



## Diversidad filogenética de especies de *Microcoleus* de costras biológicas de suelo de la península de Baja California, México

### Phylogenetic diversity of *Microcoleus* species from biological desert crusts of the Baja California Peninsula, Mexico

Alejandro López-Cortés\*, Yolanda Maya y José Q. García-Maldonado

Laboratorio de Ecología Microbiana Molecular, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), Mar Bermejo 195, Colonia Playa Palo de Santa Rita, 23090 La Paz, Baja California Sur, México.

\*Correspondencia: alopez04@cibnor.mx

**Resumen.** *Microcoleus vaginatus* fue proclamada como especie cosmopolita. Este supuesto no lo confirman los estudios morfológicos previos que se realizaron en poblaciones naturales de costras de suelo en una región con historia geológica particular, llamada sierra de la Laguna (SL), al sur de la península de Baja California (México). Por ello, en este estudio se comparó la estructura de comunidades de cianobacterias, con énfasis en el género *Microcoleus*, en costras biológicas de 10 localidades situadas a lo largo de la península. Se analizaron y cotejaron poblaciones naturales de cianobacterias con cepas tipo de colecciones públicas: *Microcoleus sociatus* (Sammlung von Algenkulturen Germany-SAG 26.92), *M. paludosus* (SAG 1445. 1a), *M. vaginatus* (Pasteur Culture Collection-PCC 9802) y *M. chthonoplastes* (PCC 7420). Se realizaron análisis microscópicos y de *clusters* de patrones de bandeado de secuencias del 16S rRNA, obtenidos por electroforesis de gel en gradiente desnaturante (DGGE). En los análisis microscópicos de muestras naturales no se detectaron morfotipos de *M. vaginatus* en 6 de las 10 localidades, 4 de ellas de la SL. La comparación de patrones de bandeado obtenidos por DGGE mostró diferencias significativas en la estructura de las comunidades de cianobacterias y ausencia de bandas equivalentes a *M. vaginatus* (PCC9802), en todas las localidades de la SL.

Palabras clave: *Microcoleus vaginatus*, cianobacteria, DGGE.

**Abstract.** *Microcoleus vaginatus* has been proclaimed to be a cosmopolitan species. However, morphological studies performed on natural populations of cyanobacterial crusts in a region with a particular geological history at the southern part of the Baja California Peninsula, Mexico, called Sierra de la Laguna (SL), do not support the last assertion. We compared the community structure of cyanobacteria, with emphasis in the genus *Microcoleus*, in biological desert crusts from 10 different localities along the Baja California Peninsula. We analyzed natural cyanobacterial populations and matched them with type cultures from public collections: *Microcoleus sociatus* (Sammlung von Algenkulturen Germany- SAG 26.92), *M. paludosus* (SAG 1445. 1a), *M. vaginatus* (Pasteur Culture Collection-PCC 9802), and *M. chthonoplastes* (PCC 7420). Microscopy and cluster analysis of band patterns of 16S rRNA sequences from denaturing gradient gel electrophoresis (DGGE) were applied. The microscopic analysis of natural samples resulted in the undetection of morphotypes of *M. vaginatus* in 6 of the 10 localities, 4 or them from the SL. Comparison of band profiles from denaturing gradient gel electrophoresis showed significant differences in the natural cyanobacterial community structure and the absence of the band that matches with that of *M. vaginatus* (PCC 9802) in all of the SL localities.

Key words: *Microcoleus vaginatus*, cyanobacteria, DGGE.

### Introducción

Las costras biológicas de suelo (que también se conocen como costras cianobacterianas, algales, criptobióticas o microbióticas) son el resultado de la íntima asociación que se forma entre partículas de suelo y cianobacterias, algas, microhongos, líquenes y briofitas que viven sobre

la superficie del suelo o justo por debajo. *Microcoleus vaginatus* (Vaucher) Gomont es el taxón de cianobacterias con distribución cosmopolita de los suelos de regiones áridas y semiáridas. Algunos investigadores lo han considerado desde hace tiempo como la especie dominante de las costras microbióticas (Metting, 1991; García-Pichel et al., 2001). Sólo algunos autores han reconocido más de una especie de *Microcoleus* en suelos áridos (Cameron, 1964; Novichkova-Ivanova, 1980; Boyer et al., 2002,

Maya et al., 2002). Las especies reconocidas son: *M. chthonoplastes* Thuret ex Gomont, *M. lacustris* (Rabenh.) Farlow, *M. paludosus* (Kütz.) Gomont ex Gomont, *M. sociatus* West et West, *M. subtorulosus* (Bréb.) y *M. steenstrupii* Boye-Pet.

