

Artículo original

Cianobacterias y algas de costras biológicas en humedales costeros en desecación y sustratos líticos del desierto peruano

Cyanobacteria and algae of biological crusts from coastal wetlands in dessication and lithic substrates of the peruvian desert

Haydee Montoya^{1,2*} , José Gómez¹ , Liliana Tapia³ , Rómulo Cruz⁴ 

¹Museo de Historia Natural. Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor San Marcos, Lima, Perú.

²Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Ricardo Palma, Lima, Perú.

³Laboratorio de Acuicultura y Nutrición de Organismos Acuáticos. Departamento de Hidrobiología y Pesquería. Facultad de Ciencias Biológicas. UNMSM, Lima, Perú.

⁴Grupo de Tecnología de Materiales para la Remediación Ambiental (TecMARA). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Ingeniería, Lima, Perú.

*Autor de correspondencia:
Haydee Montoya, email:
haydmon@yahoo.com

RESUMEN

En la región tropical de Sudamérica, la costa desértica peruana es interrumpida por ecosistemas de humedales, ríos y lomas costeras. El objetivo de la presente investigación fue caracterizar los ecosistemas salinos desérticos y sus colonizadores fototróficos. Los humedales evaluados de norte a sur fueron las Salinas de Chimbote, en Ancash, las Salinas de Huacho y Puerto Viejo en Lima. Colecciones de las costras biológicas alrededor de los humedales y del sustrato lítico adyacente del desierto fueron realizadas en forma irregular entre 2015 y 2022. Adicionalmente se registraron parámetros físico-químicos y análisis del sustrato salino rocoso. Los humedales costeros someros estuvieron expuestos a períodos de desecación (evaporación hídrica) y gradientes de salinidad hasta la formación de salmuera y posterior precipitación de minerales evaporíticos (yeso y halita). Los nódulos de halita se reconocieron en las Salinas de Huacho y de Chimbote. La identificación de morfoespecies cianobacteriales y algas (estados de desarrollo vegetativos y reproductivos) evidenció la dominancia cianobacterial. *Pleurocapsa fuliginosa* demostró plasticidad fenotípica y constituye especie extremófila de costras salinas y del sustrato lítico (cripto y casmoendolítico). Se reconoció la estrategia reproductiva de *P. fuliginosa* con la formación de baeocitos que favoreció su distribución en ecosistemas áridos. Entre las microalgas asociadas a costras salinas tenemos a *Rhizoclonium hieroglyphicum*, *Chroococcus turgidus*, *Calothrix crustacea* y *Tetraselmis contracta*. Las especies halófilas con estrategias de sobrevivencia a la gradiente climática (cambio climático) aunada a la tolerancia al estrés hídrico y osmótico están relacionadas con la desertificación en la costa peruana y tienen potencial en aplicaciones biotecnológicas, modelo biológico evolutivo y en Astrobiología.

Palabras claves: cianobacterias, costras, criptoendolítica, extremófilo, halófilas.

ABSTRACT

In the tropical region of South America, Peruvian coastal desert has wetlands, rivers, and the lomas. The objective was characterized the desertic saline ecosystems and its phototrophic colonizers. The evaluated wetlands were from north to south as follows: Chimbote Salinas, Ancash, Salinas de Huacho and Puerto Viejo of Lima. Collections of biological crusts from wetland shores, and surrounding lithic substrates were carried out between 2015 and 2022. In addition, some physical chemical parameters and substrate chemical analyses were done. The shallow coastal wetlands were exposed to desiccation periods (hydric evaporation) and salinity gradients toward brine formation, and evaporitic minerals precipitation (gypsum, halite). Halite nodules were recognized in the Salinas de Huacho y Chimbote. Cyanobacteria and algae morphospecies identification (developmental vegetative and reproductive stages) were done. The dominant *Pleurocapsa fuliginosa* showed phenotypic plasticity as extremophile of saline crusts and as crypto and chasmolithic species. The reproductive strategies with baeocyte formation (multiple fission) and release favored its spreading in the arid ecosystems. Mainly phototrophs of biological crusts were *Rhizoclonium hieroglyphicum*, *Chroococcus turgidus*, *Calothrix crustacea*, and *Tetraselmis contracta*. The extremophile species with survival strategies to the climatic gradient (climatic stress change) and their tolerance to hydric and osmotic stress are related to the desertification of Peruvian coast, they have potential applications in biotechnology, evolutive biological model, and Astrobiology.

Keywords: cyanobacteria, crusts, cryptoendolithic, extremophile, halophiles.

