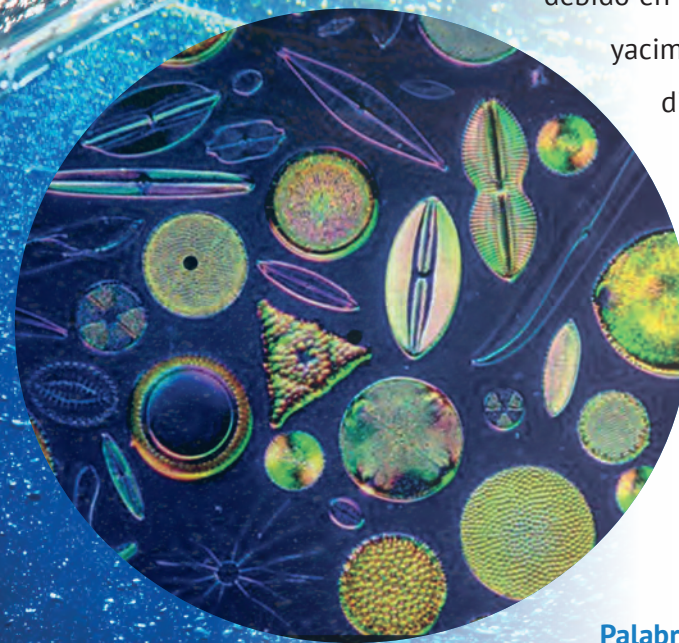


Algas de Cristal; diatomeas

Crystal algae; diatoms



Resumen

Las diatomeas conforman uno de los grupos más diversos e importantes del fitoplancton y del fitobentos; están en la base de las cadenas tróficas, son participantes fundamentales en el reciclamiento de carbono y de silicatos, ya que su pared celular de sílice es característica del grupo. Como microorganismos autótrofos-fotosintéticos, las diatomeas producen el 20% del oxígeno que respiramos. Su origen es contemporáneo a la época de los dinosaurios; es decir alrededor del periodo jurásico. Se piensa que son el resultado de una endosimbiosis secundaria entre una célula eucariótica y un alga, y que esto les permitió adquirir del endosimbionte, el cloroplasto y la información genética tanto de su núcleo como de su plástido. Las diatomeas son el grupo eucariótico más exitoso de los últimos 100 millones de años, debido en parte a que tienen un alto potencial de adaptación; una prueba de ello son los yacimientos petrolíferos que en gran parte son resultado de sus transformaciones. Las diatomeas son el componente más importante de la bomba biológica de carbono, que produce un secuestro del CO₂ en forma de materia orgánica y de su hundimiento como nieve marina a grandes profundidades oceánicas, algo muy importante en el contexto del cambio climático global. Su potencial metabólico ha despertado gran interés en áreas diversas, desde la ecología hasta la nanotecnología. Este potencial apenas se conoce, pero es un tema de investigación que permitirá entender mejor el papel que tienen estos pequeños gigantes de cristal en el ecosistema, al igual que sus posibles aplicaciones en áreas tan importantes como la medicina humana.

Palabras clave: microalgas, endosimbiosis, biotecnología, cambio climático

Abstract

Diatoms are one of the most diverse and important groups of phytoplankton and phyto-benthos, they are at the base of the trophic chains and are fundamental participants in the recycling of carbon and silicates, since their silica cell wall is characteristic of the group. As photosynthetic autotrophs they produce 20% of the oxygen we breathe. Its origin is from the time of the dinosaurs what means

Recursos Naturales y Sociedad, 2020. Vol. 6 (1): 25-42. <https://doi.org/10.18846/renaysoc.2020.06.06.01.0003>

María Concepción Lora Vilchis ¹; Francisco Omar López Fuerte ², Carlos Alejandro Pérez Rojas¹

¹ Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, ² Universidad Autónoma de Baja California Sur



around the Jurassic period. It is thought they are the result of a secondary endosymbiosis between one eukaryotic cell and one alga, which allowed them to acquire from the endosymbiont, the chloroplast and the genetic information of both the nucleus and the plastid. Diatoms have a high potential for adaptation; they are the most successful eukaryotic group of the last 100 million years, and proof of this are the oil fields that are largely the result of their transformations. They are the most important component of the biological carbon pump, which produces a sequestration of CO₂ as organic matter and its sinking to great ocean depths in the form of sea snow, which is very important in the context of global climate change. The metabolic potential of diatoms has aroused great interest in such diverse areas ranging from ecology to nanotechnology. Although the potential of this small glass giants is barely known, it is a subject of study that will allow a better understanding of its role in the ecosystem and even their possible applications in areas as important as human medicine.

Key words: microalgae, endosymbiosis, biotechnology, climate change

Introducción

Las diatomeas son algas unicelulares microscópicas con una pared celular ornamentada que asemeja a una micro-caja de cristal compuesta en gran parte por silicatos, cuya complejidad ultraestructural las hace únicas entre los microorganismos, y por mucho, ésta es la razón principal por la que su estudio ha fascinado y atraído a muchos investigadores y a aficionados (Ver Fig. 1). La mayoría de las diatomeas son autotróficas fotosintéticas y en abundancia, constituyen casi la mitad de la biomasa fitoplanctónica en los océanos. Esto equivale a casi el 45% de la productividad primaria en este ambiente, mientras que a nivel planeta, son las responsables de aproximadamente el 25% de dicha productividad, lo que equivale a una fijación de carbono mayor a la que producen en su conjunto, ¡¡todas las selvas tropicales del mundo!! (Field *et al.*, 1998). Otra función muy im-

portante de las diatomeas es que producen alrededor del 20 % del oxígeno que respiramos. El éxito de estas células en nuestro planeta ha sido tal, que una fracción importante de los yacimientos petrolíferos, son producto del depósito de estas células y de su transformación a través del tiempo.

En términos de distribución, las diatomeas habitan casi todos los ambientes acuáticos (Ver Fig. 2) y algunos ambientes terrestres con cierto contenido de humedad; desde aguas termales hasta hielos marinos, en ambientes ácidos o alcalinos, dulceacuícolas o hipersalinos (Seckbach y Kociolek, 2011), oligotróficos (pobres de nutrientes) o muy eutrofizados (elevada abundancia de nutrientes y materia orgánica), además de que también pueden encontrarse como endosimbiontes de otros microorganismos como dinoflagelados y foraminíferos (Kociolek y Hamsher, 2016).

