



Taxonomía y sistemática

Diversidad algal de un ambiente extremo: el manantial geotermal Los Hervideros, México

Algal diversity from extreme environment: the geothermal spring Los Hervideros, Mexico

Óscar López-Sandoval^a, Gustavo Montejano^{a,*}, Javier Carmona^b,
Enrique Cantoral^c e Itzel Becerra-Absalón^a

^a Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Universidad 3000, Circuito Exterior s/n, 04510, México, D.F., México

^b Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Universidad 3000, Circuito Exterior s/n, 04510, México, D.F., México

^c Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Boulevard Juriquilla Núm. 3001, 76230, Juriquilla, Querétaro, México

Recibido el 29 de octubre de 2014; aceptado el 8 de septiembre de 2015

Disponible en Internet el 13 de febrero de 2016

Resumen

El presente trabajo describe la diversidad algal del manantial geotermal Los Hervideros, Michoacán, México, así como su distribución en relación con el gradiente de temperatura. Este manantial forma parte del sistema hidrotermal Los Azufres, localizado en el mismo estado, el cual es afectado por la actividad volcánica de la Faja Neovolcánica Transmexicana. La identificación de las especies fue morfológica y se midieron parámetros fisicoquímicos como la temperatura, la conductividad específica y el pH. La temperatura del agua osciló entre los 22.2 y 85.2 °C, presentó una conductividad específica de 3,400 a 4,430 $\mu\text{S cm}^{-1}$ y un pH de 7.5 a 8.0. Las especies que dominaron los crecimientos fueron de la clase Cyanophyceae, con los géneros: *Arthrospira* sp., *Synechococcus* sp. y *Synechocystis* sp. en temperaturas de 22 a 76 °C. En cuanto a las especies de Bacillariophyceae, se registraron: *Achnanthes exiguum*, *Halamphora veneta*, *Anomoeoneis costata*, *Diploneis elliptica* y *Pinnularia viridis* en temperaturas de 22 a 55 °C. También se registró una especie de la clase Chlorophyceae, *Oedogonium* sp., en temperaturas de 30 a 35 °C. Este manantial se caracteriza por presentar cambios drásticos de temperatura en trayectos cortos, que pueden ser de menos de 1 m, lo cual se observó reflejado en una distribución heterogénea de las especies algales.

Derechos Reservados © 2016 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de la Licencia Creative Commons CC BY-NC-ND 4.0.

Palabras clave: Bacillariophyceae; Chlorophyceae; Cyanophyceae; Gradiente; Temperatura; Tolerancia; Hidrotermal

Abstract

In this work we describe the algal diversity, which is in Los Hervideros geothermal spring, in Michoacán, Mexico, and its spatial distribution related with the thermal gradient. This spring forms a part of Los Azufres system, which is affected by volcanic activity from the Transversal Neovolcanic Belt. The species identification was morphological and physical and chemical parameters were measured as temperature, specific conductivity and pH. The temperature recorded was between 22.2 to 85.2 °C. The specific conductivity is as high as 3,400 to 4,430 $\mu\text{S cm}^{-1}$, while the pH is 7.5 to 8.0. The growth were dominated by the next Cyanophyceae species: *Arthrospira* sp., *Synechococcus* sp. and *Synechocystis* sp. in temperatures from 22 to 76 °C, respectively. As far as the Bacillariophyceae, we registered: *Achnanthes exiguum*, *Halamphora veneta*, *Anomoeoneis costata*, *Diploneis elliptica* and *Pinnularia viridis* in temperatures from 22 to 55 °C. We also registered one Chlorophyceae species, *Oedogonium* sp. (30 to 35 °C). This spring is characterized by the presence of great changes of temperate in a few centimeters, which is reflected in a heterogeneous distribution of the algal species.

All Rights Reserved © 2016 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. This is an open access item distributed under the Creative Commons CC License BY-NC-ND 4.0.

Keywords: Bacillariophyceae; Chlorophyceae; Cyanophyceae; Gradient; Temperature; Tolerance; Hydrothermal

* Autor para correspondencia.

Correo electrónico: gmz@ciencias.unam.mx (G. Montejano).

La revisión por pares es responsabilidad de la Universidad Nacional Autónoma de México.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2016.01.004>

1870-3453/Derechos Reservados © 2016 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de la Licencia Creative Commons CC BY-NC-ND 4.0.

Introducción

Los manantiales geotermales son aquellos cuya temperatura del agua se incrementa como consecuencia de la actividad geológica de la zona. Son ecosistemas peculiares en los que el factor limitante principal para la vida es la temperatura (Pantoja-Alor y Gómez-Caballero, 2000, 2004). Otras características como el pH o la salinidad pueden asociarse con esta para presentar situaciones aún más extremas. En manantiales geotermales con pH neutro y con salinidades moderadas podemos encontrar una amplia gama de manifestaciones de vida en un amplio intervalo de temperaturas. Los ambientes con temperaturas muy altas son escasos en la superficie de la Tierra y el gradiente térmico en todos ellos es muy amplio, de modo que la temperatura, a partir del punto donde emana el agua, decae rápidamente, por lo que los espacios colonizables con alta temperatura son reducidos (Margalef, 1983).

La temperatura es un factor ambiental muy importante que puede afectar considerablemente al desarrollo de los organismos, ya sea acelerando las reacciones metabólicas o haciendo que las proteínas, ácidos nucleicos y otros componentes celulares sufran daño y se inactiven irreversiblemente (Brock, 1978; Madigan, Martinko y Parker, 2001). En temperaturas entre los 20 y 30 °C se presenta la mayor diversidad de especies acuáticas y esta disminuye drásticamente después de los 40 °C. Arriba de los 60 °C solo se presentan organismos procariotas, y el único grupo que puede llevar a cabo la fotosíntesis oxigénica en estas condiciones son las Cyanophyceae (Lengeler, Drews y Schlegel, 1999).