Historial del artículo

Recibido: 20 de diciembre del 2023

Aceptado: 03 de abril del 2024

Publicado: 10 de abril del 2024

INTRODUCCIÓN

La región desértica tropical presenta diversos ecosistemas como los humedales costeros, los ribereños, así como la formación de lomas desde las pendientes que inician las Vertientes Occidentales de los Andes. La cobertura vegetal de la superficie edáfica y rocas desérticas por comunidades criptogámicas y las costras biológicas a nivel global ha sido estimada en un 12% de la superficie terrestre (Elbert *et al.* 2012). La gradiente climática del desierto peruano especialmente en invierno se relaciona con la humedad relativa alta que favorece el desarrollo de la cobertura criptogámica (cianobacterias, algas y líquenes) demostrado para las lomas de Pachacamac, Lima (Montoya *et al.* 1998). Las regiones áridas extremófilas a nivel global son de vital importancia (biocenosis) en los flujos biogeoquímicos actuales y ancestrales del desierto costero. La complejidad y colonización biótica de las costras evidenciado por los biofilms fototróficos con crecimiento cianobacterial y algal y su mineralización lítica, así como los roles multifuncionales en la productividad primaria contribuyen al desarrollo de los ecosistemas áridos (Belnap & Lange 2001; Dong *et al.* 2007; Büdel *et al.* 2008). En condiciones de sequía con déficit hídrico y alta radiación solar, la colonización biológica en las rocas sedimentarias depende de la gradiente de aridez y arquitectura del sustrato lítico. La transformación de las rocas por organismos endolíticos con la formación de hábitats y nichos crípticos conducente hacia la formación de suelo con la estabilización de la materia orgánica ha sido reportado por Mergelov *et al.* (2018). Estos factores han condicionado la diversidad de colonización de los hábitats líticos y las estrategias de adaptación de sus colonizadores con dominancia de cianobacterias y bacterias heterotróficas. Los hábitats endolíticos han sido considerados como refugios de vida para los desiertos fríos y cálidos a nivel mundial (Friedmann 1982; Nienow 2009; Wierzchos *et al.* 2018; Crits-Christoph *et al.* 2016). La desecación de los humedales y el desarrollo de fotótrofos extremófilos halófilos del desierto, así como su tolerancia a las condiciones de aridez está siendo impactada por el cambio climático. Por consiguiente, la presente investigación se basa en la colonización cianobacterial y microalgal de las costras biológicas y de hábitats endolíticos en áreas circundantes a los humedales costeros desérticos considerando la desaparición gradual de ecosistemas acuáticos tropicales.

MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio en la costa central y próxima a la vía Panamericana se localizó en los alrededores de los humedales: Las Salinas de Chimbote, departamento de Ancash (9°19' 26.04"S; 78°26' 43.45"O),

Salinas de Huacho (11°15' 47.55"S; 77°32' 54.7"O) y los humedales de Puerto Viejo (12°33'15.48"S; 76°42' 49.90"O) departamento de Lima.

Las colecciones estándar cianobacteriales y algales se realizaron de forma irregular mediante el raspado de las costras biológicas alrededor de los humedales en desecación y extracción de los sustratos líticos del desierto circundante entre 2015 y 2022. Las biopelículas (biofilms) de la parte inferior de las costras en interacción con las partículas del suelo fueron removidos con una espátula. Los sustratos como rocas minerales evaporíticas, con hábitats hipolíticos y endolíticos con sus variantes fueron fragmentados y raspados para la obtención del crecimiento fototrófico (Dillard 1999; Bicudo & Menezes 2017).

Los parámetros físico químicos de los alrededores de los humedales (temperatura, salinidad y pH.) fueron registrados (rango). La salinidad fue obtenida mediante un Salinometro American Optical T/C y el pH con varillas analíticas indicadoras de Merck neutralit (5.5-14) y alkaliit (7.5 - 14). El análisis de la composición química de las costras salinas y sustratos líticos fue realizado mediante difracción de rayos X (equipo Bruker D2 Phaser). La identificación taxonómica de las morfoespecies cianobacterial y algal fue realizada mediante la evaluación de los caracteres vegetativos y estados reproductivos. El procesamiento morfométrico (por triplicado de las 10 submuestras) fue realizado mediante un microscopio Nikon Japan (Alphaphot 141855) equipado con cámara para microfotografías secuenciales y con literatura especializada (Komárek & Anagnostidis, 1998; Komárek *et al.* 2014).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Área de estudio

En la costa peruana el régimen climático del paisaje desértico tiene un rol determinante en los ecosistemas de humedales vulnerables al estrés ambiental y en la habitabilidad de los sustratos circundantes. Según la delimitación global a la costa peruana le corresponde condiciones y hábitats áridos con estimaciones de la precipitación anual de ≤ 50 mm, alta radiación ultravioleta y radiación solar que son condiciones limitantes para la vida (Rundel *et al.* 1991; Guerrero *et al.* 2013; Weber *et al.* 2022).

Los humedales costeros como las lagunas someras tienen un régimen hidrológico con periodos de inundación (afloramientos subterráneos) y deseca-

ción. La gradiente de salinidad en los humedales citados estuvo entre 0 y 150 ppt (NaCl) alcanzando la saturación en verano, el rango de pH estuvo entre 6.5 - 10.5 y el de temperatura entre 17°C hasta 40°C, incremento más notorio en los últimos años. Los humedales evidenciaron desecación por la reducción gradual del recurso hídrico relacionado con la radiación solar e incremento de la temperatura (verano e inicios del otoño) por efecto del cambio climático y del factor antropogénico. La reducción del recurso hídrico originó pozas salinas permanentes y efímeras seguidas de la formación de salmueras y costras salinas. Así mismo, se evidenció la cristalización de sales con deposición y consolidación de minerales evaporíticos de yeso y halita y partículas de suelo (arcilla, arena), adicionalmente, la presencia de carbonatos de calcio y sodio, sulfatos de magnesio, calcio y sodio fue reportada por Petersen (1977) (Figura 1).

La colonización por cianobacterias y algas en las costras salinas y sustrato lítico se relacionó con las interacciones climáticas y la habitabilidad de los sustratos. Los ecosistemas costeros reciben influencia de los eventos de neblina, garúas y rocío que favorecen la humedad atmosférica (70-95%). Las fluctuaciones en la humedad (verano e invierno) se relacionan con la radiación solar y evaporación hídrica. Los microambientes y nichos ecológicos del sustrato lítico favorecidos por la presencia de la neblina, notorio en invierno, la condensación del agua y la delicuescencia para la disolución de sales minerales facilitan la colonización y reactivación de las comunidades cianobacteriales y microalgas. La dinámica, propiedades y formación de neblina que han sido investigadas para el desierto de Atacama puede aplicarse en forma parcial a nuestra costa que es continuación de desierto peruano (Lehnert *et al.* 2018).



