



**ESCUELA SUPERIOR POLITÉCNICA DE CHIMBORAZO**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**CARRERA DE INGENIERÍA EN BIOTECNOLOGÍA AMBIENTAL**

**BACTERIAS POLIEXTREMÓFILAS EN LAGUNAS DE ALTA  
MONTAÑA Y EL POTENCIAL DE SU BIOPROSPECCIÓN:  
REVISIÓN**

**Trabajo de Titulación**

Tipo: Proyecto de Investigación

Presentado para obtener el grado académico de:

**INGENIERA EN BIOTECNOLOGÍA AMBIENTAL**

**AUTORA:** EVELYN MONSERRATH JIMÉNEZ TAPIA

**DIRECTORA:** Ing. ANA RAFAELA PACURUCU REYES MSc.

Riobamba – Ecuador

2021

**©2021, Evelyn Monserrath Jiménez Tapia**

Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento, siempre y cuando se reconozca el Derecho de Autor.

Yo, Evelyn Monserrath Jiménez Tapia, declaro que el presente Trabajo de Titulación es de mi autoría y los resultados del mismo son auténticos. Los textos en el documento que provienen de otras fuentes están debidamente citados y referenciados.

Como autora asumo la responsabilidad legal y académica de los contenidos de este Trabajo de Titulación; el patrimonio intelectual pertenece a la Escuela Superior Politécnica de Chimborazo.


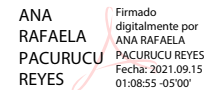
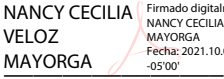
Riobamba, 01 de septiembre de 2021

**Evelyn Monserrath Jiménez Tapia**

**180440464-6**

**ESCUELA SUPERIOR POLITÉCNICA DE CHIMBORAZO**  
**FACULTAD DE CIENCIAS**  
**CARRERA DE INGENIERÍA EN BIOTECNOLOGÍA AMBIENTAL**

El Tribunal del Trabajo de Titulación certifica que: El Trabajo de Titulación; Tipo: Proyecto de Investigación, **BACTERIAS POLIEXTREMÓFILAS EN LAGUNAS DE ALTA MONTAÑA Y EL POTENCIAL DE SU BIOPROSPECCIÓN: REVISIÓN**, realizado por la señorita: **EVELYN MONSERRATH JIMÉNEZ TAPIA**, ha sido minuciosamente revisado por los Miembros del Tribunal del Trabajo de Titulación, el mismo que cumple con los requisitos científicos, técnicos, legales, en tal virtud el Tribunal Autoriza su presentación.

	<b>FIRMA</b>	<b>FECHA</b>
<p>Ing. Cristina Gabriela Calderon Tapia, MSc.  <b>PRESIDENTE DEL TRIBUNAL</b></p>	 <p>Firmado electrónicamente por:  <b>CRISTINA  GABRIELA  CALDERON TAPIA</b></p>	<p>2021-09-01</p>
<p>Ing. Ana Rafaela Pacurucu Reyes, MSc.  <b>DIRECTORA DEL TRABAJO  DE TITULACIÓN</b></p>	<p>ANA  RAFAELA  PACURUCU  REYES</p>  <p>Firmado digitalmente por  ANA RAFAELA  PACURUCU REYES  Fecha: 2021.09.15  01:08:55 -05'00'</p>	<p>2021-09-01</p>
<p>Dra. Nancy Cecilia Veloz Mayorga, PhD.  <b>MIEMBRO DE TRIBUNAL</b></p>	<p>NANCY CECILIA  VELOZ  MAYORGA</p>  <p>Firmado digitalmente por  NANCY CECILIA VELOZ  MAYORGA  Fecha: 2021.10.07 15:42:26  -05'00'</p>	<p>2021-09-01</p>

## **DEDICATORIA**

A mi familia y amigos que supieron soportar mis momentos de estrés, depresión y enojo desmedido. ¡Los amo a todos!

*Evelyn*

## **AGRADECIMIENTO**

Gracias a mis padres por darme un sin número de oportunidades y apoyarme en cada una de mis decisiones, me han demostrado que la vida no es fácil, pero jamás hay que rendirse.

A mi hermana y amigos que me han ayudado en múltiples ocasiones y han llenado mi vida de sonrisas diarias.

A mis profesoras, Pao, Rafa y Verito que han creído en mí y en mis capacidades a pesar de no creer en mi propio potencial.

*Evelyn*

## TABLA DE CONTENIDOS

ÍNDICE DE TABLAS.....	IX
ÍNDICE DE FIGURAS.....	X
ÍNDICES DE GRÁFICOS.....	XI
ÍNDICE DE ANEXOS.....	XII
RESUMEN.....	XIII
SUMMARY.....	XIV
INTRODUCCIÓN.....	1

### CAPÍTULO I

1. MARCO TEÓRICO.....	5
1.1. Antecedentes.....	5
1.2. Ambientes extremos.....	6
1.2.1. <i>Bioprospección de ambientes extremos</i> .....	6
1.2.2. <i>Lagunas de alta montaña</i> .....	7
1.2.2.1. India.....	8
1.2.2.2. Sudamérica.....	10
1.2.2.3. Ecuador.....	13
1.3. Microorganismos extremófilos.....	14
1.4. Adaptaciones microbianas a condiciones ambientales extremas.....	15
1.5. Aplicación biotecnológica de microorganismos extremófilos.....	24

### CAPÍTULO II

2. MARCO METODOLÓGICO.....	26
2.1. Tipo de Investigación.....	26
2.2. Diseño de la Investigación.....	26
2.2.1. <i>Diseño No Experimental</i> .....	26
2.2.1.1. <i>Planteamiento de la hipótesis</i> .....	26
2.2.1.2. <i>Localización del estudio</i> .....	26
2.2.1.3. <i>Método de muestreo</i> .....	27
2.2.1.4. <i>Técnicas de recolección de datos</i> .....	28
2.2.1.5. <i>Análisis estadístico Descriptivo</i> .....	30

### CAPÍTULO III

<b>3.</b>	<b>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b>	31
<b>3.1.</b>	<b>Características y condiciones ambientales de sistemas lacustres de alta montaña</b>	31
3.1.1.	<i>India y China</i>	35
3.1.2.	<i>Alpes Europeos</i>	35
3.1.3.	<i>Argentina</i>	36
3.1.4.	<i>Chile</i>	38
3.1.5.	<i>Bolivia</i>	40
3.1.6.	<i>Perú</i>	40
3.1.7.	<i>Ecuador</i>	41
3.1.8.	<i>Distribución de lagos caracterizados por su salinidad</i>	42
3.1.9.	<i>Comparación teórica del grado de caracterización de las HAAL examinadas</i>	43
<b>3.2.</b>	<b>Mecanismos bacterianos de adaptación a presiones selectivas en ecosistemas altoandinos</b>	46
3.2.1.	<i>Temperatura</i>	51
3.2.2.	<i>Radiación</i>	54
3.2.3.	<i>Arsénico</i>	55
3.2.4.	<i>Antibióticos</i>	55
3.2.5.	<i>pH</i>	56
3.2.6.	<i>Salinidad</i>	57
3.2.7.	<i>Modelos bacterianos poliextremófilos en ecosistemas de alta montaña</i>	57
3.2.7.1.	<i>Salinivibrio sp.</i>	59
3.2.7.2.	<i>Acinetobacter sp.</i>	59
3.2.7.3.	<i>Sphingomonas sp. S17</i>	60
3.2.7.4.	<i>Subtercola vilae DB165T</i>	60
3.2.7.5.	<i>Exiguobacterium sp. S17</i>	61
<b>3.3.</b>	<b>Capacidad de las bacterias poliextremófilas de lagunas de alta montaña para la biosíntesis de recursos de valor social económico e industrial</b>	63
3.3.1.	<i>Ácidos grasos</i>	65
3.3.2.	<i>Pigmentos microbianos</i>	65
3.3.3.	<i>Solutos compatibles</i>	66
3.3.4.	<i>Proteínas anticongelantes (AFP)</i>	67
3.3.5.	<i>Sustancias poliméricas extracelulares (EPS)</i>	67
3.3.6.	<i>Biosurfactantes</i>	68
3.3.7.	<i>Enzimas</i>	69
3.3.7.1.	<i>Estrategias de mejora de la actividad enzimática</i>	70



<b>3.3.8.</b>	<i>Chaperonas</i> .....	70
<b>3.3.9.</b>	<i>Polihidroxialcanoatos (PHA)</i> .....	71
<b>3.3.10.</b>	<i>Biorremediación Ambiental</i> .....	71
 <b>CONCLUSIONES</b> .....		73
<b>RECOMENDACIONES</b> .....		74
<b>GLOSARIO</b>		
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>		
<b>ANEXOS</b>		

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1-1:</b>	Clasificación de microorganismos extremófilos .....	14
<b>Tabla 1-2:</b>	Revistas científicas Q1 enfocadas en microbiología .....	27
<b>Tabla 1-3:</b>	Variabes ambientales de lagunas de alta montaña distribuidos en Asia, Europa y Sudamérica.....	32
<b>Tabla 2-3:</b>	Sistemas lacustres del Ecuador con potencial para bioprospección de poliextremófilos .....	41
<b>Tabla 3-3:</b>	Sistematización de la información sobre los mecanismos de adaptación bacteriana a presiones selectivas en lagunas andinas de gran altitud .....	47
<b>Tabla 4-3:</b>	Funciones y usos potencias de biocompuestos de organismos poliextremófilos ...	63

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1-1:</b> Lago Kyagar Tso.....	8
<b>Figura 2-1:</b> Lago Tso-Kar .....	9
<b>Figura 3-1:</b> Lago Pangong Tso.....	10
<b>Figura 4-1:</b> Laguna Negra.....	11
<b>Figura 5-1:</b> Laguna Socompa .....	12
<b>Figura 6-1:</b> Laguna La Brava .....	13
<b>Figura 7-1:</b> Adaptaciones fisiológicas comunes en un procariota psicrófilo .....	15
<b>Figura 8-1:</b> Importantes propiedades físicas, químicas y biológicas de los carotenoides. ....	17
<b>Figura 9-1:</b> Modificaciones estructurales comunes de las enzimas psicrófilas. ....	20

## ÍNDICES DE GRÁFICOS

<b>Gráfico 1-3:</b>	Distribución de las lagunas andinas de gran altitud por países y salinidad.....	42
<b>Gráfico 2-3:</b>	Perfil de caracterización fisicoquímica de las HAAL seleccionadas.....	43
<b>Gráfico 3-3:</b>	Correlación de datos de altitud y temperatura de las lagunas de gran altitud seleccionadas en la revisión sistemática. ....	45
<b>Gráfico 4-3:</b>	Grado de adaptación de géneros de Actinobacterias a factores de presión selectiva en HAAL de Argentina. ....	62

## **ÍNDICE DE ANEXOS**

**ANEXO A:** OPERACIONALIZACIÓN DE LOS OBJETIVOS

**ANEXO B:** PERFILES DE RESISTENCIA A LOS ANTIBIÓTICOS IN VITRO DE CEPAS  
BACTERIANAS AISLADAS DE HAAL DE ARGENTINA

**ANEXO C:** ÁREAS DE OPORTUNIDAD DE BACTERIAS DE ALTA MONTAÑA PARA  
EL DESARROLLO DE APLICACIONES BIOTECNOLÓGICAS

## RESUMEN

El objetivo de esta investigación fue describir bacterias poliextremófilas, sus mecanismos de adaptación en lagunas de alta montaña y el potencial de bioprospección de sus metabolitos. Se desarrolló la búsqueda detallada de información referente al tema planteado, recopilando artículos científicos y de revisión con un máximo de diez años de antigüedad, publicados en revistas con indexación *SCImago Journal&Rank* (SJR), disponibles en las bases de datos internacionales NCBI, PLoS, Springer, Elsevier, Science Direct, BioMed, Scielo, etc. Triangulando la información seleccionada, se extrajo datos de variables fisicoquímicas y geológicas de estos ecosistemas, de las bacterias y sus mecanismos de adaptación para su supervivencia, de algunos modelos poliextremófilos, así como de la aplicación potencial de sus bioproductos. La información bibliográfica referente a los lagos fue organizada según su ubicación geográfica, su tipología y sus variables fisicoquímicas (profundidad, temperatura, conductividad eléctrica, salinidad, pH, metales pesados y radiación); en cuanto a los mecanismos de resistencia se elaboró un matriz categorizada para los siguientes tipos de presión selectiva: baja temperatura, radiación UV, arsénico, antibióticos, pH y salinidad; finalmente, se tabularon las aplicaciones potenciales para cada metabolito estudiado (ácidos grasos, pigmentos, solutos compatibles, proteínas anticongelantes, biosurfactantes, enzimas, chaperonas y polihidroxialcanoatos). De los 56 lagos analizados, la mayor parte son de carácter haloalcalófilo, con temperaturas próximas a 10 grados Celsius, condiciones que impulsan la evolución de poliextremófilos (*Salinivibrio*, *Acinetobacter*, *Sphingomonas*, *Subtercola*, *Exiguobacterium*) capaces de aprovechar las presiones del entorno mediante adaptaciones estructurales, metabólicas y moleculares que posibilitan el aprovechamiento de los subproductos en aplicaciones médicas, químicas, alimentarias y ambientales. La importancia de los estudios de biodescubrimiento en ecosistemas de gran altitud radica en el potencial de su exploración a nivel social e industrial. Es necesario extender la investigación a sitios poco estudiados para suplir la falta de información básica y su extensión en campos de Astrobiología y Biología Sintética.

**Palabras clave:** <BIOTECNOLOGÍA>, <BIOPROSPECCIÓN>, <LAGUNAS ANDINAS DE ALTA MONTAÑA (HAAL)>, <BACTERIAS POLIEXTREMÓFILAS>, <PRESIÓN SELECTIVA >, <MECANISMOS DE ADAPTACIÓN>, <SUSTANCIAS BIÓGENAS>.



1760-DBRA-UTP-2021

## SUMMARY

The aim of this research was to describe polyextremophilic bacteria, their adaptation mechanisms in high mountain lagoons and the bioprospection potential of their metabolites. A detailed search for information regarding the proposed topic was developed, compiling scientific and review articles, taking into account a maximum period of ten years since they were published in journals with SCImago Journal indexing & Rank (SJR), available in NCBI international databases, PLoS, Springer, Elsevier, Science Direct, BioMed, Scielo, etc. By means of the triangulation of selected information, it was possible to extract data from physicochemical and geological variables of these ecosystems as well as bacteria and the adaptation mechanisms for their survival from some polyextremophilic models and the potential application of their bioproducts. The bibliographic information on the lakes was organized according to their geographical location, typology and depth, temperature, electrical conductivity, salinity, pH, heavy metals and radiation physicochemical variables; Regarding the resistance mechanisms, a categorized matrix was carried out for the types of selective pressure like: low temperature, UV radiation, arsenic, antibiotics, pH and salinity; finally, the potential applications for each metabolite studied (fatty acids, pigments, compatible solutes, antifreeze proteins, biosurfactants, enzymes, chaperones and polyhydroxyalkanoates) were tabulated. From 56 lakes analyzed, most of them are halo-alkaliphilic, with temperatures about 10 degrees Celsius, these conditions boost the evolution of polyextremophiles (*Salinivibrio*, *Acinetobacter*, *Sphingomonas*, *Subtercola*, *Exiguobacterium*), becoming capable for taking advantage of environmental pressures through metabolic and molecular structural adaptations which allow using by-products in medical, chemical, food and environmental applications. The importance of biodiscovery studies in high altitude ecosystems lies in the potential for their exploration at a social and industrial level. Therefore, it is necessary to expand the research to understudied areas in order to justify the lack of basic information and its expansion to Astrobiology and Synthetic Biology fields.

**Keywords:** <BIOTECHNOLOGY>, <BIOPROSPECTION>, <HIGH-ALTITUDE ANDEAN LAKES (HAAL)>, <POLYEXTREMOPHILE BACTERIA>, <SELECTIVE PRESSURE>, <ADAPTATION MECHANISMS>, <BIOACTIVE SUBSTANCES>.

## INTRODUCCIÓN

Los ambientes extremos constituyen la mayor parte de la superficie de la Tierra (>80%) (Sayed et al., 2020, pp.630-657) y aproximadamente el 75% lo componen ambientes fríos (Vester et al., 2015, pp.17-29). La extremobiosfera abarca una amplia gama de hábitats caracterizados por la combinación de variables ambientales en relación con la variación de temperatura, bajas concentraciones de materia orgánica, aridez, anoxia, alta concentración de sales o metales pesados, pH y radiación intensa (Lewin et al., 2013, pp.516-525; Sayed et al., 2020, pp.630-657).

Entre los entornos que ofrecen una variabilidad de presiones selectivas se encuentran las lagunas de alta montaña, considerados medios extremadamente hostiles para el desarrollo de la vida, gracias a sus características ecológicas y ambientales únicas. Estos ecosistemas se sitúan a altitudes entre los 3000 a 6000 m sobre el nivel del mar, exclusivos no solo por su ubicación geográfica y la existencia de una serie de ambientes extremos, sino también por su abundante biodiversidad (Seufferheld et al., 2008, pp.5867-5874; Albarracín et al., 2015, pp.2-13).

La extremofilia es una propiedad común presente en microorganismos colonizadores de estos medios; y representa su habilidad para adaptarse, sobrevivir y proliferar en condiciones extremas. La mayoría de los extremófilos son organismos unicelulares, es decir, protistas, bacterias y arqueas (Thiel, 2011, pp.362-366). La vida microbiana en entornos acuáticos de gran altitud se distingue por exhibir tolerancia a estados químicos y físicos variados que representarían factores de estrés y un potencial riesgo para el crecimiento de la microbiota (Seufferheld et al., 2008, p.5870).

Las comunidades microbianas que dan lugar a adaptaciones particulares albergan propiedades especiales de interés tanto desde el punto de vista biológico como para fines de bioprospección. El entendimiento de la expresión metabólica de los microorganismos extremófilos ayudaría a determinar los límites de la vida. Además, actúan como un reservorio de enzimas con propiedades deseables (Lewin et al., 2013, pp.516-525) y, como una fuente inexplorada de biomoléculas y metabolitos innovadores, con un enorme potencial biotecnológico (Jorquera et al., 2019, pp.1-2).

A pesar de su importancia como generadores de productos bioactivos, los ambientes extremos siguen siendo poco o nada estudiados hasta la actualidad (Tanner et al., 2017, pp.671-673). La bioprospección de entornos inusuales, como los ecosistemas de alta montaña, podrían utilizarse en el descubrimiento de biocompuestos, microorganismos o consorcios con posibles aplicaciones comerciales y/o industriales (Tanner, 2017: pp. 671-673), en la biominería y la biorremediación (Mirete et al., 2016, pp.143-149).



## **Planteamiento del problema**

### ***Enunciado del problema***

En la actualidad, los conocimientos sobre la microbiota a nivel en ecosistemas de alta montaña son escasos y limitados. Las características de su naturaleza en conjunto con cambios extremos en la salinidad, la temperatura y la dosis de radiación, han dado paso al desarrollo y evolución de una gran variedad de microorganismos. Estos organismos forman comunidades únicas, poco descritas, lo que evidencia la falta de estudios realizados en los distintos ecosistemas altoandinos (Dorador et al., 2013, pp.135-159).

El escaso entendimiento y comprensión de la microbiología de zonas de difícil acceso, constituye una de las brechas más grandes para el progreso de la investigación. Percibir y comprender las relaciones existentes entre el hábitat y la adaptación microbiana constituye una de las herramientas necesarias para su aplicación en diversos campos de la ciencia, incluyendo la biotecnología y procesos de biorremediación (Dorador et al., 2013, pp.135-159; Zannier et al., 2019, pp.1-9). La importancia del aislamiento bacteriano se evidencia en la distinción de genes que codifican enzimas biosintéticas, proteínas de resistencia y sistemas reguladores asociados con los entornos extremos en los que se desarrollan (Rasuk et al., 2017, pp.865-880).

La detección de extremofilia en bacterias permite determinar el carácter singular del orden ambiental; factores como ubicación, condiciones climáticas y geomorfología han sido determinantes para la existencia de una gran variedad de microclimas y por consiguiente de microbiodiversidad (Castillo et al., 2017, pp.2-12). Los lagos de alta elevación están ligados a agentes de estrés como la desecación, la radiación, la congelación, variaciones de pH y elevada presión osmótica ocasionando rasgos adaptativos en los microorganismos (Aliyu et al., 2016, pp.1-8; Kumar et al., 2019, pp.492-499).

La variación de temperatura junto con las tensiones físicas y químicas que tienen lugar en lagos remotos de alta montaña permite identificar cepas bacterianas específicas con una combinación de resistencias extremas, denominada poliextremofilia. La exploración y análisis de la diversidad y fisiología de bacterias poliextremófilas puede mejorar la comprensión de cómo se forman las comunidades bacterianas y cómo funcionan, facilitando un marco de referencia para distinguir el papel fundamental de los microorganismos para el desarrollo científico (Savvaidis et al., 2001, pp.147-152; Zannier et al., 2019, pp.1-9).

Así, una vez proporcionado el contexto y las bases de su caracterización, la dirección de futuras investigaciones estará encaminada a explotar todo su potencial en cuanto a sus aplicaciones biotecnológicas y astrobiológicas ofreciendo sistemas modelo para el estudio de procesos evolutivos, de estabilización y activación enzimática en condiciones extremas (Albarracín et al., 2015, pp.2-13).

### ***Formulación del problema***

¿En qué condiciones se desarrollan las comunidades bacterianas en ambientes andinos de alta montaña; qué características poseen las cepas bacterianas sometidas a condiciones hostiles y cómo se relaciona la producción de metabolitos de interés industrial con las presiones selectivas que caracterizan a los sistemas acuáticos altoandinos?

### ***Justificación***

En ecosistemas altoandinos, el clima, las condiciones ambientales como radiación, salinidad, pH, temperatura, alto contenido de metales y altitud dan lugar a cambios constantes en la biota del sitio (Fernández Zenoff et al., 2006, pp.7857–7863; Albarracín et al., 2016, pp.14–28). La diversidad microbiana es resultado de procesos de evolución combinados con la exposición a estados físico-químicos extremos; variaciones, aparentemente insignificantes, pueden dar como resultado estrategias de adaptación en las bacterias (Grosjean, 2005, p.73). Debido a las presiones selectivas del medio los microorganismos han adaptado sus rutas metabólicas para su sobrevivencia favoreciendo la síntesis de metabolitos y enzimas de interés comercial (Gesheva y Vasileva, 2012, pp.2069–2076; Santos et al., 2015, pp.14–15).

Los lagos de alta montaña, aislados y no perturbados, son un recurso único para estudios de biodescubrimiento microbiológico; estos son considerados como puntos críticos de diversidad con mayor evolución en el mundo (Ruiz et al., 2016, pp. 1807–1817). Los entornos naturales prístinos muestran microecosistemas singulares para su exploración, las condiciones hostiles pueden generar alteraciones en la pared celular y el ADN de las comunidades microbianas (Ordoñez et al., 2009, pp.461–473), desencadenando la producción de productos metabólicos secundarios para su defensa y perduración; además, la disponibilidad limitada de nutrientes en conjunto con la presión ambiental ejercida, da lugar a mecanismos de supervivencia mediante la producción de sustancias capaces de inhibir el crecimiento de otros organismos (Rasuk et al., 2017, pp.865-880).

Por otra parte, el carácter extremo de estos ecosistemas influye considerablemente en la generación de diferencias genotípicas entre especies del mismo género (Dorador et al., 2013, pp.135-159). Las características de adaptación por parte de bacterias sometidas a la presión selectiva del medio, incluyen proteínas de acción contra el estrés osmótico, oxidativo y al frío; así como, al almacenamiento de carbono/inanición (Kumar et al., 2019, pp.492–499). Los sistemas de reparación en bacterias y los genes relacionados con su capacidad resistiva, permiten deducir cómo tiene lugar la vida bajo situaciones de estrés y su respuesta a cambios o perturbaciones; a la par, que se despliegan las bases para su utilización en campos específicos del sector industrial y técnicas de remediación de la contaminación (Ordoñez et al., 2018, pp.695–705).

Las actividades exploratorias para la examinación de material biológico y la obtención de productos comerciales constituye una herramienta que puede respaldar medidas para la conservación del ambiente y el apoyo a medios de vida rurales (Tittor et al., 2016, pp. 94–107). La mayor parte del patrimonio microbiológico con tolerancia a condiciones poliextremas tienen un alto potencial biotecnológico a causa de la producción de extremólitos y otras moléculas para su aplicación en biorremediación, biominación, fabricación de fármacos, compuestos bioactivos (Albarracín et al., 2016, pp.14–28); entre otros productos de valor industrial, es decir, lo que se busca con la investigación es establecer los lineamientos del estudio de entornos andinos y la bioprospección microbiológica que esto implica.

## **Objetivos de la investigación**

### ***Objetivo General***

- Describir bacterias poliextremófilas en lagunas de alta montaña y su potencial de bioprospección.

### ***Objetivos Específicos***

- Determinar las condiciones ambientales de los sistemas lacustres de alta montaña.
- Describir las estrategias de adaptación de bacterias a las presiones selectivas en ecosistemas altoandinos.
- Proporcionar información sobre la capacidad de bacterias extremófilas en lagunas de gran altitud para la síntesis de recursos de valor social e industrial.

## CAPÍTULO I

### 1. MARCO TEÓRICO

#### 1.1. Antecedentes

Los ecosistemas andinos se caracterizan por la formación de extensos sistemas lacustres generalmente de origen glacial (Fernández y Rejas, 2017, pp.1-13). La diversidad bacteriana en lagos de agua dulce, específicamente lagos de gran altitud, es parcialmente conocida en comparación con medios marinos; condiciones precarias de temperatura, radiación y disponibilidad de nutrientes convierten a los lagos de alta montaña en entornos extremadamente hostiles para el desarrollo de la vida, por lo que la biota requiere adaptaciones moleculares y fisiológicas específicas (Filker et al., 2016, pp.2286–2301).

El valor intrínseco de zonas andinas para la biodiversidad se basa en su singularidad, gracias al estado extremo del medio se encuentran especies que no existen en ninguna otra parte, generando un elevado grado de endemismo (Hofstede et al., 2003, pp.15-24). Las bacterias pueden representar hasta el 90% del ADN celular en ambientes acuáticos (Zenoff et al., 2006, pp.359–362); según Rasuk et al. (2017, pp.865-880) estos microorganismos reportan poliextremofilia abundante y diversa ya que muestran tolerancia a diversos factores de estrés, en su estudio se identificaron como miembros de los géneros *Streptomyces*, *Micrococcus*, *Nesterenkonia*, *Rhodococcus*, *Microbacterium*, *Kocuria*, *Arthrobacter*, *Micromonospora*, *Blastococcus*, *Citrococcus* y *Brevibacterium*.

Albarracín et al. (2016, pp.14–28) mencionan que la caracterización de organismos poliextremófilos comenzó recientemente, empleando métodos morfológicos y filogenéticos, así como un enfoque de secuenciación y proteómica de alto rendimiento. Las proyecciones investigativas se enfocan en las diversas estrategias de adaptación presentadas por la microbiota.

La mayoría de los aislamientos del agua en lagos andinos de gran altitud (HAAL) se llevan a cabo para probar la resistencia de cepas bacterianas a la radiación. Los organismos de HAAL presentan un complejo sistema de mecanismos genéticos y fisiológicos compartidos basado en fotorreceptores UV y sensores de estrés con sus correspondientes reguladores de respuesta, así como estrategias de protección, tolerancia y reparación de daños (Albarracín et al., 2016, pp.14–28). Cabe aludir que las comunidades microbianas al estar sometidas a múltiples estados adversos, simultáneamente, desarrollan capacidades de tolerancia a cada uno de los factores alterantes (poliextremofilia), consecuentemente una cepa al ser capaz de desarrollarse frente a uno de los componentes de hostilidad, por defecto, se hará tolerante al resto.

Una investigación realizada al noroeste de los Andes argentinos determina la resistencia a UV-B de una comunidad microbiana aislada de ambientes extremos del altiplano. Según Zenoff et al. (2006, pp.359–362) los microbios más resistentes en la comunidad fueron especies grampositivas

pigmentadas (*Bacillus megaterium*, *Staphylococcus saprophyticus* y *Nocardia sp.*) y una bacteria gramnegativa (*Acinetobacter johnsonii*).

Ordoñez et al. (2009, pp.461–473) aislaron un total de 88 cepas bacterianas a partir de seis lagos andinos situados en altitudes que oscilan entre 3.400 y 4.600 msnm. *Gammaproteobacteria* y *Cytophaga/Flavobacteriu/ Bacteroides* (CFB) fueron los grupos filogenéticos más abundantes con 42% y 18% de bandas identificadas, respectivamente. Las cepas más resistentes a la radiación pertenecían a géneros como *Exiguobacterium sp.*, *Acinetobacter sp.*, *Bacillus sp.*, *Micrococcus sp.*, *Pseudomonas sp.*, *Sphingomonas sp.*, *Staphylococcus sp.* y *Stenotrophomonas sp.*

Fernández y Rejas (2017, pp.1-13), establecen que las bacterias presentes en estos medios son capaces de producir exopolisacáridos (EPS) como “biofilm”, estas comunidades son estables y promueven la sobrevivencia durante largos periodos de tiempo de las bacterias cuando se exponen a perturbaciones del medio, es decir, altas concentraciones de metales u otros compuestos tóxicos. Asimismo, Albarracín et al. (2015, pp.2-13) afirman que las cepas bacterianas que se encuentra en los lagos remotos de los Andes contienen información esencial para la generación de enzimas de reparación del ADN y bombas de flujo de arsénico.

## **1.2. Ambientes extremos**

Los ambientes extremos son aquellos en los que el número o tipo de especies es limitado por efecto de alteraciones o fluctuaciones fuera de rango de al menos una característica, sea esta biológica, física (radiación, presión, temperatura) o química (pH, salinidad). Dentro de los ambientes extremos se incluyen ambientes excesivamente fríos, desérticos, de alta presión, ácidos e incluso radioactivos (Chénard y Lauro, 2017, pp.153-160).

Los entornos extremos constituyen la mayor parte de la biosfera con un 80% correspondiente a ambientes de baja temperatura mientras que el 70% está bajo alta presión (Chénard y Lauro, 2017, pp.153-160). Estos lugares generalmente se ven afectados por dos o más condiciones extremas, sin embargo, existen organismos capaces de crecer de manera óptima en o cerca de rangos extremos de las condiciones ambientales (Seckbach et al., 2014, p.37).

### **1.2.1. Bioprospección de ambientes extremos**

La bioprospección es un proceso de búsqueda que se lleva a cabo mediante la exploración de ambientes naturales poco estudiados con el fin de hallar organismos y/o sus derivados que posean el potencial de comercializarse a nivel industrial, cosmetológico, alimentario, farmacéutico, entre otros, convirtiéndose en una herramienta beneficiaria para el ser humano.

En la actualidad, los ambientes acuáticos extremos representan una fuente en potencia de microorganismos únicos debido a las condiciones ambientales poco comunes en las que se

encuentran. Los organismos adaptados a factores extremos suelen presentar modificaciones peculiares correlacionadas con la producción de sustancias naturales de alto valor económico y de interés biotecnológico (Cimera, 2015, párr.3).

Una mayor bioprospección de entornos fríos utilizando técnicas modernas de alto rendimiento, como los enfoques basados en metagenómica, seguramente conducirá al descubrimiento de nuevas herramientas con diversas bioactividades y aplicaciones (Borchert et al., 2017, pp.528–539). También se ha demostrado que los microorganismos adaptados al frío tienen potencial para su uso en biorremediación, como probióticos y como fábricas celulares (Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871).

Ecuador es un país caracterizado por su diversidad ecológica, biológica y climática, de abundante importancia desde la perspectiva de su riqueza en recursos naturales (Ordóñez, 2011a, pp.12-32). Las actividades exploratorias para la examinación de material biológico y la obtención de productos comerciales en Ecuador es una alternativa viable al ser una zona de gran potencial para la obtención de nuevos principios activos, nuevos genes de resistencia e incluso procesos de investigación con fines científicos (Tittor et al., 2016, p.112). Los ecosistemas acuáticos de gran altitud en Ecuador sirven, además, como cápsulas del tiempo que facilitan la reconstrucción del historial ambiental, incluyendo clima, vegetación y microbiota (Steinitz, 2017, párr.1).

### ***1.2.2. Lagunas de alta montaña***

Los lagos y lagunas de gran altitud son considerados análogos terrestres para los entornos fuera de la Tierra (Pandey et al., 2019, pp.78-98), suelen representar un ecosistema comparativamente único debido a su lejanía y a su corto período estival de aguas abiertas; sin embargo, están menos explorados en comparación con los lagos de tierras bajas (Bhat et al., 2011, pp.501–511). El reconocimiento de entornos escasamente estudiados otorgan la posibilidad de experimentación en un laboratorio natural (Pandey et al., 2019, pp.78-98)).

La mayor parte de cordilleras a nivel mundial como los Andes, los Alpes, las Montañas Rocosas, los Pirineos, las Montañas Escandinavas, Sierra Nevada, el Himalaya, Kenya, Rwenzori, las montañas de Carsteusz, Ruapehu, entre otros; tienen un sistema lacustre propenso a ser explorado (Catalan et al., 2006, pp.551–584). Los rasgos distintivos de este tipo de ambientes crean un escenario extraordinario para estudios de temas ambientales, ecológicos y astrobiológicos (Catalan et al., 2006, pp.551–584; Preston y Dartnell, 2014, pp.81–98; Pandey et al., 2019, pp.78-98)), por lo que la comunidad científica las considera puntos relevantes de información y biodiversidad.

Las características de los cuerpos de agua de alta montaña suelen estar estrechamente relacionados con su ubicación, es decir, las condiciones ambientales varían de un lago a otro; sin embargo, estos presentan con regularidad aguas ultra-oligotróficas e hipotónicas debido al bajo desgaste de las rocas y orogénesis del sitio. La alta exposición a la radiación (especialmente la fracción UV-

B), la transparencia del agua y las bajas temperaturas son los efectos de su gran elevación y, por tanto, de una atmósfera más delgada (Catalan et al., 2006, pp.551–584; Catalan y Donato, 2016, pp.215–234). La formación y desarrollo de diferentes estados ambientales sugiere una serie de microorganismos con mecanismos diversos de adaptación y un gran número de poblaciones especializadas (Catalan y Donato, 2016, pp.215–234). Los grupos más comunes en los lagos de gran altitud son los *Bacteroidetes*, las *Betaproteobacterias* (Bartrons et al., 2012, pp.860–869) y las *Actinobacterias*, con una proporción significativamente mayor de *Betaproteobacterias* y una menor proporción de *Alfaproteobacterias* (Barberán y Casamayor, 2010, pp.1–10). Curiosamente, la mayoría de los *Bacteroidetes* conforman grupos filogenéticos peculiares y pueden representar ecotipos específicos poco conocidos con un papel potencialmente importante en el ciclo de la materia orgánica (Casamayor, 2017, pp.157–180).

A continuación, se presentan algunos ejemplos representativos de lagos de alta montaña:

#### 1.2.2.1. India

La constitución de los lagos salinos situados en el Himalaya (Ladakh, India) se debe, en particular, a la evaporación de lagos superficiales salobres. Estos ecosistemas son considerados como los más frágiles del planeta (Ambrogi et al., 1990, pp.25–41) y como posibles análogos a los lagos que existían en el antiguo Marte (>3 Ga) (Osterloo et al., 2010, pp.1–29), por este motivo han sido objeto de investigación e inspección científica.

##### a. Kyagar Tso



Figura 1-1: Lago Kyagar Tso

Fuente: Pandey et al., 2019, pp.78-98.

El lago se encuentra ubicado en el complejo del gneis Puga, sus laderas y entorno adyacente posee características periglaciares como lóbulos de soliflucción y suelo con patrones. Su cuenca la constituyen mayormente rocas de formación Puga (cuarzo, feldespato y mica) situadas en la parte

inferior de Tso Moriri. Estudios previos determinan que la mayor parte constitutiva de la microbiota la conforman cianobacterias (Pandey et al., 2019, pp.78-98).

#### **b. Tso-Kar**



Figura 2-1: Lago Tso-Kar

Fuente: Pandey et al., 2019, pp.78-98.

Caracterizado por sus presiones selectivas diversas. El rango de temperatura varía alcanzando los  $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$  en invierno y temperaturas mayores a los  $30\text{ }^{\circ}\text{C}$  en verano, con oscilaciones diurnas extremas (Philip y Mazari, 2000, pp.2973–2984; Kramer et al., 2014, pp.549–565).

La zona se distingue por la presencia de una densa salmuera en época de estío, en donde la evaporación supera a la precipitación; la tasa de evaporación anual fluctúa entre 400 y 600 mm/año. Este lago está situado dentro de la Formación Taglang La del Complejo Cristalino Tso Moriri (Pandey et al., 2019, pp.78-98).

#### **c. Pangong Tso**

Situado a una altura de 4250 m sobre el nivel del mar en la cordillera del Himalaya en la parte oriental de Ladakh. A causa de la evaporación continua del agua su salinidad se eleva a un promedio de 2-4%, el lago posee un pH básico entre 8,74 y 9,11; además, la temperatura superficial del lago puede alcanzar hasta  $19\text{ }^{\circ}\text{C}$  en meses de verano y en temporada de invierno el lago permanece congelado (Bhat et al., 2011, pp.501–511).





Figura 3-1: Lago Pangong Tso

Fuente: Pranayjoshi, 2008, p.16.