En la península de Baja California, *M. vaginatus* y *M. steenstrupii* fueron registradas para el área de Cataviña por Flechtner et al. (1998), y *M. paludosus* y *M. sociatus* para la sierra de la Laguna por Maya et al. (2002). Estos patrones de distribución de especies de *Microcoleus* en la península de Baja California podrían explicarse a partir de su historia geológica, la cual involucra levantamientos tectónicos, deriva peninsular y aislamiento: el eje longitudinal de la península está formado por una serie de cadenas montañosas que se separaron del macizo continental en un proceso que se inició hace alrededor de 40 millones de años. Cambios en la dirección del movimiento de las placas oceánicas y el avance hacia el este de la placa continental crearon un enorme sistema de fallas en lo que es ahora el golfo de California. La masa montañosa de la sierra de la Laguna (Fig. 1a, en negro) se desprendió del continente y migró rumbo al noroeste, transportando un conjunto de comunidades biológicas continentales. Finalmente, la masa de la sierra de la Laguna se fusionó con las rocas ígneas y sedimentarias emergentes que componen la península como la conocemos hoy en día (Karig y Jensky, 1972; Murphy, 1983; Hausback, 1984) (Fig. 1a).

La sierra de la Laguna se ubica en la Región Árido-Tropical, de Wiggins (1980) y en el Distrito del Cabo, de Nelson (1921). Se ha demostrado que la sierra de la Laguna es una zona muy rica en endemismos vegetales y animales (León de la Luz y Domínguez, 1989; Arriaga et al., 1990; Álvarez-Cárdenas et al., 1999; Rodríguez-Estrella, 2005), lo que se debe tanto al temprano aislamiento que tuvo su biota del resto de la fauna y flora del desierto sonorense, como a que las condiciones climáticas actuales la convirtieron en una isla y refugio para muchas especies con requerimientos específicos de hábitat, constituyéndose en una "isla biológica" (Durham y Allison, 1960).

Análisis morfológicos previos de comunidades de cianobacterias de costras biológicas de suelo sugirieron que *M. vaginatus* estaba ausente de la sierra de la Laguna (Maya et al., 2002), aunque se ha registrado su presencia en otras localidades de la península de Baja California (Flechtner et al., 1998). Es por ello que se plantea la posibilidad de que procesos similares a los que han actuado sobre la flora y la fauna de la sierra estén ejerciendo su efecto en grupos menos conocidos y conspicuos, como son los microorganismos.

Los estudios sobre la biogeografía de cianobacterias no son comunes, menos aún cuando se abordan en forma independiente de cepas cultivadas. Este estudio

es una contribución al conocimiento de la distribución de las especies de *Microcoleus* en la península de Baja California.