Los organismos que resisten las temperaturas más altas son bacterias y arqueas; las bacterias han sido encontradas vivas y funcionales en aguas termales de 90 a 91 °C en Yellowstone, Estados Unidos de América; de 97 a 98 °C en Islandia y de 99.5 a 100.8 °C en Nueva Zelanda (Margalef, 1983); mientras que se han encontrado arqueas en temperaturas hasta de 113 °C (Madigan et al., 2001). Mann y Schlichting (1967) encontraron crecimientos óptimos de especies de cianobacterias en el rango de 60 a 77 °C, pero además registraron 2 especies *Phormidium bijahensis* Copeland —actualmente *Leptolyngbya bijahensis* (Copeland) Anagnostidis— y *Synechococcus elongatus* var. *amphigranulatus* Copeland —sinónimo de *Synechococcus bigranulatus* Skuja— a 86.6 °C, que sería hasta ahora el mayor registro de temperatura para este grupo.

Los organismos eucariotas no resisten temperaturas muy altas y Brock (1978) considera que el límite máximo para estos organismos oscila alrededor de los 60 °C, siendo los hongos los que mayor temperatura toleran. Margalef (1983) menciona que el límite máximo para las algas eucariontes se considera alrededor de los 40 °C, aunque existen especies que superan esta temperatura. Tal es el caso de la rodofita, *Cyanidium caldarium* (Tilden) Geitler, que se presenta entre los 56 y 60 °C en condiciones ácidas (Brock, 1978; Tamsey y Brock, 1972). Brock (1978) considera que las diatomeas pueden presentarse hasta los 44 °C. Existen algunos registros de diatomeas a 48 °C y hasta los 70 °C, mientras que algunas especies de clorofitas de los géneros *Oedogonium*, *Mougeotia*, *Spirogyra*, *Ulothrix*, *Closterium*

y *Cosmarium* se han registrado entre los 41 y 48 °C, lo cual contrasta con los límites reconocidos por Bilgrami, Munshi, Yadava y Bhowmick, (1985); Brock (1978); Mann y Schlichting, (1967).

En México existe un elevado número de zonas geotérmicas que están relacionadas con una gran actividad volcánica (Ferrusquía-Villafranca, 1998). Algunos de estos manantiales han sido estudiados por la importancia de los procesos geotérmicos y su posibilidad de empleo en la generación de electricidad. Sin embargo, el conocimiento de la biota que habita en estos ambientes es escaso. Específicamente de Michoacán, se han llevado a cabo estudios geotérmicos y geoquímicos en varias regiones, dentro de las cuales se encuentra el manantial Los Hervideros, localidad del presente estudio. Este manantial, cuando emerge a la superficie, forma una corriente que presenta un gradiente de temperatura muy marcado que se forma por la presencia de 2 sistemas acuáticos diferentes y que confluyen sus aguas. De uno de ellos emana agua fría, aproximadamente a 20 °C, y el otro es propiamente termal, en donde el agua brota a más de 90 °C (Tovar-Aguado y García-Estrada, 1991). Debido a las características ambientales propias del manantial Los Hervideros, en este trabajo se presenta un análisis de la diversidad taxonómica de las algas, tomando en cuenta el gradiente de temperatura, que nos permitió identificar y establecer intervalos de tolerancia a la temperatura para las especies observadas, para lo cual tomamos en cuenta la propuesta de Jemba (2004), que clasifica a los microorganismos basándose en el intervalo de temperatura que pueden tolerar como: psicrófilos (–7 a 18 °C), mesófilos (9 a 48 °C), termófilos (39 a 73 °C) y extremófilos (65 a 110 °C).

Materiales y métodos

El manantial Los Hervideros se ubica al suroeste del poblado de Araró, Michoacán. Se localiza en los 19°53'N, 100°48'O, a 1,879 m sobre el nivel del mar. El tipo de vegetación presente es bosque espinoso, y el clima es seco o estepario con régimen de lluvias en verano (BSw); cuenta con una precipitación promedio anual de 780.2 mm y una temperatura ambiental promedio anual de 18.6 °C (Inegi, 2009; fig. 1). El manantial está formado por agua termal a una temperatura de hasta 92 °C y un manto freático somero (1 m) de agua fría, aproximadamente a 20 °C, que se puede llegar a mezclar con el agua termal. Encima del nivel freático existe una capa arcillosa formada por depósitos lacustres que actúan como capa sello, lo que hace que el termalismo se manifieste solo en donde existe la rotura de la capa (Tovar-Aguado y García-Estrada, 1991), por tanto, el agua brota a la superficie en forma de pozos calientes con poco gasto —en un promedio de 10 a 20 l min⁻¹— y temperatura de 92 a 22 °C, formando una corriente con un gradiente de temperatura muy marcado.

Este manantial es salino, los aniones principales son los cloruros y bicarbonatos, los cuales presentan los siguientes valores: Cl⁻ = 1,290.2 ppm, HCO₃⁻ = 158.5 ppm, SO₄⁻ = 153.6 ppm y NO₃⁻ = 0.2 ppm; mientras que los principales cationes son: Na⁺ = 756.5 ppm, K⁺ = 60.6 ppm, Ca⁺ = 32.6 ppm y Mg⁺ = 0.5 ppm (Ramírez-Domínguez, Verma, Nieva, Quijano



Se llevaron a cabo 2 recolectas, en abril de 2004 y en enero de 2005. Se determinó el máximo de temperatura del agua midiéndola en los puntos de emanación termal. Se tomaron muestras de los crecimientos algales visibles de la localidad. Se recolectaron un total de 13 muestras. En cada uno de los puntos de muestreo se registró la temperatura, el pH y la conductividad específica con un medidor de conductividad marca Conductronic PC-18 (Puebla, México). La temperatura también se midió empleando un termómetro de mercurio (-10 a 110 °C). Las muestras se transportaron al laboratorio en frío (4 °C) para observar el material *in vivo* y observar características como coloración y movimiento de las algas. En el laboratorio las muestras fueron fijadas con formalina al 4%. La limpieza de diatomeas para su identificación se llevó a cabo con la técnica de oxidación ácida (St. Clair y Rushforth, 1976) y, posteriormente, las frústulas fueron montadas con resina Naphrax®. Para la observación de las muestras se utilizó un microscopio óptico Olympus BX51 (Tokio, Japón) y la toma de fotografías se hizo con una cámara digital Olympus DP12 (Tokio, Japón). La identificación de las especies se llevó a cabo con los siguientes esquemas taxonómicos: Germain (1981) y Krammer y Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991) para Bacillariophyceae; Komárek (2013) y Komárek y Anagnostidis (1998, 2005) para Cyanophyceae, y Mroczinska (1985) para Chlorophyceae.