En cuanto a su forma de vida, generalmente son solitarias, aunque pueden vivir en colonias, formando cadenas o agregados. Por lo general son microscópicas y miden unas cuantas micras, pero algunas pueden crecer hasta 200 micras,

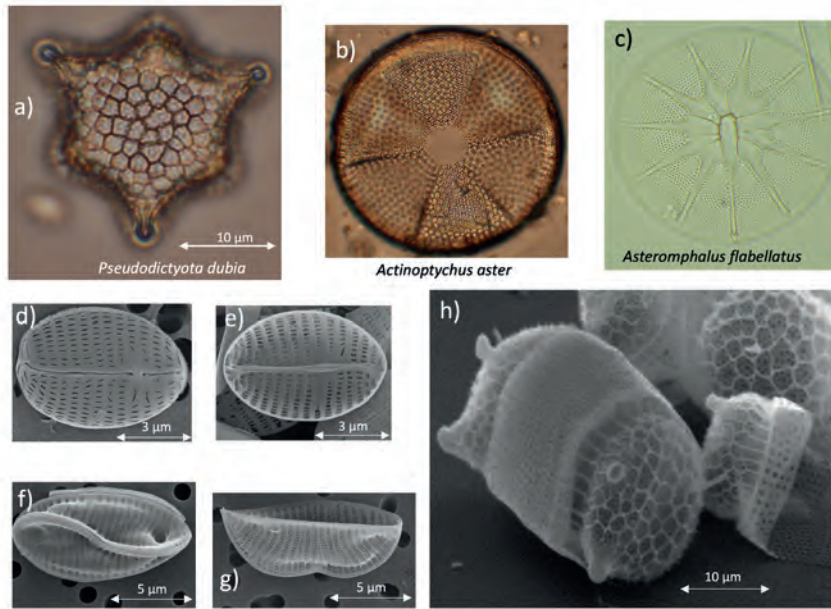


Figura 1. Diversidad de formas y tamaños de la pared celular de algunas diatomeas. a, b y c, microscopía de luz de algunas diatomeas céntricas. d-h, imágenes de microscopía electrónica de la pared de diatomeas. Las fotografías sin escala pueden medir desde menos de 20 hasta más de 70 μm .

con algunas excepciones, como en el caso de *Ethmodiscus* spp. que llega a medir hasta casi 2,000 micras (1.9 mm). Se han descrito alrededor de 12,000 especies de diatomeas, pero se piensa que este número puede aumentar hasta 100,000 (Mann y Vanormelingen, 2013),

aunque muchas de estas sólo se han reportado como fósiles en restos marinos petrificados.

Entre los nutrientes disueltos que las diatomeas requieren están los silicatos, que son empleados para formar su pared celular y pueden llegar a representar hasta

la mitad del peso seco de toda la célula y es por ello que son las principales responsables del reciclamiento de silicio en los océanos. El contenido de silicatos es tal, que puede servir como un lastre para las partículas que las contienen, sean agregados celulares o heces del zooplancton, lo que permite un rápido hundimiento que lleva a estos agregados hacia el fondo marino, constituyendo la llamada “nieve marina”.

Clasificación

De acuerdo con su simetría y forma, las diatomeas inicialmente se clasificaron en céntricas y penadas (Fig. 7). Las céntricas pertenecen a la clase Coscinodiscophyceae, se caracterizan por ser simétricas en varios planos y muchas tienen simetría radial. Las penadas tienen generalmente simetría bilateral y se subdividen en dos clases, las Bacillariophycidae que presentan rafe y las Fragilariophyceae que no lo presentan. El rafe es una estructura (hendidura) que además de ser un soporte estructural, les permite secretar sustancias mucosas con las cuales pueden fijarse a un sustrato o también tienen la posibilidad de



Figura 2. ¿Dónde viven las diatomeas? En todos los sitios donde haya agua o humedad; en agua dulce (a-c), en agua marina (d-e). Se muestran diferentes sitios de la Sierra La Laguna en BCS, México, con agua dulce corriente o estancada de temporal (a- c) y agua marina, corriente o estancada; y suelos húmedos (d-f).

movimiento ya que se permite un deslizamiento sobre una superficie.

Algunas especies poseen dos rafeles (birrafidas) por lo que sus movimientos pueden ser más variados. Las diatomeas centrales que forman parte del fitoplancton dependen de otras estructuras (setas, espinas, etc.) y mecanismos fisiológicos para mantenerse en la columna de agua tales como setas o también su movimiento vertical, mediante la síntesis de lípidos, con lo que disminuyen su densidad respecto del agua que las rodea (Gross, 2012).

Origen de las diatomeas

Se piensa que las algas eucariotas se originaron durante la era Proterozoica (hace unos 1,200 millones de años), mediante un evento de endocitosis primaria, en el que una cianobacteria (roja o verde) fue “engullida” por una célula heterótrofa y que la adoptó como parte de ella. El resultado de esta “fusión”, fue el primer ancestro autótrofo eucarionte, a partir del cual se originaron las algas verdes, las rojas y las glaucofitas (Ver Fig. 3). Alrededor del periodo Jurásico (hace unos 200 millones de años), ocurrió una endosimbiosis secundaria, es decir

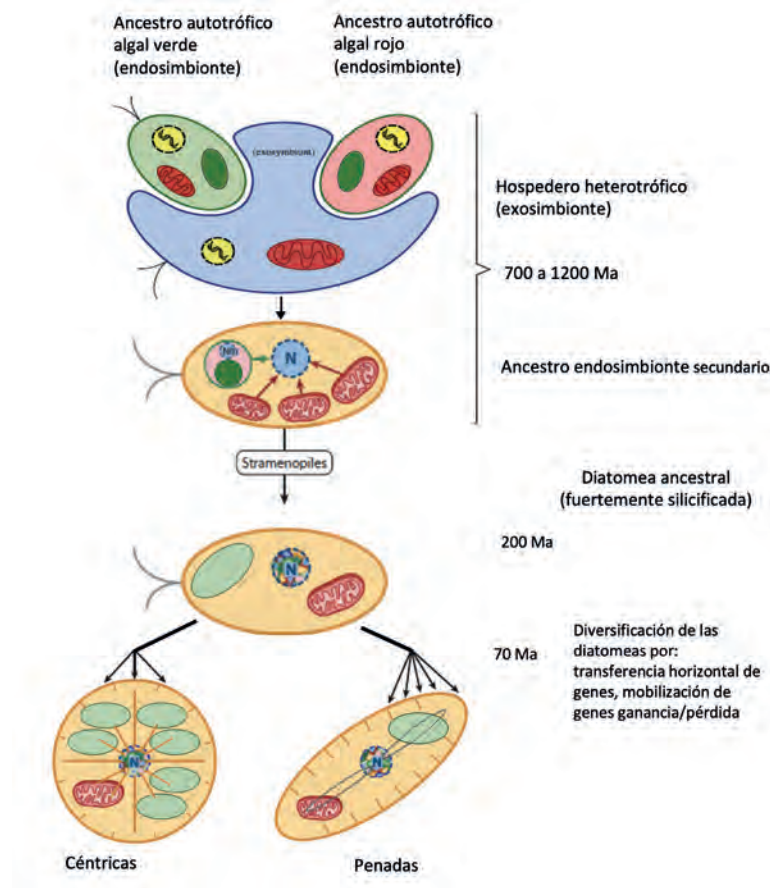


Figura 3. Representación esquemática del origen endosimbiótico de las diatomeas. La endosimbiosis posterior de las algas verdes y rojas por una célula heterótrofa permitió la transferencia de genes del núcleo del endosimbionte al núcleo del hospedero, así como de los organelos plástido y mitocondria al núcleo del hospedero. Otros genes pueden haberse adquirido por transferencia lateral antes y después de la diversificación en céntricas y penadas, así como adquisición de elementos genómicos transponibles y la ganancia/pérdida de genes durante la adaptación al nicho. Modificado del diagrama de Benoiston et al., 2009 y Bowler et al., 2010. Ma, millones de años.

una célula heterótrofa endocitó a una alga (roja o verde) y la adoptó como parte de ella misma, o sea que no la digirió. De esta unión se originaron otras algas, entre las cuales probablemente estaban los ancestros de las diatomeas, que en esa época aún no tenían una cubierta celular (frústula) tan robusta como la actual. Las primeras formas bien preservadas de diatomeas céntricas son de inicios del periodo Cretácico (hace 150 millones de años), y las diatomeas penadas sin rafe aparecieron a finales de ese mismo periodo (hace unos 100 millones de años). Posteriormente en el Eoceno (hace unos 50 millones de años), aparecieron los primeros registros de las diatomeas que poseen rafe (Benoiston *et al.*, 2017) (ver clasificación).