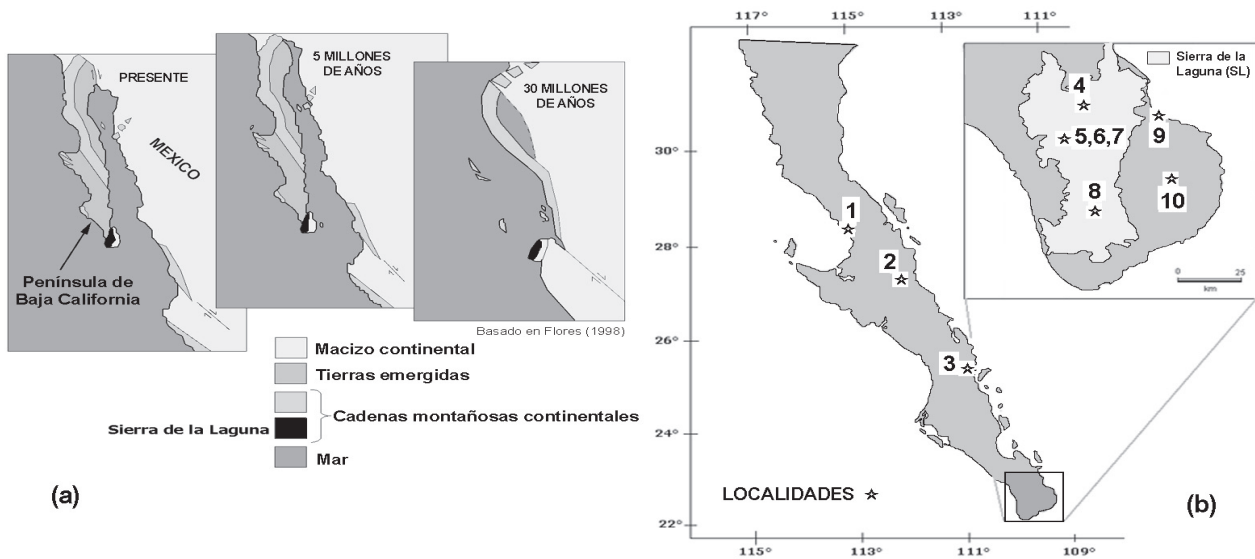
## Materiales y métodos

**Muestreo, reactivación de las costras y microscopía.** Se recolectaron muestras de costras biológicas de alrededor de 5 x 5 cm de la superficie del suelo en 10 localidades a lo largo de la península de Baja California (Fig. 1b). Las muestras se transportaron al laboratorio en cajas de Petri estériles, donde se reactivaron agregando agua dulce corriente hasta saturación y se mantuvieron permanentemente húmedas en condiciones controladas de temperatura e iluminación, a 29 °C y 50  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente. Se hicieron observaciones periódicas de las costras reactivadas utilizando un microscopio estereoscópico (Zeiss). Con un microscopio de contraste de fases (Nikon) se observaron preparaciones frescas de filamentos y colonias, los cuales se tomaron de diferentes talos cianobacterianos por medio de micromanipulación (Maya et al., 2002). La asignación botánica de las especies del género *Microcoleus* se basó en Boyer et al. (2002) para *M. vaginatus*, y en Geitler (1932) para *M. chthonoplastes*, *M. paludosus* y *M. sociatus*.

**Medio de cultivo y cepas tipo de cianobacterias.** Con el objeto de obtener DNA de cultivos de referencia, se adquirieron 4 cepas tipo de colecciones públicas: *M. chthonoplastes* (PCC 7420) y *M. vaginatus* (PCC 9802) de la Pasteur Culture Collection del Instituto Pasteur, y *M. sociatus* (SAG 26.92) y *M. paludosus* (SAG 1445.1a) de la Algae Culture Collection de la Universidad de Göttingen (Sammlung von Algenkulturen der Universität Göttingen). Para la reactivación y cultivo de estas cepas se usaron 3 medios de cultivo: Z8 (Carmichel, 1986), BG11, y ASNIII (Rippka et al., 1979). Los cultivos se incubaron en condiciones controladas de temperatura e iluminación, a 29 °C y 50  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente.

**Extracción de DNA.** Para la extracción del DNA se utilizaron: (1) el FastDNA Spin Kit (Bio 101 System) para las muestras naturales de suelo, y (2) el DNeasy Tissue Kit (Qiagen) para los cultivos axénicos de las cepas tipo.

**Protocolo de PCR.** Las amplificaciones por PCR se realizaron con un termociclador (Bio-Rad). Para amplificar selectivamente segmentos de genes que codifican para el 16S rRNA de cianobacterias en muestras naturales y de los cultivos cianobacterianos se aplicaron los primers CYA359F+GC y CYA781R (Nübel et al., 1997). La amplificación parcial del gen 16S rRNA se llevó a cabo con la siguiente mezcla de reacción: cada 25  $\mu\text{L}$  de mezcla contenía 14.46  $\mu\text{L}$  de agua estéril, 5  $\mu\text{L}$  de buffer de reacción verde 5X (Promega), 1.5  $\mu\text{L}$  de solución de  $\text{MgCl}_2$  25 mM



**Figura 1.** (a) Origen geológico de la península de Baja California. (b) Mapa de la península mostrando las localidades de muestreo. El detalle insertado muestra los sitios en la sierra de la Laguna y el área adyacente. 1, Santa Rosalita; 2, sierra de San Francisco; 3, Nopoló; 4, sierra de la Laguna (SL) San Antonio; 5, SL Crucero A; 6, SL Crucero B; 7, SL Crucero C; 8, SL cañada de los Naranjos; 9, Los Barriles; 10, sierra La Trinidad.

