

Organismos halófilos: extremos y amantes de la sal

Mónica Lizeth Ibarra Moreno¹, Raúl Balam Martínez Pérez^{1*}, María Isabel Estrada Alvarado¹ y Rosa María Camacho Ruíz²

¹Departamento de Biotecnología y Ciencias Alimentarias, Instituto Tecnológico de Sonora, C. 5 de febrero 818, Centro, Urb. No. 1, 85000 Cdad. Obregón, Son.

²Centro de Investigación y Asistencia en Tecnología y Diseño del Estado de Jalisco, Cam. Arenero 1227, El Bajío, 45019 Zapopan, Jal.

*Autor de correspondencia: raul.martinez@itson.edu.mx

Palabras clave:

biotecnología, extremófilos, halófilos, microorganismos.

Resumen

Los halófilos son organismos que destacan entre otros micro y macroorganismos por su capacidad de prosperar en ambientes hipersalinos. Los microorganismos halófilos poseen adaptaciones metabólicas que les permite equilibrar las concentraciones de distintas sales en el interior de la célula. Estos microorganismos son foco de interés para diversos sectores industriales debido a que pueden producir biopolímeros y catalizadores biológicos de interés industrial; además han demostrado gran potencial en procesos de biorremediación, contribuyendo a la sostenibilidad ambiental. El estudio de los microorganismos halófilos o algunas de sus partes (proteínas, carbohidratos o lípidos) nos ha permitido comprender cada vez más sobre su biología y sus potenciales usos biotecnológicos. Es por eso que el objetivo de la presente revisión nos adentra al mundo de este fascinante tipo de microorganismos y su empleo en la industria y medio ambiente.

Introducción

Los microorganismos tienen distintos tamaños, en el filo Eucaria su tamaño es mayor a 100 μm , en comparación con los otros 2 filos Arquea y Bacteria que miden entre 1-5 μm (Audesirk et al., 2003). Solo se observan utilizando microscopio; sin embargo, aún con ese tamaño pueden presentar variedad de formas (ej. cocos, bacilos o espirilos, entre otros) (Vargas, 2014). Los microorganismos los podemos encontrar dentro de los 3 filos como lo son Bacteria (por ejemplo, *Campylobacter*, *Clostridium perfringens* y *E. coli*), Arquea (por ejemplo, *Diapherotrites*, *Micrarchaeota* y *Aenigmarchaeota*) y Eukaria (protozoos, algas, hongos, plantas y animales). Las bacterias y las arqueas tienen

Enfoques Transdisciplinarios:
Ciencia y Sociedad, 3(1), 15-28.
ISSN. 3061-709X. <https://doi.org/10.5281/zenodo.14705957>

Recibido: 10 septiembre 2024
Revisado: 11 de noviembre 2024
Aceptado: 30 de noviembre 2024
Publicado: 21 de enero 2025



Este artículo es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos y condiciones de la licencia CC BY-NC-SA 4.0. Para ver una copia de esta licencia visite <https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>



un parecido en cuanto a su estructura, pero presentan las siguientes características que las diferencian (Tabla1).

Tabla 1. Diferencia entre arqueas y bacterias

Bacteria	Arquea	Referencias
Su pared celular está compuesta principalmente de peptidoglicano.	Su pared celular no contiene peptidoglicano, sino una variedad de componentes.	(Prats, 2008; Villalobos, 2001)
Su membrana celular está compuesta de lípidos con enlaces éster.	Su membrana celular está compuesta de lípidos con enlaces éter, lo que les proporciona mayor estabilidad en ambientes extremos.	(Prats, 2008; Villalobos, 2001)
Más sensible a los antibióticos	Resistencia a la mayoría de antibióticos.	(Bédis et al., 2011; Cardona C., 2006)

Fuente: Tabla realizada de acuerdo a la diferencia de composición entre arqueas y bacterias con respecto a las referencias

Las bacterias y arqueas que crecen en ambientes con altas concentraciones de sales como el calcio, el cloruro de sodio y/o el magnesio son conocidas como halófilas (Ramírez, 2020) y se clasifican según su capacidad de subsistir a diferentes concentraciones de sal. Algunos de estos microorganismos (ej. *Halobacterium halobium*) son fotótrofos, es decir, obtienen energía a partir de la radiación producida por el sol, y tienen la capacidad de producir proteínas como la bacteriorodopsina y rodopsina que regulan la respuesta fototáctica (Ramírez, 2006). Esas características de los microorganismos halófilos son indudablemente fascinantes desde el punto de vista tecnológico y biológico.