Estructura celular

La composición y organización celular de las diatomeas presenta algunas diferencias notables respecto a la de otras microalgas (Fig. 4). La pared celular de sílice (dióxido de silicio hidratado), se denomina frústula y su función principal es la de darle protección a la célula. Hacia el interior, la membrana celular rodea a la célula y define lo que puede o no entrar o salir de ella; otros organelos son el núcleo, el plástido o cloroplasto, la

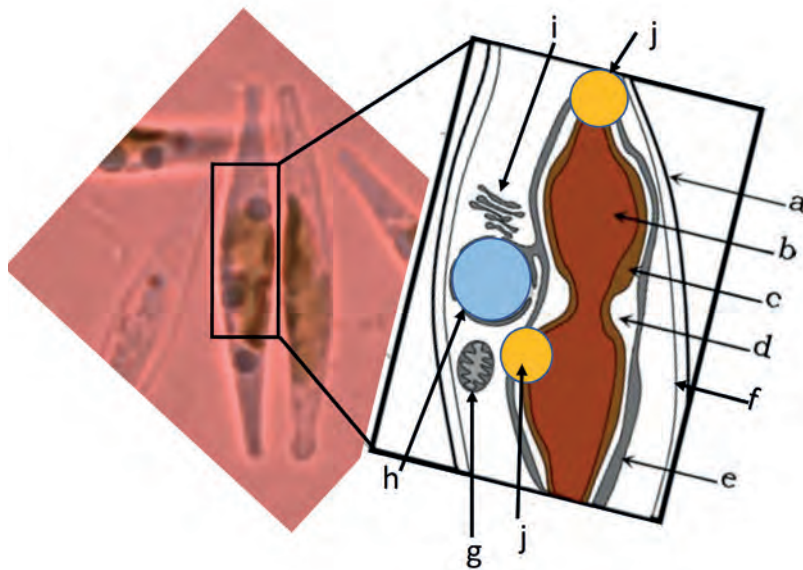


Figura 4. Fotografía microscópica de la diatomea *Phaeodactylum tricoratum* y representación esquemática de sus organelos. a) pared celular, b) estroma, c) espacio intermembranal, d) compartimiento periplastidial, e) retículo endoplásmico cloroplástico, f) membrana celular, g) mitocondria, h) núcleo, i) aparato de Golgi, j) cuerpos lipídicos. Modificado a partir de Bozarth *et al.*, 2009.

mitocondria, el retículo endoplásmico, el aparato de Golgi y diferentes tipos de vesículas como el peroxisoma, de almacenaje de lípidos llamados cuerpos lipídicos, vesícula de depósito de sílice y vesículas de almacenaje de carbohidratos tales como la crisolaminarina (Obata *et al.*, 2013).

Las mitocondrias y los peroxisomas participan con el cloroplasto en el reciclado de algunos compuestos que son producto de su metabolismo, tales como el glicolato que se produce durante la fotorespiración, productos generados ante condiciones adversas o de estrés, así como productos de la degradación de lípidos (Falkowsky y Raven, 2007).

El cloroplasto de las diatomeas (Fig. 5) puede ser de diferente tamaño y forma, pudiendo presentar granulaciones o ramificaciones; algunas células pueden tener sólo uno, pero en otras puede haber dos o más. Este organelo está rodeado por cuatro membranas, lo que refleja su origen endosimbiótico secundario (Cox, 2015). Dentro del cloroplasto se encuentran los tilacoides, bolsas membranosas en cuya membrana se ubican los

complejos fotosintéticos que durante la fase luminosa aprovechan directamente la luz para producir energía química como adenosin trifosfato (ATP) y nicotin adenin difosfato reducido (NADPH) esto es, moneda energética y potencial reductor respectivamente. En la fotosíntesis participan algunos pigmentos como las clorofilas a, c1 y c2, y el carotenoide fucoxantina, que les dan el color característico a las células, que va desde el café dorado, café oscuro, hasta el café verdoso. Los productos de la fase luminosa ATP y NADPH participan en la fase oscura de la fotosíntesis (llamada así porque no depende directamente de la luz), y se emplean en la fijación del CO_2 mediante el proceso metabólico denominado ciclo de Calvin - Benson - Bassham (CCBB), que ocurre en el estroma o matriz del cloroplasto. Es aquí donde se produce gliceraldehido 3 fosfato (G3P), un compuesto de tres carbonos resultante de la fijación del CO_2 que tiene una mayor duración que los productos de la fase luminosa (ATP y NADPH). En condiciones de abundancia de nutrientes y luz, el G3P puede servir para fabricar otros compuestos más grandes que se pueden acumular en la célula, tales como algunos carbohidratos. El cloroplasto posee uno o más pirenoides; estos son cuerpos proteináceos donde se

ubica la RUBISCO (Ribulosa 1, 5 bifosfato carboxilasa oxigenasa) que es la enzima responsable de la fijación del carbono. Tanto el tamaño del cloroplasto como su posición dentro de la célula pueden variar dependiendo de la condición nutricional y de la iluminación que recibe la célula (Cox, 2013; Wada, 2013).

De las cuatro membranas que recubren al cloroplasto, la última es parte del retículo endoplásmico, y tiene también un estrecho contacto con el núcleo celular. El retículo endoplásmico mantiene una relación compleja y no muy entendida con el núcleo y con el cloroplasto; participa en la biosíntesis de proteínas, de los lípidos del cloroplasto, de los lípidos del resto de la célula y en específico, en la biosíntesis de ácidos grasos poliinsaturados de cadena larga (HUFA por sus siglas en inglés). Los HUFA son esenciales para los animales porque no pueden sintetizarlos y requieren obtenerlos de la dieta.

Las diatomeas son una de las fuentes naturales más importantes de HUFAs y por su cantidad, el ácido eicosapentaenoico (EPA) es el

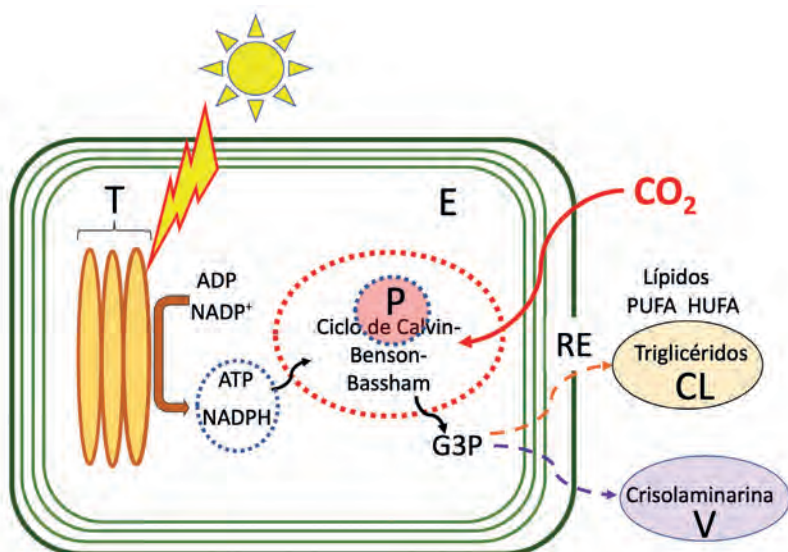


Figura 5. Esquema simplificado del cloroplasto de las diatomeas. T, tilacoides; RE, retículo endoplásmico; P, pirenoide; E, estroma; CL, cuerpo lipídico; V, vesícula; ADP, adenosin difosfato; ATP, adenosin trifosfato; NADP^+ nicotinamida adenina dinucleótido fosfato oxidado; NADPH, nicotinamida adenina dinucleótido fosfato reducido; G3P, gliceraldehido 3 fosfato; PUFA, ácidos grasos poliinsaturados; HUFA, ácidos grasos altamente insaturados.

principal HUFA producido por estas microalgas.