Figura 1. Humedal Las Salinas de Chimbote en desecación y paisaje desértico.

Costras biológicas circundantes a humedales y su colonización

Las costras biológicas, también denominadas biopelículas o biodermas, constituyen ecosistemas de interface complejos con gradientes hidrodinámicos de los humedales. Las interacciones entre partículas del sedimento y los agregados bióticos (fototróficos, heterotróficos) de las costras experimentaron desecación gradual con la formación de salmuera y la consolidación del suelo seguido por la cristalización de sales y precipitación de minerales evaporíticos. Entre los últimos estuvieron los minerales sulfatados (yeso), cloruros de sodio (halita) y en menor proporción por carbonatos (calcita) consolidados con suelos arcillosos y arenosos.

La formación de costras salinas de yeso y de halita o de una mezcla de ambas fue frecuente por la

escasez hídrica y mejor reconocida en Puerto Viejo mientras que las costras de halita fueron frecuentes en Salinas de Huacho y Salinas de Chimbote. Las formas transicionales entre las costras edáficas y la cobertura de las rocas han conducido a diferenciar los tipos de costras biológicas como las laminares, rugosas y montículos (Belnap & Lange 2001; Weber *et al.* 2022).

De los tipos de costras descritas por los autores citados, las costras biológicas caracterizadas con perfil homogéneo ondulado como biodermas o capas coherentes se presentaron en los bordes de los humedales e interactuaron con las comunidades edáficas circundantes. También, se reconocieron costras de aspecto homogéneo y rugoso con grado de conectividad edáfica, expuestas como parches salinos que se resquebrajan o quiebran por la desecación seguido por la dispersión de sus fragmentos (Figura 2).



Figura 2. Costras salinas rugosas (yeso, halita) de Puerto Viejo.

La colonización superficial de las costras corresponde principalmente a fotótrofos expuestos a la precipitación de sales y favorecidas por las irregularidades del sustrato costroso desde su formación. Entre las cianobacterias que son parte integral de las costras salinas tenemos a las halófilas *Aphanothece stagnina*, *Johannesbaptistia pellucida*, *Gomphosphaeria aponina*, *Chroococcus turgidus*, *Spirulina subsalsa*, *Calothrix crustacea*, *Lyngbya diguetii* y *Pleurocapsa fuliginosa* y algas como *Rhizoclonium hieroglyphicum* y *Tetraselmis contracta* (Figura 3).

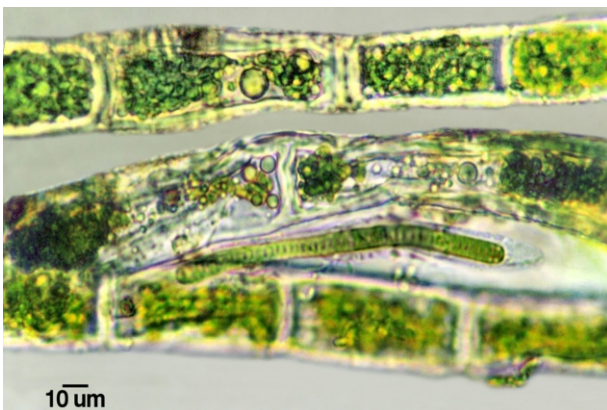


Figura 3. Talo de *Rhizoclonium hieroglyphicum* asociada con *Lyngbya diguetii* en costras salinas de Puerto Viejo.

Las cianobacterias *P. fuliginosa* y *C. crustacea* formaron biocenosis con otras cianobacterias y algas eucariontes, así como hongos y bacterias. Las costras superficiales de estas especies se reconocieron como patrones o parches oscuros con talos parduzcos y verde parduzcos en zonas áridas del paisaje desértico como en las Salinas de Huacho y Puerto Viejo. Los talos coloniales contribuyeron a la estabilización de las costras salinas por los autótrofos (cianobacterias y microalgas) y su prevención por la erosión eólica debido a la presencia de paredes celulares bien definidas y gruesas aunada a la liberación de sustancias extracelulares poliméricas (mucilago) que además aglutinan partículas (orgánicas e inorgánicas). Para las regiones costeras del desierto sur de Perú se han reportado talos coloniales como costras de *Nostoc* tipificadas por su abundante mucilago (Nienow 2009). La cobertura cianobacterial de los talos cocoides y filamentosos evidenciaron coloración parduzca o verde parduzca por la presencia del pigmento fotoprotector scitonemina que protege los talos coloniales de la intensa

radiación del desierto como ha sido caracterizado por García-Pichel & Castenholz (1991) y Dillon & Castenholz (1999).

Las cianobacterias halófilas *P. fuliginosa* y *C. crustacea* demostraron su tolerancia a la salinidad por su colonización de hábitats con salmuera que causan estrés osmótico. La prasinofita *T. contracta* estuvo presente en las costras salinas bajo la forma de quistes como estado de resistencia como fue reportado en su ciclo de vida (Barberena & Montoya 2009). En suelos desérticos calcáreos arcillosos se han reportado costras biológicas con distribución en parches pardo verdosos oscuros con el crecimiento de especies estreptofitas como *Klebsormidium fluitans*, *K. flaccidum* y las cianobacterias filamentosas *Microcoleus vaginatus*, *Nostoc commune* y *Scytonema* (Montoya *et al.* 1998; 2019). La importancia de la neblina como fuente del recurso hídrico para la formación y productividad de las costras biológicas ha sido reportado por Lehnert *et al.* (2018) quienes estimaron la disponibilidad entre el 8-24% del flujo de agua de la neblina para la superficie de las costras biológicas fenómeno que avalado por la colonización de los autótrofos para nuestro desierto costero.

