluminiscencia-y-dinoflagelados>



- Pierson, E. et al. (1998). Interpopulation signaling via N-acyl-homoserine lactones among bacteria in the wheat rhizosphere. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 11:1078– 1084.
- Pozo, M.I., et al. (2011). Species richness of yeast communities in floral nectar of southern Spanish plants. *Microb. Ecol.* 61(1): 82–91. doi:10.1007/s00248-010-9682-x.
- Pradeu T. (2016). Mutualistic viruses and the heteronomy of life. *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci.* 59: 80–88. doi:10.1016/j.shpsc.2016.02.007
- Pradeu T. (2010). What is an organism? An immunological answer. *History and Philosophy of the Life Sciences.* 32, 247e268.
- Puente-Sánchez F., et al. (2018). Viable cyanobacteria in the deep continental subsurface. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* doi:10.1073/pnas.1808176115
- Raval P.K. (2023). Mitochondrial evolution: Gene shuffling, endosymbiosis, and signaling. *Science Advances.* eadj4493. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC10411874/>
- ReAct Latinoamérica (2016). Reimaginando la Resistencia. *Hacia un nuevo paradigma en las relaciones entre seres humanos y bacterias.* Cuenca: ReAct.
- Richarson K., et al. (2023). Earth beyond six of nine planetary boundaries. *Science Advance* 9: eadh2458
- Richardson A.E y Simpson R.J. (2011). Soil Microorganisms Mediating Phosphorus Availability Update on Microbial Phosphorus. *Plant Physiology* 156(3): 989-996
- Rodríguez H. (2021). Hormigas granjeras, una fábrica subterránea de medicamentos. *National Geographic España.* [https://www.nationalgeographic.com.es/naturaleza/hormigas-granjeras-fabrica-subterranea-medicamentos\\_16250#](https://www.nationalgeographic.com.es/naturaleza/hormigas-granjeras-fabrica-subterranea-medicamentos_16250#)
- Rodríguez H. (2020). La naturaleza de los virus a debate. *National Geographic* [https://www.nationalgeographic.com.es/ciencia/naturaleza-virus-a-debate\\_15321](https://www.nationalgeographic.com.es/ciencia/naturaleza-virus-a-debate_15321)
- Roossinck M.J. y Bazán E.R (2017). Symbiosis: Viruses as Intimate Partners. *Annu. Rev. Virol.* 4:123–39.
- Roossinck M.J. (2011). The good viruses: viral mutualistic symbioses. *Nature Reviews Microbiology* 9: 99 – 108. doi:10.1038/nrmicro2491
- Runa X, et al. (2022). The salivary microbiome shows a high prevalence of core bacterial members yet variability across human populations. *Biofilms Microbiomes* 8, 85. <https://doi.org/10.1038/s41522-022-00343-7>
- Ruuskanen S. et al. (2022). Ecosystem consequences of herbicides: the role of microbiome. *Trends in Ecology & Evolution*, 38 (1): 35-43. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.09.009>
- Sánchez A., et al. (2004). Pistil factors controlling pollination. *Plant Cell*, 16: 98–106. doi:10.1105/tpc.017806.Pistil.
- Šantl-Temkiv T., et al. (2022). Microbial ecology of the atmosphere. *FEMS Microbiology Reviews*, 46, 1–18 doi:10.1093/femsre/fuac009
- Schaeffer R.N. y Irwin R.E. (2014). Yeasts in nectar enhance male fitness in a montane perennial herb. *Ecology* 95 (7). <https://doi.org/10.1890/13-1740.1>
- Scherling C, et al. 2009. A metabolic signature of the beneficial interaction of the endophyte *Paenibacillus* sp isolate and in vitro: grown poplar plants revealed by metabolomics. *Mol Plant Microbe Interact* 22:1032–1037.
- Schenek A. y Masserini A. (2022). *Biología en contexto Social.* Panamericana: Buenos Aires
- Schlemper T., et al. (2017). Rhizobacterial community structure differences among sorghum cultivars in different growth stages and soils. *FEMS Microbiol. Ecol.* 93.