Resultados

El manantial estudiado presentó variaciones importantes en la temperatura del agua por el decaimiento al alejarse de la fuente y por la mezcla con agua fría. Se registraron temperaturas desde los 92 °C en los puntos de emanación del manantial y disminuyeron hasta los 22 °C. Se observó una variación significativa de la temperatura en menos de 1 m desde el inicio de la corriente. Debido a que la emanación de agua caliente se presenta en diferentes puntos, no se registró un gradiente lineal, sino más bien un mosaico de temperaturas. El pH del agua fue circumneutral a ligeramente alcalino (7.5-8) y con una elevada conductividad específica (3,400 a 4,430 $\mu\text{S cm}^{-1}$), lo que concuerda con la dominancia de cloruros y carbonatos previamente registrados (Ramírez-Domínguez et al., 1988).

Se identificaron un total de 34 especies, de las cuales 21 (63%) pertenecen a la clase Bacillariophyceae, 12 (34%) a la clase Cyanophyceae y 1 (3%) a la clase Chlorophyceae (tabla 1). Cuatro de ellas representan nuevos registros para nuestro país: *Chroococcus thermalis*, *Mastigocladus laminosus*, *S. bigranulatus* y *Luticola mutica*. A continuación se presentan sus descripciones.

Chroococcus thermalis (*Figura 2E*)

Sinónimo: *Chroococcus turgidus* var. *thermalis* (Meneghini) Rabenhorst ex Hansgirg, 1932. (fig. 2).

Se observan colonias formadas por pocas células (2 a 4 células), encerradas en un mucílago hialino de 2 a 4 μm de

Tabla 1

Listado florístico y presencia en relación con la temperatura.

Clase/Especie	Temperatura (°C)										Clas. ^a
	22.2	30.4	35.5	47	54.7	58	61	70.8	73	76	
Cyanophyceae											
<i>Arthrospira</i> sp. (fig. 2A)	x				x	x	x			x	T-E
<i>Chroococcus thermalis</i> (Meneghini) Nägeli (fig. 2E)	x										M
<i>Chroococcus</i> sp. (fig. 2F)	x										M
<i>Leptolyngbya</i> sp. (fig. 2B)	x				x	x	x	x	x	x	T-E
<i>Mastigocladus laminosus</i> Frémy (fig. 2I)					x						T
<i>Nostoc</i> sp. (fig. 2H)	x		x								M
<i>Phormidium</i> sp. (fig. 2G)	x										M
<i>Pseudoanabaena thermalis</i>	x			x	x		x	x	x	x	T-E
<i>Anagnostidis</i> (fig. 2K)											
<i>Pseudoanabaena</i> sp. (fig. 2J)					x				x		T
<i>Synechococcus bigranulatus</i> Skuja (fig. 2C)				x	x					x	T-E
<i>Synechococcus</i> sp. (fig. 2L)				x	x						T
<i>Synechocystis</i> sp. (fig. 2D)	x			x	x	x	x	x	x	x	T-E
Chlorophyceae											
<i>Oedogonium</i> sp. (figs. 3A, B, C)		x	x								M
Bacillariophyceae											
<i>Achnantheidium exiguum</i> (Grunow) D. B. Czarnecki (fig. 3L)	x	x		x							M-T
<i>Anomoeoneis costata</i> (Kützing) Hustedt (fig. 3H)		x		x							M-T
<i>Caloneis silicula</i> (Ehrenberg) Cleve (fig. 3I)				x							T
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg (fig. 4A)		x		x							M-T
<i>Denticula thermalis</i> Kützing (fig. 4B)				x							T
<i>Diploneis elliptica</i> (Kützing) Cleve (fig. 3E)		x		x							M-T
<i>Epithemia turgida</i> (Ehrenberg) Kützing (fig. 3J)				x							T
<i>Gomphonema gracile</i> Ehrenberg (fig. 4C)				x							T
<i>Halamphora veneta</i> (Kützing) Levkov (fig. 3D)				x							T
<i>Luticola mutica</i> (Kützing) D. G. Mann (fig. 3F)				x							T
<i>Navicula cincta</i> (Ehrenberg) Ralfs (fig. 4D)	x	x		x							M-T
<i>Nitzschia amphibia</i> Grunow (fig. 4G)	x			x							M-T
<i>Nitzschia</i> aff. <i>clausii</i> Hantzsch (fig. 3G)				x							T
<i>Nitzschia</i> sp. (fig. 4I)				x							T
<i>Pinnularia jocolata</i> (Manguin) K. Krammer (fig. 4K)				x							T
<i>Pinnularia viridis</i> (Nitzsch) Ehrenberg (fig. 4J)		x		x							T
<i>Pinnularia</i> sp. (fig. 3K)				x							T
<i>Rhopalodia gibberula</i> (Ehrenberg) O. Müller (fig. 4L)	x	x		x							M-T
<i>Tryblionella</i> aff. <i>calida</i> (Grunow) D. G. Mann (fig. 4E)				x							T
<i>Tryblionella granulata</i> (Grunow) D. G. Mann (fig. 4F)				x							T

M: mesófilo; T: termófilo; E: extremófilo.

^a Fuente: clasificación de Jemba (2004) por sus intervalos de tolerancia a la temperatura.