Hábitats endolíticos desérticos y su colonización

La región desértica circundante a los humedales exhibe la consolidación y cementación de depósitos minerales (yeso, halita, calcita, cuarzo entre otros), sedimentos, partículas y fragmentos rocosos (cantos rodados) que forman la estructura o arquitectura del sustrato lítico en su mayoría translúcido. Los estilos de vida hipolítico y endolítico constituyen estrategias de tolerancia al estrés por aridez (deseccación, radiación solar, temperatura) según Wierzchos *et al.* (2012). Los factores estresantes de nuestro desierto árido fueron determinantes en la colonización críptica de los microhábitats por las comunidades fotosintéticas hipolíticas o hipoendolíticas (superficie inferior y lateral del sustrato) Las comunidades hipolíticas desarrollan biopelículas con cianobacterias como *P. fuliginosa*, *C. turgidus*, *L. diguetii* y la clorofita *R. hieroglyphicum* con mejor crecimiento en zonas húmedas por eventos de neblina (Figura 4). Además de las rocas de cuarzo que albergan cianobacterias hipolíticas en regiones hiperáridas, también los sustratos como yeso, halita, granito y rocas volcánicas albergan comunidades cianobacteriales en desiertos (Warren-Rhodes *et al.* 2006; Azua-Bustos *et al.* 2011) como se presentaron en la

mayoría de los sustratos del desierto peruano.

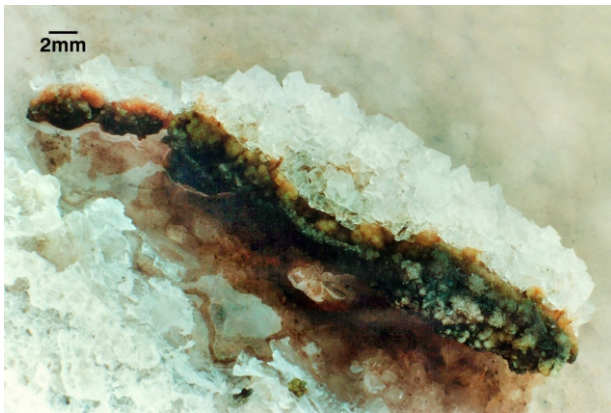


Figura 4. Sustrato de halita y cianobacterias hipolíticas en Salinas de Chimbote.

En el desierto peruano, las comunidades fotosintéticas endolíticas con su colonización criptoendolítica (espacios intersticiales de los poros dentro de las rocas) y casmoendolítica (fisuras o fracturas de los depósitos minerales que en mayor o menor grado tienen conexión directa a la superficie) en rocas de halita, de yeso y en menor proporción calcita. Las especies halófilas están adaptadas a la arquitectura interior (microhábitats) de los minerales evaporíticos e influenciadas por la condensación del vapor de agua de neblina de los microambientes (espacios de poros) de los cristales de halita y yeso. El sistema de poros del sustrato favorece la retención de la humedad y proporciona protección de la radiación y de fluctuaciones de temperatura para su colonización. Las especies criptoendolíticas se presentaron como patrones de zonación u horizontes de distribución espacial en banda paralela a la superficie lítica, por debajo de la superficie, a una profundidad entre (1) 4-6 (10) mm como las cianobacterias *P. fuliginosa* y *Leptolyngbya sp.* que colonizan rocas salinas. El interior del sustrato lítico también es saturado con salmuera por el fenómeno de la deliquesencia en época de mayor gradiente de humedad como el invierno (junio-agosto). Las fisuras y rajaduras notorias del sustrato (yeso, halita) influyen en la exposición de talos de *P. fuliginosa* a la desecación, no obstante, el recurso hídrico (neblina, garúas) y los nutrientes que acarrea por el viento favorecieron su aclimatación a las condiciones áridas. La precipitación progresiva de rocas evaporíticas de halita formó concreciones o estructuras elevadas redondeadas como los nódulos con influencia de la neblina y la acción aeólica en nuestro desierto como ha sido

reportado para el desierto de Atacama (Wierzchos *et al.* 2006). Para el desierto peruano los nódulos de halita albergan comunidades de cianobacterias criptoendolíticas con presencia de *P. fuliginosa* y *Leptolyngbya sp.* (Figura 5).

El tipo de colonización del sustrato lítico como el casmoendolítico en la costa peruana por la disponibilidad del agua retenida y la gradiente de precipitación (garúas) tuvo influencia en la diversidad de cianobacterias, relacionando la menor disponibilidad del recurso hídrico (precipitación y neblina) con la formación de comunidades edáficas y líticas de *P. fuliginosa* y *Leptolyngbya sp.* Jung *et al.* (2019) también reportaron comunidades cianobacteriales líticas en cuarzo con *Pleurocapsa sp.*, *Pseudophormidium sp.* y *Nostoc sp.* En rocas de yeso y calcita del desierto de Atacama las comunidades cianobacteriales casmolíticas fueron dominadas por *Chroococcidiopsis* y bacterias heterotróficas (DiRuggiero *et al.* 2013).



Figura 5. Cianobacterias criptoendolíticas en nódulo de halita en Salinas de Huacho.

