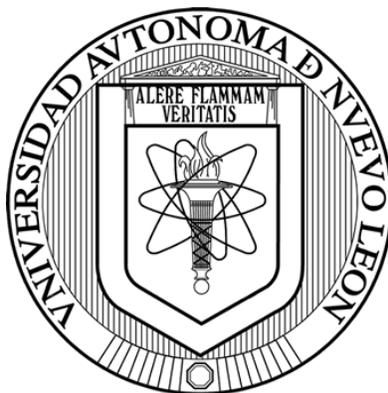


**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN**

**FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES**



**DIVERSIDAD MICROBIANA EN MANANTIALES TERMALES Y SU POTENCIAL  
PARA LA RESTAURACIÓN DE CUERPOS DE AGUA CONTAMINADOS**

**TRABAJO FINAL DE MAESTRÍA**

**PRESENTADO POR**

**L. B. G. MIGUEL SALVADOR SALINAS GUTIÉRREZ**

**COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO DE  
MAESTRÍA EN RESTAURACIÓN ECOLÓGICA**

**AGOSTO 2025**

# UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

## FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES

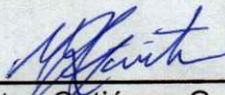
DIVERSIDAD MICROBIANA EN MANANTIALES TERMALES Y SU POTENCIAL  
PARA LA RESTAURACIÓN DE CUERPOS DE AGUA CONTAMINADOS

TRABAJO FINAL DE MAESTRÍA PARA CUMPLIR CON LOS CRÉDITOS DE LA  
MAESTRÍA EN RESTAURACIÓN ECOLÓGICA

PRESENTADA POR:

L. B. G. MIGUEL SALVADOR SALINAS GUTIÉRREZ

COMITÉ DE TRABAJO FINAL DE MAESTRÍA



\_\_\_\_\_  
Dra. Maritza Gutiérrez Gutiérrez  
Directora



\_\_\_\_\_  
Dr. Homero Alejandro Gárate Escamilla  
Asesor



\_\_\_\_\_  
Dr. Luis Gerardo Cuéllar Rodríguez  
Asesor



\_\_\_\_\_  
MAF Jerjes Rigoberto Pantoja Irys  
Asesor Externo

Linares, Nuevo León, México

AGOSTO 2025

## **Agradecimientos**

Agradezco profundamente a la Corporación Ambiental de México, S.A. de C.V. (CAM) por su invaluable apoyo y por la invitación a participar en sus programas de entrenamiento para jóvenes investigadores en Ciencias de la Tierra. De manera especial, extiendo mi reconocimiento al Ing. Geól. Jerjes Pantoja Irys, Director General de la CAM, por haberme integrado a este proyecto y respaldado en todas sus etapas. Esta investigación se realizó con el acompañamiento y respaldo institucional de la CAM, organización que cuenta con la autorización oficial para llevar a cabo actividades científicas dentro del sitio Ramsar (1981), Baños de San Ignacio, lo cual garantiza que los datos obtenidos fueron generados en el marco de una colaboración formal y con apego a la normatividad ambiental vigente.

Asimismo, expreso mi sincero agradecimiento al Lic. Gerardo Guidi y al Dr. Mario Manzano, responsables del sitio Ramsar (1981), por haber otorgado todas las facilidades necesarias para llevar a cabo las actividades de campo y la recolección de datos en las jornadas realizadas en febrero de 2024, julio de 2024 y febrero de 2025.

En el ámbito académico, deseo expresar mi más profundo agradecimiento a la Dra. Marisela Pando y a la Dra. Maritza Gutiérrez, por ser mi mayor apoyo y guía a lo largo de toda mi estancia en la Maestría en Restauración Ecológica. Su acompañamiento cercano, su orientación constante y su confianza en mi trabajo han sido fundamentales para la culminación de esta etapa.

# ÍNDICE

RESUMEN.....	5
<b>1. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>7</b>
<b>2. ANTECEDENTES.....</b>	<b>9</b>
2.1 FACTORES GEOQUÍMICOS Y LA DIVERSIDAD MICROBIANA.....	9
2.2 INVESTIGACIONES DE POTENCIAL EN BIORREMEDIACIÓN A NIVEL GLOBAL.....	10
2.3 RELEVANCIA DE LOS HUMEDALES EN EL CONTEXTO MEXICANO.....	13
2.4 CONTAMINACIÓN DE HUMEDALES EN MÉXICO Y LA NECESIDAD DE ENFOQUES MICROBIANOS EN SU RESTAURACIÓN.....	15
2.5 BIORREMEDIACIÓN DE AGUAS CONTAMINADAS CON METALES PESADOS MEDIANTE BACTERIAS REDUCTORAS DE SULFATO.....	18
2.6 MECANISMOS BACTERIANOS DE REMOCIÓN DE METALES PESADOS.....	20
<b>3. OBJETIVOS.....</b>	<b>21</b>
3.1 OBJETIVO GENERAL.....	21
3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	21
<b>4. JUSTIFICACIÓN.....</b>	<b>21</b>
<b>5. MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>22</b>
5.1 REVISIÓN DEL ESTADO DEL ARTE.....	22
5.2 ÁREA DE ESTUDIO.....	22
5.3 CARACTERIZACIÓN FISCOQUÍMICA.....	24
5.4 RECOLECCIÓN Y PROCESAMIENTO DE LAS MUESTRAS.....	24
5.5 AMPLIFICACIÓN Y SECUENCIACIÓN DEL GEN 16S ARNr.....	25
5.6 PROCESAMIENTO DE MUESTRAS Y CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA.....	26
5.7 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	26
<b>6. RESULTADOS.....</b>	<b>26</b>
6.1 FISCOQUÍMICA.....	26
6.2 DIVERSIDAD MICROBIANA.....	27
<b>7. DISCUSIÓN.....</b>	<b>35</b>
7.1 POTENCIAL BIOTECNOLÓGICO DE BACTERIAS MÁS ABUNDANTES ENCONTRADAS POR SITIO DE MUESTREO.....	35
7.1.1 <i>La Palma</i> .....	35
7.1.2 <i>Soraya</i> .....	39
7.1.3 <i>Isla Turquesa</i> .....	41
7.1.4 <i>Cachorrillo San Ignacio</i> .....	44
7.2 SISTEMAS EN REMEDIACIÓN DE AGUA Y PROPUESTA DE APLICACIÓN DE BACTERIAS CON POTENCIAL BIOTECNOLÓGICO.....	46
<b>8. CONCLUSIONES.....</b>	<b>52</b>
<b>9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>54</b>