En la presente revisión damos una mirada de forma general a los halófilos, los cuales empiezan a tomar gran relevancia en múltiples usos en la industria biotecnológica gracias a su capacidad de producción de enzimas, polímeros, elaboración de alimentos fermentados, así como su potencial uso en la biodegradación de residuos y biorremediación de suelos con alta salinidad, entre otros aspectos biotecnológicos.

Desarrollo

¿Qué son los microorganismos halófilos?

Los halófilos, según su etimología griega, son denominados amantes de la sal, habitan en ambientes que tienen una concentración de sal superior a la que se encuentra en el agua de mar, a esos ambientes se les conoce como hipersalinos. Incluyen principalmente microorganismos procariontes y eucariontes con capacidad para equilibrar la presión osmótica del medio y resistir los efectos desnaturizantes de las sales; son capaces de subsistir en presencia de sal (5 a 30% NaCl) y radiación UV (que van de 0.3-8 W/cm) (Asgarani, 1983). Clasificados como halófilos podemos encontrar algunas plantas, crustáceos, bacterias, hongos y mayoritariamente arqueas (Costa et al., 2019), además de microalgas fotosintéticas (DasSarma & DasSarma, 2017).



Estos organismos se clasifican de acuerdo a la concentración de sal del ambiente donde ellos se encuentran (principalmente cloruro de sodio). Kushner en el año 1978 afirmó que la característica común de muchos organismos marinos es su capacidad de vivir en ambientes con baja salinidad, lo que los define como halófilos débiles. Es importante conocer que el agua de mar contiene cerca del 3% en relación a m/v de NaCl, entonces la concentración de NaCl óptima para el crecimiento de halófilos moderados se sitúa entre 3 y 15% (m/v), mientras que los halófilos extremos requieren al menos 25% (m/v) de NaCl (Kushner, 1978).

¿Dónde pueden encontrarse?

A diferencia de la mayoría de los organismos, los halófilos pueden prosperar en un rango de salinidad mucho más amplio que el del agua de mar (3 - 5% m/v de NaCl), llegando a tolerar concentraciones hasta siete veces mayores, como las encontradas en el Mar Muerto (35% a 37% m/v de NaCl) (Camacho, 2019; Oliart et al., 2016).

Estos microorganismos han sido estudiados en lagos salinos o salinas marinas, como ejemplo el Gran Lago Salado en Utah Estados Unidos o el Salar de Atacama en Chile con 22% y 15 - 30% de salinidad, respectivamente (Ramírez, 2004). En Alicante, España, también se han podido estudiar estos microorganismos, y se han encontrado en suelos que contienen desde 2.4 a 12.7% de sal; en el Mar Muerto con 25 a 30% de sal (Ramírez, 2004). En costras de sal (Figura 1), donde típicamente se pueden encontrar coloraciones rosadas, dicha coloración corresponde a colonias de microorganismos que producen pigmentos carotenoides, que protegen a las células de la radiación ultravioleta y les permiten captar energía lumínica.

Los halófilos han encontrado su nicho ecológico en diversos ambientes, fríos o cálidos. Se han encontrado en los gélidos lagos antárticos con 28% de salinidad y en climas cálidos y alcalinos, tal como el Lago Specchio di Venere en Italia, con una salinidad que oscila entre el 9 y el 17%; incluso en entornos tan inesperados como los alimentos, como la salsa de soya (6.5-10% de salinidad) y el bacalao salado (19%). Los ejemplos anteriores son un ejemplo de que los halófilos pueden prosperar en ambientes poco favorables, demostrando su versatilidad y resistencia a condiciones extremas (Ramírez, 2004).



Figura 1. Halófilos creciendo sobre sal. Muestra de suelo recolectada de la salinera "Santa Barbara" ubicada en Yavaros, Sonora, México, donde la coloración rosada en la parte inferior nos indica la presencia de microorganismos halófilos creciendo sobre la sal; la coloración verde indica presencia de microalgas.

Fuente: propia

Alrededor del mundo encontramos a los halófilos distribuidos geográficamente en lugares con altas concentraciones de sal, ya sean zonas áridas o costeras y a diferentes profundidades marinas, etc. (DasSarma, 2001). Por ejemplo, *Virgibacillus salarius* y *V. marismortui* han sido aislados en la India y en el Mar Muerto, respectivamente (Arahal et al., 1999; Hua et al., 2008). La arquea *Halorubrum distributu* se ha encontrado en suelos salinos de África (Kamekura & Dyll-Smith, 1995), mientras que *H. chaviator* ha sido aislada en Grecia, Australia, Naxos y Baja California (Mancinelli et al., 2009). Es importante destacar que, a excepción de *H. chaviator*, estas especies no han sido reportadas en México. Los microorganismos halófilos que se han reportado en México han tenido fines industriales o de estudio. En estos trabajos cuyas ubicaciones de aislamiento han sido de algunos estados de México (Figura 2), se reportan géneros como *Salinococcus*, *Halomonas*, *Nocardiopsis*, *Halococcus*, *Haloquadratum* y también arqueas de los géneros *Haloarcula*, *Halobacterium*, *Methanosarcina* (Coronado et al., 2018; Castro et al., 2011; Rosas, 2017; Castro et al., 2011; Tamez, 2009).