(Promega), 1.32  $\mu\text{L}$  de dNTP's (G,A,T,C) a 2.5 mM, 0.26  $\mu\text{L}$  de cada primer a una concentración de 250  $\text{ng } \mu\text{L}^{-1}$ , y 2  $\mu\text{L}$  de DNA template. El protocolo de amplificación PCR comenzó con un paso de desnaturalización inicial (5 minutos a 94°C). Posterior a este paso se añadieron 0.2  $\mu\text{L}$  de GoTaq® Flexi DNA Polymerase (Promega) a la mezcla de reacción y se incubó a 80°C por 1 minuto. Posteriormente, siguieron 35 ciclos, cada uno de 3 minutos, de los cuales uno fue a 94°C, otro a 60°C y el tercer minuto a 72°C.

**Análisis DGGE.** Los productos de PCR fueron separados por electroforesis de gel con gradiente desnaturalizante (DGGE), con un gel de poliacrilamida al 6% (w/v) de 1 mm de espesor, conteniendo un gradiente químico de 30 a 70% de desnaturalizantes (definiendo un agente 100% desnaturalizante como 7M de urea y 40% de formamida; la relación acrilamida:bisacrilamida es de 37.5:1). La corrida electroforética fue por 18 horas a 50 V en un sistema de detección de mutaciones (Bio-Rad), con buffer de corrimiento TAE 1X (40 mM Tris, 20 mM ácido acético, y 1 mM EDTA pH 8.3), que se mantuvo a temperatura constante de 60°C (Muyzer et al., 1998). Para la visualización de las bandas, el gel se tiñó con bromuro de etidio (EtBr) diluido en buffer TAE 1X y se fotodocumentó con un transiluminador UV (UVP BioDoc-It™ System).

**Análisis cluster.** Las imágenes del gel de DGGE se normalizaron y analizaron con el programa GelCompare

4.6 (Applied Maths, Kortrijk, Bélgica). Se aplicó el coeficiente de similitud Dice para crear una matriz de similitud. Para proceder a la comparación de posición de patrones de bandeo se permitió un valor de tolerancia de 1.0%, que compensaría el mal alineamiento ocasionado por imperfecciones técnicas. Para formar los grupos (*clusters*) de los patrones de bandeo se utilizó el método de grupos pareados no ponderados (*unweighted-pair group method-UPGMA*) usando las medias aritméticas (Vauterin y Vauterin, 1992).

## Resultados

**Identificación de los morfotipos y filotipos de cianobacterias.** A partir de las observaciones hechas en preparaciones frescas de costras naturales y los cultivos de referencia, fue posible identificar los morfotipos presentes en las costras naturales. Las características morfológicas de las especies se presentan en el Cuadro 1.

Los análisis microscópicos y de DNA de las poblaciones naturales de cianobacterias de las 10 localidades confirmaron las determinaciones previas a este trabajo, las cuales demostraron la presencia de *M. sociatus* y *M. paludosus* en 5 y 6 localidades respectivamente. *M. vaginatus* estuvo ausente en 6 localidades, 4 de ellas de la sierra de la Laguna; la excepción fue la localidad SL cañada de los Naranjos, en la que se detectó sólo por microscopía

**Cuadro 1.** Características principales de las especies de *Microcoleus*. Con base en Boyer et al. (2002) para *M. vaginatus*; Geitler (1932) en García-Pichel et al. (1996) para *M. chthonoplastes*, y Geitler (1932) en Maya et al. (2002) para *M. paludosus* y *M. sociatus*

| Especie   | Características principales   |
|---|---|
| <i>Microcoleus vaginatus</i> (Vaucher) Gomont ex Gomont | Especie que presenta múltiples tricomas por vaina. La vaina es incolora, no laminada. Los tricomas, de color turquesa brillante, son muy móviles, se estrechan hacia las puntas y no tienen constricciones en las paredes transversales. Presentan la división celular típica de las Oscilatoriales (la formación de una nueva pared se inicia antes de que haya concluido la previa), 3.8 a 5.5 $\mu\text{m}$ de ancho. Las células terminales, que se redondean después de la ruptura del tricoma, son cónicas cuando maduran, más cortas que anchas y presentan una caliptra. Las células de 2 a 6.7 $\mu\text{m}$ de largo generalmente, pero no siempre, presentan gránulos en las paredes transversales y no tienen estructuras tilacoidales evidentes. |
| <i>M. paludosus</i> (Kütz.) Gomont ex Gomont            | Esta especie presenta múltiples tricomas reunidos densamente en una sola vaina. Los tricomas están formados por células casi tan largas (5 a 7 $\mu\text{m}$ ) como anchas (6 $\mu\text{m}$ de diámetro). No presenta constricciones en las uniones y la célula terminal es más o menos cónica.   |
| <i>M. sociatus</i> West et West                         | Los filamentos de esta especie son más delgados que los de <i>M. cf. paludosus</i> . El diámetro de sus células va de 2.5 a 3.25 $\mu\text{m}$ , con una longitud de 6 a 9 $\mu\text{m}$ y presentan constricciones en las paredes transversales. Las células terminales son cónicas y puntiagudas, con una longitud que puede alcanzar hasta 5 veces el tamaño de su diámetro.   |
| <i>M. chthonoplastes</i> Thuret ex Gomont               | Esta especie fue definida por Geitler (1932) como una cianobacteria filamentosas sin heterocistos del grupo Oscilatoriales, de hábitat marino bentónico, con tricomas de 2.5 a 6 $\mu\text{m}$ de diámetro, con células intercalares alargadas con constricciones en las paredes transversales y células terminales cónicas, que forman manojos de tricomas estrechamente entrelazados, cubiertos por una vaina común. La cepa PCC 7420 se ajusta a tal descripción en todas las características, a excepción de que no forma manojos de tricomas envueltos en una vaina común.   |