La singularidad del lago Pangong permite acoger una gran variedad de comunidades bacterianas psicrófilas y psicotróficas con múltiples adaptaciones funcionales. Los microorganismos son en su mayoría bacterias aeróbicas obligatorias y facultativas con amplias capacidades degradativas de metano, nitrógeno, azufre, benzoato, xileno y compuestos xenobióticos. Igualmente, se ha demostrado que las comunidades microbianas presentan genes de respuesta al estrés responsables de la adaptación al pH, al frío, la tolerancia a la sal, el estrés osmótico y el estrés oxidativo (Rathour et al., 2020, pp.7-9).

Rathour et al. (2020, pp.7-9) indica que el filo más destacado son las *Proteobacterias* y a nivel de género con mayor abundancia se presentan las *Metilofagáceas*, *Halomonas* y *Marinobacterias*. Estudios recientes sobre la microbiota concurrente en el lago Pangong reportan la presencia de *Rheinheimera sp.* cepa A13L (Gupta et al., 2011, pp.5873–5874), *Idiomarina sp.* cepa A28L (Gupta et al., 2011, pp.5875–5876) y *Zhihengliuella sp.* cepa ISTPL4 (Mishra et al., 2018, pp. 1533–1550).

#### 1.2.2.2. Sudamérica

##### a. Laguna Negra (LN)

Laguna hipersalina con una profundidad aproximada de 2 m, se halla a 4200 m sobre el nivel del mar en el extremo sur de la Meseta de la Puna (Argentina). Forma parte del Complejo de la Laguna Verde con una superficie de ~8,63 km<sup>2</sup> y un balance hídrico fuertemente negativo. La aridez severa, la radiación UV excesiva, la salinidad elevada, la oscilación extrema de la temperatura diaria y los fuertes vientos, restringen la vida principalmente a las bacterias, las archaeas y los eucariontes unicelulares (Gomez et al., 2018, pp.727–742; Buongiorno et al., 2019, pp.199–222; Farías, 2020, pp.21-33).



Figura 4-1: Laguna Negra

**Fuente:** Landsman Flor, 2021, p.17.

Las condiciones climáticas desarrolladas a la altitud de la LN han dado lugar a esteras microbianas adaptadas a una variedad de estados extremos de vida. Estos microorganismos a su vez, tienen gran influencia en los procesos de precipitación de carbonatos, las texturas resultantes y las firmas geoquímicas (Gomez et al., 2018, pp.727–742; Buongiorno et al., 2019, pp.199–222).

Según varios análisis realizados, la microbiota parece ser semejante a nivel del filo con otros ecosistemas andinos, conocidos como lagos andinos de gran altitud (HAAL). Por lo regular, se muestran filos como las *Proteobacterias*, la *Verrucomicrobia*, los *Bacteroidetes*, las *Espiroquetas* y los *Firmicutes* gram positivos. También, se sabe que todos estos grupos son comunes en ecosistemas marinos y ambientes extremos, como las esteras microbianas de los sistemas hipersalinos (Farías, 2020, pp.21-33).

La radiación extrema es uno de los problemas más frecuentes que los organismos deben enfrentar, *Deinococcus-Thermus* es un grupo de bacterias conocidas por su alta tolerancia a la radiación UV (Ivanova et al., 2011, pp.91–96) y también se registra en otros HAAL, como Tebenquiche, La Brava (Fernandez et al., 2016, pp.1-15), Socompa (Toneatti et al., 2017, pp.1-10), Diamante (Rascovan et al., 2016, pp.299–309), Cejar, Llamara, Jachucoposa y Pujsa (Rasuk et al., 2016, pp.44–56). LN, de la misma forma, alberga en abundancia distintos grupos de diatomeas incluyendo *Achnanthes brevipes*, *Halamphora sp.*, *Navicula sp.*, *Surirella sp.* y *Striatula sp.* (Gomez et al., 2018, pp.727–742), éstos juegan el rol de productores primarios en estos sistemas microbianos de gran altitud (Farías et al., 2014, pp.311–329; Rasuk et al., 2014, pp.483–494).

#### **b. Laguna Socompa (LS)**

Su ubicación se encuentra en la Provincia de Salta en Argentina, cerca de la frontera con Chile, en la base del volcán Socompa a 3570 m de altura. Se distingue por sus aguas hipersalinas y su condición climática árida y desértica. La profundidad de LS se sitúa alrededor de los 60 cm y se

ha registrado un alto contenido de arsénico (32 mg/L). El rango de temperatura diaria va desde -10 °C hasta 20 °C en verano y desde -40 °C hasta 10 °C en invierno (Farías et al., 2011, pp.495–522).



Figura 5-1: Laguna Socompa

Fuente: Farías, 2020, pp.21-33.

La LS forma parte del sistema volcánico de Socompa, razón por la cual se introduce agua hidrotermal relativamente cálida (20-24 °C), alcalina (pH 8-10), rica en iones disueltos como Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, Ca<sup>2+</sup>, Cl<sup>-</sup>, y SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>, rica en carbono orgánico, nitrato, fosfato, silicato, y hierro (Farías et al., 2013, pp.1-13; Albarracín et al., 2015, pp.2-13; Rasuk et al., 2017, pp.865-880). Presenta una biodiversidad distintiva y variada que prospera en la mayoría de los nichos: como células dispersas en aguas poco profundas (plancton), sedimentos (bentos), o formando estructuras bentónicas cooperativas como esteras microbianas y microbialitos (Albarracín et al., 2015, pp.2-13).

Los microorganismos representativos de LS son *Deinococcus-Thermus*, *Rhodobacteraceae*, *Desulfobacterias* y *Espiroquetas* (Farías et al., 2013, pp.1-13). De igual manera, se han identificado cepas (*Exiguobacterium sp. S17*, *Sphingomonas sp. S17*, *Nesterenkonia sp. Act20*, y *Salinivibrio spp.*) con la presencia de genes que serían capaces de codificar rasgos de supervivencia a varios factores de estrés ambiental (Belfiore et al., 2013, pp.421–431; Gorriti et al., 2014, pp.1-10; Albarracín et al., 2016, pp.14–28). Además, Galisteo et al. (2019, pp.1-9) reportó una nueva especie de *Salinivibrio* en este ecosistema: *Salinivibrio socompensis*.

### c. Laguna La Brava (LB)

Se asienta en la Provincia de Buenos Aires, Argentina. Sus aguas hipersalinas están compuestas por metales como el litio, sodio y arsénico a causa del afloramiento de aguas subterráneas sulfídicas que contienen material volcánico lixiviado (Alonso y Risacher, 1996, p.23). La profundidad varía con cada estación del año y su gradiente de salinidad se encuentra entre los 72 g/L y 119 g/L (Farías, 2020, pp.21-33).



Figura 6-1: Laguna La Brava

**Fuente:** Rodríguez Orleydis, 2020, p.345.

Así como otros ecosistemas de alta montaña LB se caracteriza por alta radiación ultravioleta, temperaturas extremas en función de la época, elevadas tasas de evaporación, humedad relativa extremadamente baja (Cáceres et al., 2007, pp.2006–2007) y concentraciones elevadas de arsénico y litio en el agua (Lara et al., 2012, pp.523–538). Las condiciones ambientales y físico-químicas de LB estimulan el desarrollo de esteras y microbialitos (Dupraz et al., 2011, pp. 617-635), es así que desde el punto de vista de la microbiología, es uno de los ecosistemas más excepcionales de los Andes Centrales (Farías, 2020, pp.21-33).

Las comunidades microbianas presentan principalmente *Planctomicetos*, *Firmicutes*, *Acetotermia*, *Euryarchaeota* y *Crenarchaeota*. Los grupos sobresalientes incluyen a los heterótrofos aeróbicos, los fermentadores, los heterótrofos anaeróbicos y los fotótrofos anoxigénicos (Farías, 2020, pp.21-33).

El grupo metabólico menos abundante fue el de los fotótrofos oxigenados; esto tiene una implicación para posibles vías alternativas de fijación de carbono. Adicionalmente, debido a la presencia de arsénico y su posible papel biogeoquímico en el agua, podrían representar un modelo para recrear el metabolismo microbiano del Precámbrico (Farías, 2020, pp.21-33).

### 1.2.2.3. Ecuador

Los lagos y lagunas en Ecuador se localizan principalmente en el páramo andino, formando una región de alta montaña con características ambientales únicas, especialmente bajas temperaturas y variaciones climáticas durante el día (Ordóñez, 2011, pp.12-32).

Los ecosistemas acuáticos de montaña comparten ciertas condiciones mencionadas en otros lugares del planeta incluyendo una mezcla compleja de radiación, humedad, geomorfología, temperatura e historia evolutiva que definen una alta biodiversidad a distintas escalas (Ministerio del Ambiente, 2012, pp.47-71).

A pesar de que estos entornos constituyen fuentes irrefutables de conocimiento científico su exploración actual es casi inexistente.

### 1.3. Microorganismos extremófilos

Los extremófilos son organismos que prosperan en condiciones inhóspitas debido a su capacidad de adaptación y evolución, lo que les permite permanecer viables y activos. Algunos de los desafíos que deben enfrentar los extremófilos incluyen: cambios en la fluidez de la membrana, efectos sobre la transcripción y traducción y daños en el ADN; todos estos mecanismos se desarrollan con el fin de supervivencia y proliferación (Chénard y Lauro, 2017, pp.153-160).

Los términos que describen a los extremófilos suelen combinar un prefijo específico del medio ambiente con el sufijo "-filo" (palabra griega que significa "-amante"). La sustitución del sufijo "-filo" por "-tolerante" implica que un organismo tolera, en lugar de exigir, las condiciones respectivas, y en realidad tiene su óptimo en condiciones más moderadas (Thiel, 2011, pp.362-366). Según Oliart et al. (2016, pp.79-90), los microorganismos extremófilos se clasifican en base a la condición física o química extrema del ambiente donde se desarrollan.

Tabla 1-1: Clasificación de microorganismos extremófilos

Clasificación	Características
<b>Termófilos</b>	Temperatura óptima de crecimiento superior a 45 °C; dentro de éstos se encuentran los Hipertermófilos (temperatura óptima de crecimiento superior a 80 °C).
<b>Psicrófilos</b>	Temperatura óptima de crecimiento por abajo de 10 °C
<b>Acidófilos</b>	pH óptimo de crecimiento por abajo de 5
<b>Alcalófilos</b>	pH óptimo de crecimiento por arriba de 8
<b>Halófilos</b>	Habitan en medios hipersalinos, de 5 % a 30 % de sal
<b>Osmófilos</b>	Viven a altas presiones osmóticas
<b>Radiófilos</b>	Resisten altos niveles de radiación
<b>Metalófilos</b>	Toleran altas concentraciones de metales pesados
<b>Piezófilos</b>	Antes llamados barófilos, requieren o toleran presión hidrostática de 40 atm a 60 atm

Fuente: Oliart et al., 2016, pp.79-90.

Realizado por: Jiménez Tapia, Evelyn, 2021.

Los microorganismos que presentan tolerancia a estados ambientales extremos combinados son conocidos como poliextremófilos, para indicar su capacidad de hacer frente a varios factores estresantes concurrentes (Thiel, 2011, pp.362-366; Farías, 2020, pp.21-33). En su mayoría pertenecientes al dominio Bacteria y Archaea, su estudio comprende un medio para comprender los mecanismos de evolución para su supervivencia.

Un claro ejemplo de poliextremofilia es presentado por *Chroococcidiopsi*, conocida por su capacidad para sobrevivir en condiciones de altas y bajas temperaturas, radiación ionizante y alta salinidad. Entre otros ejemplos se encuentra *Deinococcus radiodurans* descrito como un

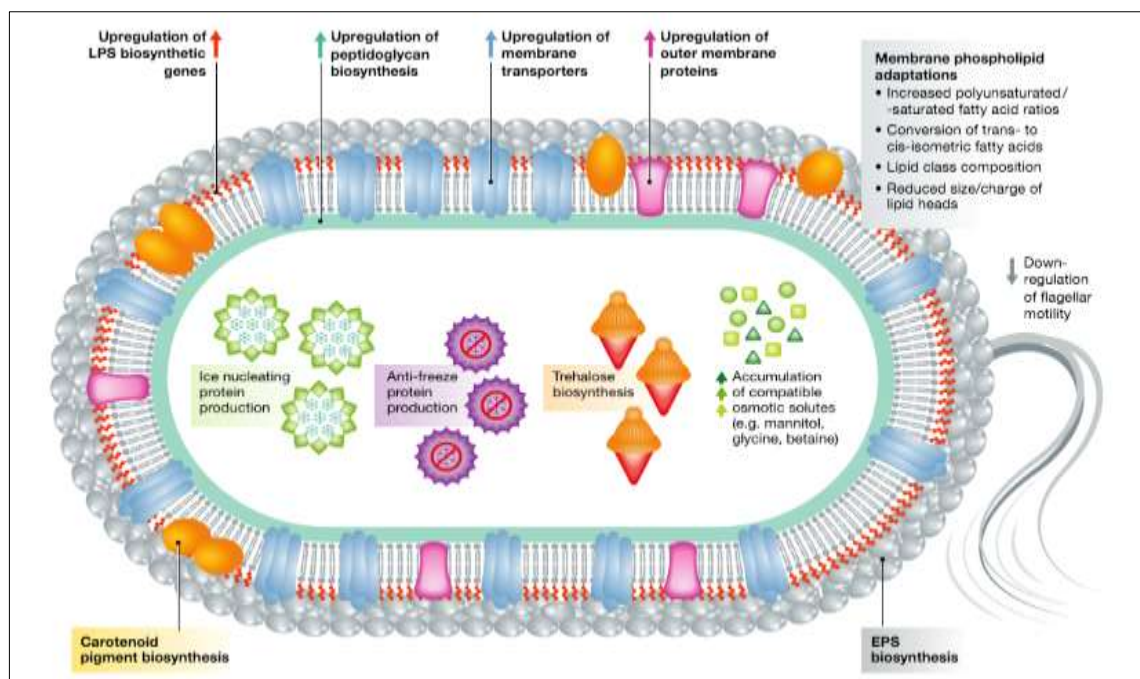
poliextremófilo resistente a una variedad de medios extremos incluyendo frío intenso, deshidratación, vacío, ácido y radiación excesiva (Seckbach y Rampelotto, 2015, pp.153-170).

#### 1.4. Adaptaciones microbianas a condiciones ambientales extremas

##### A. Temperatura

Varios autores aseguran que los lagos de alta montaña se caracterizan por sus bajas temperaturas por lo que entre las funciones posiblemente involucradas en la supervivencia de los microorganismos están las proteínas de choque frío (Csp) y la generación de crioprotectores (Villalobos et al., 2019, pp.1–13).

La vida en ambientes fríos se distingue por presentar diversos factores de estrés además de las bajas temperaturas, tales como el bajo nivel de nutrientes, la baja actividad del agua y ciclos de congelación-descongelación intermitentes (Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871).



**Figura 7-1:** Adaptaciones fisiológicas comunes en un procariota psicrófilo

**Fuente:** De Maayer et al., 2014, pp.508–517.

Las células deben percibir los cambios en su medio circundante para poder sostener la vida. La temperatura y su variación origina efectos dañinos en la maquinaria celular (Chattopadhyay et al., 2014, pp.100–116), por lo tanto, se requiere de una serie de adaptaciones que posibiliten el crecimiento de las comunidades bacterianas, no solo bajo condiciones de frío intenso sino también

frente a los demás factores ambientales limitantes que tienen lugar simultáneamente (Collins y Margesin, 2019, p.2859).

Los microorganismos psicrófilos colonizan nichos ecológicos de baja temperatura (más del 80% de biosfera se encuentra a 5 °C), regiones polares, montañas y mares de aguas profundas. La capacidad de estos organismos para habitar a temperaturas bajas indica la activación de ciertos mecanismos adaptativos tanto a nivel celular como molecular, garantizando la actividad vital de la población ante condiciones extremas (Morozkina et al., 2010, pp.1–14).

#### **a. Membrana celular**

Como ya se ha mencionado, las bacterias que habitan ecosistemas de gran altitud suelen estar expuestas a fluctuaciones de temperatura diarias, afectando relevantemente las membranas celulares y su fluidez (Hassan et al., 2020, pp.1-8). Los mecanismos de respuesta incluyen la expresión de proteínas de choque frío, la síntesis de solutos compatibles de protección o la alteración metabólica (Georlette et al., 2004, pp.25–42). Una de las estrategias que hace presencia con frecuencia es la modificación estructural de la membrana celular, ya que ésta participa en importantes procesos del metabolismo bacteriano y en la cadena de transporte de electrones (Denich et al., 2003, pp.149–182).

- **Capa de peptidoglicano**

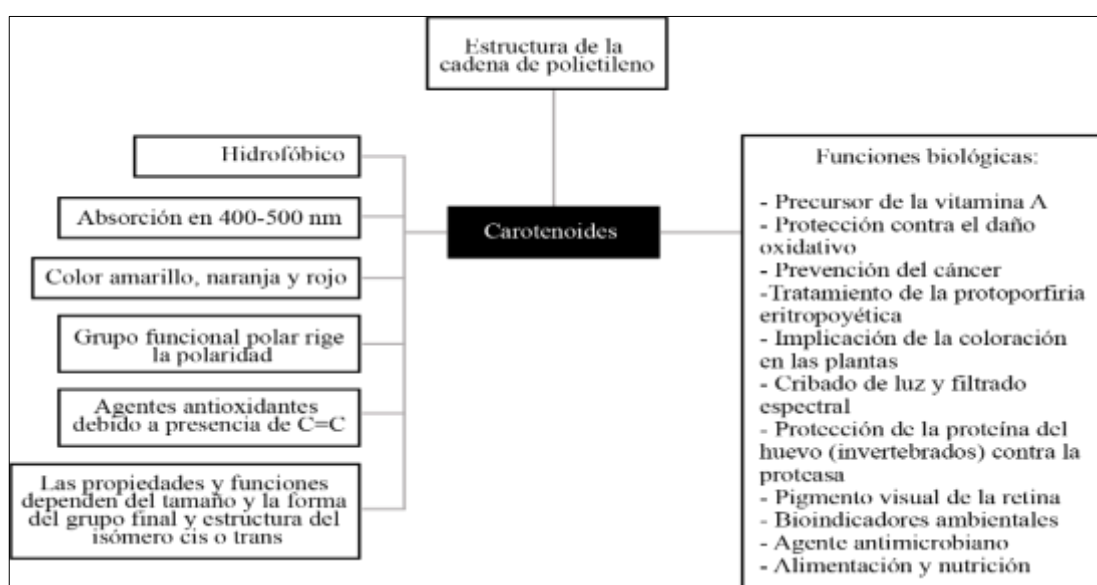
Las bacterias psicrófilas poseen genes para la biosíntesis de peptidoglicano con regulación génica positiva y la formación de una envoltura espesa. El psicrófilo, *Planococcus halocryophilus* Or1, presenta una serie de incrustaciones ampliamente relacionadas con la capa extracelular de peptidoglicano, carbonato y colina; que actúan como repelentes del agua (Mykytczuk et al., 2013, pp.1211–1226).

- **Membrana externa**

Modificaciones a nivel de la pared celular podrían incrementar la estabilidad de la membrana externa y la flexibilidad en entornos gélidos. Los mecanismos de adaptación generados por bacterias gramnegativas tienen lugar en la composición del lipopolisacárido (LPS) que representa aproximadamente el 75% de la constitución de la membrana. La importancia del LPS radica en su ubicación externa, donde están más cerca del medio. Por lo tanto, se puede suponer razonablemente que LPS no solo participa en la cooperación de supervivencia en condiciones difíciles, sino que también participa en el mecanismo de adaptación al frío (Corsaro et al., 2017, pp.286–300).

- **Pigmentación celular**

La producción de pigmento es común en microorganismos adaptados a bajas temperaturas, existen aislamientos de núcleos de hielo y glaciares (Shen et al., 2018, pp.29–38), aguas superficiales marinas (Dieser et al., 2010, pp.396–405) y suelos de gran altitud (Pandey et al., 2019, p.88). Jagannadham et al. (2000, pp.418–424) menciona que la existencia de carotenoides facilita la aclimatación homeoviscosa creando estabilidad en la membrana y neutralizando los efectos fluidificantes de los ácidos grasos insaturados.



**Figura 8-1:** Importantes propiedades físicas, químicas y biológicas de los carotenoides

Fuente: Kirti et al., 2014, pp.1–13.

Los pigmentos, a su vez, juegan un rol esencial en funciones de protección bacteriana contra la luz. La fotoprotección es un mecanismo desarrollado por la pigmentación en conjunto con la scytonemina y los aminoácidos similares a la micosporina, que garantiza la seguridad microbiana frente a cambios bruscos de luz y radiación UV; situación frecuente en ambientes fríos. Actúan también como antioxidantes, recolectores de luz e incluso como antimicrobianos (Pandey et al., 2018, pp.81–92).

**b. Crioprotección**

Los ambientes extremos de baja temperatura suelen ser endémicos y muy susceptibles a factores externos, por lo que pueden ocurrir muchos cambios dinámicos (Dziewit y Bartosik, 2014, pp.1-12). En estas circunstancias los microorganismos psicrófilos exhiben respuestas de adaptación mediante



la producción de solutos compatibles, proteínas de unión al hielo, sustancias poliméricas extracelulares (EPS) y/o biosurfactantes (Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871).

- ***Solutos compatibles***

Compuestos orgánicos de bajo peso molecular no tóxicos que se pueden almacenar en grandes cantidades en el citoplasma sin perjudicar las funciones proteicas y celulares (Bowman, 2017, pp.346–379). El genoma de los microorganismos psicrófilos está constituido mayoritariamente por genes compatibles de biosíntesis, absorción y degradación de solutos, los que regularmente se aglomeran hasta alcanzar concentraciones molares de varios solutos compatibles diferentes (Ghobakhlou et al., 2015, pp.1–17; Goordial et al., 2016, pp.1–11).

Los osmolitos orgánicos compatibles se aplican principalmente como protectores, crioprotectores y estabilizadores de distintos materiales biológicos, incluyendo líquidos tisulares, líneas celulares y hasta tejidos enteros (Bowman, 2017, pp.346–379).

- ***Proteínas anticongelantes (AFP)***

Las bacterias resisten la congelación de dos maneras: una es concentrando solutos compatibles en el citoplasma y la otra es usando proteínas anticongelantes (Bar Dolev et al., 2016a, pp.515–542). Las AFP llamadas también proteínas de estructuración del hielo, son polipéptidos con diversidad estructural de origen biológico (Xiao et al., 2010, pp.394–403) con la capacidad de coligarse al hielo e impedir su progresión y recristalización.

Se cree que la función elemental de las AFP consiste en bloquear el desarrollo de la nucleación secundaria mediante su unión irreversible a planos específicos de cristales de hielo dando lugar a una estructura morfológicamente singular (Bar Dolev et al., 2016a, pp.515–542).

- ***Sustancias poliméricas extracelulares (EPS)***

Las EPS son componentes celulares ubicados en el exterior de las células que forman uniones con su superficie o bien se encuentran dispersos en su espacio adyacente, su rol principal es la formación de coloides hidratados para la constitución de biofilms y la transformación de las propiedades fisicoquímicas y biológicas del entorno celular. Su desempeño se concentra en la eliminación de nutrientes, la osmoprotección, la eliminación de las especies reactivas de oxígeno (ROS), la protección contra ataques virales, la crioprotección (Deming y Young, 2017, pp.260–277), la agregación de células bacterianas, el reconocimiento celular e incluso la formación de flóculos (Tian, 2008, pp.78–89; More et al., 2014, pp.1–25).

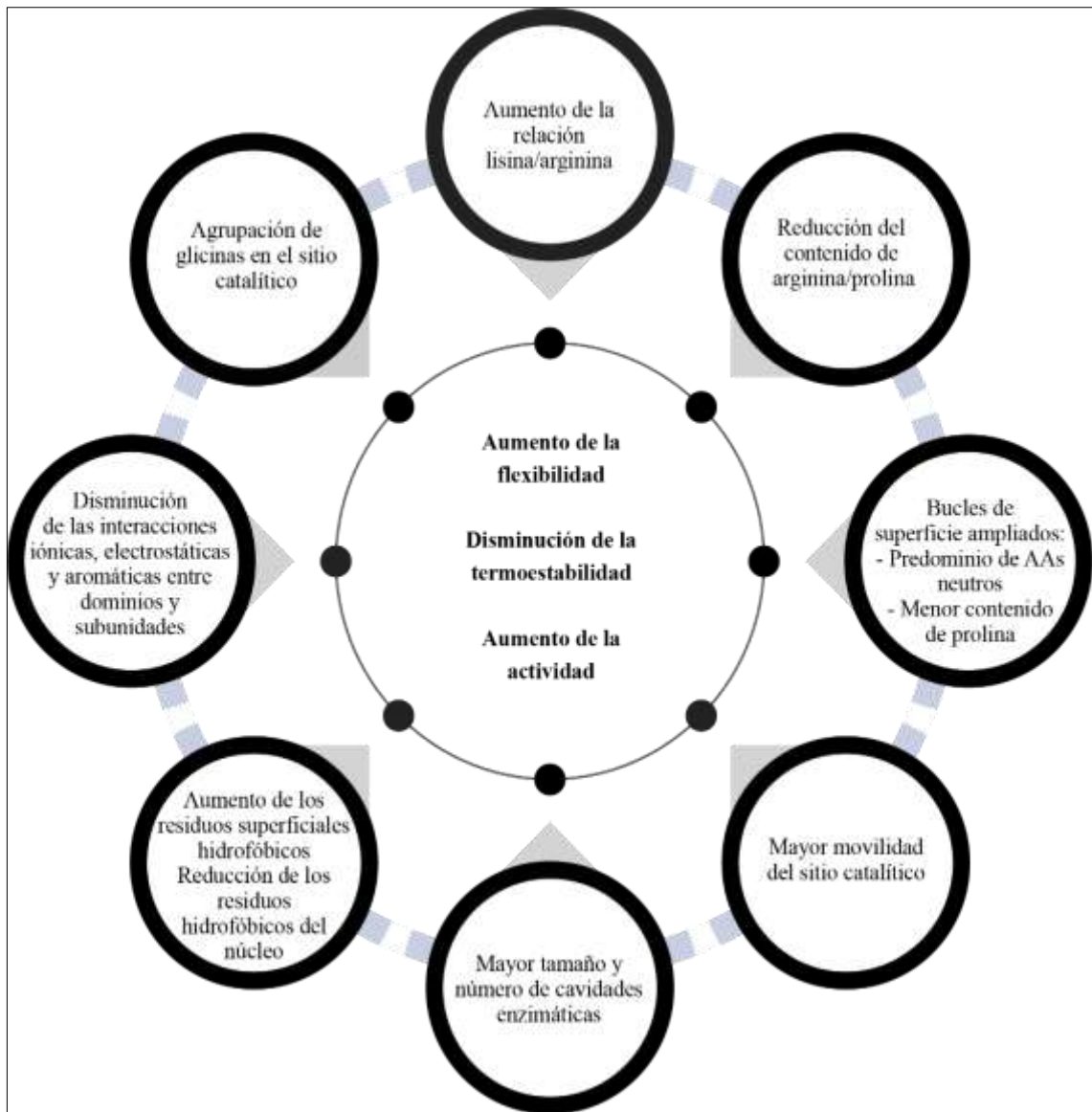
- ***Biosurfactantes***

Los biosurfactantes son un conjunto de moléculas orgánicas distribuidas en la superficie celular o secretadas de manera extracelular como productos secundarios del metabolismo microbiano. Tienen naturaleza anfifílica y, por consiguiente, poseen propiedades tensoactivas con la capacidad de minorar la tensión superficial e interfacial de los líquidos produciendo micelas y microemulsiones entre fases distintas (Banat et al., 2010, pp.427–444).

***c. Enzimas***

Los microorganismos que habitan ambientes fríos se enfrentan constantemente a los efectos perjudiciales de las bajas temperaturas, especialmente se considera la repercusión de estas en las velocidades de reacción (Chattopadhyay et al., 2014, pp.100–116). La reducción abrupta de temperatura (37 °C a 0 °C) puede dar como resultado la disminución de 16 a 80 veces de la actividad enzimática debido a su falta de adaptación (Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871).

Se ha demostrado que existen diversas enzimas adaptadas al frío con flexibilidad estructural lo que se asocia con su capacidad de ajustarse a sus sustratos (Chattopadhyay et al., 2014, pp.100–116); dependiendo del estado de su entorno y sus requerimientos, las enzimas emplearán cualquiera o una combinación de modificaciones estableciendo una estrategia específica para cada una de ellas. Las particularidades de estabilidad reducida y una elevada actividad catalítica en condiciones de temperatura moderada a baja de las enzimas psicrófilas son una herramienta ventajosa en una serie de aplicaciones (Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871).



**Figura 9-1:** Modificaciones estructurales comunes de las enzimas psicrófilas

**Fuente:** De Maayer et al., 2014, pp.508–517.

#### *d. Chaperonas*

La eficiencia de los procesos de transcripción, traducción y replicación de ADN dentro de la célula dependerá esencialmente de las chaperonas de ADN y ARN. Su producción es temporal y se da como resultado del choque frío en microorganismos mesofílicos y termofílicos, aunque suelen sobreexpresarse frecuentemente como proteínas de adaptación a bajas temperaturas en psicrófilos (Lim et al., 2000, pp.553–567). Las chaperonas participan fundamentalmente en el proceso de plegamiento de proteínas co- o post-traduccionales a bajas temperaturas (Piette et al., 2011, pp.1924–1933; Chen et al., 2012, pp.633–641); evitando el desdoblamiento, pérdida funcional y la agregación de proteínas externas (Yusof et al., 2016, pp.707–715).

En ecosistemas de baja temperatura existe la posibilidad de la amplia reducción del plegamiento y precipitación de proteínas como consecuencia del debilitamiento de las interacciones hidrófobas, las proteínas adaptadas a bajas temperaturas afrontan, además, situaciones de desnaturalización (Collins y Gerday, 2017, pp.210–229; Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871).

#### *e. Adecuación metabólica*

Estudios recientes han demostrado, mediante enfoques modernos (genómica, transcriptómica y proteómica), que un grupo complejo de microorganismos adaptados al frío expresan un conjunto diverso de características adicionales comunes. Especialmente se han observado ajustes a nivel metabólico causado por temperaturas reducidas como la regulación de las rutas del metabolismo primario y el reemplazo por rutas secundarias simplificadas, el depósito y la actividad metabólica de los compuestos de reserva (Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871).

En ambientes fríos la microbiota enfrenta escasa disponibilidad de nutrientes, Dziewit y Bartosik (2014, pp.1-12) sugieren que la eficiencia metabólica de los aminoácidos puede aumentar la suficiencia proteolítica de las bacterias al convertirse en una fuente condicional de carbono y nitrógeno. Otro problema derivado de las bajas temperaturas es el estrés oxidativo; los microorganismos enfrentan este inconveniente desarrollando estrategias de reprogramación metabólica, evitando las vías de formación de especies reactivas de oxígeno (ROS) y la solubilidad de oxígeno, asegurando la preservación de energía en largos períodos de tiempo (Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871).

## **B. Radiación**

Los ecosistemas de montaña son vulnerables a una alta radiación UV gracias a su baja latitud y elevada altitud (Portero et al., 2019, pp.315–330). La radiación UV se subdivide en ultravioleta A (UV-A) (315-400 nm), UV-B (280-315 nm), y UV-C (<280 nm) (Boelen et al., 2000, pp.1–9).

La banda UV-C solar suele filtrarse por la existencia de gases en la atmósfera (O<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O, CO<sub>2</sub>, O<sub>3</sub>), por lo que el 100% de la radiación que llega a la superficie terrestre corresponde el 95% de espectro UV-A y el 5% de espectro UV-B (Hernández et al., 2007, pp.82–95; Portero et al., 2019, pp.315–330).

La radiación ultravioleta A es capaz de generar daños indirectos a nivel celular al provocar procesos de fotooxidación de compuestos y especies reactivas de oxígeno (ROS) (Hernández et al., 2007, pp.82–95; Portero et al., 2019, pp.315–330). Mientras que, la fracción de radiación UV-B ocasionaría deterioros oxidativos celulares directos e indirectos, debido a que puede excitar e ionizar moléculas biológicamente relevantes, como lípidos, proteínas y ADN a longitudes de onda inferiores a 320 nm (Boelen et al., 2000, pp.1–9). El daño al ADN producido genera la formación de

dímeros o aductos entre las bases de pirimidinas adyacentes en una cadena de ADN (Portero et al., 2019, pp.315–330).

Prevenir, evitar o reparar el daño causado por cuadros extremos de radiación y daño oxidativo ha dado lugar a la generación de mecanismos de defensa incluyendo la producción de antioxidantes y enzimas desintoxicantes, el comportamiento de evitación y los mecanismos de reparación (Rothschild y Mancinelli, 2001, pp.1092–1101). Es frecuente que bajo la influencia de la radiación, las comunidades microbianas sintetizen proteínas cuyo papel es desconocido en los procesos de radiorresistencia (Morozkina et al., 2010, pp.1–14).

## **C. Factores químicos**

### ***a. Metales pesados***

La mayoría de los procesos biológicos de la vida son regulados por bacterias, en virtud de sus propiedades de ubicuidad. Los metales cumplen funciones fundamentales dentro del metabolismo bacteriano, ya sea de forma directa o indirecta (Nanda et al., 2019, pp.1–10). Los microorganismos requieren pequeñas concentraciones (nM) de iones de carga positiva de diversos metales ya que favorece su desarrollo, mientras que su exposición a altas concentraciones paraliza los procesos de crecimiento (Morozkina et al., 2010, pp.1–14).

En lagunas de gran altitud es usual encontrar altas concentraciones de arsénico como efecto de la actividad volcánica de la zona.

- ***Resistencia al arsénico y antimonio***

El arsénico en altas concentraciones puede ocasionar la formación de especies reactivas de nitrógeno (óxido de nitrilo) y ROS que deterioran las membranas y el ADN. La actividad enzimática y la expresión genética están condicionadas por la movilización de polifosfatos en bacterias tolerantes al arsénico, de esta manera se satisface las necesidades del metabolismo bacteriano a la vez que se transportan el fosfato/arsénico dentro y fuera de la célula como mecanismo de excreción (Seufferheld et al., 2008, pp.5867-5874).

Los determinantes genéticos de transporte y resistencia a arsénico y antimonio son similares en distintas bacterias a causa de la semejanza de sus características químicas. La expulsión del metal fuera de la célula ocurre mediante un sistema complejo de salida, para lo cual debe suceder la reducción de As (V) a As (III) previamente; un ejemplo claro es la arsenito ATPasa de bacterias gramnegativas.

Los determinantes genéticos del sistema de salida de arsenito en bacterias gramnegativas se ubican en el cromosoma, mientras que en bacterias grampositivas se encuentran en los plásmidos (Nanda et al., 2019, pp.1–10).

- ***Resistencia al cadmio***

El cadmio es un metal que tiende a acumularse dentro de las células bacterianas grampositivas, como resultado las bacterias desarrollan un sistema de resistencia denominado CadA. El transportador de iones metálicos (MIT), concede el ingreso de cadmio en las células bacterianas. CadA es una medida de tolerancia procedente de plásmidos que extrae activamente cadmio fuera de las células (Haferburg y Kothe, 2007, pp.453–467; Nanda et al., 2019, pp.1–10).

La expresión de otros genes de resistencia dentro de este sistema es controlada por una proteína reguladora llamada Cad C. La proteína ATPasa tipo P, producto del gen Cad A, también se encarga de bombear activamente cadmio fuera de las células (Nanda et al., 2019, pp.1–10). En bacterias gramnegativas el mecanismo de resistencia al cadmio se opera a través del exportador de zinc potenciado por RND (resistencia, nodulación, división celular) (Nies y Silver, 1995, pp.186–199), el sistema Czc y un exportador de níquel denominado Ncc (Schmidt y Schlegel, 1994, pp.7045–7054).

- ***Resistencia al mercurio***

En bacterias la resistencia al mercurio se da por la presencia del operón mer situado en plásmidos (*Pseudomonas*, *Escherichia coli* y *Staphylococcus aureus*). La reductasa mercúrica sintetizada por el gen merA, es un enzima intracelular inducible que transforma  $Hg^{2+}$  en mercurio metálico volátil mediante un proceso dependiente de NADPH (Summers, 1986, pp.607–634). El sistema de resistencia al mer de espectro estrecho otorga a las células tolerancia al mercurio inorgánico, mientras que el sistema de resistencia al mer de amplio espectro proporciona tolerancia tanto al Hg inorgánico como al metilmercurio y al fenilmercurio (Silver y Phung, 1996, pp.753–789; Nanda et al., 2019, pp.1–10).

- ***Resistencia al cobre***

El cobre en bajas concentraciones permite la síntesis biológica de diversas enzimas involucradas en la actividad metabólica bacteriana, por ejemplo, citocromo c oxidasa; actúa, además, como cofactor de varias enzimas incluyendo la oxidasa y la hidroxilasa. A pesar de ello, altas concentraciones de cobre pueden ocasionar efectos contraproducentes y altamente tóxicos, por lo que las bacterias han desarrollado distintos mecanismos para protegerse contra la biotoxicidad estimulada por el cobre (Issazadeh et al., 2013, pp.60–63).