## Resumen

Los manantiales de entalpía media, como los del sitio Ramsar (1981), Baño de San Ignacio en Linares, Nuevo León, albergan comunidades microbianas extremófilas con un alto potencial biotecnológico. Estos ambientes presentan condiciones fisicoquímicas únicas (temperatura ~32-35 °C, pH ~6.6-7.01, sulfatos >800 mg/L), donde diversos microorganismos pueden transformar compuestos sulfurosos y metales pesados. La atención científica tradicional se ha enfocado en describir la microbiota, pero existe una brecha en la aplicación directa de estos microorganismos en sistemas de tratamiento, como biorreactores. Se recolectaron muestras de agua termal en cuatro puntos del sitio Ramsar (1981) y se midieron parámetros fisicoquímicos como pH y iones mayores. Se extrajo ADN para secuenciación del 16S rRNA (región V4). El análisis multivariado reveló asociaciones entre variables geoquímicas (sulfatos, pH, potencial redox, entre otras) y la estructura microbiana, así como rutas metabólicas relacionadas con procesos como la reducción de sulfatos, fijación de nitrógeno y respiración anaerobia. Se detectaron 515 zOTUs distribuidos en 293 géneros y 36 filos, destacando *Thiofaba tepidiphila* en sitios específicos de muestreo y otros géneros como *Rheinheimera*, *Pseudomonas* y *Malaciobacter* a lo largo de todos los muestreos. Los hallazgos confirman a este manantial termal de entalpía media, como un reservorio funcional de bacterias con potencial para biorremediación. Las cepas de *Thiofaba* y otras bacterias reductoras de sulfato y metales pesados, serían ideales para el diseño de un biorreactor de flujo ascendente con cámaras anaerobia y microaerófila, usando biopelículas autóctonas, soporte mineral local, recirculación y monitoreo continuo. Este esquema podría remover eficientemente metales pesados y sulfatos, elevar pH y ofrecer una estrategia escalable y sostenible .

## Abstract

Medium-enthalpy hot springs, such as those at the Ramsar site (1981) Baño de San Ignacio in Linares, Nuevo León, host extremophilic microbial communities with high biotechnological potential. These environments exhibit unique physicochemical conditions (temperature ~32–35 °C, pH ~6.6–7.01, sulfates >800 mg/L), where various microorganisms are capable of transforming sulfur compounds and heavy metals. Traditional scientific attention has focused on describing the microbiota, but there remains a gap in the direct application of these microorganisms in treatment systems such as bioreactors. Water samples were collected from four points at the Ramsar site (1981), and physicochemical parameters such as pH and major ions were measured. DNA was extracted for 16S rRNA (V4 region) sequencing. Multivariate analysis revealed associations between geochemical variables (sulfates, pH, redox potential, among others) and microbial structure, as well as metabolic pathways related to processes such as sulfate reduction, nitrogen fixation, and anaerobic respiration. A total of 515 zOTUs were detected, distributed among 293 genera and 36 phyla, with *Thiofaba tepidiphila* dominating in specific sampling sites and other genera such as *Rheinheimera*, *Pseudomonas*, and *Malaciobacter* present across all samples. These findings confirm this medium-enthalpy hot spring as a functional reservoir of bacteria with bioremediation potential. Strains of *Thiofaba* and other sulfate- and metal-reducing bacteria would be ideal for the design of an upflow bioreactor with anaerobic and microaerophilic chambers, using native biofilms, local mineral support, recirculation, and continuous monitoring. This scheme could efficiently remove heavy metals and sulfates, raise pH, and offer a scalable and sustainable treatment strategy.

## 1. Introducción

Los manantiales termales terrestres están ampliamente distribuidos por todo el mundo y albergan una cantidad significativa de microorganismos de interés biotecnológico (Castelán-Sánchez *et al.*, 2020). Estos ecosistemas se han clasificado en manantiales de baja temperatura (<55 °C) y de alta temperatura (>55 °C); en términos de iones mayores y pH, los manantiales se categorizan como ácidos (pH < 4), intermedios (pH ~4), circunneutrales o neutros (pH ~7), o alcalinos (pH > 7), o también en aguas de NaCl, aguas de sulfato ácido, y aguas ricas en HCO<sub>3</sub> o CO<sub>2</sub>- (Barbosa *et al.*, 2023). Además, los manantiales termales se clasifican según su origen en aguas magmáticas, que se generan en áreas volcánicas y a altas temperaturas (>50 °C), y aguas telúricas, que se forman cuando las corrientes subterráneas pasan a través de rocas calientes en profundidad (Erfurt *et al.*, 2020).

México cuenta con una amplia diversidad de manantiales termales, respiraderos de vapor, suelos que son calentados geotérmicamente, pozas de lodo hirviendo y zonas geotérmicas, pero pocos han sido analizados en términos de su composición microbiana y su potencial biotecnológico (Castelán-Sánchez *et al.*, 2020). Durante décadas, el análisis de la diversidad microbiana se realizaba mediante el método tradicional dependiente de cultivos u observaciones al microscopio; sin embargo, este enfoque presenta varias desventajas. La mayoría de los microorganismos en este método permanecen ocultos o son difíciles de cultivar (Najar *et al.*, 2018).

Diversos estudios han evidenciado que la restauración ecológica de ecosistemas acuáticos no solo favorece el retorno de especies de flora y fauna, sino que también estimula la resiliencia y recuperación de las comunidades microbianas, por ejemplo, Chavarría *et al.* (2021) demostraron que, en cuencas tropicales de Panamá, los arroyos contiguos a bosques secundarios regenerados pasivamente presentaban comunidades bacterianas en el agua con niveles de diversidad y composición similares a los arroyos en bosques primarios en menos de diez años tras la retirada del ganado. Estas comunidades desempeñan funciones clave en los ciclos

biogeoquímicos, por lo que su restauración es indicativa de una mejora integral del ecosistema (Liu *et al.*, 2021).

En el noreste de México, particularmente en el municipio de Linares, Nuevo León, se localizan ecosistemas acuáticos asociados a surgencias termales de baja a media entalpía, caracterizados por aguas sulfurosas y condiciones fisicoquímicas particulares. Uno de estos sistemas es Baño de San Ignacio (BSI) que fue designado el sitio Ramsar (número 1981), el 2 de febrero del 2009 (Ramsar, 2009). Las condiciones fisicoquímicas de este sitio, como un pH circunneutral (6.6-7.0), temperaturas entre 32.4 y 35.3 °C, y altas concentraciones de sulfatos (hasta 1287 mg/L), no sólo albergan especies de peces endémicos como El Cachorrito (*Cyprinodon bobmilleri*) sino que también son ideales para el desarrollo de redes de bacterias con capacidades metabólicas relevantes para la biorremediación (Schwarz *et al.*, 2020; Mitrovic *et al.*, 2022; Pantoja-Irys *et al.*, 2024).

Las condiciones en los manantiales termales pueden ser determinantes para la presencia y prosperidad de microorganismos, con capacidades metabólicas clave para ciertos ciclos geoquímicos, especialmente en la transformación de compuestos tóxicos para otros organismos vivos y la mitigación de los contaminantes ambientales (Valeriani *et al.*, 2018). Bacterias de los géneros como *Thiofaba*, *Rheinheimera*, *Pseudomonas*, *Malaciobacter* y *Klebsiella*, presentan una alta abundancia relativa en este sitio geotermal y ya han sido descritos en estudios de otros lugares, como fundamentales en procesos de oxidación de compuestos de azufre, degradación de hidrocarburos y biorremediación de metales pesados (Castelán-Sánchez *et al.*, 2020; Schwarz *et al.*, 2020; Adedeji *et al.*, 2022).