Las diatomeas cuentan con diversos mecanismos de protección ante un exceso de luz; uno de ellos es el movimiento del cloroplasto, que permite modular la iluminación hacia el sistema fotosintético; otro mecanismo se basa en pigmentos carotenoides constituidos por el ciclo diatoxantina y diadinoxantina, éste ciclo constituye uno de sus principales sistemas de fotoprotección a corto plazo (Kuczynska *et al.*, 2015).

Compuestos de almacenaje

Las diatomeas pueden almacenar su energía en forma de carbohidratos o lípidos (Fig. 5), a diferencia de las algas verdes y de las plantas que producen y almacenan dentro del cloroplasto un tipo de carbohidratos como el almidón que es insoluble, estas microalgas pueden producir otro tipo de carbohidratos solubles tales como la *crisolaminarina* que se produce fuera del cloroplasto y se almacena en vesículas en el citoplasma. Esta es una manera común de almacenaje de energía cuando las células están en condiciones de abundancia

de nutrientes y es importante durante periodos de oscuridad, cuando la célula no puede realizar la fotosíntesis, por lo que tiene que respirar para obtener su energía a partir de compuestos previamente almacenados. Los triglicéridos son el tipo de lípidos que las diatomeas pueden acumular en los llamados cuerpos grasos, localizados en el citoplasma celular; el número y tamaño de éstos depende de la especie y de las condiciones de cultivo; el porcentaje de lípidos acumulados puede ir de menos de 20 hasta más de 60% del peso seco celular (Thajuddin *et al.*, 2015). Esta capacidad ha sido objeto de muchas investigaciones (Yi *et al.*, 2017) porque muchas especies pueden incrementar su fracción lipídica en respuesta a condiciones de estrés por déficit de nutrientes como nitrógeno y silicio. Algunas especies presentan una mayor respuesta a éste déficit e incrementan significativamente su producción de lípidos, por lo que se han propuesto como potencialmente utilizables para la obtención de aceites y biocombustibles. Otros procedimientos para el incremento de la productividad lipídica incluyen la modificación del genoma por métodos moleculares, pero en este punto queda aún mucho que explorar (Gruber y Kroth, 2017).

Pared celular y división celular

La frústula o pared celular, está constituida por dos tecas o valvas, siendo la epiteca la exterior y la hipoteca la interior, que se ensamblan estrechamente de manera similar a las cajas de zapatos o a las cajas de Petri (Fig. 6). Las valvas están unidas por bandas que constituyen el cíngulo;

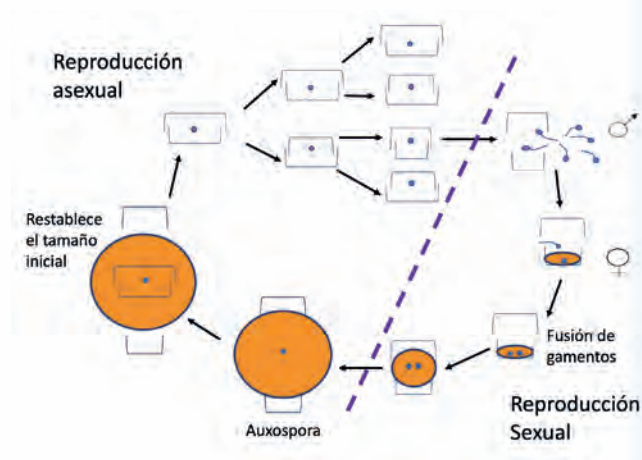


Figura 6. Representación esquemática del ciclo reproductivo de las diatomeas.



sobre la valva se presentan poros (areolas) de gran diversidad con una intrincada y delicada trama y textura; los tamaños, formas y cubiertas son característicos de cada especie. Las areolas permiten el intercambio de nutrientes y desechos, agua, gases, así como también la comunicación con otros organismos.

Durante el ciclo de vida de la mayoría de las diatomeas y particularmente cuando la célula se divide por reproducción asexual o mitosis, el tamaño de una de las valvas disminuye; esto es, la célula sintetiza completamente dos valvas complementarias a las que posee antes de su división y esto hace que uno de los organismos formados en la división sea cada vez más pequeño (Fig. 6). Si esto continuara por un gran número de veces, habría un punto en que la célula dejaría de existir, por lo que cuando la célula alcanza un tamaño crítico hay un cambio de estrategia reproductiva, pasando de una reproducción asexual a la reproducción sexual o meiosis, lo que implica la formación de gametos (masculinos y femeninos). Cuando los gametos se unen conforman una auxospora de mayor tamaño, que bajo condiciones ambientales propicias puede evolucionar a una célula con características estructurales similares a las que la originó, pero de mayor tamaño. Particularmente, las diatomeas céntricas producen gametos de diferente tamaño y forma, (el masculino posee flagelos y es más pequeño), mientras que en las diatomeas penadas, ambos gametos son iguales (Lee, 2008).

Previo a la división celular de las diatomeas es indispensable que la pared celular se construya por completo. El detalle de cómo se forma no es del todo conocido; su comprensión posibilitaría fabricar nanoestructuras con gran cantidad de aplicaciones en diversos campos, incluida la electrónica, siendo éste un tema de estudio en diferentes grupos de investigación (Cox, 2011; Hildebrand *et al.*, 2018).

Para la síntesis de la pared celular, la célula acumula el sílice en una vesícula de depósito que está en estrecho contacto con la membrana celular. La célula requiere adicionar a la vesícula una matriz de proteínas sobre la cual se deposita el sílice. En este proceso también participan otros componentes proteicos como las silafinas (ricas en lisina), las silacidinas y las poliaminas de cadena larga, como la frustulina y la pleuralina (Hildebrand *et al.*, 2018).

Identificación taxonómica

Las características ultra-estructurales de la pared celular de las diatomeas, tales como la presencia de poros (areolas), su tamaño y número por unidad de área (generalmente en 10 micras), la longitud de los diferentes ejes (ápical, transápical y pervalvar) y organización de las porosidades, son características de cada especie (Fig. 7) y desde hace tiempo han sido el fundamento para su clasificación y determinación (identificación) taxonómica. El proceso de identificación requiere de una amplia preparación y experiencia, razón principal que dificulta la tarea a principiantes. Algo que añade complejidad al proceso de identificación es la disminución de tamaño conforme las células se dividen (reproducción asexual). Así mismo, especies diferentes pueden tener la misma forma y características estructurales de la pared celular, estas son las llamadas especies crípticas.

Otras metodologías que se han empleado desde finales del siglo pasado son técnicas moleculares, mediante las que se pretende la identificación de algún segmento

genómico nuclear o marcador molecular, ya sea cloroplástico o mitocondrial, que al compararse con otros segmentos previamente identificados y registrados en el GenBank NCBI (National Center for Biotechnology Information) para especies conocidas, pudiesen coincidir. Entre los marcadores moleculares empleados destacan los genes de la subunidad mayor de la ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa o RUBISCO (*rbcl*), el espaciador interno transcrito 2 (ITS-2) y el gen del ARNr 18S (Radha *et al.*, 2013). Normalmente se amplifican estos segmentos utilizando la reacción de la polimerasa en cadena (PCR), para secuenciar los productos de esta reacción y analizar estas secuencias empleando herramientas bioinformáticas.