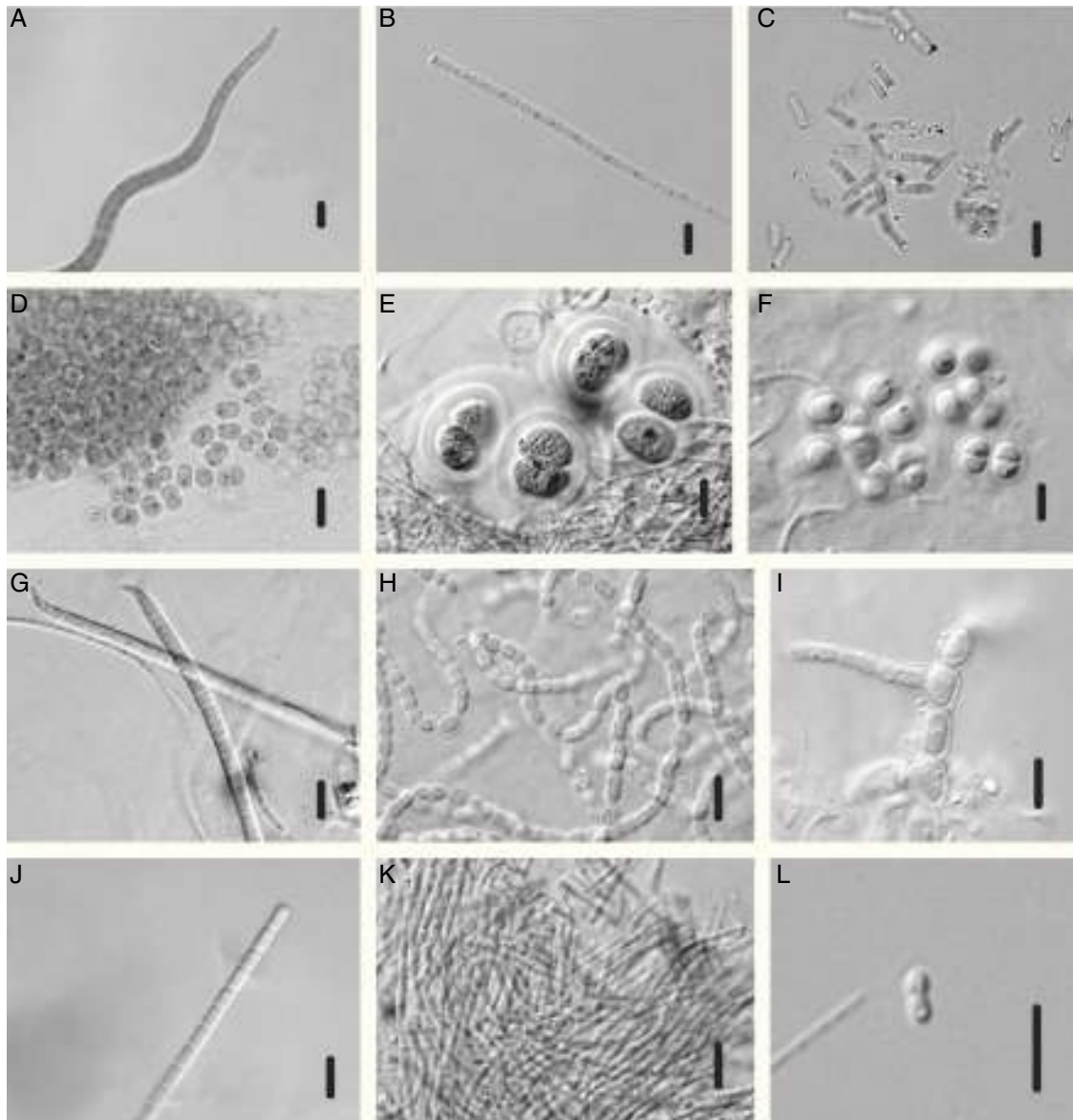


Figura 2. Especies de Cyanophyceae identificadas en el manantial Los Hervideros: A) *Arthrospira* sp.; B) *Leptolyngbya* sp.; C) *Synechococcus bigranulatus*; D) *Synechocystis* sp.; E) *Chroococcus thermalis*; F) *Chroococcus* sp.; G) *Phormidium* sp.; H) *Nostoc* sp.; I) *Mastigocladus laminosus*; J) *Pseudoanabaena* sp.; K) *Pseudoanabaena thermalis*; L) *Synechococcus* sp. Escala de la barra: 6 μm para figuras A-K; 7 μm para figura L.

espesor, homogéneo; cuando hay más de 2 células se ve laminado, que adquiere la forma de las células; en ocasiones no es visible. Generalmente mezcladas con otras especies, raramente se encuentran solitarias. Las células son de color verde azul brillante, a veces ligeramente opacas, con contenido granular, de 11 a 16 μm de diámetro y de 5 a 14 μm de largo.

Comentarios taxonómicos y ecológicos

Esta especie es conocida de Europa, Japón y Norteamérica en temperaturas de hasta 45 °C.

Mastigocladus laminosus (Figura 2I)

Presentan filamentos densamente entremezclados, de color azul verde, de 4-8 μm de ancho, con una vaina fina y con

ramificaciones verdaderas, tipo T o V. Las ramas son más delgadas que el filamento principal, en ocasiones atenuadas. Los tricomas son cilíndricos, divaricados en ángulo recto y constreñidos en las partes viejas, pero no en las ramas. Se observan células en forma de barril en el filamento principal, cilíndricas en las ramas y frecuentemente más largas que anchas, y heterocitos intercalares, esféricos, elipsoidales o cilíndricos de hasta 6.5 μm de ancho y de hasta 9 μm de diámetro.

Comentarios taxonómicos y ecológicos

Considerado como cosmopolita, registrado en manantiales termales de diferentes partes del mundo, generalmente entre 37-55 °C.

Synechococcus bigranulatus Skuja, 1933 (Figura 2C)

Sinónimos: *S. elongatus* f. *thermalis* Geitler, 1932; *S. elongatus* var. *amphigranulatus* Copeland, 1936; *S. elongatus* var. *vestitus* Copeland, 1936. *S. elongatus* f. *indefinitus* Emoto et Hirose, 1942; *Synechococcus amphigranulatus* (Copeland) Yoned, 1943.

Se observan células solitarias o en grupos de 2 después de la división celular, cilíndricas con los extremos redondeados, rectas o ligeramente curvadas, de color azul verde o verde oliva; presentan gránulos en los extremos de la célula. El contenido celular es homogéneo, de 2 a 3 µm de ancho y de 4 a 8 µm de largo.