La regulación del cobre tiene lugar por medio de determinantes genéticos localizados habitualmente en los cromosomas en la mayoría de los organismos vivos (Liu et al., 2002, pp.241–247); en cambio, para comunidades bacterianas, por lo general se encuentran en los plásmidos (Cooksey, 1993, pp.1–5). La resistencia al cobre está regulada principalmente por ATPasas de tipo P que extraen cobre de las células bacterianas (Nanda et al., 2019, pp.1–10).

### ***b. Antibióticos***

La capacidad que tienen los microorganismos para desarrollarse y crecer en medios donde existe la presencia de compuestos tóxicos o nocivos, es conocida como resistencia bacteriana. Se considera que la microbiota de carácter ambiental es creadora de vías biosintéticas alternativas para la producción de compuestos bioactivos mientras conserva información de la evolución de eventos que ocurrieron hace millones de años (D'Costa et al., 2006, pp.374–377).

Se cree que existe una correlación entre las condiciones extremas de radiación UV (estrés oxidativo) y la resistencia a los antibióticos (Ariza et al., 1995, pp.1655–1661) ya que las bacterias pueden aumentar mutaciones como mecanismo de tolerancia frente a signos de estrés, esto recibe el nombre de reparación propensa a errores (Smith y Walker, 1998, pp.1599–1610). La respuesta a estas condiciones ambientales resulta en una mutagénesis que modifica los genes diana potenciales dando lugar a el surgimiento de una resistencia espontánea a los antibióticos.

Los ambientes prístinos irradiados intensamente como por ejemplo los lagos de gran altitud son una fuente potencial de comunidades bacterianas capaces de crecer aún en la presencia de varios antibióticos. Los ecosistemas que permanecen inalterados y expuestos a una intensa radiación podrían ser considerados reservorios significativos de microorganismos con resistencia natural a los antibióticos como ocurre con *Staphylococcus sp.*, *Aeromonas sp.*, *Stenotrophomonas maltophilia* y un gran grupo de bacterias entéricas (Dib et al., 2009, pp.66–76).

## **1.5. Aplicación biotecnológica de microorganismos extremófilos**

La capacidad extremófila de microorganismos adaptados a ambientes fríos plantea un desafío para su aplicación biotecnológica y comercial mediante la síntesis de enzimas, que demuestran una mayor actividad y estabilidad, sustancias biológicamente activas, y también la capacidad de destrucción y/o eliminación de compuestos xenobióticos, incluida la capacidad de acumulación de iones de metales pesados, radionúclidos, etc. (Morozkina et al., 2010, pp.1–14).

Los microorganismos psicrófilos no solo representan una herramienta biotecnológica por la capacidad de respuesta de sus células a condiciones de frío extremo, sino también por una variedad de metabolitos y otros productos bioactivos, incluidos nuevos antimicrobianos, agentes antifúngicos, medicamentos anticancerígenos, agentes antitumorales y antiinflamatorios,

antioxidantes, alcaloides y ácidos orgánicos que son capaces de sintetizar bajo condiciones de estrés externo (Borchert et al., 2017, pp.528–539).

Los estudios científicos realizados en ambientes de baja temperatura han sido realmente escasos por lo que la mayor parte de bioproductos utilizados actualmente se originan en ambientes de temperatura moderada o cálidos, esto los convierte en una fuente novedosa poco explorada de elevado potencial con oportunidades excepcionales. La combinación de la biodiversidad psicrófila con la inmensa variedad y severidad de sus hábitats, exponen su tremendo potencial como reservorios ricos de biomoléculas y metabolitos novedosos útiles para el desarrollo de aplicaciones extremadamente interesantes (Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871).

El potencial de estas bacterias para degradar una amplia gama de compuestos orgánicos de interés ambiental, incluidos hidrocarburos de aceites minerales, compuestos fenólicos, hidrocarburos poliaromáticos, pesticidas y contaminantes persistentes, así como también proteínas, carbohidratos y lípidos, ha constituido un instrumento útil para su aplicación en la biorremediación de suelos y aguas contaminadas en ambientes fríos; por otro lado, también se ha sugerido su uso en el tratamiento de aguas residuales y subterráneas (Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871).

En cuanto a su utilización como fábricas celulares, los microorganismos adaptados al frío pueden usarse para la producción de compuestos sensibles al calor y proteínas difíciles de expresar o que son propensas a la agregación a bajas temperaturas con un impacto ambiental y económico reducido debido a la ausencia de requisitos de calentamiento (Miyake et al., 2007, pp.4849–4856; Parrilli y Tutino, 2017, pp.514–523).

Las futuras investigaciones estarán direccionadas al aprovechamiento máximo de la capacidad de los microorganismos poliextremófilos, a entender su información molecular y funcional para su aplicación biotecnológica (biodiesel, antioxidantes, pigmentos o enzimas compatibles para la medicina y la biorremediación). Sin embargo, todavía se necesita mucho esfuerzo para revelar nuevas funciones de los metabolitos generados por la microbiota de alta montaña (Albarracín et al., 2015, pp.2-13).



## CAPÍTULO II

### 2. MARCO METODOLÓGICO

#### 2.1. Tipo de Investigación

La investigación utiliza la recolección y análisis de datos para afinar las preguntas de investigación y su objetivo es examinar y especificar propiedades importantes de temas relacionados con el problema de estudio; es decir, el estudio tiene enfoque cualitativo, es exploratorio tipo básico y posee un diseño no experimental.

#### 2.2. Diseño de la Investigación

##### 2.2.1. *Diseño No Experimental*

El diseño de la investigación es no experimental fenomenológico ya que su propósito principal es explorar, describir y comprender información relacionada con el comportamiento bacteriano frente a fenómenos ambientales y su eficiencia de aplicación a nivel industrial (Hernández et al., 2014, p.164). El estudio pone en práctica el pensamiento o razonamiento inductivo sugiriendo la posibilidad de conclusiones universales, dándole características ampliativas y generalizadoras. El razonamiento inductivo o enfoque ascendente, empieza por observaciones que posibilitan el registro y detección de patrones y regularidades a partir de las cuales se enuncian hipótesis tentativas susceptibles a la exploración, lo que se busca es desarrollar conclusiones o teorías generales para estudios futuros (Trochim, 2020, párr.1-3).

##### 2.2.1.1. *Planteamiento de la hipótesis*

Los microorganismos extremófilos tienen la capacidad de sintetizar productos de valor industrial y comercial.

##### 2.2.1.2. *Localización del estudio*

La revisión se centrará en trabajos de investigación desarrollados en Lagos Andinos con altitudes superiores a los 2000 msnm con características singulares de temperatura, radiación, salinidad, pH, disponibilidad de nutrientes y/o actividad del agua.

### 2.2.1.3. Método de muestreo

Lo que se busca con la indagación del tema es profundidad, el entendimiento del fenómeno y su naturaleza, razón por la cual se recurre a diversos tipos de documentos con el objetivo de satisfacer la demanda de información y conocimiento. Para facilitar la revisión de la literatura se toma en consideración fuentes bibliográficas primarias, secundarias y terciarias.

#### a. Fuentes primarias

Proporcionan datos de primera mano, son el resultado de ideas, conceptos teóricos y resultados de investigaciones. Contienen información directa, que luego pueden ser explicadas o evaluadas por terceros. Las principales fuentes de información primaria que empleadas en el estudio fueron los artículos científicos, trabajos de conferencias y publicaciones oficiales (Maranto y González, 2015, párr.4).

Se planteó la búsqueda de revisiones y perspectivas de alta calidad, destacando importantes desarrollos en la comprensión bacteriana, motivo por el cual, para la recopilación de información también se utilizó bases de datos de acceso abierto como Bioline, BioMed Central, Dialnet, NCBI, PLoS y PubMed Central.

Tabla 1-2: Revistas científicas Q1 enfocadas en microbiología

Nombre	SJR	Documentos (2019)	N° de Referencias (2019)
Nature Reviews Microbiology	13160	179	8394
Nature Microbiology	7922	315	14652
Microbiology and Molecular Biology Reviews	7365	21	3721
Annual Review of Microbiology	6517	31	4103
FEMS Microbiology Reviews	5485	40	9211
Microbiome	5282	163	10184
ISME Journal.	5073	253	17039
Trends in Microbiology	4288	122	7842
mBio	3876	716	36173
Microbial genomics	3208	73	4129
EcoSal Plus	2827	16	1390
Environmental Microbiology	2180	364	25096
Molecular Microbiology	2089	245	15238
Frontiers in Microbiology	1690	2984	195899
FEMS Microbiology Ecology	1483	214	10589
International Journal of Medical Microbiology	1382	65	3899

Fuente: Journal Rankings on Microbiology, 2021, párr.3.

Realizado por: Jiménez Tapia, Evelyn, 2021.

#### b. Fuentes secundarias

Este tipo de fuentes son las que ya han procesado información de una fuente primaria. El proceso de esta información se pudo dar por una interpretación, análisis, así como la extracción y reorganización de la información de la fuente primaria (Maranto y González, 2015, párr.3).

#### c. Fuentes Terciarias

Este tipo de fuentes son las que recopilan fuentes de información primarias o secundarias. Estas fuentes son utilizadas para buscar datos o para obtener una idea general del tema, algunas son; bibliografías, almacenes, directorios, donde se encuentran la referencia de otros documentos, que contienen nombres, títulos de revistas y otras publicaciones (Maranto y González, 2015, párr.3).

#### d. Método por índices para construir el marco teórico

Implicó el desarrollo, en primer lugar, de un índice tentativo de temas globales o generales, refinándolo hasta alcanzar un alto grado de claridad para luego colocar la información (referencia) en la posición correspondiente en el esquema. De esta forma, aunque primero se estructuró el índice (troncal), se extrajo el contenido de cada parte (tema y subtema) de las referencias relevantes, completando así cada parte (Hernández et al., 2014, pp.164-175).

#### 2.2.1.4. *Técnicas de recolección de datos*

El proceso incluye identificar, consultar y obtener fuentes bibliográficas y otros materiales útiles para los fines de la investigación, extraer y recopilar información relevante y necesaria relacionada con la pregunta del estudio (Hernández et al., 2014, pp.164-175). Según Maranto y González (2015, párr.3), el procedimiento para elegir bibliografía adecuada para llevar a cabo una investigación es:

- 1) Leer, comprender, comparar y evaluar la información seleccionada para verificar si es coherente, relevante, adecuada y justa; si existen métodos u opiniones contradictorias entre uno o más autores. Si los conceptos básicos se han explicado con suficiente claridad y profundidad, o es necesario buscar más información.
- 2) Emitir una conclusión o respuesta a la información que necesita resolverse.
- 3) Es importante recordar que quienes producen recursos secundarios o terciarios son expertos en el campo o se corresponden entre sí, por ende, se debe aprovechar su esfuerzo.

Lo que se buscó es la obtención de datos que se convertirían en información y conocimiento; al revisar la literatura, fue posible descubrir conceptos clave, brindar ideas sobre métodos de

recolección y análisis de datos, considerar otros temas y desafíos de investigación, y mejorar la comprensión e interpretación de los datos.

La revisión de la literatura partió directamente de la recopilación de fuentes primarias, mediante el uso de "palabras clave", "descriptores" o "términos de búsqueda", palabras representativas de la pregunta de estudio que se extrajeron del tema y planteamiento del problema. Se utilizó operadores de sistema booleano para búsquedas avanzadas, lo que contribuyó a establecer límites de consulta (Hernández et al., 2014, pp.164-175).

#### a. Palabras clave

Para la selección de palabras clave se eligieron dos o tres palabras que contenían la idea central de la investigación, además se extrajeron términos del planteamiento o términos de los autores más destacados en el campo de la investigación en microbiología aplicada (Hernández et al., 2014, pp.164-175).

#### b. Triangulación de la información

En la investigación científica, la triangulación o comparación de datos entre múltiples ángulos, fuentes o métodos es una práctica común utilizada por los investigadores para captar, evaluar y fortalecer las conclusiones al reducir la desviación de un solo enfoque.

En los métodos cualitativos la triangulación se considera una herramienta para mejorar la precisión, validez, credibilidad y efectividad de los resultados (Greyson, 2018, pp.869–878) mediante el uso de diversas teorías, análisis, analistas, metodologías y diseños de investigación (Heath, 2015, pp.639–644).

Durante el estudio se ha aplicado la triangulación por sus destacadas ventajas; facilitó la verificación y cruce de información garantizando la solidez y precisión de los datos recopilados y los métodos utilizados. Además, se pudo comparar diferentes interpretaciones del problema e incorporar distintas ideas en el diseño del estudio para que estén perfectamente alineadas (Nightingale, 2020, pp.477–480). Para alcanzar los objetivos planteados se utilizó 2 tipos de triangulación:

- 1) *Triangulación de datos.* Utilización de diferentes estrategias y fuentes de información que permitió corroborar la continuidad de los resultados (tiempo) y las coincidencias existentes (espacio) (Aguilar y Barroso, 2015, pp.73–88).
- 2) *Triangulación de investigadores.* Implicó la inclusión de artículos procedentes de distintos autores en el campo de investigación (Wijnhoven y Brinkhuis, 2014, pp.684–701). De esta forma, debido a que un mismo objeto de investigación tiene opiniones diferentes y se elimina el

sesgo de un solo investigador, mejoramos la calidad y validez de los datos (Aguilar y Barroso, 2015, pp.73–88).

#### *2.2.1.5. Análisis estadístico Descriptivo*

Todos los datos e información recolectada durante el proceso serán analizados de manera descriptiva dando lugar a la explicación de relaciones existentes entre cada uno de los conceptos tratados en la investigación; así será posible sintetizar la teoría mediante una interpretación completa y correlacionada que permita obtener respuestas a las preguntas bajo estudio generando conclusiones claras y puntuales.

## CAPÍTULO III

### 3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

#### 3.1. Características y condiciones ambientales de sistemas lacustres de alta montaña

La recolección de recursos bibliográficos con información útil que describan las características geográficas y físico químicas de sistemas lacustres de alta montaña se realizó tomando en consideración los criterios de elegibilidad para fuentes de información primaria; es decir, se tomó en consideración artículos científicos publicados en revistas con indexación SJR con una antigüedad máxima de 10 años en idioma español y/o inglés. Sin embargo, la mayoría de las publicaciones tienen la particularidad de enfocarse en la caracterización de los ambientes hostiles, sin fijar su atención suficiente en las comunidades microbianas, o viceversa.

Algunos estudios se limitan únicamente a estudiar un lago, laguna, o humedal, y otros lo hacen de forma muy superficial, causando inconvenientes en la comparación de las condiciones a las que están expuestas las comunidades microbianas de un ambiente en particular. De manera que se tuvo que realizar una revisión exhaustiva de fuentes bibliográficas que tengan información ampliada tanto de las características ambientales como de sus propiedades microbiológicas.

Luego de analizar sistemáticamente la biblioteca de recursos bibliográficos establecida para esta revisión, se eligieron nueve fuentes bibliográficas, de donde se extrajo información para la construcción de una matriz que contenga las características geológicas, físicas y químicas de los sistemas lacustres de alta montaña más representativos a nivel mundial.

**Tabla 1-3:** Variables ambientales de lagunas de alta montaña distribuidos en Asia, Europa y Sudamérica

País	Sistema Lacustre	Coordenadas	Tipo de Lago	Altitud (msnm)	Profundidad (m)	Temperatura (°C)	Conductividad (µS/cm)	Salinidad (ppt)	pH	Metales (mg/L)	Radiación (W/m <sup>2</sup> )	Fuente
India	Kyagar Tso	33°06'26.14"N; 78°18'4.66"E	Salmuera alcalina	4700	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	(Pandey et al., 2019, pp.78-98)
	Tso-Kar	33°18'56.63"N; 77° 57'20.30"E	Salmuera alcalina	4535	3	ND	ND	ND	ND	ND	ND	
China	Pangong Tso	33° 50' 32.4"N; 78° 34' 19.4" E	Lago salobre	4250	ND	(13 a 16)	1598	ND	9,1	ND	ND	(Bhat et al., 2011, p.511; Pandey et al., 2019, p.79)
Alpes Europeos	Drachensee	47°21'36"N; 10°56'0"E	ND	1874	ND	7,48	146	40	8,3	ND	ND	(Filker et al., 2016, pp.2286-2301)
	Oberer Plenderlessee	47°12'11"N; 11°2'17"E	ND	2417	ND	11,25	22,3	ND	7,35	ND	ND	
	Gossenkollesee	47°14'0"N; 11°01'0"E	ND	2344	ND	7,69	43	ND	7,3	ND	ND	
	Mutterbergersee	47°0'58" N; 11°7'41" E	ND	2483	ND	5,37	5,08	ND	6,2	ND	ND	
	Schwarzsee ob Solden	46°57'53"N; 10°56'48" E	ND	2796	ND	3,78	35,1	ND	6,24	ND	ND	
Argentina	Laguna Negra	27°39'20.17"S; 68°33'46.18"W	Lago hipersalino	4100	0,2	15	ND	32	5	As: 3	10,8	(Albarracín et al., 2015, pp.2-13)
	Laguna Socompa	24°32'10.60"S; 68°12'32.64"W	Laguna hipersalina	3570	0,1	14	115000	170	9	As: 35	10 aprox.	(Rasuk et al., 2017, pp.865-880)
	Laguna La Brava	28°24'00"S; 69°05'00"W	Laguna hipersalina	4300	ND	24,6	107300	ND	8	ND	ND	(Farías et al., 2014, pp.311-329)
	Laguna Verde	27°34'44.38"S; 68°38'48.94"W	Laguna hipersalina	4100	0,1	14	ND	50	6,5	As: 0,8	10,78	(Albarracín et al., 2015, pp.2-13; Albarracín et al., 2016, pp.14-28)
	Laguna Vilama	22°36'10.66"S; 66°55'20.78"W	Laguna hipersalina	4500	0,2	8,5	ND	117	7,5	As: 11,8	8,94	(Albarracín et al., 2015, pp.2-13; Rasuk et al., 2017, pp.865-880)
	Laguna Diamante	26°0'49.75"S; 67°2'10.08"W	Lago hipersalino	4589	0,2	14	174000	194	11	As: 230	84	(Albarracín et al., 2015, pp.2-13; Rasuk et al., 2017, pp.865-880)
	Antofalla Ojos de Campo	25°39'48.96"S; 67°42'53.91"W	Lago hipersalino	3350	0,1	18	220000	250	8,5	ND	310 aprox.	(Albarracín et al., 2015, pp.2-13; Rasuk et al., 2017, pp.865-880)
	Laguna Santa María	24°5'31.73"S; 67°21'16.71"W	Lago hipersalino	4250	0,05	21	75700	57	11	ND	310 aprox.	(Albarracín et al., 2015, pp.2-13; Rasuk et al., 2017, pp.865-880)

	Tolar Grande Ojos de Mar	24°37'36.21"S; 67°22'25.45"W	Lago hipersalino	3510	0,1	14	169000	175	6,5	As: 0,59	310 aprox.	(Albarracín et al., 2015, pp.2-13)	
	Salina Grande Laguna Cabe	23°37'22.88"S; 65°53'4.08"W	Lago hipersalino	3400	ND	ND	ND	113	ND	ND	310 aprox.		
	Laguna Aparejos	27°39'58.71"S; 68°23'26.10"W	ND	4200	0,1	ND	ND	0,4	6,5	As: 2,5	9,8		
	Laguna Azul	27°34'12.67"S; 68°32'6.95"W	Lago oligosalino	4450	1	ND	ND	5	7,5	As: 0,8	10,8		
	La Lagunita	26°36'S; 67°14'W	Lago hipersalino	3800	ND	16	ND	ND	6,3	ND	310 aprox.		
	Pasto Ventura	26°43'S; 67°10'W	Lago mesosalino	3746	ND	12	ND	ND	8,1	ND	310 aprox.		
	Laguna Blanca	26°50'S; 66°57'W	Lago oligosalino	3250	ND	19	ND	ND	8,5	ND	310 aprox.		
	Salinas Grandes	27°48'S; 66°48'W	Lago hipersalino	3300	ND	14	ND	ND	8,3	ND	310 aprox.		
	Laguna Pozuelos	22°15'44.28"S; 66°01'07.3"W	Lago oligosalino	3600	0,8	9	ND	ND	8,5	ND	5,5		(Fernández et al., 2006, p.7860)
	Abra de Gallo	24°16'S; 66°22'W	Lago oligosalino	4400	ND	11	ND	ND	8,5	ND	310 aprox.		(Albarracín et al., 2015, pp.2-13)
	Salar Llullaillaco	24°45'54.54"S; 68°15'30.01"W	Lago hipersalino	3750	ND	15	ND	ND	8,5	ND	310 aprox.		
	Salar Pocitos	24°23'11.56"S; 66°59'31.48"W	Lago hipersalino	3660	ND	19	ND	ND	8	ND	310 aprox.		
Chile	Lago Chungará	18°14'S; 69°09'W	Lago salino	4520	34	1.9 aire	1500	ND	9	ND	1000 aprox.	(Dorador et al., 2013, pp.135-159)	
	Humedal de Parinacota	18°11'S; 69°19'W	Salino	4300	≤ 3	4.2 aire	550	ND	8	ND	1000 aprox.		
	Lago Piacota	18°11'S; 69°15'W	Lago salino	4400	≤ 3	1.9 aire	600	ND	8	ND	1000 aprox.	(Filker et al., 2016, p.2289)	
	Salar de Huasco	20°18'S; 68°50'W	Salino	3800	≤ 3	5 aire	43200	ND	7.5	ND	1000 aprox.	(Dorador et al., 2013, pp.135-159)	
	Salar de Ascotan	21°32'S; 68°22'W	Salino	3722	≤ 3	5.8 aire	45300	ND	8	ND	1000 aprox.		
	Tebenquiche	23°7'50.76"S; 68°14'40.68"W	Lago hipersalino	2350	ND	24,2	138700	ND	7,08	As: 1,11	310 aprox.	(Albarracín et al., 2015, pp.2-13)	
	Burro Muerto	23°17'14.03"S; 68°33'58.64"W	Lago hipersalino	2350	ND	9,6	ND	ND	7,8	As: 1,38	310 aprox.		
	Laguna Cejar	23°3'34.28"S;	Lago	2343	ND	18,5	ND	ND	7,47	As:	310 aprox.		



		68°12'44.77"W	hipersalino							9,62		
	Laguna de la Piedra	23°3'25.40"S; 68°13'5.26"W	Lago hipersalino	2341	ND	25	ND	ND	7,5	ND	310 aprox.	
	Estanque J1	21°37'2.77"S; 68°14'49.64"W	Lago oligosalino	3744	ND	0	ND	ND	8,3	As: 3,4	310 aprox.	
	Estanque LT	21°36'20.55"S; 68°18'9.84"W	Lago oligosalino	3741	ND	1,6	ND	ND	8	As: 1,6	310 aprox.	
	Manantial V10	21°36'22.3"S; 68°14'54.68"W	Lago de agua dulce	3740	ND	16	ND	ND	ND	As: 0,9	310 aprox.	
	Manantial V6	21°29'42.45"S; 68°15'17.66"W	Lago polisalino	3738	ND	3	ND	ND	8,3	As: 28	310 aprox.	
	Manantial H0	20°15'45.95"S; 68°52'31.61"W	Lago mesosalino	3800	ND	17,2	ND	ND	7,6	ND	310 aprox.	
	Estanque H1	20° 16'20.54"S; 68°52'45.82"W	Lago mesosalino	3800	ND	17,9	ND	ND	8,8	ND	310 aprox.	
	Estanque H6	20°19'33.74"S; 68°51'20.05"W	Lago hipersalino	3800	ND	4,9	ND	ND	8,6	ND	310 aprox.	
	Laguna Simba	23°21'47"S; 67°40'55"W	ND	5870	ND	(-1 a 6,2)	ND	ND	4,7	As: 1	310 aprox.	
	Laguna Lejía	23°30'00" S; 67°42'00" W	Lago hipersalino	4325	ND	(3 a 10,6)	ND	ND	6,9	ND	310 aprox.	
	Salar de Aguas Calientes	23°07'00" S; 67°25'00" W	Lago hipersalino	4200	ND	(8 a 18)	ND	ND	6,9	ND	310 aprox.	
Chile y Bolivia	Laguna Poquentica	18°44'05"S; 62°58'28"W	Lago mesosalino	5750	ND	(4,3 a 14)	ND	ND	8,4	As: 0,03	310 aprox.	
	Laguna Licanbur	22°50.03' S; 67°53.00' W	ND	5916	ND	4	ND	ND	5	ND	310 aprox.	
Bolivia	Manantial Caliente	22°46.96' S; 67°48.15' W	Lago oligosalino	4328	ND	36,2	ND	ND	8	ND	310 aprox.	
	Manantial Frio Laguna Blanca	22°48.32"S; 67°46.34' W	Lago oligosalino	4340	ND	17,7	ND	ND	7,3	ND	310 aprox.	
	Laguna Blanca	22°47.00"S; 67°47.00'W	Lago polisalino	4340	ND	14	ND	ND	8,4	ND	310 aprox.	
	Laguna Verde	22°47.32' S; 67°49.16' W	Lago hipersalino	4332	ND	12,9	ND	ND	9	ND	310 aprox.	
Perú	Salinas de Maras	13°18'10"S; 72°09'2"W	Lago hipersalino	3380	ND	<20	ND	ND	6,75	ND	310 aprox.	
	Laguna Huaytire	16°54' S; 70°20' W	Agua dulce	4452	ND	8,7	ND	ND	6,6	ND	310 aprox.	

Realizado por: Jiménez Tapia, Evelyn, 2021.

Los sistemas lacustres de alta montaña se caracterizan la singularidad de sus condiciones climáticas, suelen estar ubicados entre 2000 a 6000 msnm, presentan temperaturas por debajo de los 10 °C con precipitaciones que oscilan entre los 1200-1500 mm/año (Rasuk et al., 2017, pp.865-880; Díaz et al., 2018, pp. 143-158), además Albarracín et al. (2016, pp.14–28) manifiesta que estas regiones están expuestas a radiación solar intensa debido a su gran altitud y latitud tropical. De acuerdo con Ordoñez et al. (2009, pp.461–473) y Fernández Zenoff et al. (2006, p.7858) la radiación en estos lagos puede alcanzar los 10 W/m<sup>2</sup>; otra particularidad de estos lagos es que son considerados ambientes prístinos, con escasa actividad antropogénica, de manera que constituyen fuentes inexploradas para estudios ecológicos y microbianos.

### **3.1.1. India y China**

De acuerdo a la revisión de fuentes bibliográficas se tomó la información expuesta por Pandey et al. (2019, pp.78-98), donde se determinó las características de tres lagos de alta montaña. El lago Kyagar Tso que está ubicado a 4700 msnm, tiene una profundidad aproximada de 21 metros, Tso-Kar se encuentra a 4535 msnm con una profundidad de 3 metros (Biggs et al., 2015, pp.239-249). Ambos están clasificados como lagos de salmuera alcalina y están expuestos a baja presión atmosférica, son alimentados por aguas de deshielo, inicialmente constituidos como lagos salobres, sin embargo, al presentar balance hídrico negativo se transformaron en salmueras (Pandey et al., 2019, pp.78-98). El tercer lago caracterizado fue el lago Pangong Tso que se encuentra localizado en la frontera entre China e India a 4250 msnm, es un lago de tipo salobre cuya temperatura oscila entre los 13 a 16 °C, tiene una superficie de 134 km<sup>2</sup>, presenta una conductividad eléctrica de 1598 µS/cm, y un pH de 9.11 (aguas alcalinas) (Pandey et al., 2019, pp.78-98).

### **3.1.2. Alpes Europeos**

La cordillera de los Alpes también entra en la categoría de ecosistemas de alta montaña, en un estudio realizado por Filker et al. (2016, pp.2286–2301), se caracterizaron 5 lagos: Drachensee, Oberer Plenderlessee, Gossenkollesee, Mutterbergersee y Schwarzsee ob Solden. El lago Drachensee se encuentra ubicado a 1874 msnm, registra una temperatura de 7,48 °C, conductividad de 146 µS/cm, una salinidad de 40000 ppm denominándose como un lago salino y de pH alcalino de 8,3, si bien Díaz et al. (2018, pp. 143-158) y Albarracín et al., (2016, pp.14–28) señalan que la altitud de un lago de alta montaña se encuentra entre los 2000 a 6000 msnm, el lago reúne otras características extremas de interés para el estudio de la poliextremofilia bacteriana. El resto de los lagos Alpinos presentaron alturas promedio de 2417, 2344, 2483 y 2796 msnm, y valores de temperatura de 11,25, 7,69, 5,37 y 3,78 °C para los lagos: Oberer Plenderlessee, Gossenkollesee, Mutterbergersee y Schwarzsee ob Solden, respectivamente.

Los valores de conductividad en  $\mu\text{S}/\text{cm}$  se encontraron en un intervalo desde 5,08 a 43, mientras que los valores de pH se encontraron entre 6,2 a 7,35, indicando que sus aguas se encuentran cerca al punto de neutralidad. Los cuatro lagos presentan alto grado de similitud en sus valores de pH y CE, no obstante, son ambientes heterogéneos, y tienden a albergar mayor diversidad microbiana característica para cada lago, además, presentan baja disponibilidad de nutrientes, temperaturas bajo cero manteniendo congelados los lagos por varios meses al año, tienen balance hídrico positivo y alta exposición a radiación UV como consecuencia de la transparencia del agua y una atmosfera más delgada (Filker et al., 2016, pp.2286–2301).

### **3.1.3. Argentina**

Se reunió información referente a la caracterización de 20 ecosistemas acuáticos de alta montaña a partir de 5 estudios científicos desarrollados en Argentina. De los 20 sistemas lacustres, 14 fueron catalogados como lagos de tipo hipersalino, 4 de tipo oligosalino, 1 de tipo mesosalino y 1 no se encuentra catalogado; su caracterización estuvo dirigida por Farías et al., (2014, pp.311–329), Albarracín et al. (2015, pp.2-13), Albarracín et al. (2016, pp.14–28) y Rasuk et al. (2017, pp.865-880). Los lagos hipersalinos estudiados fueron: Laguna Negra, Laguna Socompa, Laguna La Brava, Laguna Verde, Laguna Vilama, Laguna Diamante, Ojos de Campo Antofalla, Laguna Santa María, Ojos de Mar Tolar Grande, Salina Grande Laguna Cabe, La Lagunita, Salinas Grandes, Salar Lullaillaco y Salar Pocitos; la distribución de estos lagos comprende altitudes de 3300 a 4589 msnm, alturas que corresponden a las lagunas: Salinas Grandes y Diamante.

Los lagos hipersalinos presentan una profundidad relativamente baja, de acuerdo con los valores de la Tabla 1-3 tomados de Rasuk et al. (2017, pp.865-880) estos no sobrepasan el metro de profundidad, por otro lado, hace falta determinar la profundidad de los lagos estudiados por Farías et al. (2014, pp.311–329) y Albarracín et al. (2015, pp.2-13). En cuanto a la temperatura media anual de las lagunas se registraron valores desde 8,5 a 24,6 °C, siendo Antofalla la de menor temperatura, y La Brava la de mayor temperatura; la temperatura de la Laguna Cabe en los estudios de Albarracín et al. (2015, pp.2-13) y Rasuk et al., (2017, pp.865-880) no se encuentra registrada.

La conductividad eléctrica refleja la disponibilidad sustancias iónicas en el medio acuático, la CE es directamente proporcional a la concentración de sales disueltas. Rasuk et al. (2017, pp.865-880) reportan valores de CE para 6 lagos, el valor más bajo de CE correspondió a la Laguna Santa María con 75700  $\mu\text{S}/\text{cm}$ , mientras que el más alto fue de 220000  $\mu\text{S}/\text{cm}$  en la laguna Antofalla Ojos de Campo. Del estudio de Albarracín et al. (2015, pp.2-13) podemos sugerir que los principales iones presentes en aguas hipersalinas son:  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Cl}^-$  y  $\text{SO}_4^{2-}$ , tal como ocurre en Laguna Socompa, esta suposición debe ser corroborada en el resto de lagunas.

Estas zonas son formaciones geológicas que antiguamente fueron parte del lecho marino, emergieron como tierras continentales por acción de la tectónica de placas, provocando la

acumulación de depósitos de sal, además, al tratarse de una zona desértica, poseen balance hídrico negativo, estos factores son clave para la formación de ambientes hipersalinos, que se caracterizan por presentar concentraciones de sal superior a 40 g/L, es decir superior a 34,9 g/L que caracteriza a la salinidad marina (Ribera, 2016, pp.1-14). Se encontraron valores de salinidad que van desde los 57 ppt hasta los 50000 ppm para las Lagunas Santa María y Laguna verde, respectivamente (Rasuk et al., 2017, pp.865-880).

Se describieron también, lagos de carácter ácido (Laguna Negra) de pH 5 y lagos de carácter básico (Laguna Diamante y Santa María) de pH 11, valores muy bajos o altos de pH constituyen una presión selectiva para el desarrollo de la vida, de manera que Rasuk et al. (2017, pp.865-880) se interesó por determinar este parámetro, a más de pH extremos, estos ambientes suelen estar expuestos a altas concentraciones de metales pesados y metaloides. La presencia de metales pesados y metaloides es típico de zonas con actividad volcánica, Albarracín et al. (2015, pp.2-13) indicaron concentraciones de arsénico de 0,59 a 230 mg/L en Tolar Grande y Laguna Diamante. La altitud a la que se encuentran ubicados estos lagos hace que presenten mayor incidencia de radiación UV, en la Laguna Vilama se reportó radiación de 8,94 W/m<sup>2</sup>, mientras que en la Laguna Diamante se reportó de 84 W/m<sup>2</sup> de radiación. Albarracín et al. (2015, pp.2-13) indican que la región de los andes centrales registra valores de radiación solar superficial de hasta aproximadamente 310 W/m<sup>2</sup>, de forma generalizada se puede decir que otros lagos de la región también se exponen a estos niveles de radiación.

Por otro lado, tenemos a los lagos oligosalinos (Laguna Azul, Laguna Blanca, Laguna Pozuelos y Abra de Gallo) con una altitud promedio de 3925 msnm, estos son descritos por Albarracín et al. (2015, pp.2-13) como cuerpos de agua poco profundos (aproximadamente 1m) pese a la falta de datos de profundidad en 2 de 4 lagos. La temperatura en estos ecosistemas fluctúa desde los 9°C hasta los 19 °C y corresponden a la Laguna Pozuelos y Laguna Blanca, respectivamente. El estudio no registra valores de temperatura para la Laguna Azul, menos aún datos relacionados con la conductividad eléctrica de los medios acuáticos.

Entre sus características fisicoquímicas se destaca el pH con un valor mínimo de 7,5 en la Laguna Azul y un máximo de 8,5 para el resto de las lagunas, es decir que son aguas ligeramente alcalinas. La radiación más baja registrada es de 5,5 W/m<sup>2</sup> en la Laguna Pozuelos y la más elevada es de aproximadamente 310 W/m<sup>2</sup> (Laguna Blanca y Abra de Gallo).

La presencia de metales pesados y salinidad no está determinada en ninguna de las investigaciones bajo análisis, a excepción de la Laguna Azul que contiene alrededor de 0,8 mg/L de arsénico y un contenido en sales de 5 ppm. Pasto Ventura es un lago mesosalino con una altitud de 3746 msnm, temperatura promedio anual de 12 °C, pH ligeramente alcalino de 8,1 y suele estar expuesto un máximo de radiación superficial cercana a 310 W/m<sup>2</sup>.

### 3.1.4. Chile

Chile comparte territorio de los Andes centrales con Argentina, Perú y Bolivia, de manera que hay un gran número de lagos de alta montaña ubicados en este territorio. Tras revisar las publicaciones de Dorador et al. (2013, pp.135-159), Albarracín et al. (2015, pp.2-13) y Filker et al. (2016, pp.2286–2301) se halló información referente a las propiedades geológicas y físicoquímicas de 22 lagos, 20 ubicados únicamente en Chile, y 2 ubicados entre territorio Chileno y Boliviano.

Los lagos hipersalinos de Chile estudiados fueron: Tebenquiche, Burro Muerto, Laguna Cejar, Laguna de la Piedra, Estanque H4 y H6 (nombres designados por la investigación), Laguna Lejía y Salar de Aguas Calientes. Laguna de la Piedra se encuentra a 2341 msnm, mientras que Laguna Lejía se encuentra a 4325 msnm, no se registra datos de superficie o profundidad para ningún lago. La altitud de estos lagos oscila entre 2341 a 4325 msnm, por lo tanto, existirán temperaturas medias particulares para cada uno, así, Lago Lejía al encontrarse a mayor altitud registra mínimos de temperatura de 3 °C, mientras que Tebenquiche presenta temperaturas de hasta 24,2 °C. Estos lagos presentan aguas con pH desde 6,9 a 8,6, cercanas a la neutralidad y tendiendo ligeramente a la alcalinidad.

La investigación de Albarracín et al. (2015, pp.2-13) es un compendio de estudios relacionados a los sistemas lacustres de alta montaña, en la síntesis de sus resultados expresa que se trata de lagos hipersalinos, sin embargo, no presenta datos cuantitativos de salinidad y conductividad eléctrica, a excepción de la laguna Tebenquiche que registra conductividad de 138700  $\mu\text{S}/\text{cm}$ . Además, de valores críticos de temperatura y salinidad, están afectados por concentraciones de arsénico de (1,11 a 9,62) mg/L y radiaciones solares superficiales de hasta 310  $\text{W}/\text{m}^2$ .