Figura 2. Ubicaciones de microorganismos halófilos reportados en México. Los colores nos indican los diferentes estados donde se reportaron microorganismos halófilos con fines industriales o de estudio (Coronado et al., 2018; Castro et al., 2011; Rosas, 2017; Castro et al., 2011; Tamez, 2009).

Fuente: propia

¿Cómo pueden vivir en altas concentraciones de sal y al estrés producido por las otras condiciones ambientales?

Los microorganismos halófilos producen pigmentos rojos e incluso morados para absorber la luz solar, como se puede apreciar en la Figura 3 la coloración rosada, donde se muestran cepas aisladas de bacterias halófilas, presentando distintas tonalidades rosadas e incluso algunas anaranjadas. Los halófilos pueden realizar la fotosíntesis, además de la gran capacidad de osmorregulación que poseen, lo cual impide que se descompensen por los cambios salinos (Oren, 1999).

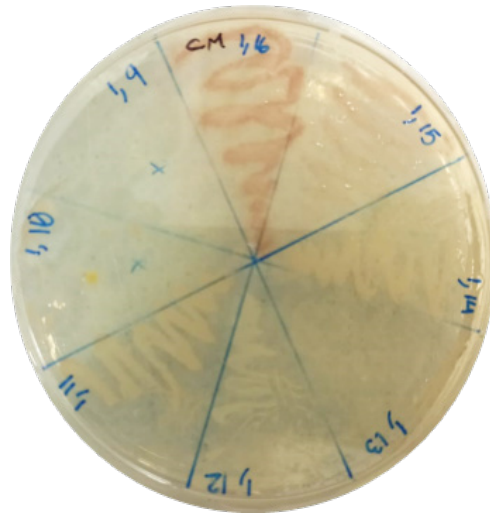


Figura 3. Cepas de bacterias halófilas aisladas en la salinera de la Bahía de Santa Barbara, Sonora, México. Caja Petri con agar marino donde se aislaron distintas cepas bacterianas halófilas. Estas producen distintas coloraciones, donde el color varía de rosa, naranja y rojizo, además de que el tamaño y la forma es diferente. Con esto se aprecia que dependiendo de la especie varía el pigmento producido.
Fuente: propia

Los microorganismos halófilos han desarrollado una serie de mecanismos para adaptarse a condiciones ambientales desafiantes. Uno de los principales retos que enfrentan estos microorganismos es la osmorregulación, es decir, la capacidad de mantener un equilibrio osmótico interno a pesar de los cambios en la concentración de solutos en el medio externo (Kim, 2013); dos de las estrategias más comunes de osmoadaptación es el “Mecanismo de sal en el citoplasma (mejor conocido en inglés como Salt-in-Cytoplasm Mechanism) y el Mecanismo Orgánico-Osmolítico (mejor conocido en inglés como Organic-Osmolyte Mechanism).

El mecanismo de "sal en el citoplasma" es característico de las arqueas halófilas, consiste en la acumulación de altas concentraciones de sales inorgánicas, principalmente cloruro de potasio (KCl), dentro de la célula, esto permite equilibrar la presión osmótica interna con la externa, evitando la pérdida de agua. Sin embargo, esta adaptación requiere de una serie de ajustes a nivel molecular, como la presencia de proteínas con un alto contenido de aminoácidos ácidos que estabilizan la estructura proteica en ambientes de alta fuerza iónica (Figura 4). A pesar de su eficacia, esta estrategia limita el rango de adaptación de los organismos, ya que la alta concentración de sales en el citoplasma puede desestabilizar las estructuras celulares en condiciones de baja salinidad (Kunte, 2009).

Por otro lado, el mecanismo orgánico-osmolítico, empleado por una amplia variedad de microorganismos, implica la acumulación de compuestos orgánicos, como azúcares, polioles y aminoácidos, los cuales son denominados solutos compatibles. Estos compuestos no solo equilibran la presión osmótica, sino que también actúan como protectores celulares, estabilizando proteínas y membranas (Kunte, 2009).