Un trabajo llevado a cabo El sitio Ramsar (1981) BSI, describe las microtexturas de los tapetes microbianos mediante microscopía óptica y electrónica. Estas observaciones revelaron que los tapetes pudieran estar constituidos por cianobacterias y otros microorganismos que, al igual que en muchos otros manantiales hidrotermales, presentan pocos organismos eucariontes con respecto

al número de procariontes, además, se reporta que existe una amplia gama de bacterias sin determinar (Chacón-Baca *et al.*, 2015).

Este tipo de ambientes representa un escenario propicio para la exploración de comunidades microbianas especializadas, las cuales han despertado un creciente interés científico debido a su potencial en aplicaciones biotecnológicas, como la biorremediación y la producción de biocatalizadores (Baker y Banfield, 2003; Méndez-García *et al.*, 2016). Por ello en este trabajo se plantea explorar la composición microbiana, así como las posibilidades de aplicación de los microorganismos en diversos campos industriales, incluidos los sectores agrícola, químico, farmacéutico o alimentos, pero enfocado principalmente al campo de la biorremediación de sistemas acuáticos.

## 2. Antecedentes

### 2.1 Factores geoquímicos y la diversidad microbiana

Los manantiales termales albergan microbiotas adaptadas a condiciones extremas, lo que los convierte en modelos ideales para estudiar la diversidad microbiana y su relación con gradientes geoquímicos. Investigaciones en sitios como Yellowstone y Tengchong han demostrado que factores como la temperatura y la química del agua definen nichos ecológicos específicos para bacterias y arqueas (Li *et al.*, 2015; Podar *et al.*, 2020).

En estos ecosistemas, la biodiversidad se organiza en función de factores fisicoquímicos. En el Parque Nacional Yellowstone, las comunidades microbianas cambian drásticamente con la temperatura, predominando bacterias de los filos *Proteobacteria* y *Aquificae* en rangos moderados, mientras que arqueas como *Crenarchaeota* dominan en ambientes más extremos (Inskeep *et al.*, 2010; Podar *et al.*, 2020). En la región de Anatolia, Turquía, se han identificado bacterias termófilas como *Thermomonas* y *Hydrogenobacter*, que presentan alta capacidad para metabolizar compuestos nitrogenados y sulfurosos (Uluçay *et al.*, 2021).

La composición geoquímica de los manantiales termales es determinante en la estructura de las comunidades microbianas. Factores como el pH, la temperatura y la concentración de sulfatos crean gradientes químicos que favorecen la especiación y la diferenciación de nichos entre bacterias y arqueas (He *et al.*, 2023; Sriaporn *et al.*, 2023). En aguas termales con pH alcalino, las Proteobacterias y los Bacteroidetes fueron dominantes (Stom *et al.*, 2022). En el sitio Ramsar (1981) BSI, las condiciones de pH circunneutral (6.6-7.0) y altas concentraciones de sulfatos (Pantoja-Irys *et al.*, 2024), generan condiciones óptimas para microorganismos que desempeñan funciones en el ciclo del azufre y de metales pesados.

## 2.2 Investigaciones de potencial en biorremediación a nivel global

Las bacterias extremófilas termofílicas y acidófilas han mostrado un notable potencial para la biorremediación de metales pesados en ambientes acuáticos (Willis *et al.*, 2019; Huang *et al.*, 2020). Géneros como *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Klebsiella* y especialmente bacterias sulforreductoras (por ejemplo *Desulfosporosinus* spp.) pueden tolerar altas concentraciones de iones metálicos tóxicos como por ejemplo cepas de *Bacillus* que son capaces de desplegar mecanismos como biosorción mediada por EPS, bioacumulación y bioprecipitación para reducir Plomo (Pb), Cadmio (Cd), Mercurio (Hg), Cromo (Cr), Arsénico (As) y Níquel (Ni) en el medio (Wróbel *et al.*, 2023).

Así mismo, las bacterias sulforreductoras acidófilas precipitan los metales en forma de sulfuros estables, bloqueando su movilidad (Abicht *et al.*, 2011). En estudios de campo, comunidades acidófilas nativas de ambientes volcánicos (p.ej. Copahue, Argentina) han tolerado concentraciones excepcionalmente elevadas de Zn o Ni (hasta 400 mM) sin perder viabilidad (Massello *et al.*, 2021). Los metales esenciales y los no esenciales, cuando están en altas concentraciones, pueden dañar las membranas celulares en células no extremófilas, alterar la especificidad enzimática, interrumpir diversas actividades celulares y afectar la estructura del ADN (Jomova *et al.*, 2025). Ante estos desafíos, las bacterias extremófilas han desarrollado

mecanismos específicos y diversos para tolerar la presencia de metales pesados. (Sun *et al.*, 2024).

La innovación reciente, ha potenciado esta biorremediación mediante herramientas ómicas y genéticas. Enfoques metagenómicos y de genómica funcional han revelado rutas genéticas clave (p.ej. operones *ars*, reductasas, transportadores) en consorcios extremófilos, facilitando la selección de cultivos eficaces (Offiong *et al.*, 2023; Sun *et al.*, 2024). Estudios transcriptómicos han caracterizado la regulación de genes de tolerancia y transformación de metales bajo estrés tóxico (Zhu *et al.*, 2022) y con ingeniería genética, se ha podido mejorar cepas bacterianas remediadoras: por ejemplo, *Bacillus subtilis* modificado con un gen exógeno *CmArsM* de una microalga mostró mayor capacidad para volatilizar y biotransformar arsénico (Huang *et al.*, 2015).

En laboratorio y pruebas piloto, mezclas microbianas termofílicas y sulforreductoras han removido eficientemente metales críticos y demostraron que *Desulfovibrio desulfuricans* y *Desulfobulbus propionicus* precipitaron ~99% del  $Cd^{2+}$  (concentración inicial 30 mg/L) y >80% del  $Pb^{2+}$  (hasta 50 mg/L), transformándolos en CdS y sales de Pb insolubles (Chen *et al.*, 2025). También se ha documentado que *Pseudomonas* spp. y *Exiguobacterium* pueden acumular hasta ~17–19 mg de  $As^{3+}$  por gramo de biomasa en 24 h (Naiel *et al.*, 2024).

En síntesis, la combinación de conocimiento previo sobre extremófilos remediadores con las últimas herramientas moleculares está impulsando soluciones biotecnológicas avanzadas para tratar aguas contaminadas; estas cepas extremófilas, nativas o diseñadas, ofrecen enfoques sostenibles de alto rendimiento que compiten con métodos convencionales (Offiong *et al.*, 2023; Sun *et al.*, 2024). Estudios realizados en Sudáfrica, sobre bacterias de aguas termales, revelaron que existe potencial de aplicación en la bioremediación de aguas contaminadas con petróleo o aceite de palma, debido a sus propiedades de biosorción y biosulfactantes (Jardine, 2022).