Chile presenta una mayor diversidad de lagos andinos, Dorador et al. (2013, pp.135-159) y Filker et al. (2016, pp.2286–2301) centraron su estudio en 5 lagos de tipo salino (Lago Chungará, Humedal de Parinacota, Lago Piacota, Salar de Huasco y Salar de Ascotan), su profundidad es menor a 3 metros, excepto el lago Chungará que reporta una profundidad de 34 metros, se encuentran ubicados en cuencas hidrográficas de hasta 1757  $\text{km}^2$ , con superficie del espejo de agua que va desde 0,04 a 22,5  $\text{km}^2$ .

Los registros de temperatura del aire oscilan entre valores de 1,9 a 5,8 °C, se trata de lagos con balance hídrico negativo, la deficiencia de alimentación de agua más significativa corresponde al Lago Ascotan con una diferencia de 1505 mm/año de evaporación frente a la precipitación. Aunque no se dispone de valores de salinidad, si se registran datos de conductividad eléctrica, teniendo valores de 550 a 45300  $\mu\text{S}/\text{cm}$ , debido a la presencia de sulfatos, bicarbonatos, iones de sodio y cloruros, provocando que el pH oscile entre 7,5 a 9; en el estudio de Dorador et al. (2013, pp.135-159) no se reportó metales pesados, y se indica que estos ambientes pueden estar expuestos a radiaciones de aproximadamente 1000  $\text{W}/\text{m}^2$ .

Entre los lagos oligosalinos chilenos investigados por Albarracín et al. (2015, pp.2-13) encontramos al Estanque J1 y Estanque LT, cada uno de ellos con una altitud superior a los 3740 msnm. La temperatura media anual en ambos lagos es extremadamente baja, para el Estanque J1 la temperatura promedio fue de 0 °C mientras que en el Estanque LT fue de 1,6 °C; sus aguas son de carácter ligeramente básico con un pH aproximado de 8. En los dos casos existe la presencia de arsénico, lo que sugiere actividad volcánica en la zona circundante, el Estanque J1 contiene 3,4 mg/L de As y el Estanque LT 1,6 mg/L de As. La radiación incidente tanto para el Estanque J1 como para el LT es próximo a 310 W/m<sup>2</sup>. La información relacionada con la profundidad, salinidad y conductividad eléctrica de los lagos no se encuentra detallada dentro de los estudios realizados.

Además, en las exploraciones de Albarracín et al. (2015, pp.2-13) se recopilan datos de lagos mesosalinos (Manantial H0, Estanque H1, Laguna Poquentica), polisalinos (Manantial V6) y de agua dulce (Manantial V10); todos los sistemas lacustres mencionados tienen una incidencia de radiación cercana a 310 W/m<sup>2</sup> constituyendo una de las presiones selectivas más significativas del sitio.

Los lagos mesosalinos Manantial H0 y Estanque H1 tienen una altitud de 3800 msnm, temperaturas inferiores a los 18 °C y valores de pH ligeramente alcalinos (7,6 a 8,8). Por otra parte, la Laguna Poquentica es un ecosistema mesosalino ubicado en la frontera Chile/Bolivia con una altitud de 5750 msnm cuyo rango de temperatura oscila entre 4,3 a 14 °C, el pH del agua es de 8,4 y presenta arsénico a una concentración de 0,03 mg/L; los datos de profundidad, salinidad y conductividad eléctrica no están especificados para ninguno de los lugares mencionados con anterioridad.

Dentro de los lagos tipo polisalino se encuentra el Manantial V6 ubicado a una altitud de 3738 msnm, caracterizado por bajas temperaturas que pueden alcanzar los 3 °C, pH de 8,3 y un contenido de arsénico de 28 mg/L. Finalmente se encuentra el Manantial V10, un lago de agua dulce localizado a 3740 msnm, cuya temperatura media anual es de 16 °C y contenido de arsénico de 0,9 mg/L; no se registran valores de pH, salinidad, profundidad o conductividad eléctrica.

En el estudio de lagos Andinos de Chile se habla también de la Laguna Simba (Chile) y la Laguna Licanbur (Chile/Bolivia), a diferencia de resto de lagos, estos no cuentan con información que permita clasificarlos de acuerdo a su salinidad (Albarracín et al., 2015, pp.2-13). Estas lagunas se encuentran a una altitud promedio de 5893 msnm, la temperatura varía entre los -1 a 6,2 °C y la radiación a la que se encuentran sometidas es aproximadamente 310 W/m<sup>2</sup>. El pH de ambas es ácido y fluctúa entre 4,7 a 5, en referencia a la existencia de metaloides se establece que la Laguna Simba contiene alrededor de 1 mg/L de arsénico mientras que en la Laguna Licanbur no cuenta con valores de concentración de arsénico.

### **3.1.5. Bolivia**

En Bolivia encontramos 4 lagos que cumplen con los criterios para ser calificados como ecosistemas acuáticos de alta montaña, ya que se encuentran a altitudes de 4328 a 4340 msnm y soportan niveles de radiación de  $310 \text{ W/m}^2$  aproximadamente. Basado en el perfil de salinidad los lagos corresponden a tres tipos: oligosalino, hipersalino y polisalino (Albarracín et al., 2015, pp.2-13; Ribera, 2016, pp.1-14).

Termas Manantial Caliente y Manantial Frío Laguna Blanca son lagos oligosalinos, de manera que sus valores de salinidad deberían estar comprendidos entre 0,05 a 0,4 % (Ribera, 2016, pp.1-14), están situados a una altitud de 4328 y 4340 msnm, respectivamente; Albarracín et al. (2015, pp.2-13) estipulan que dicha altura contribuye al desarrollo de condiciones meteorológicas severas en el área, lo que se hace evidente por la aridez del sitio.

La temperatura media anual del aire varía de un lago a otro, por un lado, Termas Manantial Caliente presentó una temperatura relativamente elevada de  $36,2 \text{ }^\circ\text{C}$  en comparación con Manantial Frío Laguna Blanca que registró una temperatura moderada de  $17,7 \text{ }^\circ\text{C}$ . El pH de los lagos es ligeramente básico para Termas Manantial Caliente (8) y neutro para Manantial Frío Laguna Blanca (7,3). Como ya es común, la dosis de radiación solar en estos medios es un factor que ejerce gran estrés en la ecología de las comunidades microbianas, para estos lagos la incidencia de radiación es aproximadamente  $310 \text{ W/m}^2$

Laguna Blanca se ubica a 4340 msnm, corresponde a una laguna de tipo polisalina, no se cuenta con valores de salinidad o conductividad eléctrica, sin embargo, al estar catalogado como polisalina debería presentar salinidad entre 1,8 a 3 % (Ribera, 2016, pp.1-14). La temperatura determinada para este lago es de  $14 \text{ }^\circ\text{C}$ , con aguas ligeramente alcalinas (pH 8,42) y radiación de  $310 \text{ W/m}^2$  aproximadamente.

La Laguna Verde tiene aguas de tipo hipersalinas, es decir que la salinidad puede ser superior al 4%, está localizado a 4332 msnm con una temperatura media anual de  $12,9 \text{ }^\circ\text{C}$ , pH de 9 y al igual que el resto de lagos, estaría expuesta a niveles de radiación de hasta  $310 \text{ W/m}^2$  (Albarracín et al., 2015, pp.2-13).

### **3.1.6. Perú**

Perú es el último país que dispone de ecosistemas acuáticos de alta montaña que fue de interés para el estudio (Albarracín et al., 2015, pp.2-13). Se identificaron dos tipos de lagos, uno de tipo hipersalino y uno de agua dulce. Laguna Salina de Maras se ubica a 3380 msnm, con temperaturas inferiores a  $20 \text{ }^\circ\text{C}$  y pH ligeramente ácido, tendiendo a la neutralidad (6,75), al estar identificado como un lago hipersalino debería tener concentraciones de sal al menos de 4% (Ribera, 2016, pp.1-14).

La investigación realizada por Albarracín et al. (2015, pp.2-13) describe a la Laguna Huaytire como un lago de agua dulce con un pH ligeramente ácido de 6,6 y una temperatura regional de 8,7 °C, lo que lo cataloga como un lago de clima frío. Los lagos pertenecientes a Perú estarían expuestos a una irradiación cercana a 310 W/m<sup>2</sup>.

### 3.1.7. Ecuador

Ecuador esta atravesado por la cordillera de los Andes y reúne las condiciones para la existencia de HAAL, tras revisar la literatura científica, se tuvo limitaciones en cuanto a la disponibilidad de información primaria de calidad, pertinentes al estudio de lagos de alta montaña con un enfoque a la bioprospección bacteriana. De todas formas, se tomó en consideración informes del MAE, y entidades del gobierno para realizar una matriz que resume los principales sistemas lacustres como potenciales ejemplares para la investigación de organismos poliextremófilos. Podemos destacar que estos lagos y lagunas se encuentra ubicados entre los 3115 a 3799 msnm, temperatura entre 0 a 24 °C, con pH neutro tendiendo a ligeramente ácido, catalogados como sistemas de agua dulce, con salinidad inferior a 0,1 g/L y valores de precipitación entre 500 a 1000 mm/año (Ordóñez, 2011, pp.12-32).

**Tabla 2-3:** Sistemas lacustres del Ecuador con potencial para bioprospección de poliextremófilos

Parque Nacional	Lagunas	Altitud media	Temperatura	pH	Salinidad	Precipitación	Referencias
Podocarpus	Lagunas del Compadre	3300 msnm	6 a 22 °C	5,61	< 0,01	>1000 mm (mayo-octubre)	(MAE, 2011, p.13; Ordóñez, 2011a, p.12; Ordóñez, 2011b, pp.10-26)
Yacurí	Sistema Lacustre Yacurí	3200 msnm	8 y 12 °C	6,40	< 0,01	>1000 mm (mayo-octubre)	(Ministerio del Ambiente y del Agua, 2006b, p.11; Ordóñez, 2011a, p.12)
Cajas	Lagartococha, Osohuaycu, Mamamag o Taitachungo, Quinoascocha, La Toreadora, Sunincocha, Cascarillas, Ventanas y Tinguishcocha	3799 msnm	0 a 18 °C	-	-	750-1500 mm	(Ministerio del Ambiente y del Agua, 2006a, p.21; Ministerio del Ambiente, 2018, pp.8-26)
Sangay	Sistemas lacustres del Altar y Ozogoch	3115 msnm	6 a 24 °C	-	-	500-1000 mm	(Ministerio del Ambiente y Agua, 2006, pp.1-30)
-	Lagunas de Mojanda: Caricocha, Huarmicocha, Yanacocha	3720 msnm	10 a 15 °C	-	-	750-1000 mm	(Pedro Moncayo GADM, 2017, p.9; Alcaldía de Otavalo, 2020a, p.12; Go Raymi, 2020a, pp.2-15)

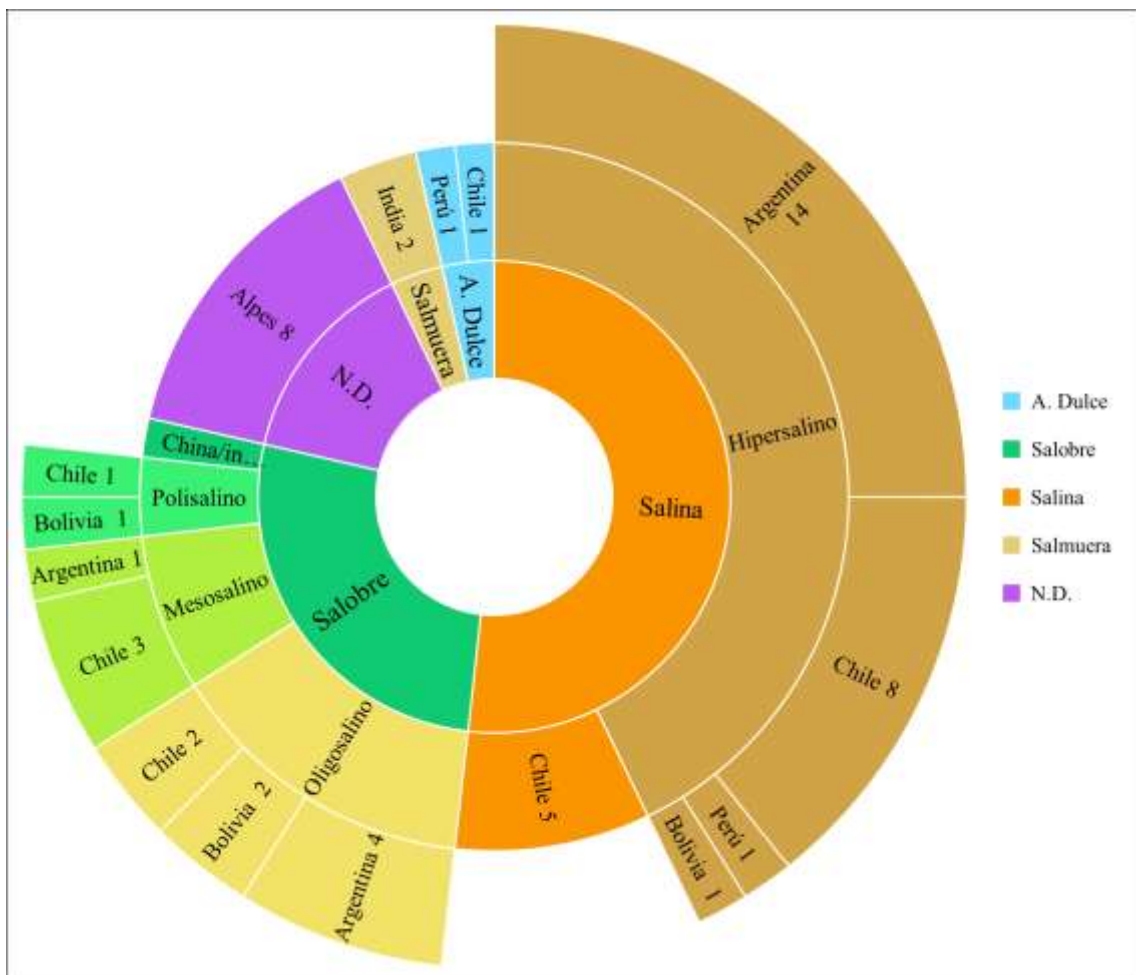
Realizado por: Jiménez Tapia, Evelyn, 2021.



### 3.1.8. Distribución de lagos caracterizados por su salinidad

Se construyó una gráfica de proyección solar que permitió esquematizar la clasificación de los lagos de gran altitud de acuerdo con la tipología basada en su salinidad, los 56 lagos fueron distribuidos en 5 categorías, como se indica a continuación:

- El 51,8 % corresponde a lagos salinos, estos a su vez se dividen en hipersalinos con un 82,8 % (Argentina 58,3 %, Chile 33,3 %, y 4,2 % en Perú y en Bolivia) y salinos con un 17,2 %.
- El 26,8 % correspondió a lagos de tipo salobre, de estos, el 6,7 % son netamente salobres, el 13,3 % son de tipo polisalino, el 26,7 % son de tipo mesosalino (Argentina 25 % y 75 % Chile) y el 53,3 % oligosalino (Chile 25 %, Bolivia 25% y Argentina 50%)
- El 3,57 % corresponde a lagos tipo salmuera ubicados en la India
- El 3,57 % corresponde a lagos de agua dulce, ubicados en Chile y Perú
- El 14,3 % son lagos que no cuentan con datos de salinidad, por lo tanto, se categorizaron como no determinados (ND), estos están localizados en los Alpes en el continente europeo.



**Gráfico 1-3:** Distribución de las lagunas andinas de gran altitud por países y salinidad

Realizado por: Jiménez Tapia, Evelyn, 2021.

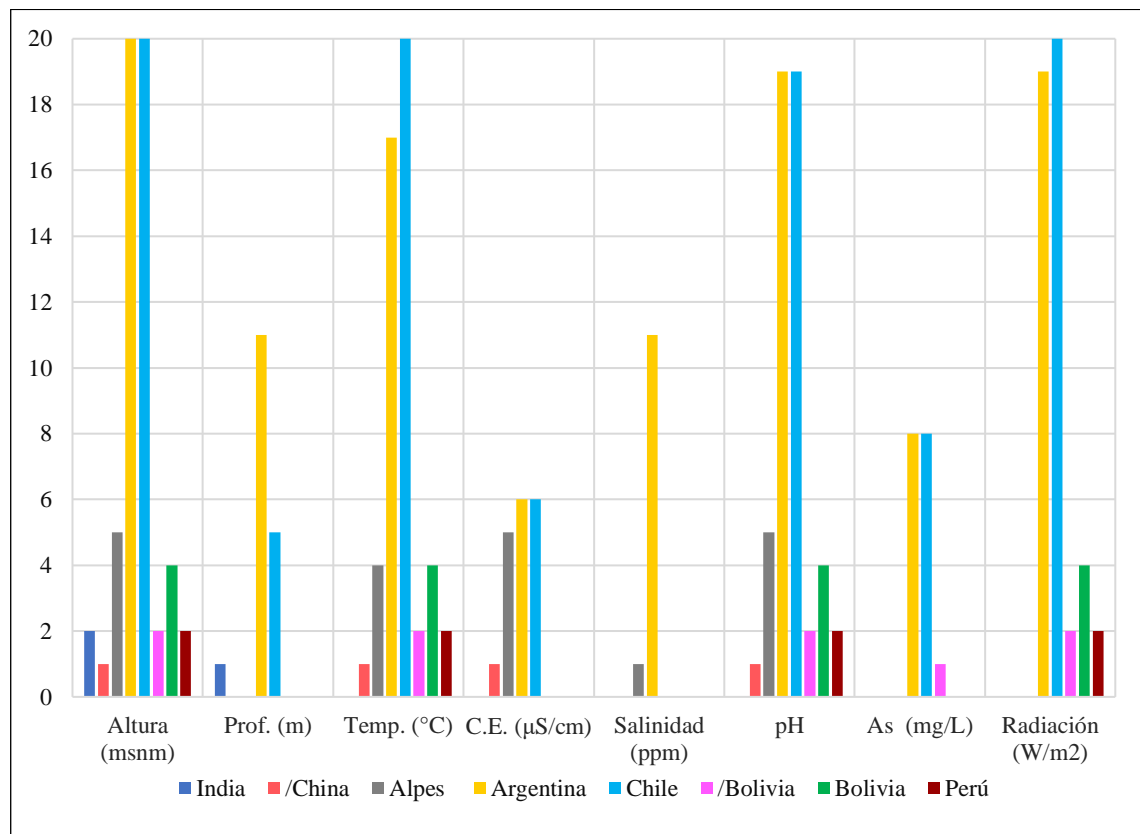
### 3.1.9. Comparación teórica del grado de caracterización de las HAAL examinadas

Con información contenida en la matriz de caracterización fisicoquímica de los lagos de alta montaña extraído de la revisión documentada se elaboró una gráfica de barras, indicando el total de parámetros evaluados en los diferentes lugares.

Para la construcción de la matriz (Tabla 1-3), se tomó en consideración los parámetros más relevantes, que permitan definir ambientes extremos de alta montaña, además, los parámetros fueron elegidos en función de la disponibilidad de información publicada en la bibliografía revisada para esta investigación.

Geográficamente los HAAL se encuentran distribuidos en latitudes próximas al plano cero, encontrándose HAAL tanto en Sudamérica (Argentina, Bolivia, Chile y Perú) como en Europa (Alpes) y Asia (India).

Estos ecosistemas comparten algunas similitudes en cuanto a sus condiciones fisicoquímicas, incluyendo la altitud, profundidad, temperatura, conductividad eléctrica, salinidad, pH, contenido de metales pesados (Arsénico) debido a la actividad volcánica y sobre todo elevada radiación solar, característica de sistemas lacustres de gran altitud.



**Gráfico 2-3:** Perfil de caracterización fisicoquímica de las HAAL seleccionadas

Realizado por: Jiménez Tapia, Evelyn, 2021.

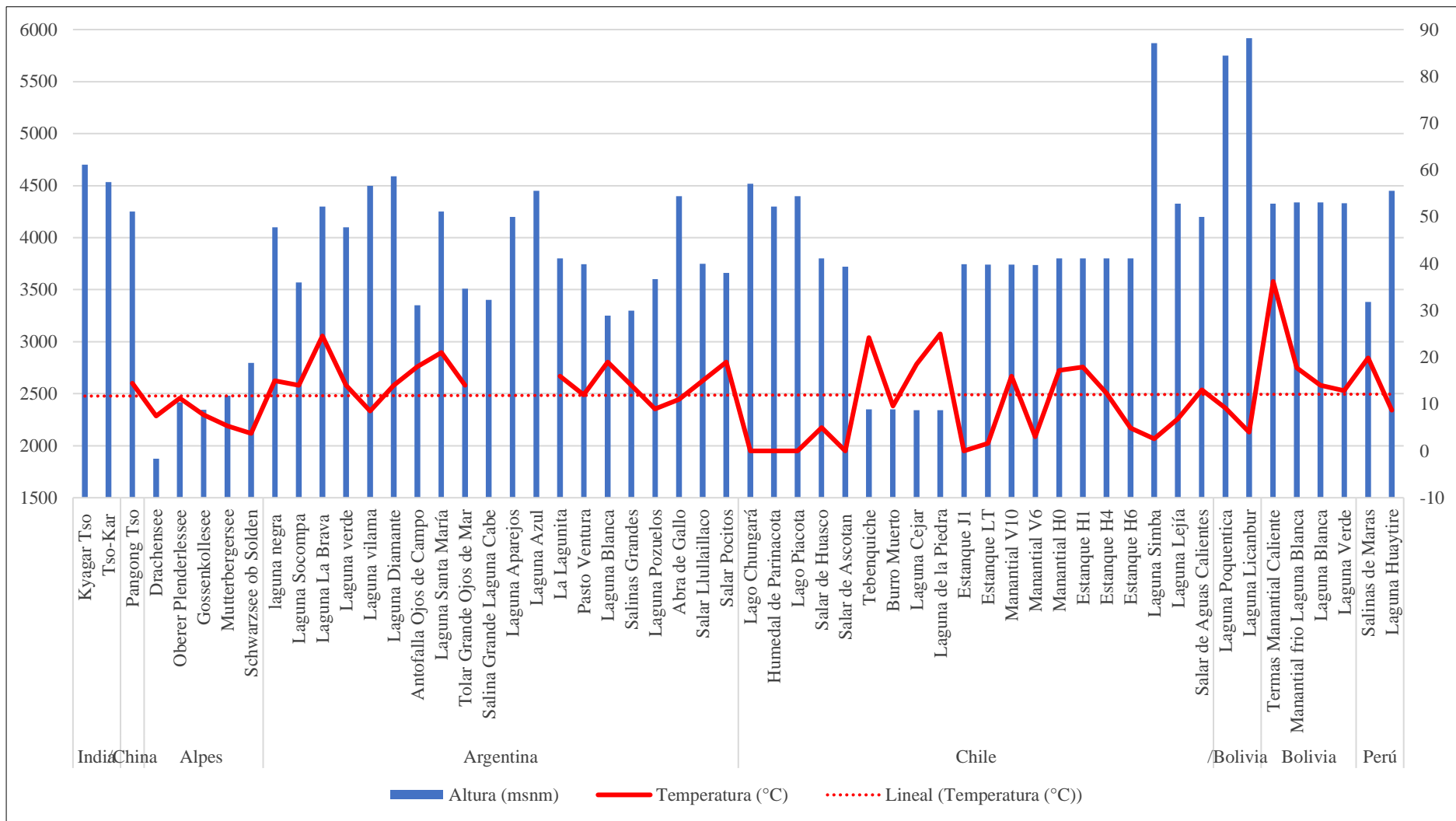
La altitud fue el único parámetro para el cual se registraron valores en cada uno de los lagos analizados; el criterio sirve para comparar el nivel de caracterización de los demás sitios bajo análisis, siendo una variable que determina el clima y, por ende, la temperatura, presión atmosférica, radiación, balance hídrico y la distribución de minerales y metales pesados en los HAAL.

Basándose en la información recolectada se deduce que los parámetros reportados con mayor frecuencia suelen ser: altitud, temperatura, pH y radiación; dejando en segundo plano la profundidad, conductividad eléctrica, salinidad y contenido de metales pesados y compuestos tóxicos, pese a que actúan como limitantes en el desarrollo y adaptación de las comunidades bacterianas.

El Gráfico 3-3 representa la compleja relación entre la altitud con la temperatura, para la elaboración de la gráfica se consideró el rango de altitud indicado en la investigación de Rasuk et al. (2017, pp.865-880), encontrándonos con la particularidad del Lago Drachensee (Alpes) cuya altitud es menor a los 2000 msnm, valor mínimo para HAAL según Rasuk et al. (2017, pp.865-880); sin embargo, debido a que su temperatura se encuentra por debajo de los 10 °C, fue estudiado en conjunto con el resto de lagos Alpinos y catalogado como un ecosistema de clima frío (Filker et al., 2016, pp.2286–2301).

Se decidió representar los valores de temperatura comprendidos entre -10 a 90 °C, fijando una línea de tendencia a 10 °C (óptima para psicrófilos). Se puede observar que la temperatura suele ser inversamente proporcional a la elevación; en otras palabras, a mayor altitud menor temperatura, exceptuando lugares con actividad geotérmica e hidrotermal, logrando que los valores sobrepasen los 10 °C.

En un caso ideal sería apropiado contar con registros de temperatura para las diferentes épocas del año, incluyendo mínimas, medias y máximas, tanto anuales como estacionales. No obstante, en la mayoría de los casos, se cuenta con datos puntuales únicamente para fechas específicas, o incluso algunos estudios no reportan valores de temperatura.



**Gráfico 3-3:** Correlación de datos de altitud y temperatura de las lagunas de gran altitud seleccionadas en la revisión sistemática

Realizado por: Jiménez Tapia, Evelyn, 2021.

### **3.2. Mecanismos bacterianos de adaptación a presiones selectivas en ecosistemas altoandinos**

Tras la búsqueda sistemática de información se estableció un total de 41 recursos bibliográficos que contenían información útil acerca de los mecanismos de adaptación bacteriana, considerando seis tipos diferentes de presión selectiva, como son: baja temperatura, radiación solar, presencia de metales pesados o metaloides como el arsénico, antibióticos, variaciones extremas de pH y altas concentraciones de salinidad.

La disponibilidad de datos con relación a bacterias psicrófilas es bastante amplia pero no lo suficientemente detallada para todos los entornos de baja temperatura, la mayor parte de estudios se han llevado a cabo en entornos de fondo marino, lagos polares, deshielo de glaciares y permafrost, pasando por alto los sistemas lacustres de alta montaña.

Los ecosistemas acuáticos de alta montaña se distinguen esencialmente por el carácter extremo de sus propiedades fisicoquímicas; sus gradientes de altitud en conjunto con sus altos niveles de radiación imponen condiciones hostiles para la existencia de vida.

En respuesta a la hostilidad ambiental, las comunidades bacterianas de la región han desarrollado mecanismos de defensa y adaptación frente a las múltiples presiones selectivas del medio (temperatura, salinidad, pH, compuestos tóxicos), suponiendo una serie de alteraciones a nivel morfológico, fisiológico y molecular.

Basado en las particularidades de estos ecosistemas y su microbiota, se considera que la investigación científica de organismos psicrófilos debería estar dirigida fundamentalmente al descubrimiento de nuevas especies bacterianas, así como de sus metabolitos y al entendimiento de sus mecanismos de supervivencia en estas condiciones.

**Tabla 3-3:** Sistematización de la información sobre los mecanismos de adaptación bacteriana a presiones selectivas en lagunas andinas de gran altitud

Presión selectiva	Mecanismo de resistencia		Modo de Acción	Organismo representativo	Fuente
Temperatura	Membrana	Desaturación de ácidos grasos	Disminución del punto de fusión manteniendo la condición líquida de la célula	<i>Subtercola vilae</i> DB165T <i>Exiguobacterium</i> sp. S17; <i>Marinomonas primoryensis</i>	(D'Amico et al., 2006, pp.385–389; Sun et al., 2012, pp.5274–5284; Mykytczuk et al., 2013, pp.1211–1226; De Maayer et al., 2014, pp.508–517; Corsaro et al., 2017, pp.286–300; Pandey et al., 2018, pp.81–92; Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871)
		Ácidos grasos de cadena ramificada y poliinsaturados			
		Isomerización Cis			
		Regulación positiva de transportadores	Aumento de la capacidad de transporte y absorción de solutos compatibles y nutrientes		
		Capa de peptidoglicano	Protección ante procesos de congelación-descongelación, formación de hielo y/o aumento de la presión osmótica		
		Lipopolisacáridos	Previene la deshidratación celular		
		Pigmentación de membrana	Fotoprotección, antioxidantes y antimicrobianos		
	Crioprotección	Solutos compatibles:	Compuestos orgánicos de bajo peso molecular, no tóxicos. Presencia de genes para biosíntesis, absorción y degradación de SP. Se concentran en el citoplasma haciendo frente a la presión osmótica y pérdida de agua, estabiliza las proteínas de membrana evitando la contracción celular. Disminuye el punto de congelación del Citoplasma y puede servir como fuente de C y N		(Kitamoto et al., 2001, pp.362–365; Tian, 2008, pp.78–89; Banat et al., 2010, pp.427–444; Xiao et al., 2010, pp.394–403; Belfiore et al., 2013, pp.421–431; Ghobakhlu et al., 2015, pp.1–17; Bar Dolev et al., 2016, pp.1–10; Goordial et al., 2016, pp.1–11; Bowman, 2017, pp.346–379; Deming y Young, 2017, pp.260–277; Caruso et al., 2018, pp.694–713; Collins y Margesin, 2019,
		Proteínas anticongelantes (AFP):	Polipéptidos de conformación estructural variada. Se ligan permanentemente a los cristales de hielo bloqueando en desarrollo de la nucleación secundaria, impidiendo la recristalización estabilizando la composición estructural de la membrana		
		Sustancias poliméricas extracelulares (EPS):	Derivados del metabolismo bacteriano, son excretados al exterior celular donde forman coloides hidratados (biofilm), interviniendo en la osmoprotección, difusión de solutos, retención de agua y eliminación de ROS y nutrientes		

		Biosurfactantes:	Derivados del metabolismo bacteriano, de localización superficial extracelular, tienen naturaleza anfifílica (tensoactivos), disminuyen la tensión superficial del agua y facilitan la absorción de solutos hidrófobos, forman micelas y microemulsiones modificando la estructura de las biopelículas (barrera física anticongelante), impiden la recristalización del hielo, además posee capacidad antimicrobiana		pp.2857–2871; Villalobos et al., 2019, pp.1–13)
		<i>Enzimas</i>	Las enzimas aumentan su flexibilidad estructural permitiendo su adaptación al sustrato (aumenta la relación Lys/Arg, disminuye Arg/Pro), su número de sitios catalíticos y su concentración en el medio es mayor (Altas tasas metabólicas), por otro lado, disminuyen su termoestabilidad (menor energía de activación) y presentan aminoácidos de cadena lateral pequeña y neutra en las regiones helicoidales.		(Lonhienne et al., 2000, pp.1–10; Michaux et al., 2008, pp.1687–1697; Metpally y Reddy, 2009, pp.1–10; Paredes et al., 2011, pp.1-9; Chattopadhyay et al., 2014, pp.100–116; Maiangwa et al., 2015, pp.235–247; Collins y Margesin, 2019, p.2859)
		<i>Chaperonas</i>	Dirigen la replicación, transcripción y traducción de ácidos nucleicos, se producen temporal y pueden sobreexpresarse debido a bajas temperaturas. Intervienen en el plegamiento de proteínas (co y postraduccionales) previniendo la desnaturalización (desdoblamiento y unión de polipéptidos extraños) y la precipitación de proteínas. Las chaperonas expresadas habitualmente por bacterias psicrófilas son: DnaK y GroEL		(Lim et al., 2000, pp.553–567; García et al., 2011, pp.203–218; Piette et al., 2011, pp.1924–1933; Belfiore et al., 2013, pp.421–431; Yusof et al., 2016, pp.707–715; Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871; Villalobos et al., 2019, pp.1–13)
		<i>Adecuación metabólica</i>	Activación de rutas metabólicas secundarias (simplificadas) ante bajas temperaturas, almacenamiento y consumo de sustancias de reserva. Optimización de la capacidad proteolítica (aminoácidos como fuente de C y N) adquirida por transferencia horizontal. Activación de rutas metabólicas que no produzcan ROS o faciliten la solubilidad del oxígeno en la obtención de energía. La respuesta al estrés oxidativo derivado del metabolismo del PHA consiste en la regulación de especies reductoras (NADH Y NADPH)		(Dziewit y Bartosik, 2014, pp.1-12; Koller, 2017, pp.4-14; Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871; Villalobos et al., 2019, pp.1–13)

<b>Radiación</b>	<i>Compuestos fotoprotectores o carotenoides</i>	Fotoprotección, antioxidantes y antimicrobianos. Reacción con las ROS para contrarrestar su efecto nocivo	<i>Nocardia</i> sp. A5, <i>Staphylococcus saprophyticus</i> A3, <i>Bacillus megaterium</i> A1; <i>Acinetobacter johnsonii</i> A2; <i>Salinivibrio</i> spp., <i>Exiguobacterium</i> sp.	(Zenoff et al., 2006, pp.359–362; Flores et al., 2009, pp.447–458; Albarracín et al., 2015, pp.2-13; Rasuk et al., 2017, pp.865-880)
	<i>UV-resistoma</i>	Genes relacionados con este fenotipo, incluyendo reguladores putativos como un nuevo criptocromo y un regulador tipo LuxR, sistemas de reparación/mantenimiento del ADN, ADN polimerasas propensas a errores y genes relacionados con el estrés oxidativo		
	<i>Reparación de ADN</i>	Genes implicados en la reparación recombinacional y de escisión de nucleótidos, (holoenzimas helicasa/nucleasa RecBCD y endonucleasa UvrABC)		
<b>Arsénico</b>	<i>Capa de peptidoglicano y Polisacáridos extracelulares</i>	Acumulación de los metales en distintas agrupaciones químicas disponibles en la pared celular	<i>Klebsiella aerogenes</i> , <i>Pseudomonas putida</i> , <i>Arthrobacter viscosus</i> ; <i>Exiguobacterium</i> sp. S17	(Seufferheld et al., 2008, pp.5867-5874; Tian, 2008, pp.78–89; Belfiore et al., 2013, pp.421–431; Albarracín et al., 2015, pp.2-13; Rasuk et al., 2017, pp.865-880; Nanda et al., 2019, pp.1–10)
	<i>Polifosfatos</i>	Intercambio catiónico para desintoxicación de metales pesados por regulación homeostática		
	<i>Proteínas de choque térmico (Hsps)</i>	Chaperona DnaK, GroEL y cpn10 (o GroEs).		
	<i>Sistema de reparación del ADN</i>	UvrABC, MutL-MutS y fotoliasa bacteriana, y varios genes relacionados con la resistencia a compuestos tóxicos, como antibióticos, arsénico (gen <i>acr3</i> y <i>arsB</i> ), cadmio y mercurio		
<b>Antibióticos</b>	<i>Reparación propensa a errores</i>	Mutaciones como mecanismo de tolerancia frente a signos de estrés	<i>Sphingomonas</i> sp. S17	(Smith y Walker, 1998, pp.1599–1610; Dib et al., 2009, pp.66–76; Farias et al., 2011, pp.3686–3687; Albarracín et al., 2015, pp.2-13; Wales y Davies, 2015, pp.567–604)
	<i>Rutas metabólicas alternativas</i>	Reducción de la susceptibilidad a un antibiótico		
	<i>Sistema de reparación del ADN</i>	Gen de la fotoliasa, sistema de regulación SOS, operón <i>umuCD</i> para la síntesis de translesiones		
	<i>Determinantes genéticos</i>	Genes están dedicados a la resistencia al arsénico, al cromo y a las fluoroquinolonas, con 18 genes dedicados a bombas de eflujo de resistencia a múltiples fármacos		
	<i>Operones</i>	Presencia del operón que contiene las CDS <i>LodA</i> y <i>LodB</i> para la producción de marinocina, una proteína antibacteriana de amplio espectro		



pH	Alcalinidad	Membrana con alto contenido de grupos carboxílicos	Los grupos carboxílicos cargados negativamente que empujan los iones hidroxilo y adsorben protones y iones de sodio.	<i>Sphingomonas</i> sp. S17; <i>Salinivibrio socompensis</i> sp,	(Farias et al., 2011, pp. 3686–3687; Rasuk et al., 2017, pp.865-880; Galisteo et al., 2019, pp.1-9)
		Mantenimiento de la homeostasis iónica intracelular	Frente al gradiente de concentración protónica ocurre el reemplazo de protones por iones Na <sup>+</sup> en el mecanismo de antiporte (transporte activo secundario) Na <sup>+</sup> / H <sup>+</sup> provocando la eliminación iones Na <sup>+</sup> , mecanismo impulsado por el gradiente electroquímico del sodio		
	Acidez	Elevado gradiente de membrana química protónica	Compensan la variación de pH ambiental mediante el cambio de carga (negativo a positivo) del potencial intracelular por medio de la acumulación celular activa de especies catiónicas (K <sup>+</sup> )		
Salinidad	Alta presión osmótica intracelular	Formación de "sal en el citoplasma"	Acumulación de iones no orgánicos en el interior de la célula hasta la concentración, que es comparable a la exterior	<i>Dietzia</i> sp., <i>Exiguobacterium</i> sp.	(Dib et al., 2009, pp.66–76; Flores et al., 2009, pp.447–458; Farias et al., 2011, pp. 3686–3687; Dorador et al., 2013, pp.135-159; Albarracín et al., 2015, pp.2-13; Rasuk et al., 2017, pp.865-880; Galisteo et al., 2019, pp.1-9)
		Eliminación de sal del citoplasma	La presión de turgencia se forma debido a la acumulación de altas concentraciones de moléculas orgánicas-osmolíticas (reguladores compatibles)		
	Actividad coordinada de bombas de iones, antiportadores y una serie de proteínas de transporte	Controlan la composición iónica del citoplasma celular, así como el valor del gradiente de concentración a través de la membrana citoplasmática			
	Predominancia de glutamato y aspartato en proteínas	Aumenta significativamente las propiedades hidrofílicas de la proteína y evita los procesos de conglomeración			
	Síntesis o transporte de alcoholes de alto peso molecular, azúcares y sus derivados, aminoácidos y sus derivados, y también cuatro aminas sustituidas (glicina betaína, ectoína, hidroxiectoína)	Estos componentes de bajo peso molecular son bien solubles en altas concentraciones en el agua, y son no cargados o zwitteriones bajo valores fisiológicos de pH			
	Regulación compatible	Mantiene concentraciones intracelulares bajas o moderadas de mantener concentraciones intracelulares bajas o moderadas de Na <sup>+</sup> , K <sup>+</sup> y Cl <sup>-</sup>			

Realizado por: Jiménez Tapia, Evelyn, 2021.