con una baja densidad de filamentos (Fig. 3).

Sólo se detectaron filotipos de *M. chthonoplastes* en la sierra de San Francisco (localidad 2). Ésta fue la especie menos representada en las 10 localidades (Fig. 3).

*Análisis de clusters de las comunidades cianobacterianas.* Se pudieron reconocer 7 clusters. El primer grupo estuvo conformado por las localidades 1, 2 y 9. Las 2 primeras, que tuvieron una relación cercana tanto en composición como en proximidad geográfica, mostraron un 68% de similitud. Por otra parte, la localidad 9 resultó distante tanto en composición como en proximidad geográfica de las otras 2, con un 55% de similitud.

El segundo cluster estuvo conformado por cianobacterias con un 63% de similitud entre las localidades 5 y 7, ambas de la sierra de la Laguna. Estas fueron además las que presentaron una mayor riqueza de especies (Cuadro 2) y con una composición relacionada cercanamente. El tercer cluster lo formó la localidad 10, y el cuarto cluster la localidad 4. Otros 3 clusters estuvieron conformados por las localidades 3, 6 y 8 (Fig. 2).

## Discusión

En este trabajo se combinaron análisis morfológicos y filogenéticos, éstos últimos con base en el alineamiento de patrones de bandeo de filotipos del 16S rRNA de muestras naturales con los de cultivos de cianobacterias de referencia, obtenidos por DGGE como un criterio para determinar la presencia o ausencia de 4 especies del género *Microcoleus* en 10 localidades geográficas ubicadas a lo largo de la península de Baja California.

La detección de morfotipos y filotipos de *M. paludosus* y *M. sociatus* sugiere que éstos son los más conspicuos en la sierra de la Laguna. Más aún, la presencia de *M. vaginatus* fue detectada en la localidad SL cañada de los Naranjos, pero sólo a partir de análisis microscópico, no por análisis de filotipos. Esto sugiere que en la región de la sierra de la Laguna, especies de *Microcoleus* diferentes a *M. vaginatus* han logrado mejor adaptación (Cuadro 1 y Fig. 3).

**Cuadro 2.** Detección, distribución y riqueza de especies del género *Microcoleus* como resultado del número de bandas obtenidas por DGGE, en las comunidades cianobacterianas de 10 localidades de la península de Baja California. Para la detección de morfotipos, tanto de costras naturales como de cultivos se utilizó un microscopio de contraste de fases. La comparación de patrones de bandeo de secuencias del 16S rRNA de costras naturales se hizo con los patrones de los cultivos de cianobacterias de colecciones públicas (de la Pasteur Culture Collection del Instituto Pasteur y de la Algae Culture Collection de la Universidad de Göttingen), como un criterio más para la detección de especies de *Microcoleus*