Bacterias pertenecientes a los géneros *Klebsiella* y *Malaciobacter*, identificadas en Chignahuapan, Puebla, Mexico han mostrado eficacia en la degradación de compuestos orgánicos y la reducción de metales pesados en ambientes contaminados (Abed *et al.*, 2017; Castelán-Sánchez *et al.*, 2020). En ambientes ácidos, como los manantiales asociados al volcán Copahue en Argentina, se han identificado bacterias sulfato-reductoras acidófilas como *Desulfosporosinus acididurans*, que son capaces de precipitar metales pesados mediante la generación de sulfuros metálicos insolubles (Willis *et al.*, 2019). Estas capacidades convierten a las bacterias de aguas termales en agentes clave para la biorremediación de aguas contaminadas con ácidos, como en las minas, donde pueden inmovilizar metales tóxicos como cadmio, cobre, zinc y níquel, contribuyendo a la mitigación de riesgos ambientales por actividades mineras que contaminan agua principalmente (Huang *et al.*, 2020).

Un estudio reciente demostró que la cepa *Pseudomonas aeruginosa* ATCC 15442, combinada con aguas residuales industriales como fuente adicional de carbono, puede ser efectiva para la biorremediación de suelos contaminados con drenaje ácido de mina (DAM). En condiciones mesofílicas, esta estrategia logró una eficiencia de remoción promedio del 52.75% para metales como Fe, Al, Cu, Zn y Mn. Además, se observaron eficiencias de remoción de sulfato superiores al 49%, asociadas a mecanismos como la biosorción, precipitación metálica y producción de sideróforos (Anekwe & Isa, 2024).

Además, en los sistemas geotérmicos de Taiwán, estudios recientes han demostrado que comunidades bacterianas presentes en biofilms y sedimentos poseen rutas metabólicas relacionadas con la oxidación de tiosulfatos y la reducción disimilatoria de sulfatos, lo que refuerza su potencial en la remediación de compuestos sulfurados y metales pesados en ambientes acuáticos contaminados (Chen *et al.*, 2023).

### 2.3 Relevancia de los humedales en el contexto mexicano

Los ambientes extremos en México han demostrado ser verdaderos reservorios de diversidad microbiana con un inmenso potencial ecológico y biotecnológico (Pinzón-Martínez *et al.*, 2010; Servín-Garcidueñas, 2015; Prieto-Barajas *et al.* 2019; Ortega-Villar *et al.*, 2024). Según UNAM Global (2020) a lo largo del país se distribuyen sitios geotérmicos, salinos, volcánicos y mineros donde prosperan microorganismos extremófilos altamente adaptados. Estos organismos no solo desempeñan roles ecológicos clave en sus nichos inhóspitos, sino que también producen metabolitos y enzimas de interés industrial y científico. Como lo señalan Arreola *et al.* (2016), los microorganismos extremófilos constituyen la opción más prometedora como fuente de biomoléculas con capacidad biocatalizadora, capaces de soportar condiciones drásticas de proceso y cuyo uso comercial puede conducir a la sustentabilidad industrial.

Uno de los primeros estudios llevados a cabo en México, es el de dos sitios termales en Veracruz (la poza termal *El Carrizal* y el manantial termal *Los Baños*) que reporta el aislamiento de 19 cepas bacterianas termofílicas, alcalitolerantes y halotolerantes, además, revelaron la presencia de géneros como *Geobacillus*, *Anoxybacillus* y *Aeribacillus* y se encontró que tienen la capacidad de crecer bajo condiciones extremas aplicación potencial en procesos de biodesulfurización por su clasificación como bacterias halotolerantes y termofílicas (Pinzón-Martínez *et al.*, 2010).

En el área de Araró, Michoacán, México, Prieto-Barajas *et al.* (2019) describieron y analizaron la diversidad microbiana, identificando géneros bacterianos como *Bacillus*, *Aeromonas* y *Pseudomonas* mostrando una amplia variación de una poza a otra en el mismo sitio, atribuyendo estas variaciones a condiciones como contenidos de sales o bien cambios correlacionados a la temperatura, pH y contenido de arsénico en sus aguas.

En el Campo Geotérmico de Los Azufres (Michoacán), se aplicó metagenómica para revelar una amplia diversidad de microorganismos termófilos, incluyendo bacterias

y arqueas especializadas en altas temperaturas y pH extremos (Servín-Garcidueñas, 2015). Investigaciones en manantiales termales de Hidalgo han logrado *aislar y caracterizar cepas termófilas*. El estudio reportó 18 cepas bacterianas, principalmente Firmicutes formadoras de esporas, capaces de crecer óptimamente a ~50–55°C. Varias de estas cepas mostraron actividad enzimática (e.g., celulasas, pectinasas, xilanasas) y fueron identificadas como miembros de *Anoxybacillus*, *Bacillus*, *Paenibacillus* y *Deinococcus*, lo que sugiere un repertorio metabólico adaptable a condiciones exigentes (Ortega-Villar *et al.*, 2024).

Un estudio pionero en las salinas de Guerrero Negro (Baja California Sur) aisló 35 cepas halófilas, incluyendo bacterias y arqueas de los géneros *Halorubrum*, *Haloarcula*, *Halomonas*, *Salinibacter*, entre otros. Mediante caracterización fisiológica se demostró que estas cepas presentan perfiles metabólicos únicos (degradación de distintos sustratos carbonados) y distintas tolerancias a sal (óptimos entre 5% y 25% NaCl), incluso identificándose una posible nueva arquea no descrita previamente (Sabet *et al.*, 2009).

Recientemente, se logró aislar, por primera vez en México, una arquea extremadamente halófila (*Halomicrobium mukohataei*) de la laguna costera de Bahía de Lobos, Sonora. Esta cepa produjo pigmentos carotenoides con actividad antioxidante significativa (capaces de neutralizar radicales libres >70%) y actividad antimicrobiana contra bacterias patógenas, demostrando su potencial biotecnológico como fuente de compuestos bioactivos (Cruz-Luna *et al.*, 2025). Adicionalmente, *Texcoconibacillus texcoconensis* fue descrita como una nueva bacteria alcalófila y halotolerante aislada del ex-Lago de Texcoco (Ruiz-Romero *et al.*, 2013).

Entornos volcánicos de México proporcionan otro conjunto de casos ilustrativos. El volcán El Chichón, en Chiapas, alberga un lago de cráter de pH ácido (<2) y temperaturas elevadas (~50–60°C) con altas concentraciones de metales pesados. Mediante análisis de secuenciación 16S *in situ*, se documentaron más de 40 géneros bacterianos, incluyendo grupos dominantes como *Acidobacterias* y

*Pseudomonadales*. Su presencia sugiere que cumplen funciones ecológicas fundamentales, actuando en ciclos geoquímicos (Rincón-Molina *et al.*, 2018). Por otro lado, se lograron aislar bacterias termófilas del flujo geotérmico de El Chichón, *Geobacillus jurassicus* y *G. stearothermophilus*. Una de estas cepas, *G. stearothermophilus* mostró una producción excepcional de lipasa termoestable, posicionándola como candidata atractiva para procesos industriales que requieran lipasas eficientes a alta temperatura (Ovando-Chacón *et al.*, 2020).

Adicionalmente, en El Chichón, se han reportado cepas metalorresistentes con posibles usos en biorremediación. Se aislaron dos bacterias extremófilas resistentes al arsénico del agua del cráter: *Staphylococcus sp.* ARSC1-P y *Stenotrophomonas sp.* ARSC2-V. Estas cepas soportaron concentraciones extraordinariamente altas de arseniato (hasta 400 mM) y acumulación de arsénico intracelularmente, lo que indica una capacidad de detoxificación notable (Ovando-Ovando *et al.*, 2023).