### 3.2.1. *Temperatura*

La temperatura es uno de los parámetros más influyentes en el desarrollo de las comunidades bacterianas en ecosistemas HAAL, su descenso tiene efectos adversos en las características físicas y funcionales de las células desencadenando mecanismos de resistencia bacteriana ante procesos de congelación y descongelación continuos, estos mecanismos (modificaciones de membrana, crioprotección, optimización enzimática, sobreexpresión de chaperonas y adecuación metabólica) suelen ser el resultado de diferentes interacciones entre componentes estructurales, fisiológicos y moleculares.

La membrana es la estructura que separa el medio extra e intracelular, su función es mantener la homeostasis celular contrarrestando los efectos de las condiciones ambientales y está constituida principalmente por fosfolípidos; los lípidos son de las pocas moléculas de la membrana que pueden ajustarse en cantidad y composición frente a varias perturbaciones ambientales (por ejemplo, temperatura), como respuesta a pequeñas variaciones de iones en condiciones extracelulares (Denich et al., 2003, pp.149–182).

Según D'Amico et al. (2006, pp.385–389) a bajas temperaturas también se produce un incremento en el contenido de ácidos grasos insaturados, poliinsaturados y ramificados (KAS-II, KAS-III), isomerización de las cadenas (cis a trans) y la reducción de la longitud de la cadena de acilo; alteraciones que pueden ocurrir simultáneamente logrando el nivel de fluidez deseado (Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871). Un ejemplo de adaptación por ramificación de ácidos grasos se evidenció en la cepa de *Subtercola vilae* DB165<sup>T</sup>, que fue aislada del lago volcánico Lullaillo en Chile localizado a 6170 msnm y caracterizada por Villalobos et al., (2019, pp.1–13), los principales ácidos grasos identificados fueron C15 y C16 iso y anteiso saturados como los componentes principales de la membrana celular.

La disminución de la densidad de empaquetamiento de los fosfolípidos permite mantener la fluidez de la membrana. Dichas alteraciones mantienen la condición habitual de cristalinidad líquida (fluido) al disminuir el punto de fusión y, por ende, facultar que las membranas funcionen con normalidad a baja temperatura (Sun et al., 2012, pp.5274–5284). Además, presenta incremento en la capacidad de transporte y absorción de solutos compatibles y nutrientes mediante una mejora en la regulación positiva de transportadores de membrana (proteínas) (De Maayer et al., 2014, pp.508–517).

El peptidoglicano es una gruesa capa de polímero que integra la membrana celular, determina su rigidez y contribuye a la protección de los microorganismos frente a la suspensión celular por procesos de congelación-descongelación, formación intracelular de hielo y/o aumento de la presión osmótica a temperaturas bajas (Mykyteczuk et al., 2013, pp.1211–1226), las alteraciones en la composición de los ácidos grasos que cambian la fluidez de la membrana pueden comprometer la síntesis del peptidoglicano y la estructura global del mismo (Sun et al., 2012, pp.5274–5284).

La capa externa de lipopolisacárido tiene alto contenido de ácidos grasos de cadena corta y/o ácidos grasos insaturados, su constituyente nuclear tiene carga negativa facilitando la captura de iones divalentes de carga positiva habituales en diversos medios fríos (Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871), también impide el contacto directo con los cristales de hielo extracelulares. Los LPS conforman una estructura externa a partir de polímeros celulares, estos pueden ordenarse dando origen a una estructura lisa o rugosa.

Collins y Margesin (2019, pp.2857–2871) mencionan que los LPS poseen longitud acortada a bajas temperaturas, estas alteraciones pueden aumentar la flexibilidad y la estabilidad de la membrana externa, lo que previene la deshidratación celular y fomenta la adhesión de colonias (Corsaro et al., 2017, pp.286–300). Por último, los análisis del transcriptoma indican la expresión de genes implicados en la biosíntesis de los componentes de la membrana externa (LPS y proteínas) (De Maayer et al., 2014, pp.508–517).

Los solutos compatibles son sustancias inocuas para la célula, se acumulan en el citoplasma manteniendo una alta concentración de soluto al interior celular, de manera que las bacterias soportan el estrés osmótico, la pérdida de agua intracelular y la contracción celular (Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871) al reducir el punto de congelación del citoplasma, suprimir radicales libres e impedir la acumulación de macromoléculas (Collins y Deming, 2013, pp.601–610). Pueden funcionar también, como estabilizadores de proteínas y membranas (Bowman, 2017, pp.346–379) y pueden ser consumidos como fuentes de nitrógeno, carbono y energía (Methé et al., 2005, pp.1-6).

Muchas proteínas celulares poseen características relacionadas con el anticongelamiento permitiendo que las bacterias habiten entornos cuya temperatura cae por debajo del punto de congelación y puedan controlar el tamaño y la forma de los cristales de hielo (Bowman, 2017, pp. 346-379). En la cepa *Subtercola vilae* hallada por Villalobos et al. (2019, pp.1–13) se describen dos proteínas de choque frío (CspA y CspC).

Entre las funciones de las AFP se encuentra la estabilización de membranas celulares y la protección de su estructura y composición; actúan acoplándose a sitios de nucleación de cristales de hielo, evitando su recrystalización, además, debido a su destreza en procesos de adhesión y unión al hielo, se discute su papel como facilitador en el transporte de oxígeno y nutrientes en la zona fototrófica (Bar Dolev et al., 2016a, pp.515–542).

La capa externa de EPS sirve como mecanismo celular de protección contra estados de congelación debido a que actúa como un obstáculo físico para la formación de hielo y una barrera de difusión de solutos (Caruso et al., 2018, pp.694–713), restringiendo la tensión osmótica causada por las bajas temperaturas y también retiene el agua para reducir el daño por deshidratación (Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871)

La interacción célula-entorno se ve alterada por la presencia de EPS ya que determinan la reactividad superficial de las células ampliando el número y tipo de agrupaciones funcionales disponibles para la coacción (Carillo et al., 2015, pp.179–189). Además, la producción de agregados

bacterianos se ve afectada por las características de adsorción, hidrofobicidad/hidrofilia y biodegradación de la matriz de EPS (More et al., 2014, pp.1–25).

Estas moléculas cumplen tareas esenciales en el incremento de la disponibilidad de sustratos hidrófobos poco solubles, en la regulación de la estructura de la biopelícula y la fijación/separación de la superficie, en la patogénesis bacteriana y la detección del quórum, o como agentes antibacterianos y antifúngicos (Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871). En relación con la adaptación al frío, se demostró que un biosurfactante glicolípido aislado de una levadura antártica tenía actividad inhibitoria de recristalización de hielo (Kitamoto et al., 2001, pp.362–365); también se sugirió su papel como osmolitos y se podría esperar una función similar en sus homólogos bacterianos (Perfumo et al., 2018, pp.277–289).

Las bacterias psicrófilas aumentan la concentración de enzimas intracelulares, ajustándose al medio y conservando su especificidad, manteniendo las tasas metabólicas en hábitats fríos (Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871). La entalpía de activación reducida disminuye la energía de activación, y la dependencia de la temperatura en reacciones; esto implica una disminución en el número y/o la fuerza de las interacciones entálpicas que se rompen durante el ciclo catalítico (Lonhienne et al., 2000, pp. 1–10).

El aumento de flexibilidad y la actividad enzimática en ambientes fríos es producto de la reducción del porcentaje de arginina/prolina y su papel como impulsores en la rigidez del esqueleto peptídico. La disminución del número de puentes de hidrógeno, de residuos alifáticos hidrofóbicos y pares de iones, constituyen también un mecanismo para reducir la termoestabilidad e incrementar la flexibilidad estructural de la enzima (Michaux et al., 2008, pp.1687–1697).

Las condiciones ambientales influyen en los procesos moleculares de replicación, transcripción o traducción de ácidos nucleicos. En particular el ensamblaje de proteínas se lleva a cabo mediante el plegamiento de polipéptidos recién sintetizados, haciendo uso de proteínas guía o chaperonas, estas proteínas tienden a sobreexpresarse en respuesta a bajas temperaturas. El factor desencadenante del ribosoma (TF) co-traduce dichos polipéptidos casi en su totalidad, contribuyendo al plegamiento de la mayoría de las proteínas pequeñas (~70%) (Piette et al., 2011, pp.1924–1933). Estas proteínas están muy conservadas dentro de las especies psicrófilas y desempeñan funciones esenciales como el plegamiento, la translocación y el ensamblaje en células estresadas y no estresadas (Piette et al., 2010, pp.120–132; Belfiore et al., 2013, pp.421–431).

Según Chen et al. (2012, pp.633–641) mencionan que es usual que las bacterias adaptadas a bajas temperaturas utilicen proteínas chaperonas como respuesta al frío, según García et al., (2011, pp.203–218) las chaperonas encontradas en especies psicrófilas regularmente son DnaK y GroEL, estas facilitan el desarrollo y viabilidad de las bacterias bajo diversos estados ambientales, como ocurre con la cepa de *Exiguobacterium sp.* S17 identificada en la Laguna Socompa, un lago de alta montaña ubicado a 3570 msnm de carácter hipersalino con temperaturas de (– 10 a 20) °C y (– 40 a 10) °C en verano e invierno, respectivamente.

Los ecosistemas de alta montaña son lugares con temperaturas próximas al punto de congelación del agua, su localización limita el desarrollo de organismos superiores por lo que las fuentes de alimento son limitadas, no obstante, sus lagos son sitios ricos en biodiversidad, estudios de bioprospección han caracterizado una amplia variedad de especies bacterianas. Estas bacterias compiten por fuentes de carbono y energía, son capaces de metabolizar varias sustancias, entre minerales, sustancias tóxicas, sustancias de reserva (aminoácidos) mediante rutas complejas adquiridas por apropiación de ADN extracromosómico (Dziewit y Bartosik, 2014, pp.1-12).

Cuando la temperatura desciende excesivamente, las bacterias deben emplear rutas metabólicas simplificadas, una característica particular de estas rutas es que también hacen frente al estrés oxidativo. Las bacterias adaptadas a temperatura baja producen PHA, sustancias de reserva que pueden ser consumidas como fuente de carbono y nitrógeno, o como equivalentes reductores (NADH y NADPH), aplacando el efecto causado por ROS (Koller, 2017, pp.1-6; Tribelli y López, 2018, pp.1-8). A la fecha se han realizado escasos estudios centrados en microorganismos de gran altitud productores de PHA; sin embargo, Kumar et al. (2020, pp.1255–1267) describieron una bacteria tolerante al álcali adaptada al frío, llamada *Halomonas boliviensis* que fue aislada de una laguna hipersalina poco profunda de una montaña de gran altitud (4300 msnm) en Bolivia.

### 3.2.2. *Radiación*

La altura y baja latitud de los HAAL hace que se expongan a fuertes cantidades de radiación ultravioleta, se sabe que incluso una exposición a bajas dosis de radiación ionizante causa efectos perjudiciales en las bacterias pudiendo deteriorar las estructuras biológicas como el ADN, provocando mutaciones que ponen en riesgo la supervivencia, o promoviendo una ventaja adaptativa al organismo, por la síntesis de sustancias biológicamente activas y el aumento de la actividad enzimática. Además, el grado de condensación del genoma responde a la intensidad radioactiva impidiendo la difusión de segmentos de ADN pasivamente (Morozkina et al., 2010, p.5).

Las bacterias de alta montaña sintetizan compuestos fotoprotectores, antioxidantes que reaccionan con las ROS, protegiendo a las bacterias del daño celular por lipoperoxidación; los mecanismos de resistencia a la radiación varían para cada grupo filogenético, es decir actúan de forma distinta para cada especie (Flores et al., 2009, pp.447–458).

Se observó que la síntesis de aminoácidos y de proteínas, estaban regulados al alza bajo la exposición a la UV-B, por otro lado, las proteínas relacionadas con las vías de generación de energía (glucólisis, la beta-oxidación de los ácidos grasos y las cadenas respiratorias), estaban reguladas a la baja. Se necesita estudios más profundos dirigidos a explicar la posibilidad de que la RUV desencadene ciertos mecanismos que aumenten la capacidad de las células para sobrevivir y replicarse más rápidamente (Flores et al., 2009, pp.447–458).

### **3.2.3. *Arsénico***

Muchos lagos de alta montaña (HAAL) se encuentran distribuidos en cuencas con actividad volcánica con alto contenido de metales pesados, despertando el interés de los investigadores sobre los mecanismos de adaptación que permite a ciertos grupos microbianos sobrevivir en presencia de elementos tóxicos como el arsénico.

Entre los mecanismos de adaptación podemos indicar la función de la pared celular como la primera estructura que converge con los iones metálicos, manteniendo el medio interno resguardado de la acción dañina de metales pesados, las bacterias tienen la capacidad de modificar la composición de sus membranas ajustando la permeabilidad e impidiendo el ingreso de sustancias tóxicas (metales). Lo que ocurre a nivel microscópico es la acumulación de los metales en distintas agrupaciones químicas ubicadas en la pared celular; la adsorción del metal dependerá de la capa de peptidoglicano (Nanda et al., 2019, pp.1–10).

Los polifosfatos son parte de las EPS y son excretadas por las bacterias para la formación de biofilm, esta estructura puede acumular iones metálicos debido a su capacidad de intercambio catiónico, produciéndose la desintoxicación de metales pesados en un proceso de regulación homeostática. Las polifosfatos promueven la resistencia bacteriana a nivel molecular ya que inducen la expresión de catalasa y enzimas que modulan la reparación del ADN, regulando la actividad y afinidad de las ADN polimerasas, es más, tienen la capacidad de imitar al ADN al unirse a las proteínas del complejo enzimático de síntesis y reparación del ADN, logrando inhibir la actividad de enzimas de restricción, ligasas e incluso a la Taq polimerasa, lo que establece su papel como promotor de la evolución por adaptación de la microbiota de alta montaña (Seufferheld et al., 2008, pp.5867-5874).

### **3.2.4. *Antibióticos***

La limitación de nutrientes en los HAAL ha desencadenado el desarrollo de relaciones complejas entre sus comunidades microbianas, se han identificado relaciones muy peculiares de cooperación y competencia, si centramos la atención en las relaciones antagónicas se destaca la producción de antibióticos que proveen una ventaja competitiva a las cepas productoras.

En cambio, las bacterias susceptibles deben modificar su envoltura celular o sus rutas metabólicas, lo que conlleva a una habilidad innata de resistencia antimicrobiana. Por otro lado, la exposición a la RUV incrementa las mutaciones en el genoma bacteriano, pudiendo alterar el sitio objetivo o el mecanismo de acción que debe seguir el antibiótico, siendo muy probable que surja una resistencia espontánea, igualmente, la incorporación de ADN exógeno que codifique enzimas inactivadoras o moléculas con mayor afinidad que la molécula diana ocasiona menor susceptibilidad a los antibióticos (Wales y Davies, 2015, pp.567–604).

La importancia de los plásmidos en la resistencia antibacteriana es sustentada por Dziewit y Bartosik (2014, pp.1-12), aseguran que la evolución de las bacterias es posible, gracias a las réplicas de plásmidos extracromosómicos y su función como agentes en la transferencia horizontal de genes, promoviendo la propagación de ventajas adaptativas frente a los metales pesados, metaloides y antibióticos entre varios grupos bacterianos e incluso a través del límite de especies.

La investigación de bacterias resistentes a los antibióticos (ATBs) dirigida por Dib et al. (2009, pp.66–76) empleó aislados de muestras de agua de lagunas de alta montaña (L. Negra, L. Aparejos, L. Vilama), sus hallazgos indicaron que las resistencias a antibióticos más extendidas fueron para Colistina (Col), Ceftazidima (Caz), Meropenem (Mem), Cefalotina (Cep), Ampicilina (Amp) y Cefotaxima (Ctx); la mayoría de aislados resistentes a antibióticos procedían de la Laguna Aparejos y de la Laguna Negra, destacando especies como: *Exiguobacterium* sp., *Stenotrophomonas maltophilia* y *Bacillus thuringiensis* N17 y N19 que presentaron resistencia a un elevado número de ATBs (10, 10, 9 y 12, respectivamente).

### 3.2.5. pH

Los ecosistemas acuáticos de alta montaña tienden a presentar condiciones susceptibles a variaciones extremas, el pH puede alcanzar valores extremadamente ácidos o alcalinos, de manera que las bacterias indígenas de estos lagos han desarrollado mecanismo que permiten mantener el pH interno estable.

En condiciones de acidez para mantener la homeostasis iónica intracelular las bacterias presentan un elevado gradiente de membrana química protónica, se produce un cambio de carga del potencial interno de la célula, pasando de negativo a positivo debido a la acumulación celular activa de iones  $K^+$  que inhiben el ingreso de protones, se producen además cambios en los lípidos de la membrana (Morozkina et al., 2010, pp.1–14).

Por otro parte, en lagos de carácter básico se identifican dos grupos fisiológicos alcalinos, aquellos denominados únicamente alcalinos que son capaces de desarrollar a pH igual o superior a 9 y aquellos que además de requerir este valor de pH necesitan alta concentración de sal ( $NaCl \geq 33\%$ ), denominados haloalcalófilos. Como se sabe muchos de los HAAL presentan alto contenido de sal, así como pH alcalino y podrían albergar géneros bacterianos como: *Bacillus*, *Micrococcus*, *Pseudomonas*, *Streptomyces*, *Anaerobranca*, *Clostridium* según indica Morozkina et al. (2010, pp.1–14).

Las bacterias alcalófilas presentan osmoadaptación y regulación del pH interno, como mecanismo de adaptación presentan un alto contenido de grupos funcionales carboxílicos de carga negativa en la pared celular que repelen los iones hidroxilo y otras moléculas de carga negativa, mientras que capturan protones y iones de  $Na^+$ , al existir un alto contenido de iones  $H^+$  en el citoplasma se presenta cierta resistencia en el retorno de protones al citoplasma en el proceso de respiración

celular, puesto que van en contra del gradiente de concentración, las bacterias alcalófilas han reemplazado los protones  $H^+$  por iones  $Na^+$ , y a su vez emplean el mecanismo de antiporte secundario para eliminación de iones  $Na^+$  en favor del gradiente electroquímico de membrana, existiendo equilibrio de los antiportes de  $Na^+$  ATPasa y  $Na^+ / H^+$  ( $K^+ / H^+$ ) (Morozkina et al., 2010, pp.1–14).

### **3.2.6. Salinidad**

La salinidad es uno de los factores que condicionan el crecimiento bacteriano en ecosistemas acuáticos, altas concentraciones de sal provocan pérdidas de agua durante el proceso osmótico, por lo que los microorganismos deben mantener una alta presión osmótica intracelular mediante la creación de "sal en el citoplasma" y/o la eliminación de sal del citoplasma, para sobrevivir en condiciones de estrés salino (Morozkina et al., 2010, pp.1–14).

La composición iónica del citoplasma de la célula, así como el valor del gradiente de concentración a través de la membrana citoplasmática, está determinada por el mecanismo bien coordinado de la actividad de varias bombas de iones, antiportadores y una serie de proteínas de transporte. La gran mayoría de los microorganismos regula su equilibrio osmótico con la ayuda de la síntesis o el transporte de alcoholes de alto peso molecular (glicerina, arabitol), azúcares y sus derivados (sacarosa, trehalosa, glucosiglicerina), aminoácidos y sus derivados, y también aminas sustituidas (glicina betaína, ectoína, hidroxectoína) (Morozkina et al., 2010, pp.1–14).

### **3.2.7. Modelos bacterianos poliextremófilos en ecosistemas de alta montaña**

Los lagos de alta montaña son considerados análogos a los ecosistemas de la Tierra primigenia o incluso comparables a entornos de otros planetas, debido a que presentan un conjunto de presiones selectivas creando condiciones inhóspitas para el desarrollo de organismos superiores, por efecto de la alta tasa de fluctuación de sus características ambientales e hidrológicas (Pandey et al., 2019, pp.78-98). La radiación ultravioleta es una de las variables más determinantes para la existencia de vida microbiana en los ecosistemas acuáticos de gran altitud, ya que su ubicación geográfica permite la incidencia directa de altas dosis de radiación UV durante todo el año (Rasuk et al., 2017, p.875).

Los HAAL se localizan en regiones que se describen como entornos desérticos con balance hídrico negativo, valores extremos de pH, aumento en la concentración de sal y baja disponibilidad de fuentes de carbono; estados que se ven influenciados por la elevada radiación solar, ocasionando disparidad en los ciclos diurnos (elevación de temperatura a rangos extremos) y nocturnos (descenso de la temperatura por debajo del punto de congelación del agua). A pesar de las limitaciones presentes en el medio, existen comunidades microbianas capaces de



aprovechar los escasos recursos que brindan estos ecosistemas dando lugar al desarrollo de distintos mecanismos de resistencia y adaptación que pueden confluír en una misma especie bacteriana (poliextremofilia), por lo que han despertado el interés a nivel científico e industrial (Rasuk et al., 2017, pp.865-880).

En la investigación de Villalobos et al. (2019, pp.1–13) se llevó a cabo la caracterización de *S. vilae* DB165<sup>T</sup>, donde se identificaron 24 genes para la biosíntesis de carotenoides, estos mencionan que los pigmentos en *S. vilae* DB165<sup>T</sup> podrían jugar un papel importante en la protección contra la luz, como moduladores de la membrana a bajas temperaturas y también como antioxidantes. Reforzando los hallazgos de Flores et al. (2009, pp.447–458) que detectaron resistencia variada en *Exiguobacterium* sp., *Bacillus cereus* (L. Negra) y *Staphylococcus* sp. (L. Verde) a la radiación UV-B incluso en miembros de una misma especie, en donde se destaca la propiedad antioxidante de los carotenos para evitar el daño oxidativo (Asker et al., 2007, pp.383–392).

De acuerdo a Zenoff et al. (2006, pp.359–362) la pigmentación en las cepas de *Bacillus megaterium* A1, *Staphylococcus saprophyticus* A3 y *Nocardia* sp. A5 podría funcionar como un complemento al mecanismo de resistencia a radiación UV-B actuando en la eliminación de ROS, y no como las estructuras que impiden el paso de la radiación al interior celular, puesto que el tamaño reducido de las bacterias no sería suficiente para acumular pigmentos en la membrana celular. La relación entre la producción de pigmentos y la resistencia a la radiación ultravioleta no puede ser generalizada, en vista que el desarrollo de las bacterias puede ser estimulado por la exposición a radiación UV existe la necesidad de realizar más estudios orientados a la descripción de la capacidad de las células para sobrevivir y replicarse más rápidamente (Flores et al., 2009, pp.447–458). La resistencia a metales pesados es de los mecanismos de resistencia mejor distribuido en las bacterias en ambientes extremos, sin embargo, en el caso de los HAAL existe apenas estudios de los géneros bacterianos existentes, lo que despertó el interés de Belfiore et al. (2013, pp.421–431) por identificar bacterias con resistencia al arsénico, su estudio se dio lugar en la laguna Socompa (Argentina) de donde se aisló la cepa de *Exiguobacterium* sp. S17.

Las Actinobacterias son de los grupos bacterianos más frecuentes en HAAL por lo que Rasuk et al. (2017, pp.865-880) se interesaron en probar la tolerancia de este grupo taxonómico a cambios bruscos de pH en un rango de 4 a 12. Los resultados indicaron que las cepas de actinobacterias soportan mejor el pH alcalino. De manera que el 100% de las cepas probadas pertenecientes a los géneros *Micrococcus*, *Streptomyces*, *Nesterenkonia*, *Micromonospora*, *Arthrobacter*, *Brevibacterium*, *Rhodococcus*, *Microbacterium*, *Kocuria*, *Citricoccus* y *Blastococcus* fueron capaces de crecer a pH 12; a excepción de la cepa *Kocuria* Act 48. Por su parte, el 100% de las cepas pertenecientes a *Microcomonospora* y *Citrococcus* pudieron crecer bien a pH ácido, mientras que solo algunos aislados de los géneros *Micrococcus* (44%), *Streptomyces* (4%), *Rhodococcus* (50%) y *Kocuria* (66%) pudieron crecer en dicho valor de pH.

### 3.2.7.1. *Salinivibrio sp.*

Gorriti et al. (2014, pp.1-10) efectuaron experimentos de resistencia en cepas de *Salinivibrio spp.* Aisladas de la L. Socompa como prototipos para el estudio de los sistemas moleculares implicados en los perfiles de polirresistencia. Se determinó que las tres cepas expuestas fueron resistentes al arsénico (hasta 200 mM de As), al NaCl (hasta 15%) y a la radiación UV-B (19 kJ/m<sup>2</sup>). Entre los muchos mecanismos relacionados con la tolerancia al estrés múltiple, los genomas bacterianos mostraban genes relacionados con el estrés osmótico, la reparación del ADN, los sistemas de detoxificación del arsénico, las enzimas hidrolíticas, las ferredoxinas, las flavodoxinas, las proteorodopsinas y las xantodopsinas.

Con respecto a la reparación del ADN, se describieron los genes implicados en la reparación recombinacional y de escisión de nucleótidos, incluyendo las holoenzimas helicasa/nucleasa RecBCD y endonucleasa UvrABC. También se detectó homólogos de los genes *recA* y *recX* (respuesta SOS) y a la desoxirribodipirimidina fotoliasa, y un gen que codifica un regulador transcripcional de la familia Mer, asociado a las fotoliasas.

De igual manera, Galisteo et al. (2019, pp.1-9) describieron una bacteria moderadamente halófila, aislada de la L. Socompa en Argentina, perteneciente a la cepa *Salinivibrio S35T*. Este microorganismo fue capaz de crecer en un rango de (3 a 20) % de NaCl, con un óptimo de (7 a 7.5) % de NaCl, al igual que otras especies de *Salinivibrio*. El pH que permite su crecimiento osciló entre 6 y 10, con un pH óptimo ligeramente alcalino de 8.

### 3.2.7.2. *Acinetobacter sp.*

En un estudio desarrollado en Argentina sobre la genómica y proteómica de la cepa *Acinetobacter sp.* aislado de la L. Verde, se descubrió un nuevo resistoma-UV que reúne genes implicados en la expresión de proteínas reguladoras (criptocromo y LuxR), sistemas de mantenimiento y reparación de ADN, ADN polimerasas propensas a errores, e incluso genes que responden al estrés oxidativo (Albarracín et al., 2015, pp.2-13).

La tolerancia a la radiación UV mediante la respuesta antioxidante de *Acinetobacter sp.* fue uno de los mecanismos más investigados por Di Capua et al. (2011, pp.181–189). La cepa de *Acinetobacter Ver3* aislada de la L. Verde y L. Negra, ambas situadas a una altitud mayor a 4000 msnm, mostró mayor resistencia al ser expuesta no solo a la radiación, sino también a peróxido de hidrógeno (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) y metil viologeno (MV). Los resultados obtenidos reflejaron que Ver3 es capaz de crecer incluso después de 60 minutos de exposición a la radiación UV-B de 2.6 W/m<sup>2</sup> (y 42 KJ/ m<sup>2</sup> (Portero et al., 2019, pp.315–330).

En cuanto a la respuesta antioxidante a los rayos UV y al daño oxidativo se detectó un aumento significativo en la actividad de la catalasa de Ver3 tras la exposición al H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> y al VM; así que se

puede inferir una correlación entre la alta actividad de la catalasa, la tolerancia al H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> y la resistencia a la radiación UV-B. Di Capua et al. (2011, pp.181–189) aseguran que la catalasa tiene un papel importante en la defensa frente a la radiación UV pero, teniendo en cuenta la complejidad de la respuesta de protección se sugirió la participación de sistemas de reparación del ADN dependientes de la luz.

Zannier et al. (2019, pp.1-9) explicaron, adicionalmente, la resistencia de Ver3 al arsénico y producción de biofilm mediante ensayos de adhesión (vidrio y polipropileno), siendo capaz de crecer a la mayor concentración de ambos estados oxidativos de arsénico (As [V] 350 mM y As [III] 7.5 mM). El análisis demostró que Ver3 se adhiere a ambos tipos de superficies debido a las propiedades de los EPS secretados por la cepa, ya que se reconoce que los EPS son las estructuras primarias en la adhesión en la etapa temprana.

### 3.2.7.3. *Sphingomonas sp. S17*

Mediante el análisis del genoma de *Sphingomonas sp. S17*, Farías et al. (2011, pp.495–522) lograron identificar un conjunto de genes especializados que proveen de capacidad poliextremófila a esta bacteria. La alta concentración de arsénico en la L. Socompa (32 g/L) respalda el hecho de que la mayoría de los genes brinden resistencia al arsénico, al cromo y fluoroquinolonas, además identificaron 95 genes implicados en la resistencia antibiótica, así como operones con secuencias codificantes (LodA y LodB) para marinocina que tiene propiedades antibacterianas, y 18 genes que codifican bombas de eflujo que permite la eliminación de un amplio conjunto de fármacos.

### 3.2.7.4. *Subtercola vilae DB165T*

*Subtercola vilae DB165<sup>T</sup>* es una bacteria poliextremófila aislada del lago volcánico Lullailaco en Chile localizado a 6170 msnm y caracterizada por Villalobos et al. (2019, pp.1–13), su genoma codifica un repertorio de genes relacionados con la adaptación a las duras condiciones de este lago. *S. vilae DB165<sup>T</sup>* es capaz de producir varias proteínas para lidiar con el estrés oxidativo lo que es de mayor relevancia en ambientes de baja temperatura, donde las ROS son más abundantes; además, toma metabolitos que previenen la agregación inducida por el frío de las macromoléculas celulares, y también ayudan a mantener la fluidez de la membrana mediante la expresión de solutos compatibles (colina, glicina betaína y trehalosa).

Lo más importante para la adaptación frente a cambios diarios de temperatura parece ser la posibilidad de prevenir la formación de cristales de hielo dentro de las células; *S. vilae* sintetiza dos nuevas proteínas con dominios específicos de unión al hielo (CspA y CspC). Estas proteínas actúan como chaperonas del ARN, que desestabilizan las estructuras secundarias del ARNm formadas a bajas temperaturas, y mejoran la eficiencia de la traducción. Por otro lado, se

encontraron 11 proteínas de choque térmico que evitan la desnaturalización de las proteínas celulares a altas y bajas temperaturas en esta bacteria (Villalobos et al., 2019, pp.1–13).

#### 3.2.7.5. *Exiguobacterium sp. S17*

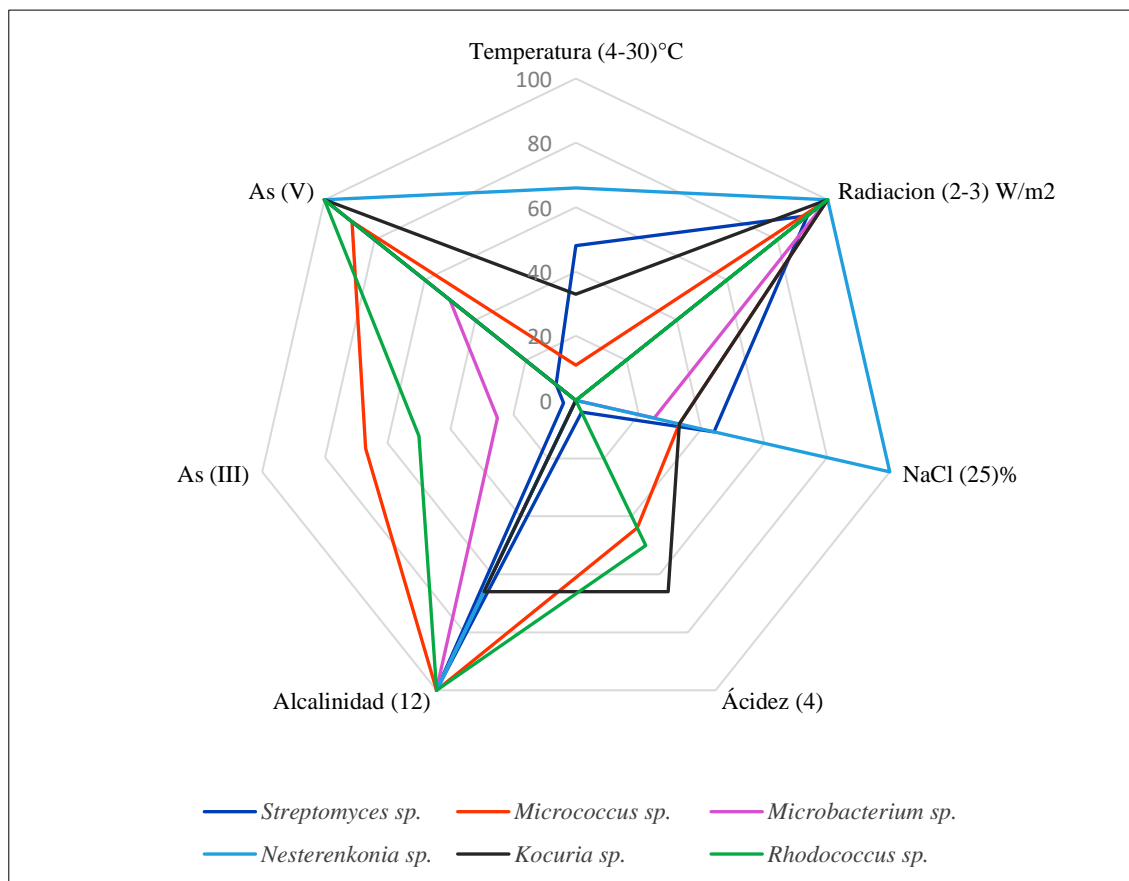
La proteómica de *Exiguobacterium sp. S17* identificó la expresión de proteínas de choque térmico (DnaK, GroEL y cpn10) que confieren tolerancia al estrés por variaciones de temperatura, altas concentraciones de sal y de metales pesados; actúan como bombas de eflujo eliminando el As (III) y confiriendo mayor resistencia al mismo.

También se detectó la sobreexpresión del superóxido dismutasa (SOD) y de peroxidasa, que actúan en la dismutación del ion superóxido de oxígeno y peróxido de hidrógeno, y la reducción de este último formando agua como estrategia de defensa contra las ROS inducidas por la exposición al As (V) y As (III) (Belfiore et al., 2013, pp.421–431).

Zannier et al. (2019, pp.1-9) en su estudio de resistencia bacteriana al arsénico y producción de biofilm, manifestaron que la adición de arsénico a concentraciones intermedias en los cultivos S17 provocó la aparición de estructuras macroscópicas de biofilm, tanto dispersas en el medio ambiente como adheridas a la interfaz aire-líquido de superficies (vidrio y polipropileno).

La interfase aire-líquido es un nicho valioso para los microorganismos, ya que acumula nutrientes y, en ella, la concentración de oxígeno es mayor que en el medio de cultivo; en los cultivos modificados con As [V] 50-150 mM, el oxígeno y el arsénico compiten en la cadena respiratoria de las células, por lo que la toxicidad del medio será menor y permitirá la supervivencia de la población celular donde la relación oxígeno/arsénico es mayor, en la interfase aire-líquido.

Así, a concentraciones intermedias de arsénico, hay una alta demanda de oxígeno y, por tanto, muchas células competirán por el nicho de la interfase aire-líquido generando anillos de gran grosor y complejidad. Por el contrario, en condiciones de mayor toxicidad, como los cultivos enmendados con As [V] 350 mM y As [III] 7.5 mM, se sugirió que sólo la pequeña proporción de los fenotipos muy resistentes que podrían sobrevivir será capaz de adherirse a la superficie del soporte dando lugar al desarrollo de anillos planos y de baja complejidad (Zannier et al., 2019, pp.1-9).



**Gráfico 4-3:** Grado de adaptación de géneros de Actinobacterias a factores de presión selectiva en HAAL de Argentina

**Realizado por:** Jiménez Tapia, Evelyn, 2021.

A partir de la información presentada por Rasuk et al. (2017, pp.865-880) se mostró la dinámica de poliextremofilia que manifiestan algunos géneros del filo actinobacteria, para la elaboración del gráfico radial se tomó en consideración solo aquellos géneros bacterianos que presentaban dos o más cepas en el estudio de tolerancia a cada tipo de presión selectiva, y se tomaron netamente datos alineados a los objetivos de la presente investigación.