| Nombre de las localidades       | Coordenadas geográficas           | <i>M. sociatus</i> West et West | <i>M. vaginatus</i> (Vaucher) Gomont | <i>M. chthonoplastes</i> Thuret ex Gomont | <i>M. paludosus</i> (Kütz.) Gomont ex Gomont | Riqueza de especies obtenida por DGGE |
|---------------------------------|-----------------------------------|---------------------------------|--------------------------------------|---|--|---------------------------------------|
| 1 - Santa Rosalía               | 28° 40' 10" N /<br>114° 14' 03" O | + / x                           | +                                    | -   | +  | 5                                     |
| 2 - Sierra San Francisco        | 27° 30' 43" N /<br>113° 08' 41" O | - / x                           | - / x                                | - / x                                     | - / x  | 7                                     |
| 3 - Nopoló                      | 25° 57' 08" N /<br>111° 23' 32" O | -                               | -                                    | -   | - / x  | 5                                     |
| 4 - SL San Antonio de la Sierra | 23° 41' 13" N /<br>109° 56' 43" O | -                               | -                                    | -   | - / x  | 8                                     |
| 5 - SL Crucero A                | 23° 36' 25" N /<br>110° 04' 47" O | + / x                           | -                                    | - / x                                     | + / x  | 14                                    |
| 6 - SL Crucero B                | 23° 36' 31" N /<br>110° 04' 51" O | - / x                           | -                                    | -   | +  | 6                                     |
| 7 - SL Crucero C                | 23° 36' 32" N /<br>110° 04' 59" O | + / x                           | -                                    | -   | +  | 15                                    |
| 8 - SL Cañada de los Naranjos   | 23° 13' 02" N /<br>109° 50' 34" O | -                               | +                                    | -   | -  | 1                                     |
| 9 - Los Barriles                | 23° 43' 45" N /<br>109° 43' 19" O | +                               | + / x                                | +   | +  | 5                                     |
| 10 - Sierra de la Trinidad      | 23° 11' 18" N /<br>109° 37' 08" O | + / x                           | + / x                                | -   | +  | 10                                    |

(SL) = Sierra de La Laguna, + = presencia, - = ausencia, x = alineamiento de patrones de bandeo de DGGE con secuencias de genes que codifican para el 16S rRNA de cultivos de cianobacterias de referencia.

#### Análisis de clusters de las comunidades cianobacterianas.

Las localidades 1, 2 y 9 conformaron el primer grupo. Las localidades 1 y 9 comparten un origen marino de tierras emergidas, en tanto que la localidad 2 tiene un origen continental. La similitud en diversidad en la composición cianobacteriana entre estos sitios se podría explicar por la fuerte influencia marina que recibe la localidad 2 debido al viento constante proveniente de las grandes extensiones de las llanuras de evaporación que rodean el sistema lagunar localizado en el desierto de Vizcaíno, al oeste de la localidad.

En contraste, la similitud y riqueza de especies del segundo *cluster* dado por el número de bandas, conformado por las localidades 5 y 7 de la sierra de la Laguna, se podría explicar por su ubicación en la misma sierra y por su origen continental, respectivamente.

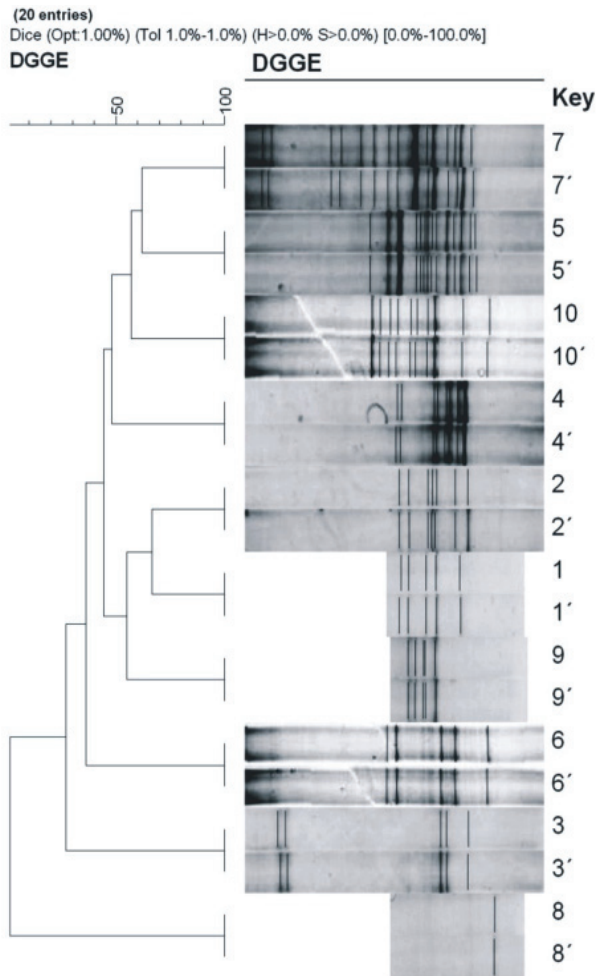
El tercer *cluster* y el cuarto (formados por las localidades 10 y 4 respectivamente) se relacionaron cercanamente tanto por su ubicación geográfica como por su origen continental, pero lejos en composición con los sitios 5 y 7, con un 48% de similitud. Aunque comparten el

mismo origen geológico, los otros 3 *clusters* (localidades 3, 6 y 8) resultaron con una relación distante en composición y en geografía entre ellos (Fig. 2).