Ambientes extremos de origen antropogénico han sido explorados en México. En la Reserva de la Biosfera Sierra Gorda (Guanajuato), las corrientes ácidas provenientes de residuos de una mina abandonada derivan en el río Xichú. Un estudio que combinó técnicas de cultivo y metagenómica identificó más de 180 taxones microbianos (OTUs) distintos, dominados por bacterias quimiolitotróficas como *Acidithiobacillus*, *Leptospirillum* y . Además, se aislaron 16 cepas anaerobias, entre ellas bacterias sulfato-reductoras (género *Solidesulfovibrio*) y varias cepas arsenato-reductoras capaces de precipitar arsénico (pertenecientes a *Azospira*, *Peribacillus*, *Propionicimonas*, etc.) (Brito *et al.*, 2023).

#### 2.4 Contaminación de humedales en México y la necesidad de enfoques microbianos en su restauración

Los humedales desempeñan funciones esenciales como la regulación hidrológica, la retención de nutrientes y la purificación del agua, además de sustentar una gran diversidad biológica (Ramsar, 2021),. Sin embargo, en México, estos ecosistemas enfrentan presiones crecientes derivadas de actividades antrópicas como la

minería, la agricultura, la industria y el desarrollo urbano desordenado, lo que ha llevado a problemas como la contaminación por metales pesados, el exceso de nutrientes y la presencia de compuestos orgánicos persistentes (Ponce-Hernández *et al.*, 2025).

Los metales pesados como mercurio (Hg), arsénico (As), plomo (Pb) y cromo (Cr) son algunos de los contaminantes más tóxicos y persistentes que afectan a los humedales mexicanos. Su presencia ha sido atribuida a múltiples fuentes, entre ellas las actividades extractivas, la metalurgia, el uso de fertilizantes y pesticidas, la quema de combustibles fósiles y, en ciertos casos, a procesos geológicos naturales (Covarrubias & Peña-Cabriales, 2017).

Como se ha mencionado, en diversas regiones de México, se ha detectado la presencia de metales pesados en cuerpos de agua superficiales, sedimentos, suelos agrícolas e incluso en tejidos de peces y moluscos destinados al consumo humano, lo que representa un riesgo para la salud y la seguridad alimentaria (Villanueva & Botello, 1992; García-Hernández *et al.*, 2007; González-Dávila *et al.*, 2012).

En particular, la minería ha sido señalada como una de las principales actividades responsables de la dispersión de metales pesados en el medio ambiente. Esto se debe, en gran medida, al manejo deficiente de los residuos, que han generado focos de contaminación en entidades como Zacatecas, San Luis Potosí, Guerrero y Sonora (Yañez *et al.*, 2003; Meza-Figueroa *et al.*, 2009; Corrales-Pérez *et al.*, 2013).

Se estima que millones de toneladas de estos metales pesados están dispersos en el territorio nacional, muchas veces sin diagnóstico técnico de su composición o de su potencial de impacto ecológico (Ramos-Arroyo & Siebe-Grabach, 2006). Por ejemplo, en la laguna "La Zacatecana" en Zacatecas, se han acumulado entre 10 y 20 millones de toneladas de residuos mineros desde la época colonial, contaminando suelos agrícolas y afectando la salud de la población local (Covarrubias & Peña-Cabriales, 2017).

Otro trabajo, demostró que en los sedimentos del Lago Salado de Texcoco, se detectaron niveles elevados de Cd, Pb, Zn y Hg, con contribuciones del 51 % y 45 % al riesgo ecológico total por Cd y Hg, respectivamente. Los autores vinculan estas concentraciones con descargas industriales del área de Xalostoc y residuos urbanos de la Ciudad de México (Morales-García *et al.*, 2020).

En un humedal natural semipermanente de Taxco de Alarcón, Guerrero, se documentó bioacumulación de Pb, Zn y As en plantas nativas como *Eleocharis macrostachya* y *Schoenoplectus americanus*, así como en suelo y agua. Se identificó que las plantas mencionadas tienen capacidad para bioacumular estos metales pesados, pero por si solas no son suficiente para mitigar estos contaminantes (Gómez-Bernal *et al.*, 2017).

El el humedal Ramsar La Reserva de Valsequillo, en el centro de México, enfrenta una amenaza significativa debido a descargas municipales e industriales provenientes de la ciudad de Puebla. En un estudio se evaluó la presencia de trece metales potencialmente tóxicos (MPT) en agua, sedimentos y plantas, encontrando que elementos como Pb, Cu y especialmente Hg representan un riesgo ecológico considerable, según índices geoquímicos como Igeo, EF y PERI (Tabla-Hernandez *et al.*, 2019).

En 2014, el río Sonora y sus afluentes (Tinajas y Bacanuchi) fueron afectados por el derrame de aproximadamente 40,000 m<sup>3</sup> de solución ácida. Años después, en 2022, se analizaron 187 muestras de sedimentos, detectándose metales como Cu, Zn, As y Pb, con niveles moderados de contaminación principalmente en los 14 sitios río abajo (Gutierrez-Ruiz *et al.*, 2022).

En una laguna deltaica costera de Tabasco, se evaluó la bioacumulación de metales pesados (Cd, Cr, Ni, Pb, V, Zn) en agua y componentes bióticos del ecosistema (como plancton, larvas y crustáceos) para estimar su riesgo ecológico. El estudio muestra que todos estos metales excedieron límites regulatorios, implicando un riesgo considerable, especialmente por su transferencia a peces de importancia comercial (Mendoza-Carranza *et al.*, 2016).

Las tecnologías tradicionales (como la remoción física de sedimentos contaminados o la aplicación de reactivos químicos) implican altos costos y pueden producir impactos ecológicos secundarios (Guía de Restauración de Humedales, 2025). Frente a ello, en la Convención de Ramsar enfatiza que la restauración de los humedales de México y el resto del mundo debe ser una prioridad fundamental para garantizar un futuro sostenible para las personas y la naturaleza (Ramsar, 2021).

Tecnologías como los humedales artificiales con inoculación de consorcios bacterianos especializados han emergido como una tecnología pasiva prometedora para la remediación a largo plazo de estos efluentes, aprovechando procesos bioquímicos naturales (Pat-Espadas *et al.*, 2018).

## 2.5 Biorremediación de aguas contaminadas con metales pesados mediante Bacterias Reductoras de Sulfato

Las actividades mineras e industriales liberan grandes cantidades de metales pesados al ambiente acuático, generando aguas altamente contaminadas y frecuentemente ácidas, como lo son los drenajes ácidos de minas. Estos metales como Pb, Cd, Zn, Cu, Ni y otros son elementos no biodegradables, tóxicos en concentraciones incluso *traza*, y se acumulan en los organismos causando efectos mutagénicos, citotóxicos y carcinogénicos (Dong *et al.*, 2024).

El tratamiento tradicional de efluentes metálicos pesados, se basa en métodos físico-químicos (neutralización con cal, precipitación de hidróxidos, adsorción, intercambio iónico, ósmosis inversa, etc.), los cuales pueden ser costosos y generar residuos secundarios (lodos químicos) de difícil disposición. En contraste, la *biorremediación* – el uso de microorganismos para inmovilizar o detoxificar contaminantes – se perfila como una alternativa sostenible, de bajo costo y capaz de restaurar los ecosistemas afectados (Sreedevi *et al.*, 2022).