En el Gráfico 4-3 se destacan los siguientes géneros: *Streptomyces sp.*, *Micrococcus sp.*, *Microbacterium sp.*, *Nesterenkonia sp.*, *Kocuria sp.*, y *Rhodococcus sp.*, así como siete criterios de presión selectiva que corresponden a: valores de temperatura comprendidas entre (4 a 30) °C, radiación de (2 a 3) W/m<sup>2</sup>, salinidad de hasta el 25%, niveles de acidez y alcalinidad de 4 y 12 respectivamente y a concentraciones de arsénico (III) y (V) de (2,5 a 7,5) mM y 100 mM, respectivamente.

De la gráfica podemos deducir que existen dos géneros capaces de desarrollarse frente a las siete presiones selectivas bajo estudio, estas corresponden a *Micrococcus sp.* y *Streptomyces sp.*, seguido por *Kocuria sp.* que soporta seis factores de estrés, y por último los géneros *Nesterenkonia sp.*, *Rhodococcus sp.* y *Microbacterium sp.* que soportan hasta cinco factores de estrés; lo que indica que al menos una cepa de estos géneros fue capaz de desarrollarse al número

de presiones selectivas indicado. Por otro lado, a diferencia de los géneros que presentan alta capacidad extremófila (*Micrococcus* sp. y *Streptomyces* sp.), el resto de los géneros presentan mecanismos de resistencias bien marcados para un determinado tipo de presión selectiva lo que permitió el desarrollo de un mayor número de cepas ante las condiciones de experimentación delimitadas por (Rasuk et al., 2017, pp.865-880).

Desde otro punto de vista se podrían destacar los géneros cuya codificación de determinantes genéticos permite una tolerancia marcada a una presión selectiva en particular, entre estos encontramos *Nesterenkonia* sp. y *Rhodococcus* sp., seguidos por *Micrococcus* sp., *Kocuria* sp., *Microbacterium* sp. y *Streptomyces* sp. en ese orden. A partir de esto podemos deducir que existe una tolerancia generalizada hacia la radiación, pH alcalino y salinidad, características típicas de ecosistemas acuáticos de alta montaña mientras que, debido a la heterogeneidad de estos lagos las comunidades bacterianas presentan menor resistencia frente a pH ácido, As (III) y temperatura, parámetros que dependen de la geología del lugar, así como de la elevación.

### 3.3. Capacidad de las bacterias poliextremófilas de lagunas de alta montaña para la biosíntesis de recursos de valor social económico e industrial

**Tabla 4-3:** Funciones y usos potenciales de biocompuestos de organismos poliextremófilos

Estructuras y metabolitos	Áreas de aplicación	Funciones y usos potenciales	Referencias
Ácidos grasos de membrana: ácidos grasos insaturados, ácidos grasos poliinsaturados de cadena larga (LC-PUFA)	Fármacos	Producción de nuevos antibióticos	(Margesin y Feller, 2010, pp. 835–844; Ochsenreither et al., 2016, pp.1-20; Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871)
	Cosméticos	Sabores y aditivos cosméticos	
	Nutraceúticos	Formulación de suplementos dietéticos (PUFA). Estimulantes del sistema inmune (ácido $\alpha$ -linoléico y ácido linoleico).	
		Suplementos pediátricos para el desarrollo neuronal y la agudeza visual de recién nacidos (DHA y el ARA)	
	Biorremediación	Bioestimulantes de biorremediación de petróleo	
Química	Producción de ácidos grasos metilo o ésteres etílicos (Biodiesel)		
Pigmentos de membrana: carotenoides	Alimentos	Productos conservantes con aplicación en aceites vegetales.	(Kirti et al., 2014, pp.1–13; Pandey et al., 2018, pp.81–92; Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871; Bisht et al., 2020, pp.15–29)
		Colorantes para producción de margarina, productos horneados y algunos alimentos preparados en forma de emulsiones (microencapsulados)	
	Cosméticos	Fotoprotección contra las alteraciones genéticas	
	Nutraceúticos	Metabolizados precursores de la vitamina A (actividad antioxidante)	
		Formulación de suplementos alimenticios	
Química	Colorantes para tinción de textiles		
Medicina	Productos con propiedades antisépticas (antibacterianas y antifúngicas) para aplicación en vendajes hospitalarios y medicinales		
	Fármacos	Fuente potencial como principio activo de productos farmacéuticos	
Solutos compatibles	Criopreservación	Estabilización de la criopreservación de materiales y tejidos biológicos	

	Alimentos	Productos que confieren estabilidad y frescura a los alimentos	(Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871)
	Cosméticos	Productos skin care	
	Agricultura	Mejora la resistencia de las plantas ante heladas	
	Ambiente	Aditivos para el tratamiento aguas residuales	
Proteínas anticongelantes (AFP)	Criopreservación	Crioprotectores para el almacenamiento de material biológico	(Li y Sun, 2002, pp.175–182; Bar Dolev et al., 2016a, pp.515–542; Muñoz et al., 2017, pp. 1–13)
	Criocirugía	Aplicación de en intervenciones quirúrgicas	
	Alimentos	Inhibir la recristalización del hielo en productos lácteos y cárnicos (AFP tipo I).	
		Productos para aumentar la eficiencia de descongelación en alimentos	
	Química	Contrarrestar la formación de hielo en las superficies	
Agricultura	Criopreservación de plantas de interés comercial		
Sustancias poliméricas extracelulares (EPS)	Fármacos	Formulaciones con actividad emulsionante empleadas en la biosíntesis de fármacos	(More et al., 2014, pp.1–25; Caruso et al., 2017, pp.4667–4677; Caruso et al., 2018, pp.694–713; Kumar et al., 2019, pp.492–499)
		Productos farmacéuticos insolubles en agua	
	Ambiente	Quelación de metales pesados	
		Tratamiento de aguas (actividad floculante de sólidos disueltos y color). Biosorbente y estimulación de biodegradación de contaminantes	
Cosméticos	Producción de biopolímeros de relleno y crioprotectores		
Biosurfactantes	Ambiente	Degradación de compuestos orgánicos (hidrocarburos) e inorgánicos (metales pesados)	(Banat et al., 2010, pp.427–444; Perfumo et al., 2018, pp.277–289; Schultz y Rosado, 2019, pp.189–206)
	Alimentos	Aditivos de alimentos procesados	
	Fármacos	Alteración las membranas e inhibición de biofilms	
		Agentes antimicrobianos y terapéuticos	
	Cosméticos	Productos de cuidado personal	
	Química	Elaboración de productos detergentes, emulsionantes.	
Operaciones hidrocarburíferas	Extracción de hidratos de gas natural de depósitos oceánicos y permafrost		
	Transporte de crudo y limpieza de depósitos de almacenamiento		
Enzimas adaptadas al frío	Química	Aditivos para detergentes (proteasas, lipasas, amilasas, celulasas)	(Gerday et al., 2000, pp.103–107; Li y Sun, 2002, pp.175–182; Hasan et al., 2006, pp.235–251; Gotor-Fernández et al., 2006, pp.797–812; Regand y Goff, 2006, pp.49–57; Margesin y Feller, 2010, pp. 835–844; Kavitha, 2016, pp.226–238; Barroca et al., 2017, pp.461–471; Kumar et al., 2018, pp.128–144; Kumar et al., 2019, pp.492–499)
		Mejora la eficiencia energética y los costes de los procesos de producción	
		Eliminación del almidón, biopulido, lavado y blanqueo enzimático en textilera	
		Productos para desengrasado de la piel de animales en procesos de curtiembre	
		Procesos quimio, regio y estereoselectivos	
	Alimentos	Galactosidasa: Reduce la cantidad de lactosa responsable de graves intolerancias	
		Pectinasas: Reducen la viscosidad (zumos), ablandan la carne, retienen aromas y niveles de humedad (fermentación)	
		Fosfolipasa: Producción de queso	
	Biología molecular	Simplificación de la inactivación de las enzimas	
		Secuenciación del genoma Reactivos para diagnóstico molecular	
	Fármacos	Síntesis de compuestos intermedios ópticamente puros de valor sintético	

	Medicina	Determinación enzimática de los triglicéridos séricos para generar glicerol Herramienta de diagnóstico de enfermedades	
	Cosméticos	Biocatalizadores en la fabricación de productos para el cuidado de la piel	
	Ambiente	Biodegradación de químicos recalcitrantes	
Chaperonas	Ambiente	Aditivos para tratamiento de residuos sólidos, biorremediación y biominería	(Ferrer et al., 2003, pp.1266–1267; Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871)
	Agricultura	Bioestimulantes para protección y desarrollo de las plantas mediada por microbios	
Compuestos de almacenamiento: polihidroxialcanoatos (PHA)	Fármacos	Síntesis de películas biocompatibles para administración de fármacos.	(Leroy y De Vuyst, 2016, pp.3229–3238; Stritzler et al., 2018, pp.9-10; Singh et al., 2019, pp.2007–2032; Kumar et al., 2020, pp.1255–1267; Zheng et al., 2020, pp.82–93)
		Formulaciones con actividad inmunomoduladora, antitumoral, antiviral, antiinflamatoria y antioxidante	
	Medicina	Estructuración de armazones para ingeniería de tejidos (cutáneos, óseos y vasculares)	
	Alimentos	Elaboración de yogures bajos en grasa	
	Química	Síntesis y producción de bioplásticos	
Agricultura	Formulaciones con actividad bactericida y productos de protección al estrés por heladas		

Realizado por: Jiménez Tapia, Evelyn, 2021.

### 3.3.1. Ácidos grasos

Se puede distinguir al menos cinco áreas de aplicación (fármacos, cosméticos, nutraceuticos, biorremediación y la síntesis química) para los ácidos grasos de membrana derivados de bacterias psicrófilas. De acuerdo con Collins y Margesin (2019, pp.2857–2871), los ácidos grasos han sido una fuente potencial para el desarrollo de nuevos antibióticos, sabores artificiales, suplementos alimenticios e inmunomoduladores. Los ácidos grasos de la familia omega-3 (DHA) y omega-6 (ARA) son nutrientes indispensables para el desarrollo de los recién nacidos, habitualmente están presentes en la leche materna, y son de los principales componentes de formulaciones para lactantes.

Otra área para la aplicación de los ácidos grasos tiene que ver con la biorremediación, estos suelen adicionarse como bioestimulantes para recuperación de suelos contaminados por derrames de petróleo. Por otro lado, los biocombustibles a base de lípidos bacterianos están teniendo gran acogida, debido a que se evaden los problemas de los biocombustibles de naturaleza vegetal que ocupan grandes extensiones de terreno y grandes volúmenes de agua, además, por tratarse de organismos psicrófilos demandan menos energía calórica para su producción a escala industrial (Ochsenreither et al., 2016, pp.1-20).

### 3.3.2. Pigmentos microbianos

Debido a la naturaleza ecológica y de seguridad sanitaria de los pigmentos naturales, la conciencia del público sobre los beneficios de su uso aumenta diariamente. Los pigmentos microbianos son



una fuente importante de colores naturales y tienen una amplia gama de aplicaciones en alimentos y medicinas. Bisht et al. (2020, pp.15–29) reportaron la cepa de *Rhodonellum psychrophilium* GL8 con diferencias filogenéticas notables, aislada del lago Pangong Tso de la India; los pigmentos extraídos de *R. Psychrophilium* tienen propiedades antimicrobianas, antioxidantes, teñidoras de textiles y citotóxicas, por lo que pueden utilizarse como potenciales fuentes de materia prima en las industrias farmacéuticas, de conservantes, de suplementos alimenticios, de textiles, cosmética y en aplicaciones en medicina (Bisht et al., 2020, pp.15–29).

La biosíntesis de pigmentos confiere capacidad bioindicadora a un sin número de bacterias, entre sus aplicaciones tenemos el análisis de la calidad del agua potable in situ, como ocurre con las bacterias pigmentadas de los géneros *Flexibacter* y *Sporocytophaga*. Las bacterias de pigmento azul (*Vogesella indigofera*) pueden utilizarse como bioindicadores de lugares contaminados por cromo, las colonias bacterianas presentan coloración azul como mecanismo de tolerancia frente a metales pesados o al estrés ambiental (Kirti et al., 2014, pp.1–13).

Entre los carotenos de interés médico se encuentran el licopeno, un antioxidante que disminuye en gran medida el riesgo de desarrollar enfermedades crónicas. La astaxantina por su parte tiene beneficios para la salud en la prevención de enfermedades cardiovasculares, el refuerzo del sistema inmunológico, la bioactividad contra *Helicobacter pylori* y la prevención de cataratas. Otros carotenoides antioxidantes fueron empleados para tratar enfermedades cardiovasculares (ECV) utilizando biopelículas impregnadas con ácidos grasos poliinsaturados, también brindan protección contra quemaduras solares e inhiben el desarrollo de ciertos tipos de cáncer (Kirti et al., 2014, pp.1–13).

### **3.3.3. Solutos compatibles**

*Subtercola vilae* DB165<sup>T</sup> es una bacteria con elevado potencial en la síntesis de solutos compatibles, como se indicó en el apartado de mecanismos de resistencia, esta bacteria posee una secuencia codificante dirigida a la producción de trehalosa. La trehalosa junto con la glicina betaína mantienen la fluidez de membranas celulares, efecto que es beneficioso para la preservación de materiales biológicos (cultivos celulares, tejidos, órganos, muestras de sangre, entre otros). Otra característica de interés es la capacidad de evitar la agregación de proteínas, pudiendo aprovecharse en la amplificación de ácidos nucleicos en biología molecular (Morozkina et al., 2010, pp.1–14; Villalobos et al., 2019, pp.1–13).

El uso de estas biomoléculas se encuentra ampliamente distribuido en el sector industrial, especialmente en procesos de estabilización y preservación de alimentos, cosméticos y productos skin care; cumplen funciones de ajuste osmótico y protección subcelular en plantas estresadas lo que favorece su crecimiento en medios salinos, secos y de baja temperatura (Hussain et al., 2013, pp.

157–165); se utilizan, además, en el tratamiento biológico de aguas residuales para mitigar el estrés ambiental (Bowman, 2017, pp.346–379).

#### **3.3.4. Proteínas anticongelantes (AFP)**

El campo de aplicación de las AFP engloba la medicina, la industria alimentaria, la síntesis química y la agricultura, no obstante, la mayoría de los productos son procedentes de organismos psicrófilos de regiones polares o del fondo marino dando cabida a la prospección de estas biomoléculas en lagos de alta montaña. En varios estudios se desveló el potencial de cepas de *S. vilae* (Villalobos et al., 2019, pp.1–13) y *Exiguobacterium* sp. (Belfiore et al., 2013, pp.421–431) como productores de AFP y su posible uso a nivel industrial.

Se ha dado uso extensivo a las AFP por sus importantes funciones industriales como conservadores de alimentos durante el congelamiento (Li y Sun, 2002, pp.175–182). Su aplicación mantiene la textura blanda en helados y yogures (Regand y Goff, 2006, pp.49–57); pueden disminuir el deterioro de calidad en carnes y pescados congelados, mejorar la preservación de la masa de pan y mejorar la calidad posterior a la congelación de alimentos actualmente difíciles de congelar, como frutas y verduras (Muñoz et al., 2017, pp. 1–13).

Las AFP ayudan a incrementar la resistencia de cultivos y peces en acuicultura a situaciones de frío extremo, igualmente, se usan en el sector petrolero para inhibir la hidratación de moléculas de gas y se usan también en materiales anticongelantes/descongelantes (Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871). Su uso se extiende hasta la criopreservación de glóbulos rojos, de órganos, de tejidos y de membranas celulares (Amir et al., 2003, pp.292–297), así como también en la industria médica para procesos de criocirugía manteniendo la estabilidad de las estructuras y tejidos de los órganos al ser intervenidos promoviendo la especificidad de este tipo de tratamientos (Muldrew et al., 2001, pp.182–189).

#### **3.3.5. Sustancias poliméricas extracelulares (EPS)**

La síntesis de sustancias poliméricas extracelulares es común en bacterianas de alta montaña, debido a su función estructural de biofilm, el éxito en el mantenimiento de estas estructuras depende de la capacidad de adherencia de las EPS. Estas propiedades pueden ser aprovechadas a nivel industrial mediante la búsqueda de nuevas cepas de ambientes acuáticos de alta montaña productoras de EPS, Zannier et al. (2019, pp.1-9) realizaron ensayos de adherencia de dos cepas bacterianas: *Acinetobacter* Ver3 procedente de la L. Verde y *Exiguobacterium* sp. S17 aislado de la L. Socompa, lagos tipo salino ubicados en Argentina

Las EPS de origen microbiano están constituidos por biopolímeros biodegradables, estables, no tóxicos y biocompatibles, los cuales a más de ser altamente eficientes y rentables se consideran

una opción sustitutiva del uso de polímeros químicos en la producción de fármacos, cosméticos y alimentos, y su aplicación en el campo de la biotecnología ambiental (More et al., 2014, pp.1–25). Ciertas EPS tienen potencial como bioemulsionantes (Caruso et al., 2018, pp.694–713), también destaca su función como bioadhesivos (Muralidharan y Jayachandran, 2003, pp.841–847), debido a su alta actividad emulsionante. En la industria alimenticia, los polisacáridos de EPS se pueden usar como espesantes y emulsionantes para hacer que los alimentos y bebidas tengan una mejor textura y estabilidad (Muñoz et al., 2017, pp. 1–13). Recientemente, se ha propuesto los efectos beneficiosos de las EPS en la salud humana por su capacidad de regulación inmunológica, anticoagulante, antiinflamatoria y antioxidante (Leroy y De Vuyst, 2016, pp.3229–3238). Así mismo, se sugiere aplicaciones en ingeniería de tejidos (Kumar et al., 2018, pp.128–144).

La capacidad de las EPS para adsorber metales pesados y contaminantes orgánicos (Caruso et al., 2017, pp.4667–4677), además de su función como floculantes para la eliminación de materia orgánica en suspensión, las convierte en componentes de excelencia para su uso como biofloculantes y bioabsorbentes en la biorremediación y descontaminación de suelos y aguas, así como en el tratamiento de aguas residuales y lodos de depuración (More et al., 2014, pp.1–25).

### **3.3.6. Biosurfactantes**

Los ambientes de baja temperatura han demostrado ser un nicho favorable para el desarrollo de comunidades bacterianas productoras de biosurfactantes, el hecho de estar sometidos a condiciones de alta irradiación UV y déficit de nutrientes han presentado sistemas de respuesta basados en un metabolismo especializado donde la producción de tensoactivos parece ser una característica generalizada. Los géneros de *Pseudomonas*, *Burkholderia*, *Rhodococcus*, *Sphingomonas* y *Bacillus* se destacan por su alta actividad en la producción de biosurfactantes a temperaturas entre (4 y 20) °C, mismos que se encuentran con frecuencia en ecosistemas de alta montaña dando indicios que su maquinaria metabólica puede aprovecharse en las aplicaciones conocidas hasta la fecha (Perfumo et al., 2018, pp.277–289).

Los biosurfactantes han sido foco de atención para la comunidad científica debido a sus ventajas en muchos campos tales como el medio ambiente, la alimentación, la biomedicina y otras aplicaciones industriales. No obstante, debido a su alto costo de producción y al conocimiento insuficiente de su interacción con células y entornos no biológicos, su aplicación y producción a gran escala han sido limitadas (Banat et al., 2010, pp.427–444).

Encontrar biomoléculas respetuosas con el medio ambiente es un tema común en biotecnología (Banat et al., 2014, pp.1–18). Los biosurfactantes producidos por organismos adaptados a bajas temperaturas pueden interactuar con múltiples fases físicas a temperaturas bajas y de congelación, y se utilizan en productos (detergentes, limpiadores, productos de cuidado personal, cosméticos,

productos farmacéuticos y terapéuticos, aditivos alimentarios, emulsionantes y dispersantes) y procesos sostenibles y de baja energía (biorremediación) (Perfumo et al., 2018, pp.277–289).

Pese a los avances significativos, la información actual sobre biosurfactantes de ambientes extremos es aún preliminar y segmentada. El descubrimiento de organismos extremófilos y sus biosurfactantes en conjunto con tecnologías de producción efectivas aumentará el potencial de la biotecnología y ayudará a difundir prácticas sostenibles (Schultz y Rosado, 2019, pp.189–206).

### 3.3.7. *Enzimas*

La caracterización de bacterias extremófilas ha dado lugar al descubrimiento de biomoléculas que incrementan la eficiencia de procesos industriales tradicionales, sin embargo, dada la escasa versatilidad de la mayoría de los procesos se requieren moléculas con temperaturas óptimas de funcionamiento variadas. En la búsqueda de optimizar procesos a bajas temperaturas se han investigado los siguientes géneros de entornos fríos de alta montaña: *Acinetobacter baumannii* BD5 y *Psychrobacter* sp. ambos productores de lipasas (Maiangwa et al., 2015, pp.235–247).

Las enzimas suelen utilizarse en diversos procesos industriales, incluida la tecnología de los alimentos, el uso de reactivos de laboratorio en biología molecular (Margesin y Feller, 2010, pp. 835–844), aplicaciones de limpieza, comida y bebidas, biomedicina, productos farmacéuticos, cosméticos, textiles, biocombustibles y materiales (Barroca et al., 2017, pp.461–471). La incorporación de enzimas adaptadas al frío en aplicaciones médicas permite el diagnóstico de enfermedades y determinación de triglicéridos en muestras de sangre.

Las lipasas con actividad en frío son un grupo de enzimas microbianas con estabilidad, actividad y flexibilidad inherentes. El conocimiento más reciente de este tipo de enzimas en bacterias psicrófilas demuestra una alta eficiencia catalítica y una baja estabilidad térmica (Maiangwa et al., 2015, pp.235–247). La aplicación biotecnológica de lipasas activas al frío incluye su uso como aditivos de detergentes; la baja temperatura de lavado, el efecto de ahorro de energía, la minimización de la abrasión (Gerday et al., 2000, pp.103–107), la conservación de la textura y la calidad de la tela son las ventajas más destacadas de estas enzimas (Weerasooriya y Kumarasinghe, 2012, pp.244–249). Además, son ampliamente usadas en la industria textil por conceder durabilidad y suavidad al tejido (Hasan et al., 2006, pp.235–251).

En la industria alimenticia mantener la temperatura ambiente es un método importante para evitar el deterioro de los procesados, la importancia de la lipasa activa en frío se centra en prevenir el deterioro de la mayoría de los sustratos sensibles al calor utilizados en el procesamiento de alimentos y los cambios adversos en la composición nutricional (Gerday et al., 2000, pp.103–107). También se puede destacar el potencial hidrolítico de las galactosidasas y pectinasas como reductores de lactosa solubilizantes de zumos y ablandadores de carne. Adicionalmente, la facilidad de uso, la disponibilidad a nivel comercial y el bajo costo, hacen que estas enzimas sean

una opción ideal para la síntesis de varios compuestos nitrogenados en la producción de fármacos (Gotor et al., 2006, pp.797–812).

### 3.3.7.1. Estrategias de mejora de la actividad enzimática

De acuerdo con Bhatia et al. (2020, pp.1-12) la actividad enzimática, para su aplicación industrial, puede mejorar al optimizar las siguientes variables:

- a. *Huéspedes de expresión*. Búsqueda profunda de nuevos huéspedes mesófilos capaces de expresar los genes psicrófilicos sin causar cambios en la constitución de proteínas y enzimas. Encontrar huéspedes adecuados producirá enzimas activas y estables a diversas temperaturas para su aplicación industrial.
- b. *Ingeniería de proteínas*. La estabilidad y la actividad de las enzimas se pueden mejorar a través de ingeniería de proteínas, como la mutación, el diseño racional, la PCR propensa a errores (epPCR) y la mezcla de ADN para cambiar la secuencia proteica in vitro
- c. *Mejora cinética*. Extensión del conocimiento sobre la cinética enzimática ya que es un factor importante para encontrar su uso comercial. Desafortunadamente, la mayoría de las enzimas psicrófilicas reportadas hasta ahora carecen de análisis cinético detallado.
- d. *Inmovilización*. La inmovilización de enzimas adaptativas a baja temperatura ha dado lugar a biocatalizadores con mayor estabilidad, reutilización y capacidades de procesamiento eficaces. La mayoría de los intentos de liberar todo el potencial biotecnológico de las enzimas adaptadas al frío como biocatalizadores se basan en tácticas de inmovilización en una matriz sólida e ingeniería de proteínas para mejorar con éxito la estabilidad de las enzimas en los procesos industriales.

### 3.3.8. Chaperonas

Las chaperonas adaptadas al frío actúan directamente regulando los procesos vinculados al dogma central de la biología molecular, estas se expresan como respuesta a las condiciones hostiles del medio por lo que están fuertemente vinculadas a la maquinaria celular, la aplicación implica el uso de bacterias como biofábricas que reprimen o potencian el funcionamiento y la síntesis de biomoléculas. Bajo los criterios de la revisión documentada se logró identificar dos potenciales campos de aplicación (ambiente y agricultura).

En la cepa *S. vilae* estudiada por Villalobos et al. (2019, pp.1–13) se identificó un incremento en la eficiencia de traducción, esta característica tiene gran importancia en procesos de biorremediación donde se hace uso de aditivos que bioestimulan el crecimiento óptimo y la actividad metabólica de los consorcios bacterianos; una característica notablemente útil también en aplicaciones de biominería. Por otro lado, en la agricultura funcionan como impulsores de relaciones simbióticas

para el crecimiento y protección de las plantas (Ferrer et al., 2003, pp.1266–1267; Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871).

### **3.3.9. Polihidroxicanoatos (PHA)**

El déficit de nutrientes en ecosistemas altoandinos promueve el almacenamiento de sustancias de reserva que suelen ser consumidos ante estados desfavorables del entorno local, como se evidencia en algunos géneros estudiados por Kumar et al., (2020, pp.1255–1267) correspondientes a *Halomonas boliviensis* (Bolivia), *Pseudomonas*, *Collimonas*, *Janthinobacterium*, *Arthrobacter*, *Ensifer*, y *Bacillus* (Himalaya) representantes bacterianos de ambientes fríos. La eficiencia biosintética de PHA de *Halomonas boliviensis* fue demostrada in vitro dando como resultado la acumulación de 81% de peso seco de las células (Kumar et al., 2020, pp.1255–1267).

La naturaleza no tóxica, biodegradable, biocompatible y termoprocetable de estos compuestos los convierte en excelentes sustitutos de polímeros a base de petróleo para su aplicación industrial (Zheng et al., 2020, pp.82–93). Por otro lado, los PHA microbianos son un grupo de poliésteres con utilidad en el desarrollo de bioplástico, formulaciones bactericidas, crioprotectores vegetales y aditivos de alimentos lácticos (Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871).

Los PHA pueden ser proyectados para sintetizarse en cepas modificadas de producción industrializada (Chen y Jiang, 2018, pp.20–25). Los avances en biología sintética e ingeniería metabólica demuestra su utilidad en la obtención de biorecursos compatibles con bioprocesos industriales (Kumar et al., 2020, pp.1255–1267), mediante la simplificación técnica y la reducción de costos (Zheng et al., 2020, pp.82–93). Las aplicaciones más novedosas para los PHA tienen lugar en el área médica, puntualmente son componentes estructurales para el desarrollo en ingeniería de tejidos para la fabricación de estructuras biomecánicas como órganos y tejidos, así como películas biocompatibles para administración de fármacos focalizados (Kumar et al., 2020, pp.1255–1267; Zheng et al., 2020, pp.82–93).

### **3.3.10. Biorremediación Ambiental**

Desde el punto de vista económico y ecológico, la biorremediación es un método efectivo para acelerar las tasas de biodegradación natural optimizando las condiciones ambientales limitantes. La degradación biológica de contaminantes orgánicos en entornos fríos es resultado de la capacidad degradativa de los microorganismos psicrófilos nativos. La población microbiana modifica y mineraliza los contaminantes en sustancias menos dañinas e inocuas para luego integrarlas en los ciclos biogeoquímicos (Margesin y Feller, 2010, pp. 835–844).

Las biomoléculas y enzimas sintetizadas por psicrófilos (EPS, biosurfactantes, solutos compatibles, lipasas, etc.) son una alternativa viable para su utilización en procesos de

biorremediación de entornos difíciles (Duplantis et al., 2010, pp. 13456–13460) y el tratamiento de zonas altamente contaminadas. A más de ser excelentes generadores de metabolitos de aplicación ambiental, se han reportado varias bacterias de gran altitud con tolerancia a metales pesados, especialmente al arsénico, y a los antibióticos. La biorremediación de metales pesados se puede lograr a través de diferentes métodos, como biopotenciación, bioestimulación y bioatenuación (Nanda et al., 2019, pp.1–10).

En ecosistemas fríos, los microorganismos se han empleado eficazmente en biorremediación, tratamiento de aguas residuales y reducción de componentes tóxicos que antes eran considerados no degradables. Las lipasas activas en el frío son actualmente una opción factible como agentes de biorremediación de aguas residuales contaminadas con grasas; los procedimientos suelen llevarse a cabo mediante la síntesis de compuestos orgánicos y la reducción de compuestos tóxicos en el medio ambiente (Margesin y Feller, 2010, pp. 835–844).

## CONCLUSIONES

- Se estudiaron las condiciones ambientales de 56 lagunas de gran altitud (2000 a 6000 msnm) distribuidas entre Europa (5), China (1), India (2), Argentina (20), Chile (20), Bolivia (4), Perú (2) y 2 en la frontera entre Chile y Bolivia. En general, las presiones selectivas del medio incluyen fluctuaciones extremas de temperatura con valores promedio cercanos a los 10 °C, además de una intensa exposición a la radiación UV-B comprendida entre (5.5 a 310) W/m<sup>2</sup>. La información existente sobre los lagos andinos ecuatorianos es escasa.
- Las HAAL presentan balance hídrico negativo, con aguas poco profundas y de tipo salino principalmente; por su salinidad se subdividen en lagos de salmuera (3,57%), lagos salinos (51,8%), lagos salobres (26,8%), lagos de agua dulce (3,57%) y lagos no determinados (14,3%). Estos lagos son típicamente alcalinos (11), un buen porcentaje tiende a la neutralidad (6,5 a 7,5) y solo uno presentó pH propiamente ácido (5).
- El estudio del contenido de metales pesados estuvo limitado al Arsénico, encontrándose 17 lagos que presentaron concentraciones entre (0,03 a 230) mg/L de arsénico, la concentración más alta registrada perteneció a la Laguna Diamante, ubicada en Argentina, su elevada concentración sería el resultado de la actividad volcánica del medio circundante. Los detalles de los estados climáticos de cada sistema dependerán de su ubicación geográfica y los procesos geobiológicos del sitio.
- Las bacterias presentes en entornos altoandinos desarrollan adaptaciones de supervivencia local frente a los continuos desafíos ambientales. Estos microorganismos perfeccionan sus mecanismos de defensa frente a variaciones de temperatura, radiación, pH, salinidad, concentración de arsénico y antibióticos a través de alteraciones estructurales, funcionales, fisiológicas y metabólicas. Sus estrategias involucran cambios a nivel de la membrana celular, producción de metabolitos de crioprotección, modificación enzimática, utilización de proteínas chaperonas, síntesis de antioxidantes, la presencia y activación de rutas metabólicas alternativas y sistemas de reparación de ADN.
- Las bacterias nativas de lagunas de alta montaña son capaces de producir una serie de compuestos bioactivos aprovechables, como: lipopolisacáridos, chaperonas, proteínas anticongelantes, pigmentos y ácidos grasos de membrana, solutos compatibles, sustancias poliméricas extracelulares, biosurfactantes y componentes de almacenamiento como polihidroxicanoatos. Estas sustancias tienen propiedades anticancerígenas, antimicrobianas, antioxidantes, antiinflamatorias, bioestimulantes, solubilizantes, anticongelantes, floculantes, entre otras, por lo que tienen gran potencial de aplicación en la medicina, la industria química, la industria alimenticia, ambiente, agricultura y biología molecular.



## RECOMENDACIONES

- Se recomienda delimitar la búsqueda de información para ecosistemas de alta montaña de acuerdo con regiones geográficas, a fin de mantener la homogeneidad de los datos facilitando la correlación entre estos ecosistemas.
- Se precisan más estudios de proteómica y genómica que permitan identificar las secuencias codificantes de las rutas implicadas en la poliextremofilia, además de otras investigaciones concernientes a la exposición de las bacterias a un amplio espectro de metales tóxicos además del arsénico.
- Realizar una indagación sistemática de información enfocada al estudio de modelos bacterianos de alta montaña utilizados en la investigación astrobiológica y de biología sintética.
- Efectuar estudios de bioprospección en los lagos de alta montaña del Ecuador con el fin de identificar cepas bacterianas con capacidad poliextremófila que permitan ampliar la investigación en el desarrollo de herramientas biotecnológicas y suplir la escasa información primaria disponible para el territorio ecuatoriano.

## GLOSARIO

**Aclimatación homeoviscosa:** Mecanismo de homeostasis de la membrana lipídica que ayuda a mantener sus propiedades biofísicas (tales como la viscosidad y la permeabilidad de la bicapa fosfolípida) para reducir al mínimo el gasto de energía y optimizar el rendimiento de un gran número de procesos fisiológicos a la nueva temperatura (Inda, 2014, p.10).

**Astrobiología:** La astrobiología es un campo científico interdisciplinario que no sólo se centra en la búsqueda de vida extraterrestre, sino también en el desciframiento de los parámetros ambientales clave que han permitido el surgimiento de la vida en la Tierra. La comprensión de estos parámetros físicos y químicos es un conocimiento fundamental necesario no sólo para descubrir la vida o los signos de vida en otros planetas, sino también para comprender nuestro propio medio ambiente terrestre (Cottin et al., 2017, pp.1-4).

**Biopolímeros:** Aquellos polímeros que experimentan reacciones de degradación resultantes de la acción de microorganismos, tales como bacterias, hongos y algas, bajo condiciones que naturalmente ocurren en la biosfera en un período de tiempo corto para dar CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O, sales minerales y nueva biomasa en presencia de O<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub> y CH<sub>4</sub> (Gallur, 2011, pp.12-15).

**Bioprospección:** La bioprospección es definida como la búsqueda sistemática de componentes naturales y organismos completos de la biodiversidad con el fin de otorgarles un valor comercial para el desarrollo de productos. La bioprospección genera productos que tienen relación con industrias como la farmacéutica, la biotecnológica, la de agro insumos y la de medicina botánica; entre otras (Torres y Velho, 2009, pp.96–110).

**Criocirugía:** Inducción de necrosis tisular por congelamiento con nitrógeno líquido (-196°C) (Silva, 2013, p.3).

**Criopreservación:** La criopreservación tiene como objetivo el mantenimiento de la viabilidad y funcionalidad celular a temperaturas bajas. La criobiología se refiere a entender los efectos de las temperaturas bajas sobre los sistemas celulares ya que el tiempo biológico es una consecuencia de determinadas reacciones bioquímicas y el frío prolonga el tiempo biológico puesto que enlentece estas reacciones (Ávila-Portillo et al., 2006, pp.291–300).

**Crioprotectores:** Reducen la formación de hielo a cualquier temperatura aumentando la concentración total de todos los solutos presentes en el sistema (Kar et al., 2018, pp.29–83).

**Ecotipos:** población dentro de una raza que está genéticamente adaptada a un hábitat específico (FAO, 2010, párr.1-3).

**Lagunas de Gran Altitud (HAAL):** Los HAAL son ecosistemas con características compartidas, su ubicación y algunas de las características fisicoquímicas más destacadas afectan a la ecología de comunidades microbianas acuáticas. El clima y la meteorología de los Andes en general, presentan características extremas debido a sus fuertes gradientes de altitud y su distribución

meridional, actuando como una barrera que afecta y determina gran parte de las condiciones ambientales a lo largo del Hemisferio Sur (Ordoñez et al., 2018, pp.695–705).

**Lipoperoxidación:** Productos de reacción de las especies reactivas al oxígeno con los ácidos - grasos poliinsaturados de las membranas celulares (Montalvo et al., 2011., pp.7-8).

**Microbialitos:** Los microbialitos son depósitos organosedimentarios que se han acumulado como resultado del atrapamiento y la fijación de sedimentos por parte de los microbios bentónicos y, además, de la precipitación de minerales (Farías et al., 2014, pp.311–329).

**Nucleación secundaria:** promueve la aparición de pequeños cristales en el propio medio de cristalización (Toledo, 1995, p.6).

**Periglaciares:** Condiciones frías y la presencia de hielo, sin glaciares (Serrano, 2016, pp.1-10).

**Precámbrico:** Tiempo geológico anterior al Fanerozoico y que, por consiguiente, precede al Cámbrico. Se divide en dos eonotemas: Arcaico y Proterozoico (Real Académica de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, 2020, párr.7).

**Proteínas anticongelantes (AFP):** Las proteínas anticongelantes (AFP) son un grupo de proteínas que se encuentran en organismos tolerantes al frío y de sangre fría en muchos taxones. Al parecer, las proteínas han evolucionado independientemente en múltiples ocasiones, ya que tienen una amplia gama de estructuras primarias, secundarias y terciarias. Sin embargo, todas ellas comparten la capacidad de reconocer, unirse e inhibir el crecimiento de las superficies de cristales de hielo (Ramlov y Johnsen, 2014, p.61).

**Proteínas de choque frío (Csp):** Son pequeñas proteínas que se unen al ADN y ARN, tienen una longitud de 65 a 75 aminoácidos, se producen en bacterias psicrófilas, mesófilas, termófilas e incluso hipertermófilas, permiten crecimiento celular a baja temperatura (Keto et al., 2016, pp.1–7).

**Síntesis química fina:** Fabricación de productos especiales de alto valor añadido, usados posteriormente en el resto de industrias para la fabricación de productos especiales (D'Aleman, 2009, pp.3-4).