Comentarios taxonómicos y ecológicos

El género *Synechococcus* incluye especies con una amplia variedad de formas y requerimientos ecológicos, por lo que seguramente es heterogéneo. Por una parte, incluye formas con adaptaciones a la vida a altas temperaturas y, por otra, formas que habitan otros tipos de ambientes especializados, como el planctónico marino. Copeland (1936) describió varias especies y variedades de Yellowstone, que incluyen *Synechococcus lividus* y sus variedades, *Synechococcus vulcanus* y sus variedades, así como *Synechococcus elongatus* y sus variedades (*S. elongatus* var. *amphigranulatus* es sinónimo de *S. bigranulatus*). La delimitación de especies es problemática, pues está basada en el tamaño, forma, curvatura y presencia de gránulos y su posición. Varias de estas características son muy variables y dependen de las condiciones ambientales. Recientemente fue propuesto por Katoh, Itoh, Shen e Ikeuchi (2001) el género *Thermosynechococcus* con 2 especies, *Thermosynechococcus elongatus* y *Thermosynechococcus vulcanus*, tradicionalmente ubicadas en el género *Synechococcus*. Sin embargo, este género no se reconoce como un taxón válido, pues su diagnóstico no ha sido publicado.

Luticola mutica (Kützing) D.G. Mann (Figura 3F)

Sinónimo: *Navicula mutica* Kützing. (fig. 3).

Los ejemplares pequeños de esta especie presentan frústulos de forma romboidal; los miembros más grandes presentan formas capitadas y los de tamaño intermedio se encuentran entre estas formas de frústulos. Presentan frústulos lanceolados, que tienen una longitud de 11 a 20 µm y 5 a 7 µm de ancho; el número de estrías en 10 µm va de 16 a 25 y son un poco radiadas. Las estrías se interrumpen en la parte central, donde queda un rectángulo vacío y solo se puede apreciar un estigma ubicado en la posición centrolateral.

Comentarios taxonómicos y ecológicos

Anteriormente fue conocida como *N. mutica* Kützing, hoy día este es un sinónimo; se ha observado en ambientes húmedos, subaéreos, entre musgos y salobres, y en pH alrededor de 7. Es una especie de ambientes continentales y cosmopolita. Se presentaron diferentes tipos de crecimientos algales, siendo los más conspicuos los tapetes microbianos con diferentes coloraciones. Estos estuvieron constituidos principalmente por cianofitas

como *Arthrospira* sp. (fig. 2A), *Leptolyngbya* sp. (fig. 2B), *S. bigranulatus* (fig. 2C) y *Synechocystis* sp. (fig. 2D).

El grupo que presentó la mayor tolerancia a elevadas temperaturas fue el de las cianobacterias, seguido por las diatomeas y, por último, la única especie de clorofita. Varias especies de cianobacterias se presentaron en intervalos definidos de temperatura. En temperaturas por debajo de los 35 °C se observó a *C. thermalis* (fig. 2E), *Chroococcus* sp. (fig. 2F), *Phormidium* sp. (fig. 2G) y *Nostoc* sp. (fig. 2H). *Synechococcus* sp. se presentó principalmente entre los 47 a 54 °C, mientras que *Arthrospira* sp., *Leptolyngbya* sp., *M. laminosus* (fig. 2I), *Pseudoanabaena thermalis* (fig. 2K), *Pseudoanabaena* sp. (fig. 2J) y *Synechocystis* sp. estuvieron presentes principalmente entre los 54.7 y 73 °C. Algunas especies de cianobacterias también se encontraron hasta los 76 °C, como *Leptolyngbya* sp., *Arthrospira* sp. *P. thermalis*, *S. bigranulatus* y *Synechocystis* sp. (tabla 1). El mayor número de especies de diatomeas se presentó a los 47 °C (21 spp.), mientras que en las cianobacterias el mayor número de especies estuvo presente a los 54.5 °C y la clorofita, representada por una especie del género *Oedogonium* (figs. 3A-C), se presentó entre los 30.5 y 35.5 °C (tabla 1). *Oedogonium* sp. y algunas especies de cianobacterias (*Chroococcus* sp., *C. thermalis*, *Phormidium* sp. y *Nostoc* sp.) corresponden a formas mesotermófilas (M en tabla 1), mientras que la mayoría de las diatomeas se ubican como termófilas en la clasificación de Jjemba (2004). Otras especies presentaron traslapes en los intervalos de temperatura; varias especies de diatomeas se ubicaron como mesotermófilas (M-T en tabla 1) y algunas cianobacterias como termoextremófilas (T-E en tabla 1).

Discusión

La diversidad de especies encontradas en Los Hervideros resultó elevada (34 spp., tabla 1) en relación con el área, el número de muestras y el tipo de ambiente considerado extremo. Del total de especies, 29 se presentaron en temperaturas por arriba de los 45 °C, es decir, temperaturas en las que se considera que se desnaturalizan las proteínas. El grupo de algas más diverso en temperaturas por arriba de los 40 °C fue el de las diatomeas, con 21 especies, seguidas por las cianofitas con 8 especies. Sin embargo, las cianofitas fue el grupo que presentó mayor tolerancia a las altas temperaturas, siendo *S. bigranulatus*, *Synechocystis* sp. *Leptolyngbya* sp. y *P. thermalis* las especies con mayor tolerancia, presentándose hasta los 76 °C. Por arriba de los 54 °C solo se presentaron cianofitas.

Las diatomeas se registraron en temperaturas de hasta 47 °C, por lo que podemos considerar que el límite máximo para el grupo es cercano a esta cifra. Brock (1978) considera, basándose en estudios de cultivo, que el límite máximo para este grupo es de 42–44 °C, y que para algunas especies como *A. exiguum* (como *Achnanthes exiguum*), la temperatura óptima de crecimiento es de 40 °C. En el caso de las cianofitas se observó que varias especies se mostraron en intervalos definidos. *Arthrospira* sp. fue abundante e incluso dominante en los tapetes microbianos con temperatura entre los 54 y los 61 °C, reduciéndose de manera considerable por arriba de los 61 °C. *M. laminosus* se presentó en temperaturas cercanas a los 50 °C (47.5 °C), que corresponde