Esta metodología no requiere de amplio conocimiento de las cepas y se puede realizar por cualquier persona con un entrenamiento básico en métodos moleculares, mientras existan registros previos de las especies y sus segmentos genómicos correctamente descritos en el GenBank. De lo contrario puede haber especies mal determinadas (identificadas), pues no todos los biólogos moleculares que proporcionan u obtienen los datos en el GenBank, son expertos o especialistas y, sin tener más elementos, pueden conducir a grandes errores. En este caso es necesario hacer un seguimiento de los trabajos científicos de quien reporta estos datos al GenBank, para saber qué tan confiables son, pero una mejor aproximación será emplear ambas técnicas y estar cerca de los expertos o de sus publicaciones.

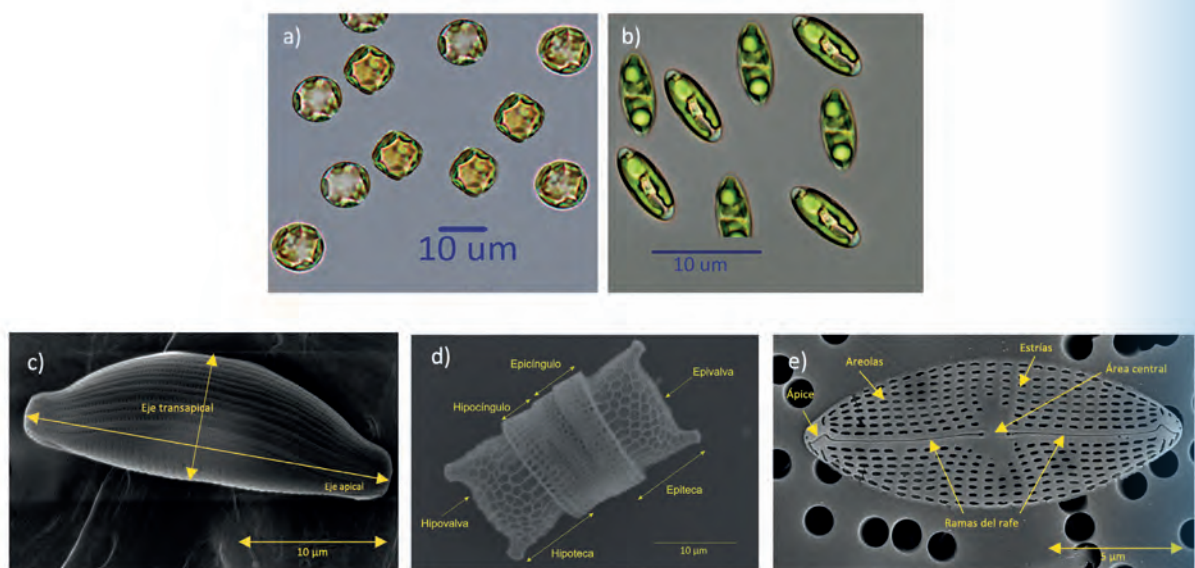


Figura 7. Clasificación de las diatomeas y estructura ultramicroscópica. Microfotografías de luz: a) Diatomea céntrica: *Contricribra weissflogii*, b) Diatomea penada *Navicula salinicola*. Microscopía electrónica que muestra la ultraestructura de la pared celular: c) diatomea penada, d) diatomea céntrica, e) diatomea penada. Origen: Cepas pertenecientes a la Colección de microalgas del CIBNOR.

La vida de las diatomeas

Como cualquier organismo autótrofo, las diatomeas necesitan para su crecimiento un medio de cultivo base agua, macronutrientes (nitrógeno, fósforo, carbono y silicio), micronutrientes tales como metales traza (zinc,



cobre, cobalto, molibdeno y manganeso entre otros) y vitaminas (principalmente B₁₂ cianocobalamina, biotina y tiamina). Respecto de su nutrición, las diatomeas son generalmente autotróficas; es decir, por lo general realizan fotosíntesis y requieren de una fuente luminosa principalmente en el intervalo de luz visible. Algunas pueden realizar mixotrofia, lo que indica que son capaces de emplear fuentes orgánicas de carbono (ej. acetato, citrato, glucosa, etc.) además de la luz. Otras especies tienen otro tipo de nutrición, que es la heterotrófica, y sólo emplean fuentes orgánicas de carbono, nitrógeno y otros elementos en la matriz orgánica; la mayoría de las diatomeas que realizan heterotrofia son penadas y bénticas (viven sobre algún sustrato).

Dado que en todas las especies estudiadas se han detectado mecanismos de transporte de carbohidratos y aminoácidos, esto en principio indicaría que todas tienen potencial para realizar autotrofia y heterotrofia. Las especies bénticas por lo general no están tan cerca de la luz, pero sí de los organismos descomponedores y generadores de materia orgánica y así podrían tener acceso a una mayor cantidad de estas moléculas, por lo que en estos organismos la heterotrofia podría ser algo más común que la autotrofia. Esto explicaría por qué las microalgas bénticas pueden vivir por más tiempo en ausencia de luz y también el por qué, en las diatomeas pélagicas no se ha reportado la nutrición heterotrófica (Tuchman, 1996). El ambiente determina la expresión de las posibilidades metabólicas de las especies que viven en ambientes enriquecidos y son diferentes de aquéllas que se desarrollan en medios pobres. Lo anterior también determina la mayor diversidad y abundancia de diatomeas encontrada en zonas costeras y marinas con alta concentración de nutrientes, como las regiones de surgencia y en altas latitudes, mientras que, en las regiones oceánicas con menor concentración de nutrientes, la densidad y diversidad de estas células es mucho menor (Benoiston *et al.*, 2017; Tréguer *et al.*, 2017). El descubrimiento de que las diatomeas a diferencia de las plantas, poseen todos los componentes del ciclo de la urea (presente en los animales como producto del metabolismo proteico), fue muy sorprendente y aún no se sabe cómo es que estas células lo usan,

pero es una muestra del gran potencial que tienen para adaptarse a diversos ambientes (Armbrust *et al.*, 2009).

Diatomeas, ecosistema y cambio climático

Los océanos son el mayor sumidero de CO₂ en nuestro planeta y el fitoplancton es un participante fundamental en el acoplamiento de los procesos atmosféricos y oceánicos del ciclo del carbono. La transferencia neta del CO₂ a los océanos es resultante del efecto de dos sistemas: la bomba de solubilidad que concentra el carbono inorgánico disuelto (conformado por CO₂ y los iones carbonato y bicarbonato), y la bomba biológica del carbono (Fig. 8). Al ser el componente más grande del fitoplancton, las diatomeas son las principales participantes de la bomba biológica de carbono, que se refiere al proceso de captación del CO₂ por fotosíntesis para producir materia orgánica, su transferencia a los productores primarios en la capa fótica, y posteriormente el secuestro de este carbono mediante su hundimiento hacia grandes profundidades, para depositarse finalmente en el fondo

marino y formar parte del sedimento (Basu y Mackey, 2018; Tréguer *et al.*, 2017). La combinación específica de crecimiento, productividad y contenido de silicio en las diatomeas determina la biogeoquímica de la especie y también su capacidad de exportar carbono (Petrou *et al.*, 2019).