**Soliflucción:** Movimiento lento por gravedad sobre una ladera del suelo o de los derrubios, como resultado de la congelación y el deshielo alternativos del agua que contienen (Real Académica de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, 2020, párr.15).

**Zwitterión:** molécula neutra con igual número de grupos funcionales cargados positiva y negativamente que ha demostrado ser hidrofílico y mejorar la biocompatibilidad (Goh et al., 2018, p.24-26).

## BIBLIOGRAFÍA

**AGUILAR GAVIRA, Sonia. & BARROSO OSUNA, Julio.** "La triangulación de datos como estrategia en investigación educativa". *Píxel-Bit, Revista de Medios y Educación*, 2015, no 47, pp. 73-88., ISSN 11338482. DOI 10.12795/pixelbit.2015.i47.05.

**ALBARRACÍN, Virginia H. et al.** "High-up: A remote reservoir of microbial extremophiles in central Andean Wetlands". *Frontiers in Microbiology* [en línea], 2015, vol. 6, pp. 1-16., ISSN 1664302X. DOI 10.3389/fmicb.2015.01404. Disponible en: 10.3389/fmicb.2015.01404.

**ALBARRACÍN, Virginia Helena. et al.** "Forged under the Sun: Life and Art of Extremophiles from Andean Lakes". *Photochemistry and Photobiology*, 2016, vol. 92, no 1, pp. 14-28., ISSN 17511097. DOI 10.1111/php.12555.

**ALCALDÍA DE OTAVALO,** 2020. "Laguna de Mojanda". [en línea]. [Consulta: 9 febrero 2021]. Disponible en: <http://www.otavalo.travel/laguna-de-mojanda/>.

**ALIYU, Habibu. et al.** "The genome of the Antarctic polyextremophile *Nesterenkonia* sp. AN1 reveals adaptive strategies for survival under multiple stress conditions". *FEMS Microbiology Ecology* [en línea], 2016, vol. 92, no 4, pp. 32., ISSN 15746941. DOI 10.1093/femsec/fiw032. Disponible en: <https://academic.oup.com/femsec/article-abstract/92/4/fiw032/2197717>.

**ALONSO, Hugo. & RISACHER, François.** "Geoquímica del Salar de Atacama, parte 1: Origen de los componentes y balance salino". *Revista Geologica de Chile* [en línea], 1996, vol. 23, no 2, pp. 113-122., ISSN 07160208. DOI 10.5027/ANDGEOV23N2-A01. Disponible en: <http://www.andangeology.cl/index.php/revista1/article/view/V23n2-a01>.

**AMBROGI, R. et al.** "Spatial and Temporal Patterns in Structure of Macrobenthic Assemblages. A Three-Year Study in the Northern Adriatic Sea in Front of the Po River Delta". *Marine Ecology*, 1990, vol. 11, no 1, pp. 25-41., ISSN 14390485. DOI 10.1111/j.1439-0485.1990.tb00226.x.

**AMIR, Gabriel. et al.** "Preservation of myocyte structure and mitochondrial integrity in subzero cryopreservation of mammalian hearts for transplantation using antifreeze proteins - An electron microscopy study". *European Journal of Cardio-thoracic Surgery*, 2003, vol. 24, no 2, pp. 292-297., ISSN 10107940. DOI 10.1016/S1010-7940(03)00306-3.

**ARIZA, R.R. et al.** "Activation of multiple antibiotic resistance and binding of stress- inducible promoters by Escherichia coli rob protein". *Journal of Bacteriology*, 1995, vol. 177, no 7, pp. 1655-1661., ISSN 00219193. DOI 10.1128/jb.177.7.1655-1661.1995.

**ASKER, Dalal. et al.** "Unique diversity of carotenoid-producing bacteria isolated from Misasa, a radioactive site in Japan". *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2007, vol. 77, no 2, pp. 383-392., ISSN 01757598. DOI 10.1007/s00253-007-1157-8.

**ÁVILA-PORTILLO, Luz Mabel. et al.** "Fundamentos de criopreservación TT - Basic points in cryopreservation". *Revista Colombiana de Obstetricia y Ginecología*, 2006, vol. 57, no 4, pp. 291-300., ISSN 0034-7434.

**BANAT, Ibrahim M. et al.** "Microbial biosurfactants production, applications and future potential". *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2010, vol. 87, no 2, pp. 427-444., ISSN 01757598. DOI 10.1007/s00253-010-2589-0.

**BANAT, Ibrahim M. et al.** "Cost effective technologies and renewable substrates for biosurfactants' production". *Frontiers in Microbiology*, 2014, vol. 5, no DEC, pp. 1-18., ISSN 1664302X. DOI 10.3389/fmicb.2014.00697.

**BAR DOLEV, Maya.BRASLAVSKY, Ido.et al.** "Ice-Binding Proteins and Their Function". *Annual Review of Biochemistry*, 2016, vol. 85, no April, pp. 515-542., ISSN 15454509. DOI 10.1146/annurev-biochem-060815-014546.

**BAR DOLEV, Maya.BERNHEIM, Reut.et al.** "Putting life on ice: bacteria that bind to frozen water". *Journal of The Royal Society Interface* [en línea], 2016, vol. 13, no 121, pp. 20160210., ISSN 1742-5689. DOI 10.1098/rsif.2016.0210. Disponible en: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsif.2016.0210>.

**BARBERÁN, Albert. & CASAMAYOR, Emilio O.** "Global phylogenetic community structure and  $\beta$ -diversity patterns in surface bacterioplankton metacommunities". *Aquatic Microbial Ecology*, 2010, vol. 59, no 1, pp. 1-10., ISSN 09483055. DOI 10.3354/ame01389.

**BARROCA, Mario. et al.,** "Biotechnological Aspects of Cold-Active Enzymes". *Psychrophiles: From Biodiversity to Biotechnology: Second Edition*. S.l.: s.n., 2017. pp. 461-471. ISBN 978-3-319-57057-0.

**BARTRONS, Mireia. et al.** "High Bacterial Diversity in Epilithic Biofilms of Oligotrophic Mountain Lakes". *Microbial Ecology*, 2012, vol. 64, no 4, pp. 860-869., ISSN 00953628. DOI 10.1007/s00248-012-0072-4.

**BELFIORE, Carolina. et al.** "Proteomic approach of adaptive response to arsenic stress in *Exiguobacterium* sp. S17, an extremophile strain isolated from a high-altitude Andean Lake stromatolite". *Extremophiles*, 2013, vol. 17, no 3, pp. 421-431., ISSN 14310651. DOI 10.1007/s00792-013-0523-y.

**BHAT, F.A. et al.** "Ecology and biodiversity in Pangong Tso ( lake ) and its inlet stream in Ladakh , India". *International Journal of Biodiversity and Conservation*, 2011, vol. 3, no 10, pp. 501-511.

**BHATIA, Ravi Kant. et al.** "Psychrophiles: A source of cold-adapted enzymes for energy efficient biotechnological industrial processes". *Journal of Environmental Chemical Engineering* [en línea], 2020, no July, ISSN 22133437. DOI 10.1016/j.jece.2020.104607. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.jece.2020.104607>.

**BIGGS, Trent W. et al.** "Evaporative fractions and elevation effects on stable isotopes of high elevation lakes and streams in arid western Himalaya". *Journal of Hydrology* [en línea], 2015, vol. 522, pp. 239-249., ISSN 0022-1694. DOI <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2014.12.023>. Disponible en: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022169414010348>.

**BISHT, Garima. et al.** "Applications of red pigments from psychrophilic *Rhodospirillum rubrum* strain GL8 in health, food and antimicrobial finishes on textiles". *Process Biochemistry* [en línea], 2020, vol. 94, no February, pp. 15-29., ISSN 13595113. DOI 10.1016/j.procbio.2020.03.021. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2020.03.021>.

**BOELEN, Peter. et al.** "UVBR-induced DNA damage in natural marine picoplankton assemblages in the tropical Atlantic Ocean". *Marine Ecology Progress Series*, 2000, vol. 193, pp. 1-9., ISSN 01718630. DOI 10.3354/meps193001.

**BORCHERT, Erik. et al.** "Psychrophiles as a Source of Novel Antimicrobials". *Psychrophiles: From Biodiversity to Biotechnology: Second Edition* [en línea]. S.l.: s.n., 2017. pp. 528-539. ISBN 978-3-319-57057-0. Disponible en: [https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-319-57057-0\\_22](https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-319-57057-0_22).

**BOWMAN, John P.**, "Genomics of Psychrophilic Bacteria and Archaea". *Psychrophiles: From Biodiversity to Biotechnology: Second Edition* [en línea]. S.l.: s.n., 2017. pp. 346-379. ISBN 978-3-319-57057-0. Disponible en: [https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-319-57057-0\\_15](https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-319-57057-0_15).

**BUONGIORNO, Joy. et al.** "Mineralized microbialites as archives of environmental evolution, Laguna Negra, Catamarca Province, Argentina". *Geobiology*, 2019, vol. 17, no 2, pp. 199-222., ISSN 14724669. DOI 10.1111/gbi.12327.

**CÁCERES, Luis. et al.** "Relative humidity patterns and fog water precipitation in the Atacama Desert and biological implications". *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2007, vol. 112, no 4, pp. 2006-2007., ISSN 01480227. DOI 10.1029/2006JG000344.

**CARILLO, Sara. et al.** "A unique capsular polysaccharide structure from the psychrophilic marine bacterium *Colwellia psychrerythraea* 34H that mimics antifreeze (glyco)proteins". *Journal of the American Chemical Society*, 2015, vol. 137, no 1, pp. 179-189., ISSN 15205126. DOI 10.1021/ja5075954.

**CARUSO, Consolazione. et al.** "Extracellular polymeric substances with metal adsorption capacity produced by *Pseudoalteromonas* sp. MER144 from Antarctic seawater". *Environmental Science and Pollution Research*, 2017, vol. 25, no 5, pp. 4667-4677., ISSN 16147499. DOI 10.1007/s11356-017-0851-z.

**CARUSO, Consolazione. et al.** "Production and Biotechnological Potential of Extracellular Polymeric Substances from Sponge-Associated Antarctic Bacteria". *Applied and Environmental Microbiology* [en línea], 2018, vol. 84, no 4, pp. 694-713., ISSN 10985336. DOI 10.1128/AEM.01624-17. Disponible en: <http://aem.asm.org/>  
<http://aem.asm.org/>  
<https://doi.org/10.1128/AEM%0Ahttp://aem.asm.org/>

**CASAMAYOR, Emilio O.**, "Towards a Microbial Conservation Perspective in High Mountain Lakes". *Advances in Global Change Research*. S.l.: Springer International Publishing, 2017. pp. 157-180.

**CASTILLO, Danny D. et al.** "Diversity, Composition and Structure of Andean High Forest in Ecuador, South America". *Bulletin of the Transilvania University of Braşov*, 2017, vol. 10, no 2, pp. 16.,

**CATALAN, Jordi. et al.** "High mountain lakes: Extreme habitats and witnesses of environmental changes". *Limnetica*, 2006, vol. 25, no 1-2, pp. 551-584., ISSN 02138409.

**CATALAN, Jordi. & DONATO RONDÓN, John C.** "Perspectives for an integrated understanding of tropical and temperate high-mountain lakes". *Journal of Limnology* [en línea], 2016, vol. 75, no 1S, pp. 215-234., ISSN 11295767. DOI 10.4081/jlimnol.2016.1372. Disponible en: <http://www.jlimnol.it/index.php/jlimnol/article/view/jlimnol.2016.1372>.

**CHATTOPADHYAY, Madhab. et al.** "Psychrophilic Bacteria: Biodiversity, Molecular Basis of Cold Adaptation and Biotechnological Implications". *Current Biotechnology*, 2014, vol. 3, no 1, pp. 100-116., ISSN 22115501. DOI 10.2174/22115501113026660039.

**CHEN, Guo Qiang. & JIANG, Xiao Ran.** "Engineering microorganisms for improving polyhydroxyalkanoate biosynthesis". *Current Opinion in Biotechnology*, 2018, vol. 53, pp. 20-25., ISSN 18790429. DOI 10.1016/j.copbio.2017.10.008.

**CHEN, Zijuan. et al.** "The genome and transcriptome of a newly described psychrophilic archaeon, *Methanobus psychrophilus* R15, reveal its cold adaptive characteristics". *Environmental Microbiology Reports*, 2012, vol. 4, no 6, pp. 633-641., ISSN 17582229. DOI 10.1111/j.1758-2229.2012.00389.x.

**CHÉNARD, Caroline. & LAURO, Federico M.,** Microbial ecology of extreme environments. S.l.: s.n. 2017. ISBN 9783319516868.

**CIMERA.,** 2015. "Bioprospecciones en ambientes acuáticos extremos o aislados | Cimera". [en línea]. [Consulta: 13 julio 2020]. Disponible en: <http://www.cimera.es/bioprospecciones-en-ambientes-acuaticos-extremos/>.

**COLLINS, R. Eric. & DEMING, Jody W.** "An inter-order horizontal gene transfer event enables the catabolism of compatible solutes by *Colwellia psychrerythraea* 34H". *Extremophiles*, 2013, vol. 17, no 4, pp. 601-610., ISSN 14310651. DOI 10.1007/s00792-013-0543-7.

**COLLINS, Tony. & GERDAY, Charles.,** "Enzyme Catalysis in Psychrophiles". *Psychrophiles: From Biodiversity to Biotechnology: Second Edition*. S.l.: s.n., 2017. pp. 210-229. ISBN 978-3-319-57057-0.



**COLLINS, Tony. & MARGESIN, Rosa.** "Psychrophilic lifestyles: mechanisms of adaptation and biotechnological tools". *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2019, vol. 103, no 7, pp. 2857-2871., ISSN 14320614. DOI 10.1007/s00253-019-09659-5.

**COOKSEY, Donald A.** "Copper uptake and resistance in bacteria". *Molecular Microbiology*, 1993, vol. 7, no 1, pp. 1-5., ISSN 13652958. DOI 10.1111/j.1365-2958.1993.tb01091.x.

**CORSARO, Maria Michela. et al.,** "Molecular Structure of Lipopolysaccharides of Cold-Adapted Bacteria". *Psychrophiles: From Biodiversity to Biotechnology: Second Edition*. S.l.: s.n., 2017. pp. 286-300. ISBN 978-3-319-57057-0.

**COTTIN, Hervé. et al.** "Astrobiology and the Possibility of Life on Earth and Elsewhere...". *Space Science Reviews*, 2017, vol. 209, no 1-4, ISSN 15729672. DOI 10.1007/s11214-015-0196-1.

**D'ALEMAN, Camilo.** "Química fina, del laboratorio a la producción". *Meq. La revista de química útil*, 2009, vol. 14, pp. 1-6.

**D'AMICO, Salvino. et al.** "Psychrophilic microorganisms: Challenges for life". *EMBO Reports*, 2006, vol. 7, no 4, pp. 385-389., ISSN 1469221X. DOI 10.1038/sj.embor.7400662.

**D'COSTA, Vanessa M. et al.** "Sampling the antibiotic resistome". *Science*, 2006, vol. 311, no 5759, pp. 374-377., ISSN 00368075. DOI 10.1126/science.1120800.

**DE MAAYER, Pieter. et al.** "Some like it cold: Understanding the survival strategies of psychrophiles". *EMBO Reports* [en línea], 2014, vol. 15, no 5, pp. 508-517., ISSN 14693178. DOI 10.1002/embr.201338170. Disponible en: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/embr.201338170>.

**DEMING, Jody W. & YOUNG, Jodi N.,** "The Role of Exopolysaccharides in Microbial Adaptation to Cold Habitats". *Psychrophiles: From Biodiversity to Biotechnology: Second Edition* [en línea]. S.l.: s.n., 2017. pp. 260-277. ISBN 978-3-319-57057-0. Disponible en: [https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-319-57057-0\\_12](https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-319-57057-0_12).

**DENICH, T.J. et al.,** Effect of selected environmental and physico-chemical factors on bacterial cytoplasmic membranes. S.l.: s.n. 2003. 2. ISBN 5-19-824412-0.

**DI CAPUA, Cecilia. et al.** "UV-resistant *Acinetobacter* sp. isolates from Andean wetlands display high catalase activity". *FEMS Microbiology Letters* [en línea], 2011, vol. 317, no 2, pp. 181-189., ISSN 03781097. DOI 10.1111/j.1574-6968.2011.02231.x. Disponible en: 10.1111/j.1574-6968.2011.02231.x.

**DIB, Julian. et al.** "Isolation of Bacteria from Remote High Altitude Andean Lakes Able to Grow in the Presence of Antibiotics". *Recent Patents on Anti-Infective Drug Discovery*, 2009, vol. 4, no 1, pp. 66-76., ISSN 1574891X. DOI 10.2174/157489109787236300.

**DIESER, Markus. et al.** "Carotenoid pigmentation in Antarctic heterotrophic bacteria as a strategy to withstand environmental stresses". *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2010, vol. 42, no 4, pp. 396-405., ISSN 15230430. DOI 10.1657/1938-4246-42.4.396.

**DORADOR, Cristina. et al.** "Bacterial and archaeal diversity in high altitude wetlands of the Chilean Altiplano". *Fundamental and Applied Limnology* [en línea], 2013, vol. 182, no 2, pp. 135-159., ISSN 18639135. DOI 10.1127/1863-9135/2013/0393. Disponible en: [https://www.schweizerbart.de/papers/fal/detail/182/79702/Bacterial\\_and\\_archaeal\\_diversity\\_in\\_high\\_altitude\\_wetlands\\_of\\_the\\_Chilean\\_Altiplano](https://www.schweizerbart.de/papers/fal/detail/182/79702/Bacterial_and_archaeal_diversity_in_high_altitude_wetlands_of_the_Chilean_Altiplano).

**DUPLANTIS, Barry N. et al.** "Essential genes from Arctic bacteria used to construct stable, temperature-sensitive bacterial vaccines". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, vol. 107, no 30, pp. 13456-13460., ISSN 10916490. DOI 10.1073/pnas.1004119107.

**DUPRAZ, Christophe. et al.** "Modern Microbialites". , 2011, no January, DOI 10.1007/978-1-4020-9212-1.

**DZIEWIT, Lukasz. & BARTOSIK, Dariusz.** "Plasmids of psychrophilic and psychrotolerant bacteria and their role in adaptation to cold environments". *Frontiers in Microbiology* [en línea], 2014, vol. 5, pp. 596., ISSN 1664302X. DOI 10.3389/fmicb.2014.00596. Disponible en: [www.frontiersin.org](http://www.frontiersin.org).

**FAO.** "La situación de los recursos zoológicos mundiales para la alimentación y la agricultura". , 2010

**FARÍAS, María. et al.** "STROMATOLITES: Interaction of Microbes with Sediments". [en línea], 2011, vol. 18, pp. 495-522., ISSN 00218812. DOI 10.1007/978-94-007-0397-1. Disponible en: <http://link.springer.com/10.1007/978-94-007-0397-1>.

**FARÍAS, María E. et al.** "The Discovery of Stromatolites Developing at 3570 m above Sea Level in a High-Altitude Volcanic Lake Socompa, Argentinean Andes". En: Z. ZHOU (ed.), *PLoS ONE* [en línea], 2013, vol. 8, no 1, ISSN 19326203. DOI 10.1371/journal.pone.0053497. Disponible en: <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0053497>.

**FARÍAS, María E. et al.** "Characterization of bacterial diversity associated with microbial mats, gypsum evaporites and carbonate microbialites in thalassic wetlands: Tebenquiche and La Brava, Salar de Atacama, Chile". *Extremophiles*, 2014, vol. 18, no 2, pp. 311-329., ISSN 14310651. DOI 10.1007/s00792-013-0617-6.

**FARIAS, María Eugenia. et al.** "Genome sequence of *Sphingomonas* sp. S17, isolated from an Alkaline, hyperarsenic, and hypersaline volcano-associated lake at high altitude in the Argentinean Puna". *Journal of Bacteriology*, 2011, vol. 193, no 14, pp. 3686-3687., ISSN 00219193. DOI 10.1128/JB.05225-11.

**FARÍAS, María Eugenia.**, *Microbial Ecosystems in Central Andes Extreme Environments* [en línea]. Tucuman, Argentina: Springer Nature,. 2020. ISBN 978-3-030-36191-4. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/978-3-030-36192-1>.

**FERNANDEZ, Ana B. et al.** "Microbial diversity in sediment ecosystems (evaporites domes, microbial mats, and crusts) of Hypersaline Laguna Tebenquiche, Salar de Atacama, Chile". *Frontiers in Microbiology*, 2016, vol. 7, no AUG, pp. 1284., ISSN 1664302X. DOI 10.3389/fmicb.2016.01284.

**FERNÁNDEZ, Carla Eloisa. & REJAS, Danny.** "Effects of UVB radiation on grazing of two cladocerans from high-altitude Andean lakes". *PLoS ONE*, 2017, vol. 12, no 4, pp. 1-13., ISSN 19326203. DOI 10.1371/journal.pone.0174334.

**FERNÁNDEZ, Isabel.**, *Estudio del metabolismo de polihidroxicanoatos en Pseudomonas putida: implicaciones fisiológicas y aplicaciones en el desarrollo de bioplásticos funcionalizados*. UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID FACULTAD,. S.L.: 2012.

**FERNÁNDEZ ZENOFF, V. et al.** "Diverse responses to UV-B radiation and repair mechanisms of bacteria isolated from high-altitude aquatic environments". *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, vol. 72, no 12, pp. 7857-7863., ISSN 00992240. DOI 10.1128/AEM.01333-06.

**FERRER, Manuel. et al.** "Chaperonins govern growth of Escherichia coli at low temperatures". *Nature Biotechnology*, 2003, vol. 21, no 11, pp. 1266-1267., ISSN 10870156. DOI 10.1038/nbt1103-1266.

**FILKER, Sabine. et al.** "Microbial eukaryote plankton communities of high-mountain lakes from three continents exhibit strong biogeographic patterns". *Molecular Ecology*, 2016, vol. 25, no 10, pp. 2286-2301., ISSN 1365294X. DOI 10.1111/mec.13633.

**FLORES, María R. et al.** "Isolation of UV-B resistant bacteria from two high altitude Andean lakes (4,400 m) with saline and non saline conditions". *Journal of General and Applied Microbiology* [en línea], 2009, vol. 55, no 6, pp. 447-458., ISSN 00221260. DOI 10.2323/jgam.55.447. Disponible en: <http://joi.jlc.jst.go.jp/JST.JSTAGE/jgam/55.447?from=CrossRef>.

**GALISTEO, Cristina. et al.** "Characterization of *Salinivibrio socompensis* sp. Nov., a new halophilic bacterium isolated from the high-altitude hypersaline lake Socompa, Argentina". *Microorganisms* [en línea], 2019, vol. 7, no 8, ISSN 20762607. DOI 10.3390/microorganisms7080241. Disponible en: [/pmc/articles/PMC6723482/?report=abstract](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6723482/?report=abstract) <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6723482/>.

**GALLUR, Miriam.,** 2011. "BIOPOLÍMEROS COMO MATERIAL DE ENVASE . Caso práctico : Sector COSMÉTICO". *ITENE* [en línea]. [Consulta: 15 julio 2020]. Disponible en: [https://www.easyfairs.com/uploads/tx\\_ef/m.gallur\\_itene.pdf](https://www.easyfairs.com/uploads/tx_ef/m.gallur_itene.pdf).

**GARCÍA-DESCALZO, Laura. et al.** "Identification of in vivo HSP90-interacting proteins reveals modularity of HSP90 complexes is dependent on the environment in psychrophilic bacteria". *Cell Stress and Chaperones*, 2011, vol. 16, no 2, pp. 203-218., ISSN 13558145. DOI 10.1007/s12192-010-0233-7.

**GEORLETTE, D. et al.,** 2004. *Some like it cold: Biocatalysis at low temperatures*. 1 febrero 2004. S.l.: Elsevier,.

**GERDAY, Charles. et al.** "Cold-adapted enzymes: From fundamentals to biotechnology". *Trends in Biotechnology*, 2000, vol. 18, no 3, pp. 103-107., ISSN 01677799. DOI 10.1016/S0167-7799(99)01413-4.

**GESHEVA, Victoria. & VASILEVA-TONKOVA, Evgenia.** "Production of enzymes and antimicrobial compounds by halophilic Antarctic *Nocardioides* sp. grown on different carbon sources". *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2012, vol. 28, no 5, pp. 2069-2076., ISSN 09593993. DOI 10.1007/s11274-012-1009-2.

**GHOBAKHLOU, Abdollah Fardin. et al.** "Microarray transcriptional profiling of Arctic *Mesorhizobium* strain N33 at low temperature provides insights into cold adaption strategies". *BMC Genomics*, 2015, vol. 16, no 1, pp. 1-17., ISSN 14712164. DOI 10.1186/s12864-015-1611-4.

**GO RAYMI**, 2020. "Lagunas de Mojanda". [en línea]. [Consulta: 9 febrero 2021]. Disponible en: <https://www.goraymi.com/es-ec/pichincha/pedro-moncayo/lagunas/lagunas-mojanda-a933b37f9>.

**GOH, P.S. et al.** "Membrane fouling in desalination and its mitigation strategies". *Desalination*, 2018, vol. 425, pp. 130-155., ISSN 00119164. DOI 10.1016/j.desal.2017.10.018.

**GOMEZ, Fernando Javier. et al.** "Calcium carbonate precipitation in diatom-rich microbial mats: The laguna negra hypersaline lake, catamarca, Argentina". *Journal of Sedimentary Research*, 2018, vol. 88, no 6, pp. 727-742., ISSN 15271404. DOI 10.2110/jsr.2018.37.

**GOODMAN, Myron F. & WOODGATE, Roger.** "Translesion DNA polymerases". *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 2013, vol. 5, no 10, ISSN 19430264. DOI 10.1101/cshperspect.a010363.

**GOORDIAL, Jacqueline. et al.** "Cold adaptive traits revealed by comparative genomic analysis of the eurypsychrophile *Rhodococcus* sp. JG3 isolated from high elevation McMurdo Dry Valley permafrost, Antarctica". *FEMS Microbiology Ecology* [en línea], 2016, vol. 92, no 2, pp. 1-11., ISSN 15746941. DOI 10.1093/femsec/fiv154. Disponible en: <https://github.com/ColdAdaptationScripts>.

**GORRITI, Marta F. et al.** "Genomic and phenotypic attributes of novel salinivibrios from stromatolites, sediment and water from a high altitude lake". *BMC Genomics* [en línea], 2014, vol. 15, no 1, ISSN 14712164. DOI 10.1186/1471-2164-15-473. Disponible en: [/pmc/articles/PMC4094778/?report=abstract](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4094778/?report=abstract)  
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4094778/>.

**GOTOR-FERNÁNDEZ, Vicente. et al.** "Candida antarctica lipase B: An ideal biocatalyst for the preparation of nitrogenated organic compounds". *Advanced Synthesis and Catalysis*, 2006, vol. 348, no 7-8, pp. 797-812., ISSN 16154150. DOI 10.1002/adsc.200606057.

**GREYSON, Devon.** "Information triangulation: A complex and agentic everyday information practice". *Journal of the Association for Information Science and Technology*, 2018, vol. 69, no 7, pp. 869-878., ISSN 23301643. DOI 10.1002/asi.24012.

**GROSJEAN, Martin.,** Global Change and Mountain Regions. Netherlands: Springer,. 2005. ISBN 1-4020-3506-3.

**GUPTA, Hemant Kumar.SINGH, Ajit.et al.** "Genome sequence of *Idiomarina* sp. Strain A28L, Isolated from Pangong Lake, India". *Journal of Bacteriology* [en línea], 2011, vol. 193, no 20, pp. 5875-5876., ISSN 00219193. DOI 10.1128/JB.05648-11. Disponible en: [/pmc/articles/PMC3187211/?report=abstract](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3187211/?report=abstract)  
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3187211/>.

**GUPTA, Hemant Kumar.GUPTA, Rinkoo Devi.et al.** "Genome Sequence of *Rheinheimera* sp. Strain A13L, Isolated from Pangong Lake, India". *Journal of Bacteriology* [en línea], 2011, vol. 193, no 20, pp. 5873-5874., ISSN 00219193. DOI 10.1128/JB.05636-11. Disponible en: <https://journals.asm.org/doi/full/10.1128/JB.05636-11>.

**HAFERBURG, Götz. & KOTHE, Erika.** "Microbes and metals: Interactions in the environment". *Journal of Basic Microbiology*, 2007, vol. 47, no 6, pp. 453-467., ISSN 0233111X. DOI 10.1002/jobm.200700275.

**HASAN, Fariha. et al.** "Industrial applications of microbial lipases". *Enzyme and Microbial Technology*, 2006, vol. 39, no 2, pp. 235-251., ISSN 01410229. DOI 10.1016/j.enzmictec.2005.10.016.

**HASSAN, Noor. et al.** "Temperature Driven Membrane Lipid Adaptation in Glacial Psychrophilic Bacteria". *Frontiers in Microbiology*, 2020, vol. 11, pp. 824., ISSN 1664302X. DOI 10.3389/fmicb.2020.00824.

**HEATH, Linda.,** Triangulation: Methodology. Second Edi. S.l.: Elsevier,. 2015. ISBN 9780080970875.

**HERNÁNDEZ SAMPIERI, Roberto. et al.,** Metodología de la Investigación. Sexta Edic. México: Mc Graw Hill,. 2014. ISBN 978-1-4562-2396-0.

**HERNÁNDEZ, Klaudia L. et al.** "Solar UV radiation modulates daily production and DNA damage of marine bacterioplankton from a productive upwelling zone (36°S), Chile". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2007, vol. 343, no 1, pp. 82-95., ISSN 00220981. DOI 10.1016/j.jembe.2006.11.008.

**HOFSTEDE, Robert. et al.,** Los Páramos del Mundo. Proyecto Atlas Mundial de los Páramos. Quito: Global Peatland Initiative/NC-IUCN/EcoCiencia,. 2003.

**HUSSAIN WANI, Shabir. et al.** "Compatible Solute Engineering in Plants for Abiotic Stress Tolerance - Role of Glycine Betaine". *Current Genomics*, 2013, vol. 14, no 3, pp. 157-165., ISSN 13892029. DOI 10.2174/1389202911314030001.

**INDA, María Eugenia.,** Estudio del Mecanismo de termodetección de DesK, una histidina quinasa termosensora de *Bacillus subtilis*. Universidad Nacional de Rosario,. S.l.: 2014.

**ISSAZADEH, Khosro. et al.** "Heavy metals resistance by bacterial strains". *Scholars Research Library Annals of Biological Research*, 2013, vol. 4, no 2, pp. 60-63., ISSN 0976-1233.

**IVANOVA, Natalia. et al.** "Complete genome sequence of *Truepera radiovictrix* type strain (RQ-24 T)". *Standards in Genomic Sciences*, 2011, vol. 4, no 1, pp. 91-96., ISSN 19443277. DOI 10.4056/sigs.1563919.

**JAGANNADHAM, Medicharla V. et al.** "Carotenoids of an Antarctic psychrotolerant bacterium, *Sphingobacterium antarcticus*, and a mesophilic bacterium, *Sphingobacterium multivorum*". *Archives of Microbiology*, 2000, vol. 173, no 5-6, pp. 418-424., ISSN 03028933. DOI 10.1007/s002030000163.

**JORQUERA, Milko A. et al.** "Editorial: Bioprospecting and Biotechnology of Extremophiles". *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 2019, vol. 7, no AUG, ISSN 2296-4185. DOI 10.3389/fbioe.2019.00204.

**Journal Rankings on Microbiology.** [en línea], [sin fecha]. [Consulta: 12 agosto 2020]. Disponible en: <https://www.scimagojr.com/journalrank.php?category=2404&order=sjr&ord=desc>.

**KAR, Mousumi. et al.**, "Current developments in excipient science: Implication of quantitative selection of each excipient in product development". *Current Developments in Excipient Science*. S.l.: Elsevier Inc., 2018. pp. 29-83. ISBN 9780128179093.

**KAVITHA, M.** "Cold active lipases – an update". *Frontiers in Life Science*, 2016, vol. 9, no 3, pp. 226-238., ISSN 21553777. DOI 10.1080/21553769.2016.1209134.

**KETO-TIMONEN, Riikka. et al.** "Cold Shock Proteins: A Minireview with Special Emphasis on Csp-family of Enteropathogenic Yersinia". *Frontiers in Microbiology*, 2016, vol. 7, no July, pp. 1-7., ISSN 1664-302X. DOI 10.3389/fmicb.2016.01151.

**KIRTI, Kushwaha. et al.** "Colorful World of Microbes: Carotenoids and Their Applications". *Advances in Biology*, 2014, pp. 1-13., ISSN 2356-6582. DOI 10.1155/2014/837891.

**KITAMOTO, Dai. et al.** "Remarkable antiagglomeration effect of a yeast biosurfactant, diacylmannosylerythritol, on ice-water slurry for cold thermal storage". *Biotechnology Progress*, 2001, vol. 17, no 2, pp. 362-365., ISSN 87567938. DOI 10.1021/bp000159f.

**KOLLER, Martin.** "Production of Polyhydroxyalkanoate (PHA) Biopolyesters by Extremophiles?". *MOJ Polymer Science*, 2017, vol. 1, no 2, DOI 10.15406/mojps.2017.01.00011.

**KRAMER, M. et al.** "A late quaternary ostracod record from the Tso Kar basin (North India) with a note on the distribution of recent species". *Journal of Paleolimnology*, 2014, vol. 51, no 4, pp. 549-565., ISSN 09212728. DOI 10.1007/s10933-014-9773-7.

**KUMAR, Anuj. et al.** "Application of xanthan gum as polysaccharide in tissue engineering: A review". *Carbohydrate Polymers* [en línea], 2018, vol. 180, pp. 128-144., ISSN 01448617. DOI 10.1016/j.carbpol.2017.10.009. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1016/j.carbpol.2017.10.009>.



**KUMAR, Rakshak. et al.** "Complete genome sequence of *Pseudomonas frederiksbergensis* ERDD5:01 revealed genetic bases for survivability at high altitude ecosystem and bioprospection potential". *Genomics* [en línea], 2019, vol. 111, no 3, pp. 492-499., ISSN 10898646. DOI 10.1016/j.ygeno.2018.03.008. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ygeno.2018.03.008>.

**KUMAR, Vijay. et al.** "Microbial polyhydroxyalkanoates from extreme niches: Bioprospection status, opportunities and challenges". *International Journal of Biological Macromolecules* [en línea], 2020, vol. 147, pp. 1255-1267., ISSN 18790003. DOI 10.1016/j.ijbiomac.2019.09.253. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2019.09.253>.

**LARA, J. et al.** "Enrichment of arsenic transforming and resistant heterotrophic bacteria from sediments of two salt lakes in Northern Chile". *Extremophiles*, 2012, vol. 16, no 3, pp. 523-538., ISSN 14310651. DOI 10.1007/s00792-012-0452-1.

**LEROY, Frédéric. & DE VUYST, Luc.** "Advances in production and simplified methods for recovery and quantification of exopolysaccharides for applications in food and health". *Journal of Dairy Science* [en línea], 2016, vol. 99, no 4, pp. 3229-3238., ISSN 15253198. DOI 10.3168/jds.2015-9936. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.3168/jds.2015-9936>.

**LEWIN, Anna. et al.** "Metagenomics of microbial life in extreme temperature environments". *Current Opinion in Biotechnology* [en línea], 2013, vol. 24, no 3, pp. 516-525., ISSN 09581669. DOI 10.1016/j.copbio.2012.10.012. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1016/j.copbio.2012.10.012>.

**LI, Bing. & SUN, Da Wen.** "Novel methods for rapid freezing and thawing of foods - A review". *Journal of Food Engineering*, 2002, vol. 54, no 3, pp. 175-182., ISSN 02608774. DOI 10.1016/S0260-8774(01)00209-6.

**LIM, Julianne. et al.** "Low temperature regulated DEAD-box RNA helicase from the Antarctic archaeon, *Methanococcoides burtonii*". *Journal of Molecular Biology*, 2000, vol. 297, no 3, pp. 553-567., ISSN 00222836. DOI 10.1006/jmbi.2000.3585.

**LIU, Chun Qiang. et al.** "Genetic and transcriptional analysis of a novel plasmid-encoded copper resistance operon from *Lactococcus lactis*". *Gene*, 2002, vol. 297, no 1-2, pp. 241-247., ISSN 03781119. DOI 10.1016/S0378-1119(02)00918-6.

**LONHIENNE, Thierry. et al.** "Psychrophilic enzymes: Revisiting the thermodynamic parameters of activation may explain local flexibility". *Biochimica et Biophysica Acta - Protein Structure and Molecular Enzymology*, 2000, vol. 1543, no 1, pp. 1-10., ISSN 01674838. DOI 10.1016/S0167-4838(00)00210-7.

**MAE**, 2011. "PARQUE NACIONAL PODOCARPUS". [en línea]. [Consulta: 9 febrero 2021]. Disponible en: <https://www.ambiente.gob.ec/parque-nacional-podocarpus/>.

**MAIANGWA, Jonathan. et al.** "Adaptational properties and applications of cold-active lipases from psychrophilic bacteria". *Extremophiles*, 2015, vol. 19, no 2, pp. 235-247., ISSN 14334909. DOI 10.1007/s00792-014-0710-5.

**MARANTO RIVERA, Marisol. & GONZÁLEZ FERNÁNDEZ, Eugenia.**, Fuentes de Información [en línea]. S.l.: s.n. 2015. [Consulta: 12 agosto 2020]. Disponible en: <http://www.uaeh.edu.mx/virtual>.