Colonización cianobacterial de *Pleurocapsa fuliginosa* Hauck

La cianobacteria endolítica *P. fuliginosa* (Cyanophyceae, Pleurocapsales) tiene distribución celular y colonial en las cavidades estructurales (fracturas, fisuras y hendiduras) del sustrato translúcido que constituyen microhábitats estresantes en las costras con salmuera intersticial y en rocas salinas (minerales evaporíticos) principalmente de yeso y halita. La distribución de *P. fuliginosa* con patrones de colonización en banda o zonación crecieron pocos milímetros por debajo de la superficie del sustrato lítico (profundidad y coloración). A mayor profundidad se

retuvo mejor la humedad e incrementó el nivel de protección a condiciones áridas (estrés hídrico) así como la dispersión de la radiación por los cristales minerales y el polvo (erosión eólica).

La morfoespecie criptoendolítica *P. fuliginosa* colonizó los poros del interior de las rocas de halita moldeadas como nódulos dispersos de aspecto redondeado a cónico por la concreción de halita y partículas de polvo (arena, arcilla) del desierto cercano a los humedales de Las Salinas de Huacho y Salinas de Chimbote. La colonización cianobacterial con diferentes estados de desarrollo y reproductivos en los sustratos de halita que experimentan delicuescencia de las sales higroscópicas, condensación y retención (capilaridad) del agua de neblina en la superficie del sustrato lítico (halita) y formación de salmuera (hipersalina) favoreció su habitabilidad extendiéndose a otros sustratos (yeso y calcita). La actividad metabólica fotosintética cianobacterial en los nódulos de halita cuando la humedad relativa se eleva por encima del 70% fue demostrado por Dávila *et al.* (2013) lo que puede aplicarse a las comunidades de la costa peruana.

Cianobacterias endolíticas en rocas de halita con morfoespecies de *Chroococciopsis* fueron citados, aunque para el sustrato de cuarzo aún no han reportaron esta morfoespecie (Wierzchos *et al.* 2006; 2018). En los sustratos líticos de yeso en Puerto Viejo hay dominancia de *P. fuliginosa* que evidenció su plasticidad fenotípica con estadios similares a *Chroococciopsis*. Robinson *et al.* (2014) establecieron los patrones de distribución de comunidades endolíticas en halita formadas por la cianobacteria *Halothece*, bacterias heterotróficas y arqueas que estuvieron relacionadas con la humedad atmosférica del desierto de Atacama. No obstante, las microfotografías como agregados coloniales semejan a las morfoespecies de *Chroococciopsis*.

La dominancia de la especie halófila *P. fuliginosa* es favorecida por la alta humedad relativa con el crecimiento celular cocoide y estadios que desarrollan talos pluricelulares coloniales con agregados o grupos cocoides, elongadas, lobulados e irregulares, densos y compactos. La distribución celular y organización linear e irregular conduce a la formación de seudofilamentos. Células de tonalidad azul verde intensa, verde pálida o verde parduzco, de formas esféricas, hemiesféricas, elongados, angulares o poligonales por mutua compresión alcanzaron entre (3) 5-25 (30) μm de diámetro. Las paredes celulares

definidas, delgadas o gruesas, firmes, incoloras o pardo claras por la scitonemina y rodeadas de un tenue mucilago permitieron resistencia a condiciones áridas y la coloración parduzca de la scitonemina en las colonias criptoendolíticas orientadas hacia superficie (cristales de sal translucidos) demostraron su adaptación fotoprotectiva a la radiación solar (ultravioleta) del desierto. Los agregados celulares o coloniales se presentan rodeados en un estuche de polisacáridos, incoloro o pardo amarillento, simple y estratificado o formando una matriz mucilaginoso que facilita su cohesión entre cristales de sal y su adhesión en el sustrato mineral salino (Figura 6)

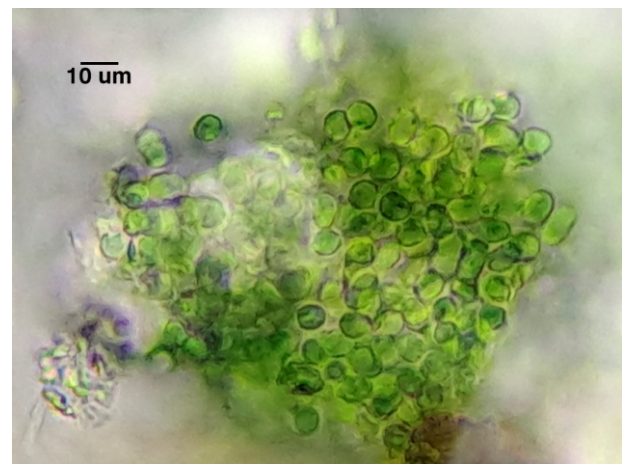


Figura 6. Talo de *Pleurocapsa fuliginosa* casmolítico en sustrato lítico (yeso) en Puerto Viejo.

Las colonias interconectadas por formas transicionales o diferentes estados de desarrollo celular y colonias pequeñas se dividen por fisión binaria y fisión múltiple en diferentes planos. Divisiones sucesivas con la formación de numerosas endosporas esféricas denominadas baecitos de (1) 2.5 a 3 μm de diámetro que son liberadas originan colonias juveniles y posteriormente talos adultos. La formación densa de baecitos en forma parcial o casi total del talo colonial con posterior liberación causó paredes celulares vacías. En forma ocasional algunos baecitos permanecieron dentro del talo parental y continuaron creciendo vegetativamente en forma gradual. La formación de baecitos en poblaciones naturales constituye una estrategia reproductiva y su liberación se relaciona con la humedad del entorno que favorece la dominancia de *P. fuliginosa* en las costras y rocas salinas desérticas de Las Salinas de Chimbote, Salinas de Huacho y Puerto Viejo.