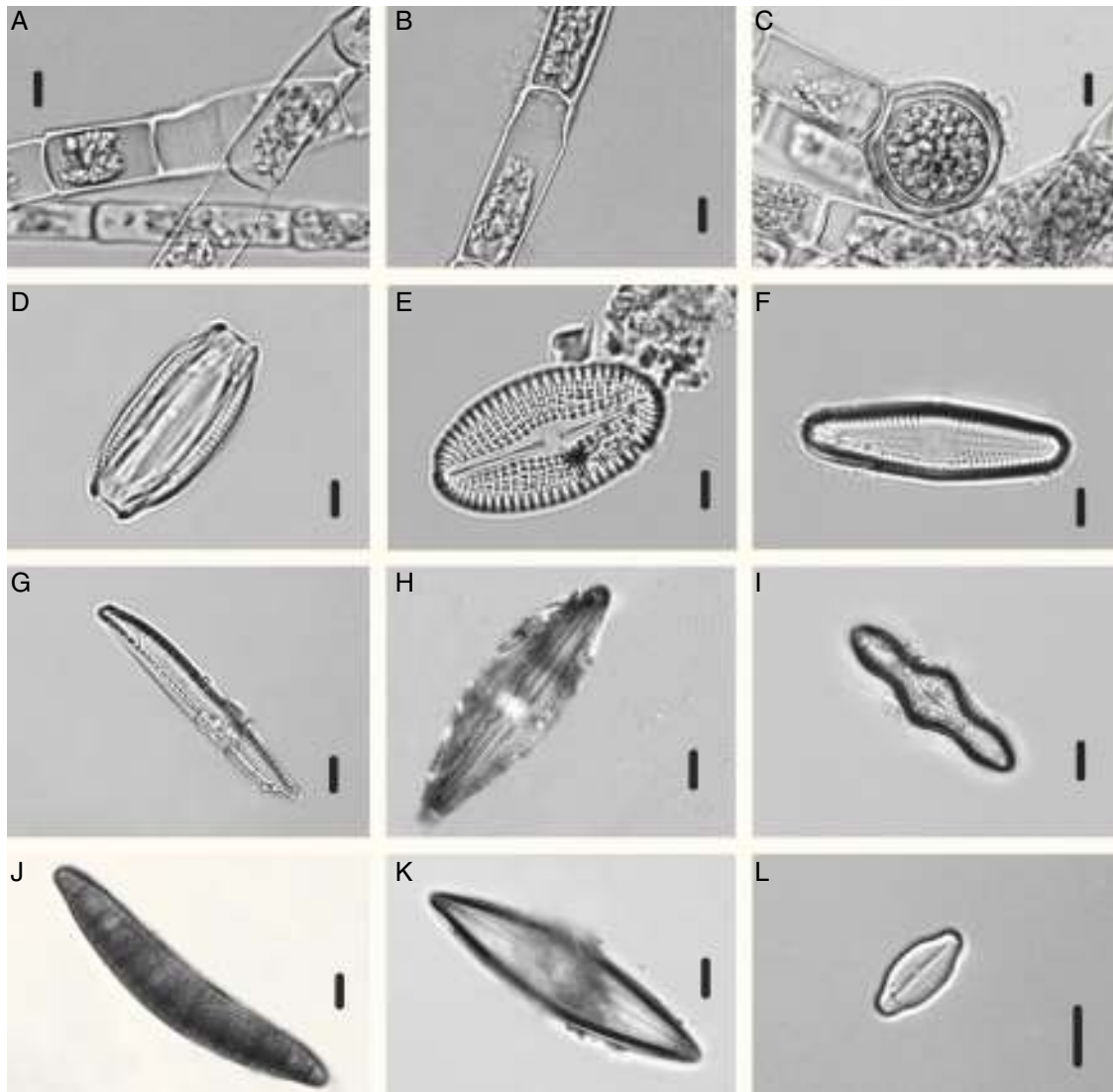


Figura 3. Chlorophyceae y especies de Bacillariophyceae identificadas en el manantial Los Hervideros: A, B, C) *Oedogonium* sp.; D) *Halamphora veneta*; E) *Diploneis elliptica*; F) *Luticola mutica*; G) *Nitzschia* aff. *clausii*; H) *Anomoeoneis costata*; I) *Caloneis silicula*; J) *Epithemia turgida*; K) *Pinnularia* sp.; L) *Achnanthisidium exiguum*. Escala de la barra: 3 μm para figuras C, D, J, H; 6 μm para las figuras Q, A, B, E, F, G, I, L; 20 μm para figura K.

con registros previos de tolerancia a la temperatura de entre 45 y 62 °C (Brock, 1978; Komárek, 2013). Esta especie tiene una distribución cosmopolita, pero siempre creciendo en condiciones ecológicas restringidas. Por arriba de los 73 °C y hasta los 76 °C se reconocieron tapetes microbianos dominados por *S. bigranulatus*, *Synechocystis* sp., *Leptolyngbya* sp. y *P. thermalis*, representando el límite superior de la fotosíntesis oxigénica en el área de estudio. Varias especies de los géneros *Synechococcus*, *Synechocystis*, *Leptolyngbya* y *Pseudoanabaena* han sido descritas como características de ambientes termales y son consideradas los organismos oxifotótrofos que toleran las temperaturas más elevadas. En particular, *S. lividus* es considerada la cianofita con mayor tolerancia y puede representar el límite máximo en el que se desarrolla la fotosíntesis oxigénica, que es alrededor de los 74 °C (Meeks y Castenholz, 1971). Algunos autores han documentado la presencia de cianofitas en temperaturas más elevadas (Mann y Schlichting, 1967; Sompong, Hawkins, Besley y Peerapornpisal, 2005), aunque Brock (1978)

considera que los registros de presencia en temperaturas mayores pueden deberse a posibles errores en la medición, a un registro de otra bacteria no fotosintética o a la ausencia de una evaluación de las condiciones fisiológicas.

En el caso de este estudio, las temperaturas fueron medidas puntualmente en donde se presentó el crecimiento. La integridad física de las células se verificó por la observación al microscopio de la forma, coloración y movimiento, registrando tapetes microbianos dominados por cianofitas en temperaturas de hasta 76 °C. Es posible que en la naturaleza se desarrollen tapetes microbianos dominados por cianofitas en temperaturas mayores a las previamente establecidas, lo cual probablemente se relaciona con la habilidad fisiológica y acomodo de las especies en los tapetes microbianos.