La concentración intracelular de iones o compuestos orgánicos compatibles confiere a las células una notable capacidad adaptativa a condiciones de alta salinidad, de tal manera que esta sea una respuesta al estrés salino. Para evitar este tipo de estrés, se involucran mecanismos moleculares complejos y rápidos, entre los que destaca la creación de proteínas, síntesis de compuestos intracelulares y las modificaciones postraduccionales que a estas se les confieren para llevar a cabo la protección celular (González, 2002).

La membrana celular actúa como una barrera selectiva que protege contenido intracelular, cuando la célula se enfrenta a cambios en la concentración de sal, su membrana se puede adaptar modificando su composición lipídica. Este proceso implica un aumento en la proporción de fosfolípidos con carga negativa como el fosfatidilglicerol y la cardiolipina, y una disminución en la proporción de fosfatidiletanolamina, un fosfolípido neutro. Esto es fundamental para mantener la estructura de la membrana en forma de bicapa lipídica, ya que la fosfatidiletanolamina tiene una tendencia a formar estructuras monocapa en condiciones de alta salinidad (Vreeland & Hochstein, 2020).

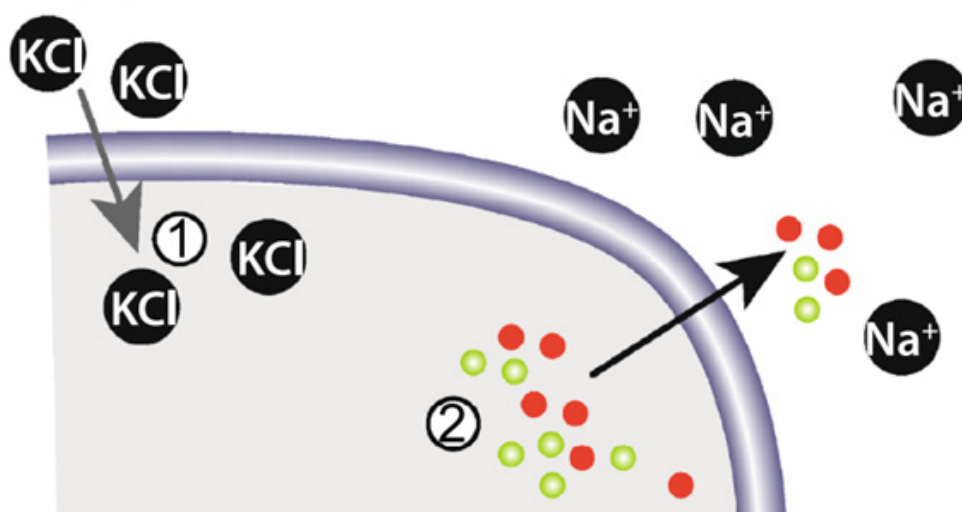


Figura 4. Mecanismo sal en el citoplasma (Salt-In-Cytoplasm Mechanism). Los osmoprotectores retienen la presión osmótica dentro de la célula a través de (1) la estrategia de sal en el citoplasma o (2) la síntesis o acumulación de osmoprotectores. La flecha 1 muestra la entrada de KCl hacia el interior de la célula, mientras que la flecha 2 indica la mayor concentración de Na⁺ en el exterior.

Fuente: Tomado de Sorokin, 2014.

Otro de las estrategias a destacar en estos microorganismos, es la producción de pigmentos, tales como como la bacteriorrodopsina y la halorrodopsina, los cuales permiten a las arqueas captar la luz solar y transformarla en energía, tal como si tuvieran pequeñas plantas de energía solar dentro de ellas. (Oren, 1999).



¿Qué tipo de aplicación tienen los microorganismos halófilos?

Los microorganismos halófilos son productores de una amplia gama de compuestos bioactivos de interés industrial, tales como enzimas y biopolímeros. Debido a sus características fisiológicas y su capacidad de desarrollarse en medios salinos altamente concentrados; lo convierte en sistemas microbianos atractivos para la producción de biomoléculas de alto valor añadido. La facilidad de cultivo y los bajos requerimientos nutricionales de estos microorganismos, los posicionan como una alternativa prometedora para diversas aplicaciones biotecnológicas (Ventosa, 1995).

Las enzimas que producen los halófilos son de gran interés en la industria, esto se debe a que en muchos procesos industriales se desarrollan en condiciones extremas de pH, temperatura, baja actividad de agua. Las haloenzimas (enzimas de organismos halófilos) pueden utilizarse para producir alimentos con mayor gama de sabores y otros productos de interés comercial (Kamekura, 1982).