El género cianobacterial *Pleurocapsa* es considerado polifilético. En la presente investigación, la morfoespecie xerohalófila *P. fuliginosa* con estadios vegetativas (colonias, pseudofilamentos) y reproductivos (fisión múltiple, baeocitos) tiene semejanza con la evaluación morfológica, reproductiva y filogenética establecida por Shalygin *et al.* (2019). Reportes sobre la variabilidad morfológica en poblaciones naturales y el ciclo de vida de *Pleurocapsa* fue tentativamente asignada como *P. entophysaloides* por su semejanza y distribución en la costa del Pacífico (California) (Montoya y Golubic, 1991). Por consiguiente, se confirma la presencia de los talos coloniales dominantes y perennes de *P. fuliginosa* en costras salinas y sustrato líticos de Las Salinas de Huacho y se extiende su distribución a otras localidades (Salinas de Chimbote y Puerto Viejo) del desierto costero central peruano.

La naturaleza polimórfica *P. fuliginosa* evidenció su plasticidad fenotípica con morfotipos o estadios similares a otros géneros como *Gloeocapsa*, *Chroococcus* y *Chroococciopsis*. En muestras de la zona hiperárida del desierto de Atacama, las comunidades endolíticas de arqueas y bacterias incluyen a la cianobacteria *Halothece* en los nódulos de halita (Robinson *et al.* 2013), sin embargo, las microfotografías evidenciaron colonias de *Chroococciopsis* entre los cristales de sal y salmuera (hidrohalita). La resistencia de la cianobacteria *Chroococciopsis* a la desecación del desierto también fue reportada por Grilli *et al.* (1993). Mediante datos metagenómicos Crits-Christoph *et al.* (2016) identificaron a *Gloeocapsa* como cianobacteria dominante para el sustrato de calcita que anteriormente fue citada como *Chroococciopsis*, sugiriendo que en un futuro pertenezca a otro género. Esta sugerencia fue evaluada por Jung *et al.* (2021) quienes investigaron mediante el enfoque polifásico la taxonomía de las cianobacterias cocoides de la zona costera del desierto de Atacama (hipolítica del sustrato de cuarzo) reportando especies del género *Gloeocapsopsis* con estadios similares a la cepa peruana de *P. fuliginosa* avalando su plasticidad fenotípica (naturaleza polimórfica).

Los sustratos endolíticos de suelos sulfatados (yeso) de los desiertos de Jordán, Estados Unidos y Chile con formas unicelulares de *Chroococciopsis* fueron reportados por Dong *et al.* (2007). Estas comunidades están compuestas de cianobacterias resistentes como la morfoespecie de *Chroococci-*

diopsis y bacterias heterotróficas asociadas según Wierzchos *et al.* (2006). El ciclo de vida basado en la división celular binaria y formación de baeocito fue reportado para las Salinas de Huacho (Montoya & Golubic 1991), en la presente investigación, las formas reproductivas y vegetativas para las salinas de Huacho también estuvieron presentes en *P. fuliginosa* de Puerto Viejo, Salinas de Chimbote y Huacho. Por lo cual, se amplía su distribución en el desierto. El incremento de la desertificación en la costa por el cambio climático está facilitando el desarrollo de comunidades extremófilas con el reconocimiento de hábitats y nichos ecológicos litobióticos.

El modelo endolítico reportado en el presente estudio que incluye a las costras salinas (halita) y los depósitos de sulfato (cristales de yeso y calcita) del desierto tiene relación con la estructura de la periferia de Marte permitiendo reconocer su analogía potencial que puede considerarse para la colonización extraterrestre en el contexto de la Astrobiología. Además, las costras y sustratos con cianobacterias y algas extremófilas son de importancia por sus aplicaciones potenciales en la obtención de metabolitos secundarios (pigmentos, osmolitos, nutraceuticos, etc.), biocombustibles y modelo de estudios en ecología, evolución y adaptación en ambientes extremos, como fue sugerido por Gao *et al.* (2021).

CONCLUSIONES

Las condiciones climáticas áridas y la desertificación se relacionaron con los cambios fenológicos del desierto costero central siendo la desecación de los humedales un factor para el desarrollo de costras biológicas, salmueras y sustratos litobióticos salinos. Sin embargo, la costa desértica con humedad atmosférica estacional alta (70-95%) proporcionada por la neblina invernal favoreció la colonización de cianobacterias y microalgas en los tres humedales costeros y alrededores. El mayor número de especies de cianobacterias y microalgas corresponde a las costras salinas (diez) comparadas con las especies cianobacteriales halófilas endolíticas *Pleurocapsa fuliginosa* y *Leptolyngbya sp.*

La plasticidad fenotípica de la cianobacteria extremófila halófila dominante *P. fuliginosa* demostró en su colonización de las costras salinas, salmuera y sustrato lítico (halita, yeso). Las estrategias de

adaptación en hábitats criptoendolítico, casmolítico e hipolítico frente a la desecación extrema, estrés osmótico y fotoprotección permitió comprender su rango de adaptación, tolerancia y habitabilidad exitosa en ecosistemas extremófilos. Los sustratos sulfatados como el yeso en la superficie desértica de Puerto Viejo y en los nódulos de halita alrededores Salinas de Chimbote y Huacho también fueron colonizados por *P. fuliginosa*. La escasez de microalgas en los nichos ecológicos litobióticos demostró la sensibilidad de eucariontes fototróficos a condiciones de aridez comparados con las cianobacterias extremófilas.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Conceptualización: H.M., J.G., R.C.; Metodología: H.M., R.C.; Investigación: H.M., J.G., L.T., R.C.; Redacción del manuscrito: H.M., L.T.; Revisión y edición: H.M., J.G., L.T., R.C.