Como casos particulares, se encontraron especies que consideramos como raras, ya que no se registraron más de 5 ejemplares en las preparaciones analizadas, como es el caso de *Anomoeoneis costata* (2 ejemplares); *Caloneis silicula* (fig. 3I;

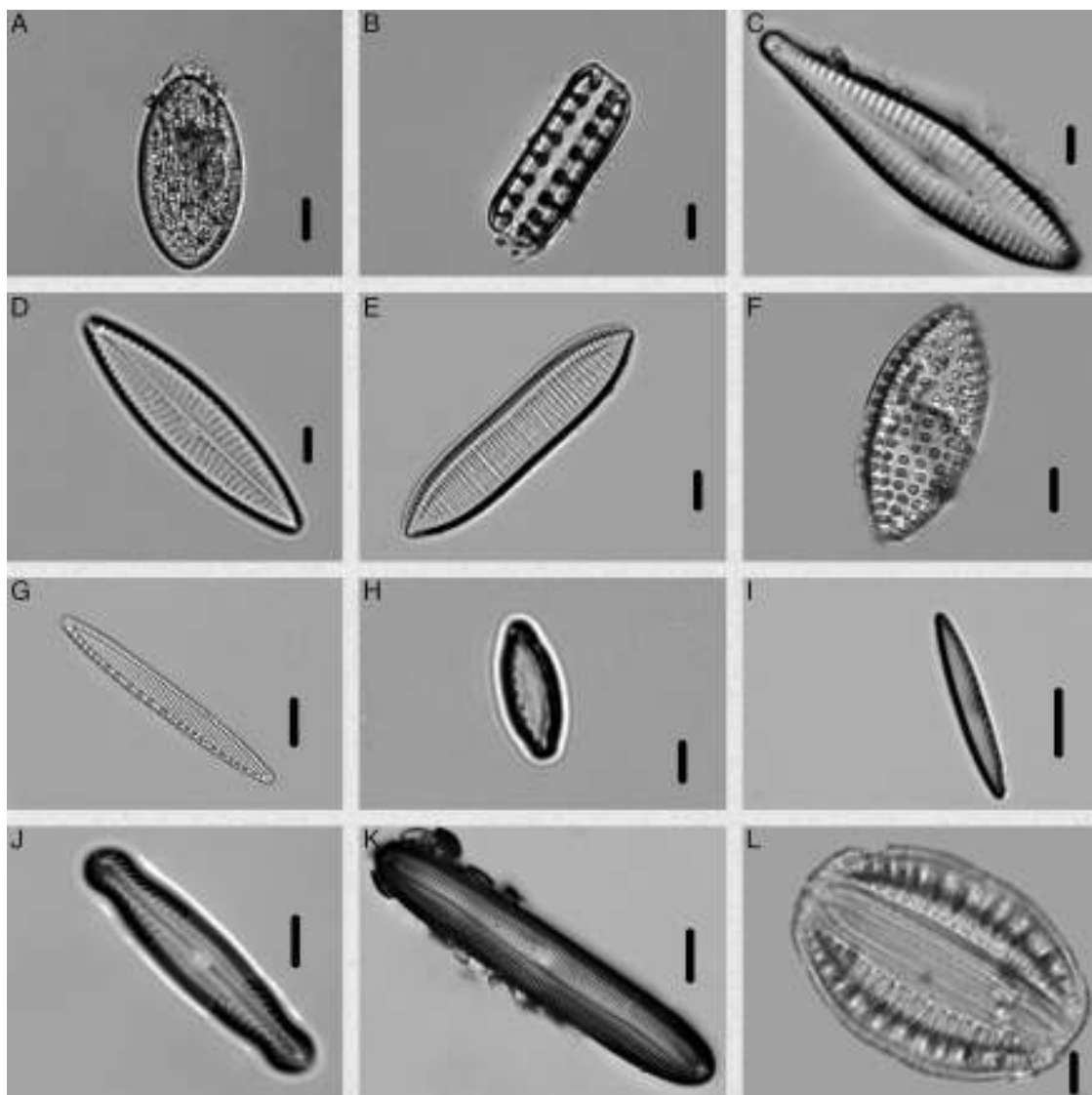


Figura 4. Especies de Bacillariophyceae identificadas en el manantial Los Hervideros: A) *Cocconeis placentula*; B) *Denticula thermalis*; C) *Gomphonema gracile*; D) *Navicula cincta*; E) *Tryblionella* aff. *calida*; F) *Tryblionella granulata*; G) *Nitzschia amphibia*; H) *Nitzschia inconspicua*; I) *Nitzschia* sp.; J) *Pinnularia viridis*; K) *Pinnularia joculata*; L) *Rhopalodia gibberula*. Escala de la barra: 3 μ m para figura B; 6 μ m para figuras C, I-K; 7 μ m para figuras A, D-H, L.

un ejemplar); *Epithemia turgida* (fig. 3J; 5 ejemplares); *Pinnularia* sp. (fig. 3K; 2 ejemplares); *Nitzschia* aff. *clausii* (fig. 3G; 3 ejemplares) y *Cocconeis placentula* (fig. 4A; 5 ejemplares). A pesar del número reducido de ejemplares, pudieron ser determinados a nivel de género y especie.

La localidad de Los Hervideros es una localidad peculiar por presentar una elevada heterogeneidad espacial, con cambios bruscos en la temperatura relacionados con un rápido decaimiento, y por la mezcla de 2 sistemas hídricos con diferentes temperaturas que provoca un gradiente térmico a manera de mosaico. Varias de las especies encontradas son características de ambientes termales como: *S. bigranulatus*, *M. laminosus*, *P. thermalis*, *C. thermalis*, *A. exiguum* y *Pinnularia joculata*.

Varias de las poblaciones estudiadas no correspondieron con los diagnósticos de especies previamente descritos, ya sea en morfometría o en ecología. En estos casos preferimos poner el epíteto «sp.» En particular, la ubicación de *Arthrospira*

sp. no está clara. Puede corresponderse con las poblaciones identificadas como *Phormidium terebriformis* (sin. *Oscillatoria terebriformis*) registradas de manantiales termales de Estados Unidos de América (Brock, 1978). Sin embargo, *P. terebriformis* se presenta en aguas frías estancadas o corrientes (Komárek y Anagnostidis, 2005). En otros casos como en *Leptolyngbya*, se han descrito cerca de 80 especies, aun cuando no están claros los criterios de delimitación específicos. En resumen, podemos decir que existen muchos problemas taxonómicos en las cianofitas de estos ambientes.