La ausencia de *M. vaginatus* en la mayor parte de los sitios de la sierra de la Laguna se pudo confirmar tanto por los análisis morfológicos como por los patrones de concordancia de perfiles de bandas del 16S rRNA en DGGE entre cultivos tipo de colecciones públicas y DNA de muestras naturales. Estos resultados sustentan nuestra hipótesis de que la historia geológica de la península y el aislamiento por las condiciones climáticas actuales, que han favorecido el desarrollo de procesos de especiación y endemismo en la flora y fauna de la sierra de la Laguna, podrían estar actuando igualmente sobre grupos de microorganismos, como las cianobacterias.

#### Agradecimientos

Los autores desean hacer patente su agradecimiento a Mario Josué Aguilar Méndez por su ayuda en el uso

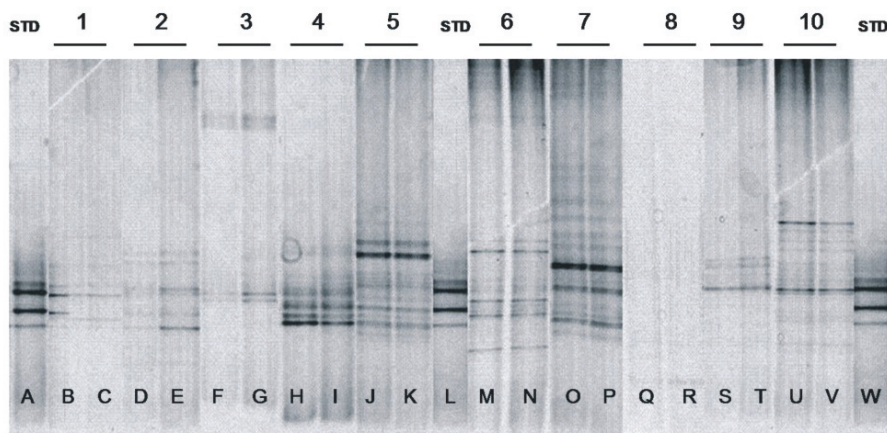


**Figura 2.** Análisis de clusters UPGMA de los patrones de bandeo obtenidos por DGGE de comunidades cianobacterianas de 10 localidades de la península de Baja California. 1, Santa Rosalita; 2, sierra de San Francisco; 3, Nopoló; 4, sierra de la Laguna (SL) San Antonio; 5, SL Crucero A; 6, SL Crucero B; 7, SL Crucero C; 8, SL cañada de los Naranjos; 9, Los Barriles; 10, sierra La Trinidad.

del programa GelCompare II 4.6, así como al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por su apoyo financiero a los proyectos SEMARNAT-2002-C01-847 (YM) y SEP-45914 (ALC).

### Literatura citada

- Álvarez-Cárdenas, S., S. Gallina, P. Galina-Tessaro y R. Domínguez-Cadena. 1999. Habitat availability for the mule deer (*Cervidae*) population in a relictual oak-pine forest in Baja California Sur, Mexico. *Tropical Zoology* 12:67-78.
- Arriaga L. R. Rodríguez-Estrella y A. Ortega-Rubio. 1990. Endemic hummingbirds and madrones of Baja: are they mutually dependent? *The Southwestern Naturalist* 35:76-79.
- Boyer S. L., J. R. Johansen y V. R. Flechtner. 2002. Phylogeny and genetic variance in terrestrial *Microcoleus* (Cyanophyceae) species based on sequence analysis of the 16S rRNA gene and associated 16S-23S ITS region. *Journal of Phycology* 38:1222-1235.
- Cameron, R. E. 1964. Terrestrial algae of Southern Arizona. *Transactions of the American Microscopical Society* 133:212-218.
- Carmichael, W. W. 1986. Isolation, culture and toxicity testing of toxic freshwater cyanobacteria (blue-green algae). In *Fundamental research in homogeneous catalysis*, vol. 3, V. Shilov (ed.). Gordon and Breach, New York, p. 1249-1262.
- Durham, J. W. y E. C. Allison. 1960. The geologic history of Baja California and its marine fauna. *Systematic Zoology* 9:47-91.
- Flechtner, V. R., J. R. Johansen y W.H. Clark. 1998. Algal composition of microbiotic crusts from the central desert of Baja California, Mexico. *Great Basin Naturalist* 58:295-311.
- Flores, E. 1998. *Geosudcalifornia*. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 277 p.
- García-Pichel, F., A. López-Cortés y U. Nübel. 2001. Phylogenetic and morphological diversity of cyanobacteria in soil desert crusts from the Colorado Plateau. *Applied Environmental Microbiology* 67:1902-1910.