La degradación de ecosistemas acuáticos por actividades industriales representa uno de los desafíos ambientales más apremiantes a nivel global y en México. En particular, el drenaje ácido de minas genera aguas extremadamente ácidas y ricas

en metales pesados, lo que provoca un daño severo a la biodiversidad acuática y a los servicios ecosistémicos esenciales que estos cuerpos de agua brindan (Anekwe & Isa, 2024). Este fenómeno no solo elimina o reduce drásticamente poblaciones de organismos acuáticos sino que también compromete funciones ecológicas clave como la depuración natural del agua y el sustento de las cadenas tróficas (Masindi *et al.*, 2018). Ante este panorama, mitigar el impacto del DAM se ha convertido en una prioridad ambiental en regiones mineras de todo el mundo.

La remediación tradicional del DAM suele apoyarse en tratamientos físico-químicos costosos y de efecto limitado en el tiempo, lo que ha incentivado la búsqueda de estrategias más sostenibles y duraderas. En los últimos años ha cobrado fuerza la restauración ecológica basada en microorganismos especializados, dada su eficiencia para neutralizar la acidez y remover metales a un costo relativamente bajo (Pat-Espadas *et al.*, 2018). Entre estas estrategias biológicas destaca el uso de bacterias sulfato-reductoras (SRB) en sistemas anaerobios, capaces de convertir el sulfato en sulfuro y así precipitar metales pesados disueltos en forma de sulfuros insolubles (Mafane *et al.*, 2025). La tecnología basada en bacterias reductoras de sulfato (*sulfate-reducing bacteria*, SRB) ha emergido como una de las estrategias más eficaces para remediar aguas cargadas de metales pesados en entornos mineros (Rambabu *et al.*, 2020). Las SRB son anaerobios disimilatorios que utilizan el sulfato como aceptor final de electrones, reduciéndolo a sulfuro de hidrógeno (H<sub>2</sub>S) durante su metabolismo. Este sulfuro generado *in situ* reacciona con los iones metálicos disueltos para formar sulfuros metálicos insolubles, inmovilizando así los metales tóxicos (Dong *et al.*, 2024).

Estos enfoques han demostrado eficacias notables: estudios recientes reportan reducciones de sulfato de hasta un 94%, junto con la remoción de aproximadamente el 95% del níquel, 98% del hierro y cobre, y 99% del zinc presentes, logrando además elevar el pH del agua desde valores extremadamente ácidos (~2.8) hasta prácticamente neutros (~7.5) en un lapso de alrededor de apenas un par de

semanas desde que inician los tratamientos (Rambabu et al., 2020; Frederico et al., 2022; Patel et al., 2022).

A continuación, se describen en detalle los mecanismos bioquímicos implicados en este proceso, sus aplicaciones prácticas en el tratamiento de aguas contaminadas por minería, los avances en la ingeniería genética de estas bacterias y una evaluación comparativa de su eficacia frente a otros métodos de remediación.

## 2.6 Mecanismos Bacterianos de Remoción de Metales Pesados

Las bacterias reductoras de sulfato (como *Desulfovibrio*, *Desulfotomaculum* y géneros afines) desempeñan un papel central en la precipitación biogénica de metales pesados. Su metabolismo anaerobio convierte el sulfato ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) en sulfuro ( $\text{S}^{-2}$ ) mediante una cadena de reacciones enzimáticas conocida como ruta disimilatoria del sulfato (Mafane et al., 2025).

El sulfuro generado se libera al medio donde precipita iones metálicos formando minerales estables. Por ejemplo, en presencia de SRB se han identificado precipitados de FeS, MnS, ZnS, CuS, PbS o  $\text{Cr}_2\text{S}_3$ , entre otros, directamente sobre sedimentos de relaves mineros (Dong et al., 2024). Este proceso de *biomineralización* inmoviliza eficazmente los metales: estudios recientes mostraron que *Desulfovibrio desulfuricans* y *Desulfobulbus propionicus* alcanzan hasta 98–99% de precipitación de  $\text{Cd}^{2+}$  como CdS en solución y alrededor de 80% de inmovilización de  $\text{Pb}^{2+}$  principalmente como PbS y complejos de fosfato, incluso a concentraciones iniciales moderadamente altas (30–60 mg/L) (Chen et al., 2025).

Las partículas de sulfuro metálico formadas son altamente insolubles, lo que asegura la fijación estable de los contaminantes (Dong et al., 2024). En comparación, los métodos químicos convencionales producen hidróxidos metálicos más inestables, dificultando la recuperación de metales y generando lodos tóxicos (Matlock et al., 2002). En cambio, la precipitación biológica vía sulfuro resulta en compuestos más estables y potencialmente recuperables (Singh et al., 2023).

### **3. Objetivos**

#### **3.1 Objetivo General**

- Caracterizar la diversidad microbiana en un humedal del municipio de Linares, Nuevo León y analizar su potencial biotecnológico con base en la red ecológica analizada y la literatura, para desarrollar estrategias sostenibles de biorremediación aplicables a ambientes contaminados por metales pesados y compuestos sulfurados.

#### **3.2 Objetivos Específicos**

- Determinar las características fisicoquímicas de los manantiales termales de un humedal del municipio de Linares, Nuevo León y su influencia en la composición de las comunidades microbianas presentes.
- Identificar y analizar los géneros microbianos dominantes con enfoque en su capacidad metabólica para transformar contaminantes en formas menos tóxicas.
- Diseñar una estrategia de biorremediación sostenible, para ambientes contaminados por metales pesados y compuestos sulfurados.

### **4. Justificación**

La exploración de comunidades microbianas en ambientes extremos es clave para ampliar el conocimiento sobre la biodiversidad invisible que sostiene múltiples procesos ecosistémicos. Particularmente, la identificación de bacterias con adaptaciones metabólicas a condiciones como altas temperaturas, salinidad o toxicidad metálica, permite descubrir nuevos recursos biotecnológicos con aplicaciones en la restauración de ambientes contaminados. Sin embargo, en México persiste un vacío de información sobre este tipo de microbiota en ecosistemas termales, a pesar de su potencial biotecnológico y ecológico.

Este estudio contribuye a la caracterización de microorganismos nativos con funciones asociadas a la biorremediación, como la oxidación de compuestos sulfurosos o la reducción de metales pesados. El conocimiento generado sienta las bases para futuras aplicaciones en tecnologías bioingenieriles, como humedales artificiales o biorreactores, diseñados a partir de comunidades bacterianas adaptadas a condiciones adversas. De este modo, la investigación no solo enriquece el acervo científico sobre microbiota extremófila, sino que también impulsa soluciones sostenibles y contextualizadas para enfrentar la contaminación hídrica.