Las haloenzimas más estudiadas han sido las hidrolasas extracelulares producidas por bacterias moderadamente halófilas (lipasas, proteasas y amilasas). Por ejemplo, la amilasa de *Halomonas meridiana* (Martínez-Pérez et al., 2020), así como las lipasas y proteasas del género *Nesterenkonia*, se han utilizado para llevar a cabo la hidrólisis de proteína de pescado y la producción de butil oleato (aditivo para combustibles).

Entre los solutos compatibles que producen los halófilos encontramos a las ectoínas, que destacan por su notable capacidad para proteger enzimas sensibles, como el lactato deshidrogenasa y la fructoquinasa, de diversos tipos de estrés, incluyendo el térmico y el criogénico. En estudios realizados nos mencionan que la ectoína y la hidroxiectoína han demostrado ser los solutos compatibles más eficaces para proteger enzimas sensibles, ya que se ha demostrado su superioridad en la protección contra el daño por calor, frío y otros factores de estrés (Aragón-León et al., 2023).

La dependencia de procesos biológicos para obtener ectoína e hidroxiectoína ha generado un gran interés industrial en las bacterias halófilas. El trabajo pionero de Frings et al. (1995) desarrolló un método para producir estos compuestos a partir de *Marinococcus*; marcó un punto de inflexión en este campo.

Los biopolímeros bacterianos, gracias a sus propiedades surfactantes y emulsionantes, son de gran interés para la industria petrolera, donde pueden mejorar la eficiencia de los procesos de extracción de crudo (Martínez, 2002). Se han aislado más de 200 cepas de bacterias halófilas moderadas, adaptadas a crecer en los exigentes ambientes de las bolsas subterráneas de crudo. Estas bacterias han demostrado la capacidad de producir biopolímeros surfactantes, altamente resistentes a las condiciones de alta salinidad. Un ejemplo de ello es *H. euribalina*, que produce un exopolisacárido cuando se cultiva a 32 °C de temperatura y una concentración del 7.5% de sales totales. El exopolisacárido producido por *H. euribalina* exhibe un



comportamiento pseudoplástico y una alta viscosidad a pH ácido, lo que, combinado con su termoestabilidad, lo convierte en un biopolímero con un amplio rango de aplicaciones potenciales, incluyendo la biorremediación y la industria petrolera (Quesada, 1993). Otro exopolisacárido reportado ha sido un fructano tipo inulina biosintetizado por la arquea *Haloarcula* sp., aislada de la salina de Santa Barbara en México (Vázquez, 2021), y la cual abre amplias posibilidades de que este tipo de carbohidrato sea utilizado en la industria de alimentos.

En la eliminación de residuos tóxicos, las bacterias halófilas moderadas son prometedoras, especialmente en aguas residuales hipersalinas que son generadas por industrias como la química y la petrolera. Estas bacterias, como *Halanaerobium praevalens* y *Orenia marismortui* pueden degradar compuestos aromáticos e hidrocarburos en condiciones de alta salinidad, ofreciendo una alternativa a tratamientos microbiológicos convencionales (Oren et al., 1991), que pueden degradar compuestos aromáticos nitrados en concentraciones de 13 a 14%.

Desde los primeros estudios de DeFrank y Cheng en 1991, las bacterias halófilas moderadas han demostrado tener un gran potencial biotecnológico. Sus aplicaciones incluyen el tratamiento de aguas residuales contaminadas con fenol (Woolard e Irvine, 1992) y la degradación de compuestos tóxicos como los cloroaromáticos (Maltseva et al., 1996), lo que las convierte en una posible gran herramienta para la biorremediación.

Una bacteria, inicialmente clasificada como *Alteromonas*, aislada de un manantial salino en Utah, ha abierto la puerta a la identificación de un grupo de seis cepas bacterianas capaces de degradar compuestos organofosforados. Esta capacidad de degradar sustancia altamente tóxica ha sido de gran interés; ya que la contaminación por metales pesados representa una amenaza ambiental significativa. Sin embargo, el descubrimiento de bacterias halófilas moderadas resistentes a metales como cadmio, cobre, cinc, cromo y mercurio ofrece una prometedora solución biotecnológica. Estas cepas podrían utilizarse tanto para descontaminar ambientes salinos como para evaluar el nivel de contaminación en estos ecosistemas.

De acuerdo a literatura, la producción de salsa de soya tradicional se beneficia de la presencia de bacterias halófilas moderadas, como las especies de *Tetragenococcus*. Estas bacterias, especialmente *T. halophila*, no solo son indicadores de una fermentación adecuada, sino que también pueden alcanzar altas densidades poblacionales en un ambiente tan salino como la salsa de soya madura (aproximadamente 3M NaCl), según los estudios de Röling (1996).