**Figura 3.** Separación de genes que codifican para el 16S rRNA cianobacterianos en electroforesis de gel con gradiente desnaturalizante (DGGE), obtenidos de costras naturales de 10 localidades y amplificadas por PCR. Los números en la parte superior de la imagen corresponden a las localidades mencionadas en las figuras 1 y 2. Una mezcla de productos de PCR obtenidos de cepas tipo de cianobacterias se utilizaron como estándares (carriles STD), los cuales son, de arriba hacia abajo: *Microcoleus sociatus* SAG 26.92, *Microcoleus vaginatus* PCC9802, *Microcoleus chthonoplastes* PCC 7420, y *Microcoleus paludosus* SAG 1449.1a.

- García-Pichel, F. y J. Belnap. 1996. Microenvironments and microscale productivity of cyanobacterial desert crusts. *Journal of Phycology* 32:774-782.
- Geitler, L. 1932. Cyanophyceae. *In* Rabenhorst's Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, vol. 14, R. Kolkwitz (ed.). Koeltz Scientific Books, Koenigstein, Germany. p. 594-1146.
- Hausback, B. P. 1984. Cenozoic volcanic and tectonic evolution of Baja California Sur, Mexico. *In* *Geology of the Baja California Peninsula*, V. A. Frizzell Jr. (ed.). Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Pacific Section, Los Angeles. p. 219-236.
- Karig, D. E. y W. Jensky. 1972. The Proto-Gulf of California. *Earth and Planetary Science Letters* 17:169-174.
- León de la Luz, J. L. y R. Domínguez. 1989. Flora of the sierra de la Laguna, Baja California Sur. *Madroño* 36:61-83.
- Maya, Y., A. López-Cortés y A. Soeldner. 2002. Cyanobacterial microbiotic crusts in eroded soils of a tropical dry forest in the Baja California Peninsula, Mexico. *Geomicrobiology Journal* 19:505-518.
- Metting, B. 1991. Biological surface features of semiarid lands and deserts. *In* *Semiarid lands and deserts: soil resource and reclamation*, J. Skujins (ed.). Marcel Dekker, New York. p. 257-293
- Murphy, R. W. 1983. Paleobiogeography and genetic differentiation of the Baja California herpetofauna. *Occasional papers of the California Academy of Sciences* 137:1-48.
- Muyzer, G., T. Brinkhoff, U. Nübel, C. Santegoeds, H. Schäfer y C. Wawer. 1998. Denaturing gradient gel electrophoresis (DGGE) in microbial ecology. *In* *Molecular microbial ecology manual*, A. D. L. Akkermans, J. D. van Elsas y F.J. de Bruijn (eds.). Kluwer Academic, The Hague. p. 1-23.
- Nelson, E. W. 1921. Lower California and its natural resources. *Memoirs of the Natural Academy of Sciences* 16:1-194.
- Novichkova-Ivanova, L. N. 1980. Soil Algae of the Sahara-Gobi Desert Region. Nauka, Leningrad.
- Nübel, U., F. García-Pichel y G. Muyzer. 1997. PCR primers to amplify 16S rRNA genes from cyanobacteria. *Applied and Environmental Microbiology* 63:3327-3332.
- Rippka, R., J. Deruelles, J. B. Waterbury, M. Herdman y R.Y. Stanier. 1979. Generic assignments, strains histories, and properties of pure cultures of cyanobacteria. *Journal of General Microbiology* 111:1-61.
- Rodríguez-Estrella, R. 2005. Terrestrial birds and conservation priorities in Baja California Peninsula. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-191:115-120.
- Vauterin, L. y P. Vauterin. 1992. Computer-aided comparison of electrophoretic patterns for grouping and identification of microorganisms. *European Microbiology* 1:37-41.
- Wiggins, I. L. 1980. *Flora of Baja California*. Stanford University Press, California. 1025 p.