Actualmente, las emisiones antropogénicas de CO_2 contribuyen fuertemente al cambio climático global; su concentración atmosférica antes de la revolución industrial era de 270 partes por millón (ppm), en este momento es de 400 ppm, y se estima que a finales de siglo alcanzará entre 800 y 1000 ppm (Basu y Mackey, 2018). Este continuo incremento de CO_2 contribuye al aumento de la temperatura en la atmósfera y en el mar, ésta última se estima que incrementará 4°C en promedio a finales del siglo y causará un aumento en la salinidad por evaporación y una mayor estratificación en la columna de agua (Bautista-Chamizo *et al.*, 2018). En este contexto, las modificaciones en el ambiente marino se observarán principalmente en la zona fótica, donde la mezcla de agua causada por las surgencias sería cada vez menos profunda; en consecuencia, el fitoplancton quedaría “atrapado” en la superficie del océano, con una menor disponibilidad de nutrientes y una mayor exposición a la luz y a salinidades más altas (Basu y Mackey, 2018).

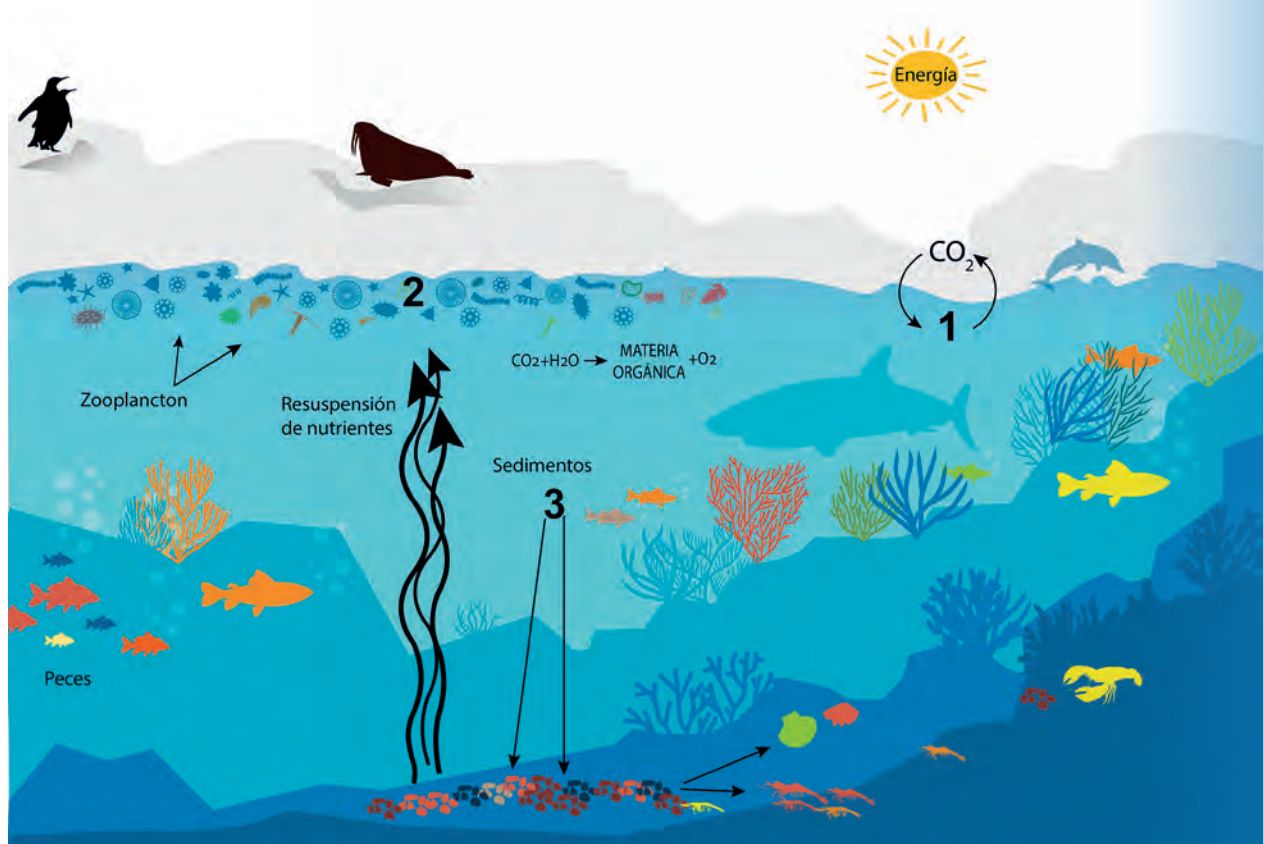


Figura 8. Esquema del papel de las diatomeas como parte del fitoplancton en el ecosistema acuático. 1. Captación de CO_2 , 2. Producción de biomasa por fotosíntesis y son la base de las cadenas tróficas acuáticas, 3. Sedimentación de las diatomeas, forman la nieve marina que al hundirse se deposita en el fondo marino. (Por Concepción Vilchis, Diseño Gráfico Gerardo Hernández)



Además del calentamiento, la integración del CO₂ atmosférico en los océanos ocasionará cambios significativos en la formación de ácido carbónico, provocando una acidificación del océano. Durante la era pre-industrial, el promedio del pH del mar era de 8.2 y en la actualidad es de 8.1, lo que equivale a un incremento de 30% en la concentración de iones H⁺ (Basu y Mackey, 2018), y de acuerdo con algunos pronósticos, para el año 2100 disminuirá hasta 7.8 (Bautista-Chamizo *et al.*, 2018).

Todas estas condiciones (aumento de temperatura, irradiancia y salinidad; déficit de nutrientes y disminución de pH) tienen efectos diversos en las comunidades fitoplanctónicas, y pueden inducir modificaciones en su fisiología y su estructura, y muy probablemente repercutirán en la eficiencia de la bomba biológica del carbono; esto es, en la cantidad y calidad de la biomasa transferida a la cadena trófica y a las profundidades del océano y sedimentos (Basu y Mackey, 2018).

Aún no se tiene idea clara de cómo el fitoplancton responderá a estos cambios climáticos que se pronostican para el futuro (Armbrust *et al.*, 2009; Petrou *et al.*, 2019). Como un participante principal, las diatomeas han sido utilizadas para monitorear y estudiar estos cambios (Petrou *et al.*, 2019); sin embargo, la interacción de tantos factores hace muy difícil establecer predicciones definitivas, pues existen contrastes al comparar los estudios realizados en diversas áreas geográficas, ecosistemas, condiciones ambientales y organismos. Por ejemplo, se ha observado que el crecimiento de las diatomeas se estimula con incrementos en el CO₂ en el ambiente acuático (Basu y Mackey, 2018), ya que tienen una alta tolerancia a la acidificación (Valenzuela *et al.*, 2018); sin embargo, su capacidad de integrar el silicio a su frústula es sensible a la acidificación del ambiente (Petrou *et al.*, 2019), por lo que a largo plazo estos efectos no son predecibles.