Las bacterias halófilas moderadas, adaptadas a vivir en ambientes de alta salinidad, presentan un gran potencial biotecnológico. Además de su uso tradicional en la producción de alimentos, estas bacterias pueden ser utilizadas para: (1) biorremediar am-



bientes contaminados con fosfatos, (2) tratar residuos industriales salinos provenientes de la industria del aceite de oliva y del curtido de pieles, (3) producir biosurfactantes con aplicaciones en la industria de detergentes y cosméticos, (4) generar enzimas de interés industrial y biomédico y (5) mejorar la tolerancia al estrés salino en cultivos agrícolas. Un ejemplo de esta última aplicación es la transferencia exitosa del gen de la ectoína —un osmolito compatible producido por *Halomonas elongata*— a plantas de tabaco, lo que ha resultado en plantas más tolerantes a la salinidad.

Conclusión

La investigación en organismos halófilos, principalmente en microorganismos, ha evidenciado el gran potencial que estos tienen en diversas industrias. Sin duda, estos organismos se van abriendo paso poco a poco para la generación de nuevas tecnologías alimentarias, farmacéuticas, cosmética, ambientales, entre otras, generando así también el impulso de procesos más sostenibles y eficientes

Sin embargo, aún queda mucho por explorar, por ejemplo, la formulación de nuevos medios de cultivo para su crecimiento y aislamiento, la secuenciación de genomas y transcriptomas, comprender mejor su diversidad genética y metabólica, así como la modificación genética de estos organismos y mejorar la producción de compuestos de interés industrial.

Conflicto de intereses

Los autores declaran que la investigación se realizó en ausencia de cualquier relación comercial o financiera que pudiera interpretarse como un potencial conflicto de interés.

Referencias

- Aragón-León, A., Moreno-Vilet, L., González-Ávila, M., Mondragón-Cortez, P. M., Sasaki, G. L., Martínez-Pérez, R. B., & Camacho-Ruiz, R. M. (2023). Inulin from halophilic archaeon *Haloarcula*: Production, chemical characterization, biological, and technological properties. *Carbohydrate Polymers*, 321, 121333. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2023.121333>
- Arahal, D. R., Marquez, M. C., Volcani, B. E., Schleifer, K. H., and Ventosa, A. (1999). *Bacillus marismortui* sp. nov., a new moderately halophilic species from Dead Sea. *International Journal Systematic Bacteriology*, 49(2), 521-530. <https://doi.org/10.1099/00207713-49-2-521>.
- Asgarani, E., Funamizu, H., Saito, T., Terato, H., Ohyama, Y., Yamamoto, O., & Ide, H. (1999). Mechanisms of DNA protection in *Halobacterium salinarium*, an extremely halophilic bacterium. *Microbiological Research*, 154(2), 185-190. [https://doi.org/10.1016/s0944-5013\(99\)80013-5](https://doi.org/10.1016/s0944-5013(99)80013-5)