## **5. Materiales y métodos**

### **5.1 Revisión del estado del arte**

Como punto de partida, se realizó una revisión bibliográfica enfocada en el uso de bacterias para la biorremediación en México. Se consultaron artículos científicos, tesis de posgrado y reportes técnicos disponibles en bases de datos como Scopus, Web of Science, SciELO y Google Scholar, utilizando combinaciones de palabras clave como "biorremediación", "bacterias", "ambientes extremos", y "México". Esta revisión permitió contextualizar los avances recientes, identificar vacíos de conocimiento y orientar los objetivos del presente estudio hacia la exploración de comunidades bacterianas con potencial funcional en ambientes termales.

### **5.2 Área de estudio**

El sitio Ramsar (1981) Baño San Ignacio (BSI) se ubica en el municipio de Linares, al sureste del estado de Nuevo León, entre la Sierra Madre Oriental y la Sierra de San Carlos. Es una zona de humedales geotermales ubicada en una depresión natural, formada por antiguos procesos tectónicos y geológicos (Chacón-Baca *et al.*, 2015).

Estos manantiales contienen una flora y fauna dependientes de estas aguas subterráneas. Esta región contiene manantiales hidrotermales de aguas azufrosas que sirven de hábitat por lo menos a 5 especies de peces endémicos. Asimismo, en los márgenes meridionales del pantano, se desarrolla una comunidad de matorral espinoso tamaulipeco en buen estado de conservación (Rodríguez & Cantú, 2001).

Este sitio se localiza en la parte baja de una pequeña cuenca con arroyos intermitentes que fluyen hacia el río Conchos. Tiene una forma alargada y cubre una superficie aproximada de 6.6 km<sup>2</sup>. Su altitud varía entre los 233 y 262 metros sobre el nivel del mar (Figura 1) (Pantoja-Irys *et al.*, 2024) .

El clima es semiseco cálido, con una temperatura media anual de 19.3 °C y una precipitación promedio de 657 mm. Septiembre es el mes más lluvioso y enero el más seco. Estas condiciones, junto con la presencia de aguas termales, hacen de estos manantiales, un sitio único para el estudio de microorganismos adaptados a ambientes extremos (SMN, 2024).

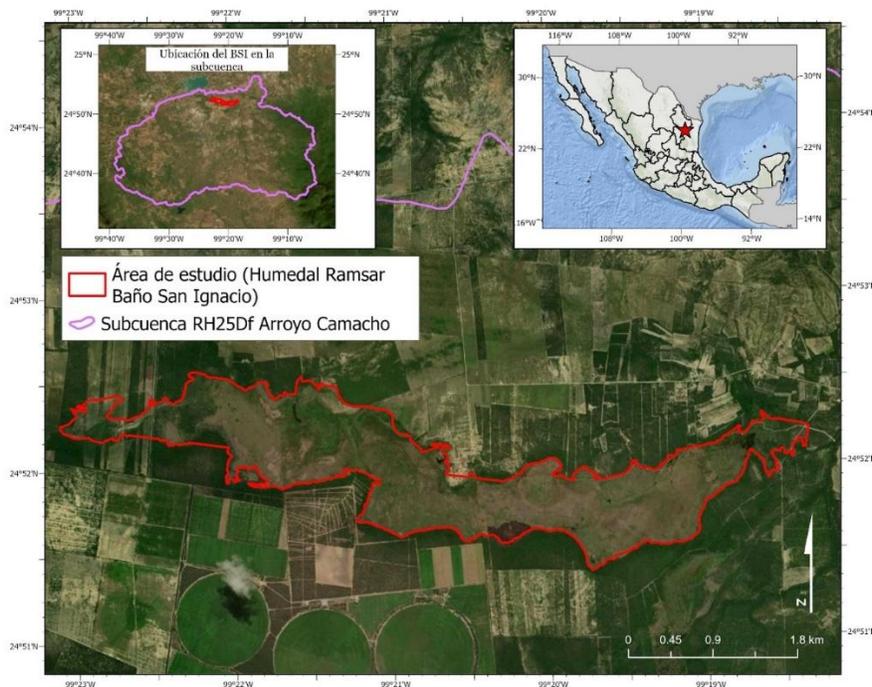


Figura 1. Localización del sitio de estudio (tomado de Pantoja-Irys *et al.*, 2024).

### 5.3 Caracterización fisicoquímica

La temperatura, pH, CE y diferentes parámetros (Tabla 1) del agua termal se midieron *in situ*. Se analizó una muestra de agua de 1 litro en el laboratorio para determinar los demás parámetros fisicoquímicos.

Tabla 1. Parámetros fisicoquímicos medidos en el sitio de muestreo.

Parámetro	Unidad
<b>Temperatura</b>	°C
<b>pH</b>	—
<b>Conductividad eléctrica</b>	μS
<b>Calcio (Ca<sup>2+</sup>)</b>	mg/L
<b>Magnesio (Mg<sup>2+</sup>)</b>	mg/L
<b>Sodio (Na<sup>+</sup>)</b>	mg/L
<b>Potasio (K<sup>+</sup>)</b>	mg/L
<b>Nitratos (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>)</b>	mg/L
<b>Sulfatos (SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>)</b>	mg/L
<b>Carbonatos (CO<sub>3</sub><sup>2-</sup>)</b>	mg/L
<b>Bicarbonatos (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>)</b>	mg/L
<b>Cloruros (Cl<sup>-</sup>)</b>	mg/L

### 5.4 Recolección y procesamiento de las muestras

El 24 de julio de 2024 se recolectaron muestras de agua en cuatro sitios geotermales: Isla Turquesa, Cachorrito San Ignacio, La Palma y Soraya (Figura 2). En cada sitio se obtuvieron 2 litros de agua en botellas estériles, cuya biomasa presente en ella, fue concentrada mediante filtración al vacío usando membranas de nitrocelulosa de 0.22 μm. Cada filtro se utilizó para realizar extracciones de utilizando el kit PowerSoil® Pro (QIAGEN).