Por otro lado las diatomeas se encuentran en el primer nivel de la cadenas tróficas marinas, proveen de materia orgánica y compuestos bioactivos ej. PUFA, HUFA, carotenoides, compuestos fenólicos entre otros, a organismos de niveles tróficos secundarios (Foo *et al.*, 2017). En condiciones de déficit de nutrientes o alta irradiancia, este tipo de compuestos tiende

a incrementar, pero estas mismas condiciones tienden a reducir el crecimiento de las diatomeas (Yi *et al.*, 2017). Los HUFA son importantes para los organismos en muchos aspectos, uno de ellos es la síntesis de prostaglandinas, importantes reguladores de diversas funciones, nerviosa, inmune y reproductiva entre otras. Los HUFA son esenciales y los organismos dependen de que la dieta se los suministre, de manera que un déficit en la producción de estos compuestos puede trascender a todos los niveles de la cadena trófica, modificando la resistencia a enfermedades, la protección contra virus y bacterias, la función intestinal (ya que los HUFA favorecen la colonización de probióticos), la función nerviosa, el rendimiento reproductivo y el control de peso, entre otros procesos (Bellou *et al.*, 2014). Los estudios del efecto sinérgico de factores como el aumento de temperatura, salinidad y acidificación sobre las diatomeas, mostraron cambios significativos en la viabilidad celular, tamaño y actividad fotosintética; sin embargo, no hubo una sinergia de las tres variables ya que la interacción entre el bajo pH y la alta

salinidad resultó en la inhibición de sus efectos (Bautista-Chamizo *et al.*, 2018). Este tipo de estudios son esenciales para tratar de entender el comportamiento de las diatomeas, el de otras microalgas y su repercusión en la bomba biológica del carbono en condiciones de concentraciones elevadas de CO₂, pero su complejidad se incrementa exponencialmente con cada nuevo factor que se agrega, incluyendo las diferentes especies de diatomeas y microalgas (Basu y Mackey, 2018).

Aplicaciones tecnológicas

Las diatomeas han atraído la atención debido a sus características fisiológicas y metabólicas, las cuáles se aprecian como oportunidades para aplicaciones comerciales e industriales. El conocimiento de las técnicas de cultivo de microalgas ha sido fundamental para el éxito de la acuicultura marina; tradicionalmente las diatomeas planctónicas se han empleado como alimento vivo para las fases iniciales de desarrollo de invertebrados; así como para toda la vida de los moluscos bivalvos, gasterópodos (abulón) y para el zooplancton que se debe producir como alimento vivo y que es la base de la acuicultura de peces. Otros invertebrados cuyo mercado está en expansión en Asia, como el pepino y el erizo de mar, también requieren diatomeas bentónicas como alimento natural en fases iniciales de su desarrollo (Brown *et al.*, 1997).

Las diatomeas son en general productoras de PUFA, de HUFA, y en especial del EPA, lo que las hace un atractivo biotecnológico para la obtención de estos compuestos esenciales que pueden emplearse como insumos por la industria farmacéutica (Bozarth, 2009) y nutracéutica (Maeda, 2015). Los efectos de la combinación de HUFA con antioxidantes carotenoides tales como la fucoxantina (un pigmento característico de las diatomeas), son de atractivo para aplicaciones en cosmetología, ya que se han incluido en tratamientos y cremas exfoliantes y antienvjecimiento (Hemaiswarya *et al.*, 2011; Yi *et al.*, 2017). Algunas especies de diatomeas han mostrado efectos antidiabetes, antihipertensivos y antiobesidad (Haimour *et al.*, 2016), lo que ha fundamentado su inclusión en fórmulas nutracéuticas.

Al morir, los restos de las diatomeas (pared celular), forman la tierra de diatomeas o diatomita que tiene diversas aplicaciones industriales. Algunos ejemplos son la fabricación de la dinamita ya que absorbe y estabiliza la nitroglicerina; como insecticida porque bloquea las traqueas de los insectos evitando su respiración y favorece su desecación; como abrasivo para limpieza de materiales, entre ellos metales y dientes (pasta de dientes); como filtro muy fino para diversos líquidos como agua, cerveza y otras sustancias de uso en industria farmacéutica, y como aislante térmico, ya que estos esqueletos actúan como difusores de calor (Bozarth, 2009).

Otras aplicaciones comerciales de las diatomeas son su utilización como biofertilizantes; como biofiltros para la detoxificación de desechos industriales y en procesos de evaluación de la calidad del medio ambiente acuático. Algunas especies de diatomeas tienen el potencial de producir altas cantidades de lípidos neutros como triglicéridos (oleogénicas) y estos podrían ser empleados en la producción de biocombustibles, por lo que se han



propuesto como una posible fuente de estos energéticos, sobretodo cuando hay tendencia a la baja en los derivados del petróleo, que también fueron producidos en gran parte por las diatomeas. Otra posibilidad podría ser el obtener energía por vía de procesos anaeróbicos (Bozarth *et al.*, 2009).

Otra aplicación propuesta para disminuir el CO₂ y el cambio climático, es estimular la bomba biológica de carbono mediante el incremento de biomasa de estas células en el ambiente marino, suministrando hierro, que es un limitante para la gran mayoría de las regiones oceánicas. En este caso, los resultados no han sido los deseados pero se sigue trabajando con esta idea y como dice Falkowski (2002): “parece irónico que la sociedad requiera del fitoplancton moderno para resolver un problema creado en parte por la quema de los combustibles en que se convirtieron sus ancestros fosilizados”.

Por otro lado, la intrincada estructura de la pared celular de las diatomeas, es atractiva para la nanotecnología por su posible aplicación en la producción o sustitución de chips electrónicos o sustitutos de los mismos (Mishra *et al.*, 2017); siendo también de interés para la industria farmacéutica como adyuvante en vacunas y en sustitución del aluminio (Nazmi *et al.*, 2016).

Consideraciones finales y perspectivas

El potencial metabólico y la fisiología de las diatomeas han permitido su adaptación exitosa a un entorno evolutivo con grandes cambios, lo que a su vez ha tenido repercusiones globales en los ecosistemas acuáticos. El conocimiento de este potencial ha permitido una serie de aplicaciones que prometen ser más impresionantes en un futuro cercano. El papel de las diatomeas ha sido y será muy importante en la determinación de la composición gaseosa de la atmósfera y de la temperatura global. Entender cómo los cambios atmosféricos y marinos influyen sobre este grupo taxonómico requiere de un mayor conocimiento de su fisiología, y aunque aún no es claro el cómo responderán, se vislumbra que las diatomeas serán de gran importancia para la vida en nuestro planeta, por lo que su estudio se percibe muy importante y prometedor.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Dr. Manuel Mazón Suástegui por sus amables sugerencias a este trabajo, a Marte Virgen Félix, responsable técnico de la colección de microalgas por el suministro de algunas de las fotografías. Asimismo se agradece al Lic. Gerardo Hernández el Diseño gráfico editorial y a la Profesora Diana Dorantes por la revisión del resumen en inglés.