- Audesirk, T., Audesirk, G. & Byers, B. E. (2003). *Biología: La vida en la Tierra con fisiología*. Pearson.
- Bédis Dridi, Marie-Laure Fardeau, Bernard Ollivier, Didier Raoult, Michel Drancourt, (2011). El patrón de resistencia a los antimicrobianos de los metanógenos humanos cultivados refleja la posición filogenética única de las arqueas. *Journal of Antimicrobial Chemotherapy*, 66(9), Páginas 2038–2044, <https://doi.org/10.1093/jac/dkr251>
- Camacho Ruíz, R. M. (2019). *Bacterias aisladas de Cuatro Ciénegas*. CIATEJ. <https://ciatej.mx/el-ciatej/comunicacion/Noticias/Bacterias-aisladas-de-Cuatro-Cienegas/100>
- Cardona, C. G. (2006). Microbiología clínica de Guillem Prats. *Enfermedades Infecciosas y Microbiología Clínica*, 24(3), 215. [https://doi.org/10.1016/s0213-005x\(06\)73762-4](https://doi.org/10.1016/s0213-005x(06)73762-4)
- Costa, M. I., Cerletti, M., Ferrari, M. C., Gimenez, M. I., Karina, H. S., Nercessian, D., Paggi, R. A., Pegoraro, C. N., Rabino, A., Redersdorff, I. E., Solchaga, J. I., Urquiza, D. N., & Esther, D. C. R. (2019). Halófilos en acción. En *Jornadas de Investigación de la Universidad Nacional de Mar del Plata* (p. 203). Universidad Nacional de Mar del Plata <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/174112>
- DasSarma, S., & P. (2001). *Halophiles. Enciclopedia of Life Sciences*. Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0000394.pub3>
- DasSarma, S., & P. (2017). *Halophiles. Encyclopedia Of Life Sciences*. Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0000394.pub4>
- De Frank, J. J., & Cheng, T. C. (1991). Purification and properties of an organophosphorus acid anhydrase from a halophilic bacterial isolate. *Journal Bacteriology*, 173(6), 1938-1943. <https://doi.org/10.1128/jb.173.6.1938-1943.1991>
- Frings, E., Sauer, T., & Galinski, E.A. (1995). Production of hydroxyectoine: high cell-density cultivation and osmotic downshock of *Marinococcus* strain M52. *Journal of Biotechnology*, 43(1), 53-61. [https://doi.org/10.1016/0168-1656\(95\)00119-2](https://doi.org/10.1016/0168-1656(95)00119-2).
- González Hernández, J. C., & Peña, A. (2002). Estrategias de adaptación de adaptación de microorganismos halófilos y *Debaryomyces hansenii* (Levadura halófila). *Revista Latinoamericana de Microbiología*, 44(3-4), 137-156. <https://www.mediagraphic.com/cgi-bin/new/resumen.cgi?IDARTICULO=4166>
- Hua, P., Hamza- Chaffai, A., Vreeland, R. H., Isoda, H., & Naganuma, T. (2008). *Virgibacillus salarius* sp. nov., a halophilic bacterium isolated from a Saharan salt lake. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 58(10), 2409-2414. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.65693-0>.
- Kamekura, M., & Dyall-Smith, M. L. (1995). Taxonomy of the family Halobacteriaceae and the description of two new genera *Halorubrobacterium* and *Natrialba*.



- The Journal of General and Applied Microbiology*, 41(4), 333-350. <https://doi.org/10.2323/jgam.41.333>
- Kamekura, M., Hamakawa, T., & Onishi, H. (1982). Application of halophilic nuclease H of *Micrococcus varians* subsp. halophilus to commercial production of flavoring agent 5'-GMP. *Applied and environmental microbiology*, 44(4), 994–995. <https://doi.org/10.1128/aem.44.4.994-995.1982>
- Kim, J., Enache, E., & Hayman, M. (2013). 17. *Halophilic and Osmophilic Microorganisms*. American Public Health Association eBooks. <https://doi.org/10.2105/mbef.0222.022>
- Kunte, H. J. (2009). Osmoregulation in halophilic bacteria. Extremophiles. *Encyclopedia of Life Support Systems*, (2), 263-77.
- Kushner D.J. (1978). Life in high salt and solute concentrations. En *Microbial life in extreme environments* (pp. 317-368). Academic Press.
- Maltselva, O., Mc Gowan, C., Fulthorpe, R., & Oriel, P. (1996). Degradation of dichlorophenoxyacetic acid by haloalkaliphilic bacteria. *Microbiology*, 142(5), 1115-1122. <https://doi.org/10.1099/13500872-142-5-1115>
- Mancinelli, R. L., Landheim, R., Sanchez-Porro, C., Dornmayr-Pfaffenhuemer, M., Gruber, C., Legat, A., Ventosa, A., Radax, C., Ihara, K., White, M. R., & Stan-Lotter, H. Mancinelli, R. L., Landheim, R., Sánchez- Porro, C., Dornmayr-Pfaffenhuemer, M., Gruber, C., et al. (2009). Halorubrum chaoviator sp. nov., a haloarchaeon isolated from sea salt in Baja California, Mexico, Western Australia and Naxos, Greece. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 59(8), 1908-1913. <https://doi.org/10.1099/ij.s.0.000463-0>
- Martínez-Checa, F., Toledo, F.L., Vílchez, R., Quesada, E., & Calvo, C. (2002). Yield production, chemical composition, and functional properties of emulsifier H28 synthesized by *Halomonas eurialina* strain H-28 in media containing hydrocarbons. *Appl Microbiology Biotechnology*, 58, 358-363. <https://doi.org/10.1007/s00253-001-0903-6>
- Martínez-Pérez, R. B., Rodríguez, J. A., Cira-Chávez, L. A., Dendooven, L., Viniegra-González, G., & Estrada-Alvarado, I. (2020). Exoenzyme-producing halophilic bacteria from the former Lake Texcoco: identification and production of n-butyl oleate and bioactive peptides. *Folia Microbiologica*, 65(5), 835-847. <https://doi.org/10.1007/s12223-020-00794-5>
- Oliart-Ros, R. M., Manresa-Presas, Á., Sánchez-Otero, M. G., (2016). Utilización de microorganismos de ambientes extremos y sus productos en el desarrollo biotecnológico. *CienciaUAT*, 11(1), 79-90.
- Oren, A. (1999). Bioenergetic Aspects of Halophilism. *Microbiology And Molecular Biology Reviews*, 63(2), 334 - 348. <https://doi.org/10.1128/mnbr.63.2.334-348.1999>