- Sender R., et al. (2016). Revised Estimates for the Number of Human and Bacteria Cells in the Body. *PLoS Biol.* 14(8): e1002533. doi:10.1371/journal.pbio.1002533
- Sidhu H., et al. (2001). Rapid reversal of hyperoxaluria in a rat model after probiotic administration of *Oxalobacter formigenes*. *J. Urol.* 166:1487–1491.
- Sheldrake M. (2020). *La red oculta de la vida. Como los hongos condicionan nuestro mundo, nuestra forma de pensar y nuestro futuro*. Barcelona: GoePlaneta.
- Shi W., et al. (2002). Association of Microbial Community Composition and Activity with Lead, Chromium, and Hydrocarbon Contamination. *Microbial Ecology*. doi:10.1128/AEM.68.8.3859-3866.2002
- Siboni N., et al. (2008). Global distribution and diversity of coral-associated Archaea and their possible role in the coral holobiont nitrogen cycle. *Environ Microbiol* 10: 2979–2990.
- Smith D.J., et al. (2011). The High Life: Transport of Microbes in the Atmosphere. *Eos*. 92(30): 249-250.
- Smith S.E. y Read D.J. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis*. San Diego: Academic Press.
- Spribille T. et al. (2016). Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens. *Science*, 29; 353(6298): 488–492. doi:10.1126/science.aaf8287
- Stanton D.E. (2013). Epiphytes as “filter-drinkers”: Life-form changes across a fog gradient. *The Bryologist* 116(1):34-42. doi:10.1639/0007-2745-116.1.034
- Takai, K. et al. (2008). Cell proliferation at 122 °C and isotopically heavy CH<sub>4</sub> production by a hyperthermophilic methanogen under high-pressure cultivation. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 105: 10949–10954
- Thatoi H., et al. (2013). Biodiversity and biotechnological potential of microorganismos from mangrove ecosystems: a review. *Annals of Microbiology* 63: 1-19 <https://doi.org/10.1007/s13213-012-0442-7>
- Thornburg R., et al. (2003). A major function of the tobacco floral nectary is defense against microbial attack. *Plant Syst. Evol.* 238: 211–218. doi:10.1007/s00606-003-0282-9.
- Tovar D., et al. (2013). Flora microbiana en el conducto auditivo externo en estudiantes de medicina de la Universidad de San Martín de Porres, en la ciudad de Lima - Perú, durante el período de agosto a octubre 2012. *Horizonte Médico* 3 (1): 19-24.
- Turnbaugh P.J., et al. (2007). The human microbiome project: exploring the microbial part of ourselves in a changing world. *Nature* 449(7164): 804–810. doi:10.1038/nature06244
- Valentine D.L. (2007). Adaptations to energy stress dictate the ecology and evolution of the Archaea. *Rev Microbiol* 5(4):316-23. doi:10.1038/nrmicro1619
- van de Vossenberg, J. L. et al. (1998)- The essence of being extremophilic: the role of the unique archaeal membrane lipids. *Extremophiles* 2: 163–170.
- Vannette R.L., et al. (2013). Nectar bacteria, but not yeast, weaken a plant-pollinator mutualism. *Proc R Soc London B Biol Sci.* 280: 20122601
- Vargas, R. (1990). Avances en microbiología de suelos: los protozoarios y su importancia en la mineralización del Nitrógeno. *Agronomía Costarricense* 14(1): 121-134.
- Vickerman K. (1992). The diversity and ecological significance of Protozoa. *Biodiversity and Conservation* 1: 334-341.
- Von Arx M., et al. (2019). Diversity and distribution of microbial communities in floral nectar of two night-blooming plants of the Sonoran Desert. *PLoS ONE* 14(12): e0225309. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225309>

## Los microorganismos como sujeto de derechos

Su importancia en el origen de la vida y continuidad de los ciclos vitales



Wassermann B., et al. (2019). Seeds of native alpine plants host unique microbial communities embedded in cross-kingdom networks. *Microbiome* 2019;7(1). <https://doi.org/10.1186/s40168-019-0723-5>.

Webster N.S y Taylor M.W. (2012). Marine sponges and their microbial symbionts: love and other relationships. *Environmental Microbiol* 14(2):335-46. doi:10.1111/j.1462-2920.2011.02460.x.

White R.H. (1987) Indole-3-acetic acid and 2-(indol-3-ylmethyl) indol-3-yl acetic acid in the thermophilic archaeobacterium *Sulfolobus acidocaldarius*. *Journal of Bacterology* 169(12). <https://JB.asm.org/content/169/12/5859>.

Wostmann B.S., et al. (1982). Oxygen consumption and thyroid hormones in germfree mice fed glucose-amino acid liquid diet. *J. Nutr.* 112:552–559