Literatura citada

- Armbrust, V. 2009. *The life of diatoms in the world's oceans*. Nature 459: 185-92.
- Basu, S. y K. R. Mackey. 2018. *Phytoplankton as Key Mediators of the Biological Carbon Pump: Their Responses to a Changing Climate*. Sustainability 10: 869-886.
- Bautista-Chamizo, E., M. Sendra, Á. Cid, M. Seoane, M. Romano de Orte y I. Riba. 2018. *Will temperature and salinity changes exacerbate the effects of seawater acidification on the marine microalga Phaeodactylum tricornutum?* Science of the Total Environment 634: 87-94.
- Bellou, S., M. N. Baeshen, A. M. Elazzazy, D. Aggeli, F. Sayegh y G. Aggelis. 2014. *Microalgal lipids biochemistry and biotechnological perspective*. Biotechnology Advances 3 (8): 1476-1493.
- Benoiston, A-S., F. M. Ibarbalz, L. Bittner, L. Guidi, O. Jahn, S. Dutkiewicz y C. Bowler. 2017. *The evolution of diatoms and their biogeochemical functions*. Philosophical Transactions. Royal Society B 372: 20160397.
- Bowler C, A. Vardi y A. E. Allen. 2010. *Oceanographic and biogeochemical insights from diatom genomes*. Annual Review of Marine Sciences 2: 333–365.
- Bozarth, A., U.G. Maier y S. Zauner. 2009. *Diatoms in biotechnology: modern tools and applications*. Applied Microbiology and Biotechnology 82: 195–201.
- Brown, M. R., S. W. Jeffrey, J. K. Volkman, G. A. Dunstan. 1997. *Nutritional properties of microalgae for mariculture*. Aquaculture 151: 315-331.
- Cox, E. J. 2011. *Morphology: cell wall, cytology, ultrastructural and morphogenetic studies*. 21-45. En: Seckbach J. y Kociolek J.P. (Eds.). *The Diatom World, Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology* 19. Springer Science & Business Media. Dordrecht. Holanda. 534.
- Falkowski, P. G. 2002. *The ocean's invisible forest*. Scientific American 54: 56-61.
- Falkowski, P. G. y J. A. Raven. 2007. *Aquatic Photosynthesis*. Princetown University Press. Oxford. United Kingdom. 512.
- Field, C.B., M.J. Behrenfeld, J. T. Randerson y P. Falkowski. 1998. *Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components*. Science 281: 237-240.
- Foo, S. C., F. M. Yusoff, M. Ismail, M. Basri, S. K. Yau, N. M. Khong, K. W. Chan y M. Ebrahimi. 2017. *Antioxidant capacities of fucoxanthin-producing algae as influenced by their carotenoid and phenolic contents*. Journal of Biotechnology 241: 175-183.
- Gross M. 2012. *The mysteries of the diatoms*. Current Biology 22, R581–R585.
- Gruber, A. y P. G. Kroth. 2017. *Intracellular metabolic pathway distribution in diatoms and tools for genome-enabled experimental diatom research*. Philosophical Transactions. Royal Society. B 372: 20160402. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2016.0402>



- Haimeur, A., V. Mimouni, L. Ulmann, A. S. Martineau, H. Messaouri, V. F. Pineau-Pineau, G. Tremblin y N. Meskini. 2016. *Fish Oil and Microalga Omega-3 as Dietary Supplements: A Comparative Study on Cardiovascular Risk Factors in High-Fat Fed Rats*. *Lipids* 51 (9): 1037–1049.
- Hemaiswarya, S., R. Raja, R. R. Kumar, V. Ganesan y C. Anbazhagan. 2011. *Microalgae: a sustainable feed source for aquaculture*. *World Journal of Microbiology Biotechnology* 27: 1737–1746.
- Hildebrand, M., S. J. L. Lerch y R. P. Shrestha. 2018. *Understanding Diatom Cell Wall Silicification—Moving Forward*. *Frontiers in Marine Science* 5: 125. doi: 10.3389/fmars.2018.00125
- Kociolek, P. y S. E. Hamsher. 2017. *Diatoms: by, with and as endosymbionts*. 371-397. En: *Algal and Cyanobacteria Symbioses*. Grube, M., Seckbach, J. y Muggia L. (Eds.). World Scientific Publishing Europe. Ltd. London. U. K. 680.
- Kuczynska, P., Jemiola-Rzeminska, M. y Strzalka, K. 2015. *Photosynthetic Pigments in Diatoms*. *Mar. Drugs* 13, 5847-5881.
- Lee, R. E. 2008. *Phycology*. Cambridge University Press. Cambridge. UK. 560.
- Maeda, H., 2015. *Nutraceutical effects of fucoxanthin for obesity and diabetes therapy: a review*. *Journal of Oleo Sciences* 64: 125–132.
- Mann, D. G. y P. Vanormelingen. 2013. *An Inordinate Fondness? The Number, Distributions, and Origins of Diatom Species*. *The Journal of Eukaryotic Microbiology* 60: 414- 420.
- Mishra, M., A. P. Arukha, T. Bashir, D. Yadav y G. B. K. S. Prasad. 2017. *All New Faces of Diatoms: Potential Source of Nanomaterials and Beyond*. *Frontiers in Microbiology* 8: 1239. doi: 10.3389/fmicb.2017.01239
- Nazmi, A., R. Hauck, A. Davis, M. Hildebrand, L. B. Corbeil y R. A. Gallardo. 2016. *Diatoms and diatomaceous earth as novel poultry vaccine adjuvants*. *Poultry Science* 96(2): 288-94.
- Obata, T., A. R. Fernie y A. Nunes-Nesi. 2013. *The central carbon and energy metabolism of marine diatoms*. *Metabolites* 3: 325-346.
- Petrou, K., K. Baker, D. A Nielsen, A. M. Hancock, K. Schulz y A. T. Davidson. 2019. *Acidification diminishes diatom silica production in the Southern Ocean*. *Nature Climate Change* 9: 781-786.
- Radha, S., A.A. Fathima, S. Iyappan y M. Ramya, 2012. *Direct colony PCR for rapid identification of varied microalgae from freshwater environment*. *Journal of Applied Phycology* 25(2): 609-613.
- Seckbach, J. y P. Kociolek. (Eds). 2011. *Cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology. The diatom world*. Springer Science & Business Media. Dordrecht. Holanda. 534.
- Thajuddin, N., A. Ilavarasi, E. Baldev, D. M. Ali, N. S. Alharbi, A. Chinnathambi, y S. A. Alharbi, 2015. *Stress Induced Lipids Accumulation in Naviculoid Marine Diatoms for Bioenergy Application*. *International Journal of Biotechnology for Wellness Industries* 4: 18-24.
- Tréguer, P., C. Bowler, B. Moriceau, S. Dutkiewicz, M. Gehlen, O. Aumont, L. Bittner, R. Dugdale, Z. Finkel, D. Iudicone,

- O. Jahn, L. Guidi, M. Lasbleiz, K. Leblanc, M. Levy, y P. Pondaven. 2017. *Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump*. Nature Geoscience 11:27-37.
- Tuchman, N. C. 1996. *The Role of Heterotrophy in Algae*. 299–319. En: Algal Ecology, Freshwater Benthic Ecosystems. Stevenson R. J., Bothwell L. M. y Lowe R. L. (Eds.). Academic Press. San Diego. USA. 788.
- Valenzuela, J. J., A. López-García, A. Lee, E. V. Armbrust, M. V. Orellana, y N. S. Baliga. 2018. *Ocean acidification conditions increase resilience of marine diatoms*. Nature Communications 9:2328. doi:10.1038/s41467-018-04742-3
- Wada, M. 2013. *Chloroplast movement*. Plant Science 210: 177– 182.
- Yi, Z., M. Xu, X. Di, S. Brynjolfsson y W. Fu. 2017. *Exploring Valuable Lipids in Diatoms*. Frontiers of Marine Sciences. 4: 17. doi: 10.3389/fmars.2017.00017

Cita:

Lora-Vilchis M.C., F. O. López Fuerte, C. A. Pérez Rojas. 2020. Algas de cristal; diatomeas. Recursos Naturales y Sociedad, 2020. Vol. 6 (1): 25-42. <https://doi.org/10.18846/renaysoc.2020.06.06.01.0003>

Sometido: 2 de febrero de 2020

Revisado: 12 de marzo de 2020

Aceptado: 17 de abril de 2020

Editor asociado: Dr. José Manuel Mazón Suastegui

Diseño gráfico editorial: Lic. Gerardo Hernández