- Oren, A., Guverich, P., & Henis, Y., (1991). Reduction of nitrosubstituted aromatic compounds by the halophilic anaerobic eubacteria *Haloanaerobium praevalens* and *Sporohalobacter marismousrtui*. *Appl Environ Microbiology*, 57(11), 3367-3370. <https://doi.org/10.1128/aem.57.11.3367-3370.1991>
- Pfiffner, S.M., Mc Inerney, M.J., Jenneman, G.E., & Knapp, R.M. (1986). Isolation of halotolerant, thermotolerant, facultative polymer-producing bacteria and characterization of the exopolymer. *Appl Environ Microbiology*, 51(6), 1224-1229. <https://doi.org/10.1128/aem.51.6.1224-1229>
- Prats, G. (2006). *Microbiología Clínica*. Ed. Médica Panamericana. 847903971X, 9788479039714.
- Quesada, E., Bejar, V. & Calvo, C. (1993). Exopolysaccharide production by *Volcaniella euribalina*. *Experientia*, 49, 1037–1041. <https://doi.org/10.1007/BF01929910>
- Ramírez D., N., Serrano R., J. A., & Sandoval T., H. (2006). Microorganismos extremófilos. Actinomicetos halófilos en México. *Revista Mexicana de Ciencias Farmacéuticas*, 37(3), 56-71. <https://www.redalyc.org/pdf/579/57937307.pdf>
- Ramírez Regalado, V. M. (2020). *Introducción a la Bioquímica*. Grupo Editorial Patria.
- Ramírez, N, Sandoval, AH, & Serrano, JA. (2004). Las bacterias halófilas y sus aplicaciones biotecnológicas. *Revista de la Sociedad Venezolana de Microbiología*, 24(1-2), 12-23. http://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1315-25562004000100004&lng=es&tlng=es
- Roling, W., & van Verseveld, H. W. (1996). Characterization of *Tetragenococcus halophilus* Populations in Indonesian Soy Mash (Kecap) Fermentation. *Applied and environmental microbiology*, 62(4), 1203–1207. <https://doi.org/10.1128/aem.62.4.1203-1207.1996>
- Sorokin, D. Y., Berben, T., Melton, E. D., Overmars, L., Vavourakis, C. D., & Muyzer, G. (2014). Microbial diversity and biogeochemical cycling in soda lakes. *Extremophiles : life under extreme conditions*, 18(5), 791–809. <https://doi.org/10.1007/s00792-014-0670-9>
- Vargas Flores, T., & Kuno Vargas, A. (2014). Morfología bacteriana. *Revista de Actualización Clínica Investiga*, 49, 2594. http://revistasbolivianas.umsa.bo/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2304-37682014001000002&lng=es&nrm=iso.
- Vázquez, A. (2021). *Bioprospección de arqueas halófilas para la producción de pigmentos carotenoides: aislamiento, identificación y factores que afectan la producción* [tesis de maestría, Centro de Investigación y Asistencia en Tecnología y Diseño del Estado de Jalisco]. Repositorio Institucional CIATEJ. <https://ciatej.repositorioinstitucional.mx/jspui/bitstream/1023/794/1/Ana%20Sof%C3%ADa%20V%C3%A1zquez%20Madrigal.pdf>



- Ventosa, A., & Nieto, J. J. (1995). Biotechnological applications and potentialities of halophilic microorganisms. *World Journal Of Microbiology And Biotechnology*, 11(1), 85-94. <https://doi.org/10.1007/bf00339138>
- Villalobos, Karla, & Herrera, Marco L.. (2001). Pruebas de sensibilidad a los antibióticos; su utilidad según agente infeccioso. *Revista Médica del Hospital Nacional de Niños Dr. Carlos Sáenz Herrera*, 36(1-2), 69-76. Retrieved December 12, 2024, from http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1017-85462001000100010&lng=en&tlng=es.
- Vreeland, R. H., & Hochstein, L. I. (2020). *The Biology of Halophilic Bacteria*. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781003069140>
- Woolard, C. R., & Irvine, R. L. (1994). Biological Treatment of Hypersaline Wastewater by a Biofilm of Halophilic Bacteria. *Water Environment Research*, 66(3), 230–235. <http://www.jstor.org/stable/25164692>