Los manantiales termales son ecosistemas que presentan una amplia diversidad de organismos con adaptaciones para la vida en altas temperaturas y cuyo estudio permitirá entender aspectos importantes de la evolución de la vida sobre la Tierra. México, a pesar de contar con una enorme cantidad de recursos geotérmicos, se encuentra rezagado en cuanto al conocimiento de la biota que habita en esos ecosistemas. Esto resulta preocupante si

consideramos que estos recursos enfrentan altos riesgos de alteración a corto plazo debido al uso para fines de obtención de energía o como balnearios recreativos. Es urgente llevar a cabo estudios que complementen la biodiversidad que se presenta en estos ambientes tan peculiares.

Agradecimientos

Los autores desean agradecer a los 3 revisores anónimos los comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar el manuscrito.

Referencias

- Bilgrami, K. S., Munshi, J. D. D., Yadava, R. N. y Bhowmick, B. N. (1985). Limnological studies of thermal springs of Bihar, India. *Proceedings of the Indian National Science Academy — Part B: Biological Sciences*, 51, 70–77.
- Brock, T. D. (1978). *Thermophilic Microorganism and Life to High Temperature*. Berlín: Springer-Verlag.
- Copeland, J. J. (1936). Yellowstone thermal Myxophyceae. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 36, 1–232.
- Ferrusquía-Villafranca, F. (1998). Geología de México: una sinopsis. En T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, y J. Fa (Eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución* (pp. 3–108). México, D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Germain, H. (1981). *Flore des Diatomées*. Paris: Société Nouvelle des Éditions Boubeé.
- Inegi (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). (2009). *Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos*. Zinapécuaro, Michoacán de Ocampo. Clave geoestadística 16110. México, D.F.: Instituto Nacional de Estadística y Geografía.
- Jjemba, P. K. (2004). *Environmental Microbiology, Principles and Applications*. Enfield, NH, EUA: Science Publishers, Inc.
- Katoh, H., Itoh, S., Shen, J. R. y Ikeuchi, M. (2001). Functional analysis of *psbV* and a novel c-type Cytochrome gene *psbV2* of the thermophilic cyanobacterium *Thermosynechococcus elongatus* strain BP-1. *Plant Cell Physiology*, 42, 599–607.
- Komárek, J. (2013). 19/3. Cyanoprokaryota. 3. Teil: Heterocytous genera. En B. Budel, G. Gärtner, L. Krienitz y M. Schagerl (Eds.), *Süßwasserflora von Mitteleuropa* (p. 1130). Berlín: Springer-Verlag.
- Komárek, J. y Anagnostidis, K. (1998). 19/1. Cyanoprokaryota. 1. Teil: Chroococcales. En H. Ettl, G. Gärtner, H. Heynig y D. Mollenhauer (Eds.), *Süßwasserflora von Mitteleuropa* (p. 548). Jena Stuttgart Lübeck Ulm: Gustav Fischer Verlag.
- Komárek, J. y Anagnostidis, K. (2005). 19/2. Cyanoprokaryota. 2. Teil: Oscillatoriales. En B. Budel, G. Gärtner, L. Krienitz y M. Schagerl (Eds.), *Süßwasserflora von Mitteleuropa* (p. 759). München: Elsevier.
- Krammer, K. y Lange-Bertalot, H. (1986). 2/1. Bacillariophyceae. 1. Teil: Naviculaceae. En H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig y D. Mollenhauer (Eds.), *Süßwasserflora von Mitteleuropa* (p. 876). Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Krammer, K. y Lange-Bertalot, H. (1988). 2/2. Bacillariophyceae. 2. Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. En H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig y D. Mollenhauer (Eds.), *Süßwasserflora von Mitteleuropa* (p. 596). Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Krammer, K. y Lange-Bertalot, H. (1991). 2/4. Bacillariophyceae. 4. Teil: Achnantheaceae. Kristische Ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema*. En H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig y D. Mollenhauer (Eds.), *Süßwasserflora von Mitteleuropa* (p. 437). Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Lengeler, J., Drews, G. y Schleger, H. (1999). *The Biology of the Prokaryotes*. Stuttgart: Georg Thierner Verlag.
- Madigan, T. M., Martinko, J. M. y Parker, J. (2001). *Brock. Biología de los microorganismos*. Madrid: Prentice Hall.
- Mann, J. E. y Schlichting, H. E., Jr. (1967). Benthic algae of selected thermal springs in Yellowstone National Park. *Transactions of the American Microscopical Society*, 86, 2–9.
- Margalef, R. (1983). *Limnología*. Barcelona: Editorial Omega.
- Meeks, J. y Castenholz, R. W. (1971). Growth and photosynthesis in an extreme thermophile, *Synechococcus lividus* (Cyanophyta). *Archiv für Mikrobiologie*, 78, 25–41.
- Mrozinska, T. (1985). 14. Chlorophyta. Oedogoniophyceae: Oedogoniales. En H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig y D. Mollenhauer (Eds.), *Süßwasserflora von Mitteleuropa* (p. 624). Stuttgart/New York: Gustav Fischer Verlag.
- Pantoja-Alor, J. y Gómez-Caballero, A. (2000). Géiseres y manantiales termales de México. *Ciencias*, 59, 23–25.
- Pantoja-Alor, J. y Gómez-Caballero, A. (2004). Los sistemas hidrotermales y el origen de la vida. *Ciencias*, 75, 14–22.
- Ramírez-Domínguez, E., Verma, M. P., Nieva, D., Quijano, J. L. y Moreno, J. (1988). Ebullición y mezcla en procesos de formación de fuentes termales en Los Azufres, Michoacán. *Geotermia*, 4, 59–77.
- Sompong, U., Hawkins, P. R., Besley, C. y Peerapornpisal, Y. (2005). The distribution of cyanobacteria across physical and chemical gradients in hot springs in Northern Thailand. *FEMS Microbiology Ecology*, 52, 365–376.
- St. Clair, L. L. y Rushforth, S. R. (1976). The diatom flora of Timpanogos Cave National Monument, Utah. *American Journal of Botany*, 63, 49–59.
- Tamsey, M. R. y Brock, T. D. (1972). The upper temperature limit for eukaryotic organism. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 69, 2426–2428.
- Tovar-Aguado, R. y García-Estrada, G. H. (1991). Evaluación de la descarga superficial en la zona geotérmica de Araró, Michoacán. *Geotermia*, 7, 117–143.