CONFLICTO DE INTERÉS

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Azúa-Bustos, A., González-Silva, C., Mancilla, R., Salas, L., Gómez-Silva, B., McKay, C. & Vicuña, R. (2011). Hypolithic cyanobacteria supported mainly by fog in the coastal range of the Atacama. *Microb. Ecol.* 61:568-581. <https://doi.org/10.1007/s00248-010-9784-5>
- Barberena, C. & Montoya, H. (2009). Culture and life strategies of the microalga *Tetraselmis contracta* (N. Carter) Butcher at the central coastal lagoons in Lima, Perú. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 30 (8) : 1 2 9 3 - 1 2 9 7 . <https://doi.org/10.1080/03680770.2009.11923933>
- Belnap, J. & Lange, O. (2001). *Biological soil crusts: Structure, function and Management*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-56475-8>
- Bicudo C. y Menezes M. (2017) *Gêneros de Algas de Águas Continentais no Brasil: Chave para identificação e descrição*. RiMa Editora. 23 – 31 p.
- Büdel, B., Bendix, J., Bicker, F. & Green, T. (2008). Dewfall as a water source frequently activates the endolithic cyanobacterial communities in the granities of Taylor Valley. *Antarctica. J. Phycol.* 44:1415-1424. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2008.00608.x>
- Crits-Christoph, A., Robinson, C., Ma, B., Ravel, J., Wierzchos, J., Ascaso, C., Artieda, O., Souza-Egipsy, V., Casero, C. & DiRuggiero, J. (2016). Phylogenetic and functional substrate specificity for endolithic microbial communities in hyper-arid environments. *Front. Microbiol.* 7:301. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00301>
- Davila, F., Hawes, I., Ascaso, C. & Wierzchos, J. (2013). Salt deliquescence drives photosynthesis in the hyperarid Atacama Desert. *Env. Microbiol. Reports.* 5 (4) : 5 8 3 - 5 8 7 . <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12050>
- Dillard, G. E. (1999). *Common freshwater algae of the United States: an illustrated key to the genera (excluding the diatoms)*. 1. Edición, Cramer. Stuttgart. 173p.
- Dillon, J. G., & Castenholz, R. W. (1999). Scytonemin, a cyanobacterial sheath pigment, protects against uv radiation: implications for early photosynthetic life. *J. Phycol.* 681:673–681. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1999.3540673.x>
- DiRuggiero, J., Wierzchos, J., Robinson, C., Souterre, T., Ravel, R. & Artieda, O. (2012). Microbial colonization of chasmoendolithic habitats in the hyperarid zone of the Atacama Desert. *Biogeosciences* 10:2439-2450. <https://doi.org/10.5194/bg-10-2439-2013>
- Dong, H., Rech, J., Jiang, H., Sun, H. & Buck, B. (2007). Endolithic cyanobacteria in soil gypsum: Occurrences in Atacama (Chile), Mojave (United States), and Al-Jafr Basin (Jordan) deserts. *J. Geophys. Res.* Vol. 112. G 0 2 0 3 0 . <https://doi.org/10.1029/2006JG000385>
- Elbert, W., Weber, B., Burrows, S., Steinkamp, J., Büdel, B., Andreae, M. & Poschl, U. (2012). Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen. *Nature Geoscience* 5 : 4 5 9 - 4 6 2 . <https://doi.org/10.1038/ngeo1486>
- Friedmann, I. (1982). Endolithic microorganisms in the Antarctic cold desert. *Science.* 215:1045-1053. <https://doi.org/10.1126/science.215.4536.1045>
- Gao, X., Jing, X., Liu, X., & Lindblad, P. (2021). Biotechnological production of the sunscreen pigment scytonemin in cyanobacteria: Progress and strategy. *Marine Drugs*, 19(3), 129. <https://doi.org/10.3390/md19030129>
- García Pichel, F., & Castenholz, R. W. (1991). Characterization and biological implications of scytonemin a cyanobacterial sheath pigment 1. *Journal of Phycology*, 27(3), 395-409. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1991.00395.x>
- Guerrero, P., Rosas, M., Arroyo, M. & Wiens, J. (2013). Evolutionary lag times and recent origin of the biota of an ancient desert (Atacama-Sechura). *PNAS.* 110 (28): 11469-11474. <https://doi.org/10.1073/pnas.1308721110>
- Grilli, C., Ocampo-Friedmann, R. & Friedmann, I. (1993). Cytology of long-term desiccation in the desert cyanobacteria Chroococcidiopsis (Chroococcales). *Phycology*. 32:315-322. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-32-5-315.1>