**MARGESIN, Rosa. & FELLER, Georges.** "Biotechnological applications of psychrophiles". *Environmental Technology*, 2010, vol. 31, no 8-9, pp. 835-844., ISSN 1479487X. DOI 10.1080/09593331003663328.

**METHÉ, Barbara A. et al.** "The psychrophilic lifestyle as revealed by the genome sequence of *Colwellia psychrerythraea* 34H through genomic and proteomic analyses". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [en línea], 2005, vol. 102, no 31, pp. 10913-10918., ISSN 00278424. DOI 10.1073/pnas.0504766102. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16043709/>.

**METPALLY, Raghu Prasad Rao. & REDDY, Boojala Vijay B.** "Comparative proteome analysis of psychrophilic versus mesophilic bacterial species: Insights into the molecular basis of cold adaptation of proteins". *BMC Genomics*, 2009, vol. 10, pp. 1-10., ISSN 14712164. DOI 10.1186/1471-2164-10-11.

**MICHAUX, Catherine. et al.** "Crystal structure of a cold-adapted class C  $\beta$ -lactamase". *FEBS Journal*, 2008, vol. 275, no 8, pp. 1687-1697., ISSN 1742464X. DOI 10.1111/j.1742-4658.2008.06324.x.

**MINISTERIO DEL AMBIENTE.**, 2012. "Sistema de clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental". . Quito:

**MINISTERIO DEL AMBIENTE** "Actualización del plan de manejo del Parque Nacional Cajas"., 2018, pp. 135.

**MINISTERIO DEL AMBIENTE Y AGUA**, 2006. "PARQUE NACIONAL SANGAY". [en línea]. [Consulta: 9 febrero 2021]. Disponible en: <https://www.ambiente.gob.ec/parque-nacional-sangay/>.

**MINISTERIO DEL AMBIENTE Y DEL AGUA**, 2006a. "PARQUE NACIONAL CAJAS". [en línea]. [Consulta: 9 febrero 2021]. Disponible en: <https://www.ambiente.gob.ec/parque-nacional-cajas/>.

**MINISTERIO DEL AMBIENTE Y DEL AGUA**, 2006b. "PARQUE NACIONAL YACURI". [en línea]. [Consulta: 9 febrero 2021]. Disponible en: <https://www.ambiente.gob.ec/parque-nacional-yacuri/>.

**MIRETE, Salvador. et al.** "Functional metagenomics of extreme environments". *Current Opinion in Biotechnology*, 2016, vol. 38, pp. 143-149., ISSN 18790429. DOI 10.1016/j.copbio.2016.01.017.

**MISHRA, Arti. et al.** "Draft genome sequence of *Zhihengliuella* sp. Strain ISTPL4, a psychrotolerant and halotolerant bacterium isolated from Pangong Lake, India". *Genome Announcements*, 2018, vol. 6, no 5, pp. 1533-1550., ISSN 21698287. DOI 10.1128/genomeA.01533-17.

**MIYAKE, Ryoma. et al.** "Construction of a low-temperature protein expression system using a cold-adapted bacterium, *Shewanella* sp. strain Ac10, as the host". *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, vol. 73, no 15, pp. 4849-4856., ISSN 00992240. DOI 10.1128/AEM.00824-07.

**MONTALVO-JAVÉ, Eduardo Esteban. et al.** "Caracterización bioquímica y niveles de lipoperoxidación en el preacondicionamiento hepático". *Cir*, 2011, vol. 79, pp. 132-140.

**MORE, T.T. et al.** "Extracellular polymeric substances of bacteria and their potential environmental applications". *Journal of Environmental Management* [en línea], 2014, vol. 144, pp. 1-25., ISSN 10958630. DOI 10.1016/j.jenvman.2014.05.010. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jenvman.2014.05.010>.

**MOROZKINA, E.V. et al.** "Extremophilic microorganisms: Biochemical adaptation and biotechnological application (review)". *Applied Biochemistry and Microbiology*, 2010, vol. 46, no 1, pp. 1-14., ISSN 00036838. DOI 10.1134/S0003683810010011.

**MULDREW, Ken. et al.** "Flounder antifreeze peptides increase the efficacy of cryosurgery". *Cryobiology*, 2001, vol. 42, no 3, pp. 182-189., ISSN 00112240. DOI 10.1006/cryo.2001.2321.

**MUÑOZ, Patricio A. et al.** "Structure and application of antifreeze proteins from Antarctic bacteria". *Microbial Cell Factories*, 2017, vol. 16, no 1, pp. 1-13., ISSN 14752859. DOI 10.1186/s12934-017-0737-2.

**MURALIDHARAN, Jayaraman. & JAYACHANDRAN, Seetharaman.** "Physicochemical analyses of the exopolysaccharides produced by a marine biofouling bacterium, *Vibrio alginolyticus*". *Process Biochemistry*, 2003, vol. 38, no 6, pp. 841-847., ISSN 13595113. DOI 10.1016/S0032-9592(02)00021-3.

**MYKYTCZUK, Nadia C.S. et al.** "Bacterial growth at -15 °C; molecular insights from the permafrost bacterium *Planococcus halocryophilus* Or1". *ISME Journal* [en línea], 2013, vol. 7, no 6, pp. 1211-1226., ISSN 17517362. DOI 10.1038/ismej.2013.8. Disponible en: <http://sourceforge.net/>.

**NANDA, Manisha. et al.** "Multimetal tolerance mechanisms in bacteria: The resistance strategies acquired by bacteria that can be exploited to 'clean-up' heavy metal contaminants from water". *Aquatic Toxicology* [en línea], 2019, vol. 212, no April, pp. 1-10., ISSN 18791514. DOI 10.1016/j.aquatox.2019.04.011. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2019.04.011>.

**NIES, Dietrich H. & SILVER, Simon.** "Ion efflux systems involved in bacterial metal resistances". *Journal of Industrial Microbiology*, 1995, vol. 14, no 2, pp. 186-199., ISSN 01694146. DOI 10.1007/BF01569902.

**NIGHTINGALE, Andrea J.** "Triangulation". *International Encyclopedia of Human Geography*, 2020, vol. 13, pp. 477-480., DOI 10.1016/b978-0-08-102295-5.10437-8.

**OCHSENREITHER, Katrin. et al.** "Production strategies and applications of microbial single cell oils". *Frontiers in Microbiology*, 2016, vol. 7, no OCT, ISSN 1664302X. DOI 10.3389/fmicb.2016.01539.

**OLIART-ROS, Rosa María. et al.** "Utilization of microorganisms from extreme environments and their products in biotechnological development". *CienciaUAT* [en línea], 2016, vol. 11, no 1, pp. 79-90., ISSN 2007-7858. Disponible en: [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S2007-78582016000200079&lng=es&nrm=iso&tlng=es%0Ahttp://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S2007-78582016000200079](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2007-78582016000200079&lng=es&nrm=iso&tlng=es%0Ahttp://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2007-78582016000200079).

**ORDÓÑEZ DELGADO, Leonardo.,** 2011a. "Caracterización Biofísica de Los Sistemas Lacustres del Parque Nacional Podocarpus y Parque Nacional Yacuri, Andes Tropicales del Sur del Ecuador". [en línea]. Loja, Ecuador: Ministerio del Ambiente - Regional 7. Disponible en: [https://www.researchgate.net/publication/326978444\\_Caracterizacion\\_biofisica\\_de\\_los\\_sistemas\\_lacustres\\_del\\_Parque\\_Nacional\\_Podocarpus\\_y\\_Parque\\_Nacional\\_Yacuri\\_Andes\\_Tropicales\\_del\\_Sur\\_del\\_Ecuador](https://www.researchgate.net/publication/326978444_Caracterizacion_biofisica_de_los_sistemas_lacustres_del_Parque_Nacional_Podocarpus_y_Parque_Nacional_Yacuri_Andes_Tropicales_del_Sur_del_Ecuador).

**ORDÓÑEZ DELGADO, Leonardo.,** 2011b. "Ficha Informativa de los Humedales de Ramsar (FIR) – Versión 2009-2012". [en línea]. Ecuador: Ministerio del Ambiente. R7. Disponible en: <https://rsis.ramsar.org/RISapp/files/RISrep/EC2086RIS.pdf>.

**ORDÓÑEZ, Omar F. et al.** "Extremophile culture collection from Andean lakes: Extreme pristine environments that host a wide diversity of microorganisms with tolerance to UV radiation". *Microbial Ecology*, 2009, vol. 58, no 3, pp. 461-473., ISSN 00953628. DOI 10.1007/s00248-009-9527-7.

**ORDÓÑEZ, Omar Federico. et al.** "Haloarchaea from the Andean Puna: Biological Role in the Energy Metabolism of Arsenic". *Microbial Ecology* [en línea], 2018, vol. 76, no 3, pp. 695-705., ISSN 00953628. DOI 10.1007/s00248-018-1159-3. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s00248-018-1159-3>.

**ORDÓÑEZ-DELGADO, Leonardo.,** [sin fecha]. "Caracterización Biofísica D E Los Sistemas Lacustres Del Parque Nacional Podocarpus Y Parque Nacional Yacuri, Andes Tropicales Del Sur Del Ecuador". . S.l.:

**OSTERLOO, Mikki M. et al.** "Geologic context of proposed chloride-bearing materials on Mars". *Journal of Geophysical Research E: Planets*, 2010, vol. 115, no 10, pp. 1-29., ISSN 01480227. DOI 10.1029/2010JE003613.

**PANDEY, Neha. et al.** "Optimisation and characterisation of the orange pigment produced by a cold adapted strain of *Penicillium* sp. (GBPI\_P155) isolated from mountain ecosystem". *Mycology* [en línea], 2018, vol. 9, no 2, pp. 81-92., ISSN 21501211. DOI 10.1080/21501203.2017.1423127. Disponible en: <https://www.tandfonline.com/action/journalInformation?journalCode=tmyc20>.

**PANDEY, Siddharth. et al.** "Ladakh: Diverse, high-altitude extreme environments for off-earth analogue and astrobiology research". *International Journal of Astrobiology* [en línea], 2019, no June, ISSN 14753006. DOI 10.1017/S1473550419000119. Disponible en: <https://www.cambridge.org/core/journals/international-journal-of-astrobiology/article/abs/ladakh-diverse-highaltitude-extreme-environments-for-offearth-analogue-and-astrobiology-research/F9FE95516A6B5D650333ABBCCF2F7512>.

**PAREDES, Diana I. et al.** "Comparative void-volume analysis of psychrophilic and mesophilic enzymes: Structural bioinformatics of psychrophilic enzymes reveals sources of core flexibility". *BMC Structural Biology*, 2011, vol. 11, ISSN 14726807. DOI 10.1186/1472-6807-11-42.

**PARRILLI, Ermenegilda. & TUTINO, Maria Luisa.,** "Heterologous Protein Expression in *Pseudoalteromonas haloplanktis* TAC125". *Psychrophiles: From Biodiversity to Biotechnology: Second Edition*. S.l.: s.n., 2017. pp. 514-523. ISBN 978-3-319-57057-0.

**PEDRO MONCAYO GAD MUNICIPAL,** 2017. "Manejo Adaptativo de Riesgos y Vulnerabilidad en la Zona Lacustre de Mojanda". . S.l.:

**PERFUMO, Amedea. et al.** "Going Green and Cold: Biosurfactants from Low-Temperature Environments to Biotechnology Applications". *Trends in Biotechnology* [en línea], 2018, vol. 36, no 3, pp. 277-289., ISSN 18793096. DOI 10.1016/j.tibtech.2017.10.016. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tibtech.2017.10.016>.

**PHILIP, G. & MAZARI, R.K.** "Shrinking lake basins in the proximity of the Indus Suture Zone of northwestern Himalaya: A case study of Tso Kar and Startsapuk Tso, using IRS-1C data". *International Journal of Remote Sensing*, 2000, vol. 21, no 16, pp. 2973-2984., ISSN 13665901. DOI 10.1080/01431160050144901.

**PIETTE, Florence. et al.** "Proteomics of life at low temperatures: Trigger factor is the primary chaperone in the Antarctic bacterium *Pseudoalteromonas haloplanktis* TAC125". *Molecular Microbiology*, 2010, vol. 76, no 1, pp. 120-132., ISSN 13652958. DOI 10.1111/j.1365-2958.2010.07084.x.

**PIETTE, Florence. et al.** "The protein folding challenge in psychrophiles: Facts and current issues". *Environmental Microbiology*, 2011, vol. 13, no 8, pp. 1924-1933., ISSN 14622912. DOI 10.1111/j.1462-2920.2011.02436.x.

**PORTERO, Luciano Raúl. et al.** "Photolyases and Cryptochromes in UV-resistant Bacteria from High-altitude Andean Lakes". *Photochemistry and Photobiology* [en línea], 2019, vol. 95, no 1, pp. 315-330., ISSN 17511097. DOI 10.1111/php.13061. Disponible en: <http://doi.wiley.com/10.1111/php.13061>.

**PRESTON, Louisa J. & DARTNELL, Lewis R.** "Planetary habitability: Lessons learned from terrestrial analogues". *International Journal of Astrobiology* [en línea], 2014, vol. 13, no 1, pp. 81-98., ISSN 14735504. DOI 10.1017/S1473550413000396. Disponible en: <https://doi.org/10.1017/S1473550413000396>.

**RAMLØV, Hans. & JOHNSEN, Johannes L.,** Controlling the Freezing Process with Antifreeze Proteins. Second Edi. S.l.: Elsevier Ltd., 2014. ISBN 9780124114791.

**RASCOVAN, Nicolás. et al.** "Metagenomic study of red biofilms from Diamante Lake reveals ancient arsenic bioenergetics in haloarchaea". *ISME Journal*, 2016, vol. 10, no 2, pp. 299-309., ISSN 17517370. DOI 10.1038/ismej.2015.109.

**RASUK, Maria Cecilia. et al.** "Microbial Characterization of Microbial Ecosystems Associated to Evaporites Domes of Gypsum in Salar de Llamara in Atacama Desert". *Microbial Ecology*, 2014, vol. 68, no 3, pp. 483-494., ISSN 00953628. DOI 10.1007/s00248-014-0431-4.

**RASUK, Maria Cecilia. et al.** "Bacterial Diversity in Microbial Mats and Sediments from the Atacama Desert". *Microbial Ecology*, 2016, vol. 71, no 1, pp. 44-56., ISSN 00953628. DOI 10.1007/s00248-015-0649-9.

**RASUK, María Cecilia. et al.** "UV-Resistant Actinobacteria from High-Altitude Andean Lakes: Isolation, Characterization and Antagonistic Activities". *Photochemistry and Photobiology* [en línea], 2017, vol. 93, no 3, pp. 865-880., ISSN 17511097. DOI 10.1111/php.12759. Disponible en: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/php.12759>.

**RATHOUR, Rashmi. et al.** "A comparative metagenomic study reveals microbial diversity and their role in the biogeochemical cycling of Pangong lake". *Science of the Total Environment*, 2020, vol. 731, ISSN 18791026. DOI 10.1016/j.scitotenv.2020.139074.

**REAL ACADÉMICA DE CIENCIAS EXACTAS FÍSICAS Y NATURALES.,** 2020. "RACEFN Glosario de Geología". *RACEFN* [en línea]. [Consulta: 14 julio 2021]. Disponible en: [https://www.ugr.es/~agcasco/personal/rac\\_geologia/rac.htm#S](https://www.ugr.es/~agcasco/personal/rac_geologia/rac.htm#S).

**REGAND, A. & GOFF, H.D.** "Ice recrystallization inhibition in ice cream as affected by ice structuring proteins from winter wheat grass". *Journal of Dairy Science* [en línea], 2006, vol. 89, no 1, pp. 49-57., ISSN 00220302. DOI 10.3168/jds.S0022-0302(06)72068-9. Disponible en: [http://dx.doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(06\)72068-9](http://dx.doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(06)72068-9).

**RIBERA, Fidel.,** "SALINIDAD Y AGUAS SUBTERRÁNEAS". *HIDROGEOLOGÍA EMERGENTE* [en línea]. 1ra. Barcelona-España: FCIHS, 2016. pp. 14. ISBN ISBN-978-84-921469-2-5. Disponible en: [https://www.researchgate.net/publication/308327108\\_SALINIDAD\\_Y\\_AGUAS\\_SUBTERRA](https://www.researchgate.net/publication/308327108_SALINIDAD_Y_AGUAS_SUBTERRA) NEAS.

**ROTHSCHILD, Lynn. & MANCINELLI, Rocco.** "Life in extreme environments". *NATURE*, 2001, vol. 409, pp. 1092-1101., DOI 10.1038/npg.els.0000391.

**RUIZ-PÉREZ, Carlos A. et al.** "Microbial and functional diversity within the phyllosphere of Espeletia species in an Andean high-mountain ecosystem". *Applied and Environmental Microbiology* [en línea], 2016, vol. 82, no 6, pp. 1807-1817., ISSN 10985336. DOI 10.1128/AEM.02781-15. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1128/AEM.02781-15>.

**SANTOS, Andrés. et al.,** 2015. "Potencial Biotecnológico de Actinobacterias Antárticas". . S.l.: s.n., pp. 14-15.



**SAVVAIDIS, I. et al.** "Bacterial indicators and metal ions in high mountain lake waters". *Microbial Ecology in Health and Disease* [en línea], 2001, vol. 13, no 3, pp. 147-152., ISSN 0891060X. DOI 10.1080/089106001750462696. Disponible en: <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/089106001750462696>.

**SAYED, A.M. et al.** "Extreme environments: microbiology leading to specialized metabolites". *Journal of Applied Microbiology* [en línea], 2020, vol. 128, no 3, pp. 630-657., ISSN 13652672. DOI 10.1111/jam.14386. Disponible en: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/jam.14386>.

**SCHMIDT, T. & SCHLEGEL, H.G.** "Combined nickel-cobalt-cadmium resistance encoded by the ncc locus of *Alcaligenes xylosoxidans* 31A". *Journal of Bacteriology*, 1994, vol. 176, no 22, pp. 7045-7054., ISSN 00219193. DOI 10.1128/jb.176.22.7045-7054.1994.

**SCHULTZ, Júnia. & ROSADO, Alexandre Soares.** "Extreme environments: a source of biosurfactants for biotechnological applications". *Extremophiles* [en línea], 2019, vol. 24, no 2, pp. 189-206., ISSN 14334909. DOI 10.1007/s00792-019-01151-2. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s00792-019-01151-2>.

**SECKBACH, Joseph. et al.**, Polyextremophiles: life under multiple forms of stress. S.l.: s.n. 2014. ISBN 9789400764873.

**SECKBACH, Joseph. & RAMPELOTTO, Pabulo.**, "Polyextremophiles". . S.l.: s.n., 2015. pp. 153-170. ISBN 978-3-11-033506-4.

**SERRANO CAÑADAS, Enrique.** "Periglacialismo y Permafrost". *Polígonos. Revista de Geografía*, 2016, vol. 28, pp. 15., ISSN 1132-1202. DOI 10.18002/pol.v0i28.4283.

**SEUFFERHELD, Manfredo J. et al.** "Role of polyphosphates in microbial adaptation to extreme environments". *Applied and Environmental Microbiology* [en línea], 2008, vol. 74, no 19, pp. 5867-5874., ISSN 00992240. DOI 10.1128/AEM.00501-08. Disponible en: <http://aem.asm.org/>.

**SHEN, Liang. et al.** "Variation with depth of the abundance, diversity and pigmentation of culturable bacteria in a deep ice core from the Yuzhufeng Glacier, Tibetan Plateau". *Extremophiles*, 2018, vol. 22, no 1, pp. 29-38., ISSN 14334909. DOI 10.1007/s00792-017-0973-8.

**SILVA, José.** "Enseñanza Principios prácticos de criocirugía". *Dermatol Rev Mex*, 2013, vol. 57, no 1, pp. 73-77.

**SILVER, Simon. & PHUNG, Le T.** "Bacterial heavy metal resistance". *Annual Review of Microbiology*, 1996, vol. 50, no 1, pp. 753-789., ISSN 0066-4227.

**SINGH, Akhilesh Kumar. et al.** "Biomedical applications of microbially engineered polyhydroxyalkanoates: an insight into recent advances, bottlenecks, and solutions". *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2019, vol. 103, no 5, pp. 2007-2032., ISSN 14320614. DOI 10.1007/s00253-018-09604-y.

**SMITH, Bradley T. & WALKER, Graham C.** "Mutagenesis and more: umuDC and the Escherichia coli SOS response". *Genetics*, 1998, vol. 148, no 4, pp. 1599-1610., ISSN 00166731.

**STEINITZ KANNAN, Miriam.,** 2017. "Lakes of Ecuador: sentinels of Global Climate Change". [en línea]. [Consulta: 6 febrero 2021]. Disponible en: <https://www.yachaytech.edu.ec/evento/the-lakes-of-ecuador-sentinels-of-global-climate-change/>.

**STRITZLER, Margarita. et al.** "Plant growth-promoting bacterium *Pseudomonas fluorescens* FR1 secretes a novel type of extracellular polyhydroxybutyrate polymerase involved in abiotic stress response in plants". *Biotechnology Letters*, 2018, vol. 40, no 9-10, pp. 1419-1423., ISSN 15736776. DOI 10.1007/s10529-018-2576-6.

**SUMMERS, Anne O.** "Organization, expression and evolution of genes for mercury resistance.". *Annu. Rev. Microbiol.*, 1986, vol. 40, pp. 607-634., DOI 10.1146/annurev.mi.40.100186.003135.

**SUN, Yvonne. et al.** "Fatty acids regulate stress resistance and virulence factor production for *Listeria monocytogenes*". *Journal of Bacteriology* [en línea], 2012, vol. 194, no 19, pp. 5274-5284., ISSN 00219193. DOI 10.1128/JB.00045-12. Disponible en: [/pmc/articles/PMC3457240/?report=abstract](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3457240/?report=abstract)  
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3457240/>.

**TANNER, Kristie. et al.** "Bioprospecting challenges in unusual environments". *Microbial Biotechnology*, 2017, vol. 10, no 4, pp. 671-673., ISSN 17517915. DOI 10.1111/1751-7915.12723.

**THIEL, Volker.** "Extreme environments". *Encyclopedia of Earth Sciences Series*, 2011, no 9781402092114, pp. 362-366., ISSN 1871756X. DOI 10.1007/978-1-4020-9212-1\_87.

**TIAN, Yu.** "Behaviour of bacterial extracellular polymeric substances from activated sludge: A review". *International Journal of Environment and Pollution*, 2008, vol. 32, no 1, pp. 78-89., ISSN 09574352. DOI 10.1504/IJEP.2008.016900.

**TITTOR, Anne. et al.** "Negotiating Nature. Imaginaries, Interventions and Resistance". *fiar*, 2016, vol. 9, pp. 94-117., ISSN 1867-1519.

**TOLEDO, Arturo.** "Cristalización de insulina: importancia del semillamiento en la calidad del producto final". *Rev Cubana Enfermer [online]*, 1995, vol. 11, pp. 3-4.

**TONEATTI, Diego M. et al.** "Stratified bacterial diversity along physico-chemical gradients in high-altitude modern stromatolites". *Frontiers in Microbiology*, 2017, vol. 8, no APR, pp. 646., ISSN 1664302X. DOI 10.3389/fmicb.2017.00646.

**TORRES, Oscar Duarte. & VELHO, Lea.** "La bioprospección como un mecanismo de cooperación internacional para fortalecimiento de capacidades en ciencia y tecnología en Colombia". *Ciencia da Informacao*, 2009, vol. 38, no 3, pp. 96-110., ISSN 01001965. DOI 10.1590/S0100-19652009000300007.

**TRIBELLI, Paula M. & LÓPEZ, Nancy I.** "Reporting key features in cold-adapted bacteria". *Life* [en línea], 2018, vol. 8, no 1, pp. 8., ISSN 20751729. DOI 10.3390/life8010008. Disponible en: <http://www.mdpi.com/2075-1729/8/1/8>.

**TROCHIM, William M.K.,** 2020. "Deduction & Induction | Research Methods Knowledge Base". *William M.K. Trochim* [en línea]. [Consulta: 24 enero 2021]. Disponible en: <https://conjointly.com/kb/deduction-and-induction/>.

**VESTER, Jan Kjølhede. et al.** "Improved cultivation and metagenomics as new tools for bioprospecting in cold environments". *Extremophiles* [en línea], 2015, vol. 19, no 1, pp. 17-29., ISSN 14334909. DOI 10.1007/s00792-014-0704-3. Disponible en: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00792-014-0704-3>.

**VILLALOBOS, Alvaro S. et al.** "Systematic affiliation and genome analysis of *subtercola vilae* db165t with particular emphasis on cold adaptation of an isolate from a high-altitude cold volcano lake". *Microorganisms*, 2019, vol. 7, no 4, pp. 1-13., ISSN 20762607. DOI 10.3390/microorganisms7040107.

**WALES, Andrew D. & DAVIES, Robert H.** "Co-selection of resistance to antibiotics, biocides and heavy metals, and its relevance to foodborne pathogens". *Antibiotics*, 2015, vol. 4, no 4, pp. 567-604., ISSN 20796382. DOI 10.3390/antibiotics4040567.

**WEERASOORIYA, M.K.B. & KUMARASINGHE, A.A.N.** "Isolation of alkaline lipase from rubber seed - Partial purification, characterization and its potential applications as a detergent additive". *Indian Journal of Chemical Technology*, 2012, vol. 19, no 4, pp. 244-249., ISSN 0971457X.

**WIJNHOVEN, Fons. & BRINKHUIS, Michel.** "Internet Information Triangulation: Design Theory and Prototype Evaluation". *Journal of the Association for Information Science and Technology*, 2014, vol. 66, no 4, pp. 684-701., DOI 10.1002/asi.23203.

**XIAO, Nan. et al.** "Comparison of functional properties of two fungal antifreeze proteins from *Antarctomyces psychrotrophicus* and *Typhula ishikariensis*". *FEBS Journal*, 2010, vol. 277, no 2, pp. 394-403., ISSN 1742464X. DOI 10.1111/j.1742-4658.2009.07490.x.

**YUSOF, Nur Athirah. et al.** "Thermotolerance and molecular chaperone function of an SGT1-like protein from the psychrophilic yeast, *Glaciozyma antarctica*". *Cell Stress and Chaperones* [en línea], 2016, vol. 21, no 4, pp. 707-715., ISSN 14661268. DOI 10.1007/s12192-016-0696-2. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1007/s12192-016-0696-2>.

**ZANNIER, Federico. et al.** "Polyextremophilic Bacteria from High Altitude Andean Lakes: Arsenic Resistance Profiles and Biofilm Production". *BioMed Research International* [en línea], 2019, vol. 2019, ISSN 23146141. DOI 10.1155/2019/1231975. Disponible en: <https://doi.org/10.1155/2019/1231975>.

**ZENOFF, Veronica Fernández. et al.** "Diverse UV-B resistance of culturable bacterial community from high-altitude wetland water". *Current Microbiology*, 2006, vol. 52, no 5, pp. 359-362., ISSN 03438651. DOI 10.1007/s00284-005-0241-5.

**ZHENG, Yang. et al.** "Engineering biosynthesis of polyhydroxyalkanoates (PHA) for diversity and cost reduction". *Metabolic Engineering* [en línea], 2020, vol. 58, no July 2019, pp. 82-93., ISSN 10967184. DOI 10.1016/j.ymben.2019.07.004. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.ymben.2019.07.004>.

## ANEXOS

### ANEXO A: OPERACIONALIZACIÓN DE LOS OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL	OBJETIVOS ESPECÍFICOS	CONCEPTO	INDICADOR	INSTRUMENTO
<p>Describir bacterias poliextremófilas en lagunas de alta montaña y su potencial de bioprospección.</p>	<p>1. Determinar las condiciones ambientales de los sistemas lacustres de alta montaña.</p>	<p>1. Características propias del ecosistema incluyendo cambios extremos de temperatura diaria, balance hídrico negativo, amplia gama de rangos de salinidad, ciclos frecuentes de congelación-descongelación, radiaciones UV-C, baja disponibilidad de nutrientes y estrés oxidativo.</p>	<p>Artículos científicos con indexación SJR máximo con 10 años de antigüedad relacionados con lagos de gran altitud</p>	<p>Revistas científicas</p>
	<p>2. Describir las estrategias de adaptación de bacterias a las presiones selectivas en ecosistemas altoandinos.</p>	<p>2. Mecanismos de supervivencia bacteriana como adaptación de membranas celulares, producción de solutos compatibles y enzimas, chaperonas de proteínas y ARN/ADN, estrategias de reprogramación metabólica, radiorresistencia y resistencia a metales pesados y antibióticos.</p>	<p>Artículos científicos con indexación SJR máximo con 10 años de antigüedad enfocados en mecanismos de adaptación bacteriana a condiciones extremas</p>	<p>Revistas científicas</p>
	<p>3. Proporcionar información sobre la capacidad de bacterias extremófilas en lagunas de gran altitud para la síntesis de recursos de valor social e industrial.</p>	<p>3. Las características de adaptación, la abundancia y la diversidad microbiológica apuntan al potencial bacteriano como fuente de nuevas biomoléculas y compuestos de interés aplicado; una mayor bioprospección de estos organismos y sus entornos debería conducir a una mejor valorización de su potencial comercial (Collins y Margesin, 2019, pp.2857–2871).</p>	<p>Artículos científicos con indexación SJR máximo con 10 años de antigüedad vinculados a la aplicación industrial de bacterias extremófilas</p>	<p>Revistas científicas</p>

**Realizado por:** Jiménez Tapia, Evelyn, 2021.

**ANEXO B: PERFILES DE RESISTENCIA A LOS ANTIBIÓTICOS IN VITRO DE CEPAS BACTERIANAS AISLADAS DE HAAL DE ARGENTINA**

Afiliación filogenética	Pariente más cercano identificado	% de Identidad	Color	Resistencia a los antibióticos	Resistencia al número de ATBs
<b>L. Negra</b>					
<i>Actinobacteria</i>					
Ni2	<i>Dietzia</i> sp. AM711580	99	Salmon/ naranja	Ctx, Caz, Men, Fep, Cet, Col	6
<i>Firmicutes</i>					
Ni4	<i>Bacillaceae</i> AM711582	99	Blanco	Ams, Ctx, Caz, Fep, Col	5
Ni6	<i>Exiguobacterium</i> sp. AM711583	99	Transparente	Ams, Ctx, Imp, Caz, Men, Taz, Fep, Cet, Col, Ery, Tet	11
Ni14	<i>Bacillus pumillus</i> AM712182	99	Blanco	Caz, Cet, Col	3
Ni17	<i>Bacillus thuringiensis</i> AM712183	100	Rosa	Ams, Ctx, Tms, Caz, Fep, Cef, Cmp, Col	8
Ni19	<i>Bacillus thuringiensis</i> AM712184	98	Naranja	Ams, Tms, Imp, Caz, Men, Cip, Taz, Fep, Cef, Akn, Cmp, Col	12
<i>Alfa Proteobacteria</i>					
Ni3	<i>Sphingomonas</i> sp. AM711581	99	Amarillo	Cip, Cef, Col, Ery, Tet	5
Ni9	<i>Sphingomonas</i> sp. AM711585	99	Amarillo oscuro	Men, Cip, Col	3
Ni13	<i>Caulobacter</i> sp. AM712181	82	Amarillo/ beige	Tms, Caz, Cip, Col	4
<i>Beta Proteobacteria</i>					
Ni12	<i>Burkholderia cepacia</i> AM711586	99	Transparente/ amarillo	Ams, Ctx, Men, Cef, Col, Tet	6
<i>Gamma Proteobacteria</i>					
Ni7	<i>Stenotrophomonas maltophilia</i> AM711584	99	Naranja	Ams, Ctx, Imp, Caz, Men, Taz, Fep, Cet, Col, Tet, Ery, Amp	12
<b>L. Aparejos</b>					
<i>Firmicutes</i>					
Api4	<i>Bacillus cereus</i> AM711589	99	Blanco	Ams, Ctx, Tms, Imp, Caz, Fep, Cef, Col, Amp	9
Api7	<i>Bacillus cereus</i> AM711591	99	Blanco	Caz, Men, Cip, Col, Cmp, Amp	6
<i>Alfa Proteobacteria</i>					
Api5	<i>Sphingomonas</i> sp. AM711590	99	Amarillo oscuro	Ams, Ctx, Tms, Caz, Taz, Fep, Cef, Col	8
<i>Beta Proteobacteria</i>					
Api8	<i>Burkholderia</i> sp. AM711592	99	Amarillo	Gen, Men, Cet, Col, Amp	5
<i>Gamma Proteobacteria</i>					
Api1	<i>Pseudomonas plecoglossicida</i> AM711587	99	Naranja	Ams, Men, Cef, Cmp, Col, Ery, Tet, Amp	8
Api3	<i>Pseudomonas plecoglossicida</i> AM711588	99	Transparente/ naranja claro	Ams, Ctx, Tms, Men, Cet, Cmp, Col, Amp, Ery	9
Api17	<i>Pseudomonas plecoglossicida</i> AM711596	99	Blanco	Cmp, Col	2

<b>L. Azul</b>						
<b>Actinobacteria</b>						
A5	<i>Nocardia</i> sp. DQ112024	99	Rojo claro	Ery, Clm, Azm Rox, Amp	5	
A1	<i>Micrococcus</i> sp. AM403127	98	Amarillo	Ery, Clm, Azm Rox, Sm, Km, Gen Amp, Cmp	9	
<b>Firmicutes</b>						
A3	<i>Staphylococcus</i> <i>saprophyticus</i> DQ112023	97	Naranja	Ery, Clm, Azm Rox, Sm, Gen, Amp	7	
A4	<i>Bacillus pumilus</i> DQ217665	99	Blanco	Ery, Clm, Azm Rox, Sm, Amp	6	
<b>Gamma Proteobacteria</b>						
A2	<i>Acinetobacter</i> <i>johnsonii</i> AY963294	99	Blanco	Ery, Clm, Azm Rox, Sm, Km, Amp	7	
<b>L. Vilama</b>						
<b>Actinobacteria</b>						
V2	<i>Rhodococcus</i> <i>eritropolis</i> AM236137	97	Blanco	Ery, Clm, Azm Rox, Sm, Amp Ams	7	
V5	<i>Brachybacterium</i> sp. AM236138	97	Blanco	Ery, Clm, Azm Rox, Km, Amp Ams	7	
V7	<i>Micrococcus</i> sp. AM403126	98	Amarillo	Ery, Clm, Azm Rox, Sm, Km, Amp Tet, Cmp	9	
<b>Firmicutes</b>						
V3	<i>Bacillus vallesmortis</i> AM235882	100	Naranja claro	Ery, Clm, Azm Rox, Amp, Tet, Cmp	7	
V8	<i>Bacillus vallesmortis</i> AM235883	100	Naranja claro	Ery, Clm, Azm Rox, Tet, Cmp	6	
V29	<i>Staphylococcus</i> <i>xilosus</i> AM882700	98	Naranja	Caz	1	
<b>Alpha Proteobacteria</b>						
V28	<i>Rhodopseudomonas</i> sp. AM882698	98	Transparente	Ams, Tms, Gen Caz, Akn, Mem Cip, Taz, Fep	9	
<b>Gamma Proteobacteria</b>						
V1	<i>Pseudomonas</i> sp. AM403128 V4	98	Crema	Ery, Clm, Azm Rox, Sm, Amp Ams, Cmp	8	
V4	<i>Enterobacter</i> sp. AM403125	98	Crema	Ery, Clm, Azm, Rox, Sm, Km, Amp Ams, Tet, Cmp	10	

Fuente: Adaptado de Dib et al., 2009, pp.66–76.

**ANEXO C: ÁREAS DE OPORTUNIDAD DE BACTERIAS DE ALTA MONTAÑA PARA EL DESARROLLO DE APLICACIONES BIOTECNOLÓGICAS**



Realizado por: Jiménez, Evelyn, 2021.





*ESCUELA SUPERIOR POLITÉCNICA DE CHIMBORAZO*

*DIRECCIÓN DE BIBLIOTECAS Y RECURSOS DEL APRENDIZAJE  
UNIDAD DE PROCESOS TÉCNICOS Y ANÁLISIS BIBLIOGRÁFICO Y DOCUMENTAL*

*REVISIÓN DE NORMAS TÉCNICAS, RESUMEN Y BIBLIOGRAFÍA*

*Fecha de entrega: 14 / 09 / 2021*

<b>INFORMACIÓN DEL AUTOR/A (S)</b>
<b>Nombres – Apellidos:</b> <i>Evelyn Monserrath Jiménez Tapia</i>
<b>INFORMACIÓN INSTITUCIONAL</b>
<b>Facultad:</b> <i>Ciencias</i>
<b>Carrera:</b> <i>Ingeniería en Biotecnología Ambiental</i>
<b>Título a optar:</b> <i>Ingeniera en Biotecnología Ambiental</i>
<b>f. Analista de Biblioteca responsable:</b> <i>Ing. Leonardo Medina Ñuste MSc.</i>

**LEONARDO FABIO  
MEDINA NUSTE**

Firmado digitalmente por LEONARDO FABIO MEDINA NUSTE  
Nombre de reconocimiento (DN): c=EC, o=BANCO CENTRAL DEL ECUADOR, ou=ENTIDAD DE CERTIFICACION DE INFORMACION-ECIBCE, l=QUITO, serialNumber=0000621485, cn=LEONARDO FABIO MEDINA NUSTE  
Fecha: 2021.09.14 12:00:35 -05'00'



*1760-DBRA-UTP-2021*