- Jung, P., Schermer, M., Briegel-Williams, L., Baumann, K., Leinweber, P., Karsten, U., & Büdel, B. (2019). Water availability shapes edaphic and lithic cyanobacterial communities in the Atacama Desert. *J. Phycol.* <https://doi.org/10.1111/jpy.12908>
- Jung, P., Azua-Bustos, A., Gonzalez-Silva, C., Mikhailuyk, T., Zabicki, D., Holzinger, A., Lakatos, M. & Büdel, B. (2021). Emendation of the coccoid cyanobacterial genus *Gloeocapsopsis* and description of the new species *Gloeocapsopsis diffluens* sp. nov. and *Gloeocapsopsis dulcis* sp. nov. isolated from the coastal range of the Atacama desert (Chile). *Front. Microbiol.* 12:671742. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.671742>
- Komárek, J. & Anagnostidis K. (1998). *Cyanoprokaryota: Teil 1 / Part 1: Chroococcales* [Süßwasserflora von Mitteleuropa, 19/1]. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag. Eds. (2008), 1-556.
- Komárek, J., Kastovsky, J., Mares, J. & Johansen, J. (2014). Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) using a polyphasic approach. *Preslia*.86:295-335. <https://www.preslia.cz/P144Komarek.pdf>
- Lehnert, L., Thies, B., Trachte, K., Achilles, S., Osses, P., Baumann, K., Schmidt, J., Samolov, E., Jung, P., Leinweber, P., Karsten, U., Büdel, B. & Bendix, J. (2018). A case study on fog/low stratus occurrence at Las Lomitas, Atacama Desert (Chile) as a water source for biological soil crusts. *Aerosol and Air Quality Research*.18:254-269. <https://doi.org/10.4209/aaqr.2017.01.0021>
- Mergelov, N., Mueller, C., Prater, I., Shorkunov, I., Dolgikh, A., Zazovskaya, E., Shishkov, V., Krupskaya, V., Abrosimov, K., Cherkinsky, A. & Goryachkin, S. (2018). Alteration of rocks by endolithic organisms is one of the pathways for the beginning of soils on earth. *Scientific Reports* 8:3367. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21682-6>
- Montoya, H., Gómez, J., Medina, D. & Vera, G. (1998). Cultivo de cianobacterias de costras algal-líquénicas de las Lomas de Pachacamac, Lima. *Biotempo*.3:7-16
- Montoya, H., Gómez, J., Mariano, M., Jara, E., Carrasco, N., Tarazona, R. & Vela, M. (2019). Comunidades aereoterrestres de la microalga *Klebsormidium* (Klebsormidiophyceae, Streptophyta) en costras biológicas del desierto costero Peruano. *Arnaldoa* 26(3):1105-1124. <http://dx.doi.org/10.22497/arnaldoa.263.26317>
- Montoya, H. & Golubic, S. (1991). Morphological variability in natural populations of mat forming cyanobacteria in the Salinas of Huacho, Lima, Perú. *Algological Studies* 64:423-441. Proceedings of 11th Symposium of the IAC, Plon, Germany.
- Nienow, J. A. (2009). *Extremophiles: Dry environments (including cryptoendoliths)*. *Encyclopedia of Microbiology*. Elsevier Inc. 159-173. <https://doi.org/10.1016/B978-012373944-5.00277-7>
- Petersen, G. (1977). *Historia Marítima del Perú. Geografía y Geología general del litoral Peruano*. Instituto de Estudios Histórico-Marítimos del Perú. Tomo1. Vol.1. 65-104.
- Robinson, C., Wierzchos, J., Black, C., Crits-Christoph, A., Ma, B. & Ravel, J. (2015). Microbial diversity and the presence of algae in halite endolithic communities are correlated to atmospheric moisture in the hyper-arid zone of the Atacama desert. *Environ. Microbiol.*17:299-315. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12364>
- Rundel, P., Dillon, M., Palma, B., Mooney, H., Gulmon, S. & Ehleringer, J. (1991). The phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian deserts. *Aliso*13:1-49. <https://doi.org/10.5642/aliso.19911301.02>
- Shalygin, S., Kavulic, K., Pietrasiak, N., Bohunicka, M., Vaccarino, M., Chesarino, N. & Jeffrey, J. (2019). Neotypification of *Pleurocapsa fuliginosa* and epitypification of *P. minor* (Pleurocapsales): resolving a polyphyletic cyanobacterial genus. *Phytotaxa*, 392(4), 245-263 <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.392.4.1>
- Warren-Rhodes, K., Rhodes, K., Pointing, S., Ewing, S., Lacap, D., Gomez-Silva, B., Amundson, R., Friedmann, I. & McKay, C. (2006). Hypolithic cyanobacteria, the dry limit of photosynthesis, and microbial ecology in the hyper arid Atacama desert. *Microb. Ecol.* 52:389-398. <https://doi.org/10.1007/s00248-006-9055-7>
- Weber, B., Belnap, J., Büdel, B., Antoninka, A., Barger, N., Chaudhary, V., Darrouzet-Nardi, A., Eldridge, D., Faist, A., Ferreberg, S., Havrilla, C., Huber-Sannwald, E., Issa, O., Maestre, F., Reed, S., Rodriguez-Caballero, E., Tucker, C., Young, K., Zhang, Y., Zhao, Y., Zhou, X. & Bowker, M. (2022). What is a biocrust? A refined, contemporary definition for a broadening research community. *Biol.Rev.*97:1768-1785. <https://doi.org/10.1111/brv.12862>
- Wierzchos, J., Casero, M., Artieda, O. & Ascaso, C. (2018). Endolithic microbial habitats as refuges for life in polyextreme environment of the Atacama Desert. *Curr. Opin. Microbiol.* 43:124-131. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2018.01.003>
- Wierzchos, J., De los Rios, A. & Ascaso, C. (2012). Microorganisms in desert rocks: the edge of life on earth. *Int. Microbiol.* 15:173-183. <https://doi.org/10.2436/20.1501.01.170>
- Wierzchos, J., Ascaso, C. & McKay, C. (2006). Endolithic cyanobacteria in halite rocks from the hyperarid core of the Atacama Desert. *Astrobiology*. 6 (4) : 4 1 5 - 4 2 2 . <https://doi.org/10.1089/ast.2006.6.415>