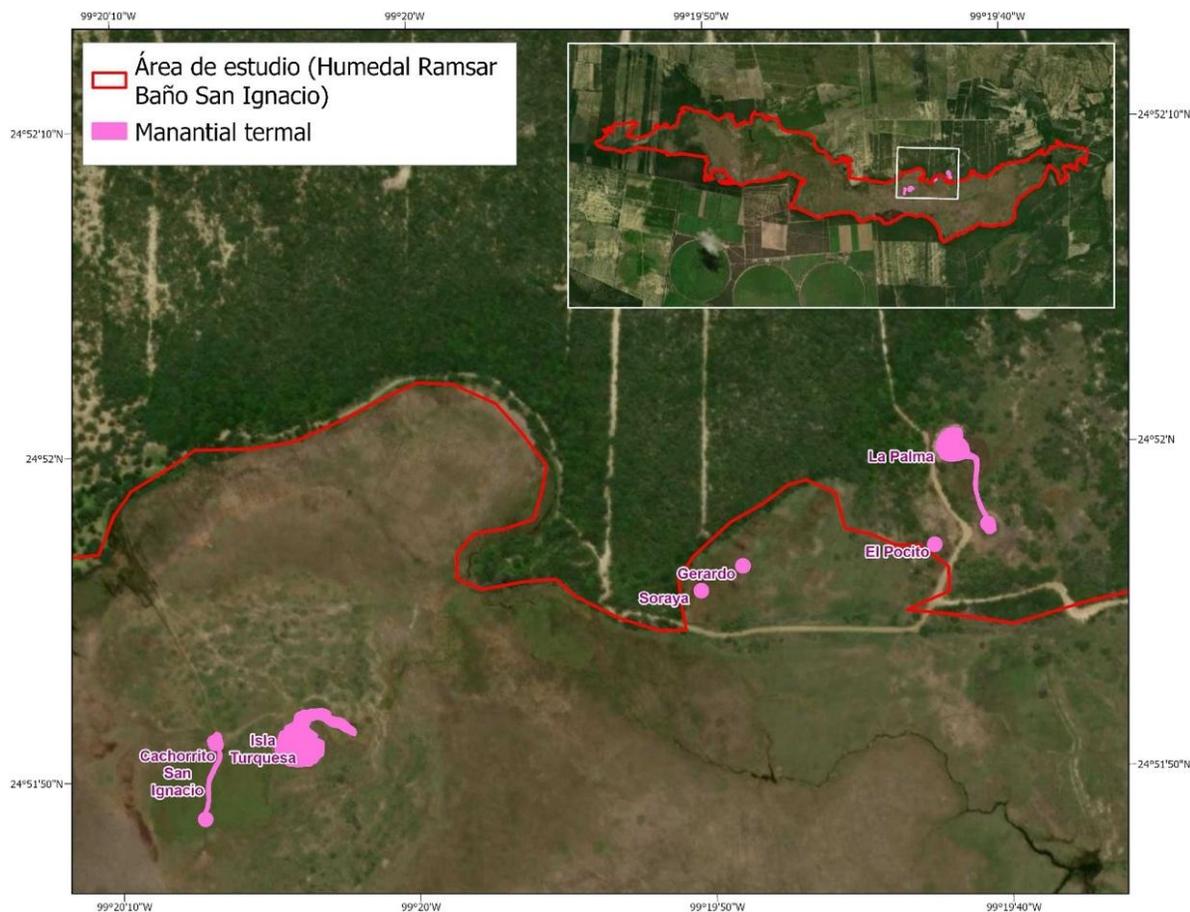


Figura 2. Localización de los cuatro sitios; pozos La Palma, Soraya, Isla Turquesa y El Cachorrito. Tomado de Pantoja-Irlys *et al.*, 2024.

### 5.5 Amplificación y secuenciación del gen 16S ARNr

Para caracterizar la composición de las comunidades bacterianas, se amplificó la región hipervariable V4 del gen 16S rRNA, utilizando los cebadores universales, siguiendo la metodología propuesta por Caporaso *et al.* (2010). Las reacciones de PCR se llevaron a cabo empleando el kit HotStarTaq Plus Master Mix (QIAGEN, Valencia, CA, EE. UU.), bajo las siguientes condiciones de termociclado del fabricante.

La secuenciación fue realizada en la plataforma Illumina NovaSeq 6000, en el laboratorio de metagenómica MR DNA (bTEFAP®, Shallowater, Texas, EE. UU.), siguiendo los protocolos establecidos por Dowd *et al.* (2008a, 2008b).

## 5.6 Procesamiento de muestras y clasificación taxonómica

Las secuencias obtenidas fueron procesadas utilizando el pipeline bioinformático de MR DNA ([www.mrdnalab.com](http://www.mrdnalab.com), Shallowater, TX) y la plataforma QIIME2 versión 2023.2 (Bolyen *et al.*, 2019). Y la asignación taxonómica de las zOTUs se llevó a cabo mediante BLASTn contra una base de datos curada del NCBI. Se conservaron 515 zOTUs a nivel especie para los análisis posteriores. Asimismo, las secuencias representativas fueron alineadas con MUSCLE v3.8.31 (Edgar, 2004) para facilitar comparaciones filogenéticas.

## 5.7 Análisis estadístico

Se calcularon índices de diversidad alfa como el índice de Shannon utilizando el software PAST v4.17. La diversidad beta fue evaluada mediante la disimilitud de Bray–Curtis en el Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) en QIIME2 y Rstudio v4.3.1.

El agrupamiento de las comunidades bacterianas se realizó con el método jerárquico UPGMA. Además, se construyó una red de co-ocurrencia entre filos bacterianos basada en correlaciones de Spearman ( $\rho \geq 0.5$ ;  $p \leq 0.05$ ), la cual fue visualizada con los paquetes *vegan*, *tidygraph*, *ggraph* e *igraph* en R (Wickham, 2016). Finalmente, se infirió el potencial funcional de las comunidades microbianas mediante predicción metabólica utilizando PICRUST v1.1.4 (Langille *et al.*, 2013) y fue visualizado usando también *ggraph*.

# 6. Resultados

## 6.1 Físicoquímica

Se registraron las principales características físicoquímicas de los cuatro manantiales muestreados (Tabla 2). Las temperaturas del agua oscilaron entre 32.4 °C y 35.3 °C, con valores de pH circunneutral entre 6.60 y 7.01. El potencial redox (Eh) mostró variaciones amplias, desde valores negativos en La Palma (–123.4 mV) y Cachorrito (–88.7 mV), hasta positivos en Isla Turquesa (50.5 mV). La

conductividad eléctrica (EC) fue elevada en todos los sitios, con valores entre 7448 y 8122  $\mu\text{S}/\text{cm}$ .

	La Palma	Soraya	Isla Turquesa	Cachorrito de San Ignacio
<b>Parámetros de campo</b>				
<b>Fecha de muestreo</b>	27-Feb-2024	28-Feb-2024	28-Feb-2024	27-Feb-2024
<b>T(°C)</b>	35.3	32.4	34.7	35.1
<b>pH</b>	6.63	7.01	6.95	6.60
<b>Eh (mV)</b>	-123.4	22.3	50.5	-88.7
<b>EC (<math>\mu\text{S}/\text{cm}</math>)</b>	7448	7711	7893	8122
<b>Iones mayores (mg/L)</b>				
<b>Na<sup>+</sup></b>	862.46	959.72	982.12	988.49
<b>SO<sub>4</sub><sup>2-</sup></b>	1005.00	841.67	1102.50	1272.00
<b>Ca<sup>2+</sup></b>	347.08	358.13	351.92	365.96
<b>HCO<sub>3</sub><sup>-</sup></b>	351.1	297.6	333.6	308.3
<b>Cl<sup>-</sup></b>	1292	1075	1192	1111

Tabla 2. Principales parámetros fisicoquímicos de los manantiales Cachorrito de San Ignacio, La Palma, Isla Turquesa y Soraya.

En cuanto a los iones mayoritarios, el sodio ( $\text{Na}^+$ ) fue el catión predominante, con concentraciones que superaron los 860 mg/L en todos los manantiales. Los sulfatos ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) alcanzaron su valor más alto en Cachorrito (1272.00 mg/L) e Isla Turquesa (1102.50 mg/L). Las concentraciones de calcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ) y bicarbonato ( $\text{HCO}_3^-$ ) se mantuvieron relativamente consistentes entre sitios, mientras que los cloruros ( $\text{Cl}^-$ ) variaron entre 1075 y 1292 mg/L.

## 6.2 Diversidad microbiana

Una vez concluido el procesamiento de muestras y clasificación taxonómica, se identificaron 515 zOTUs a nivel especie, pertenecientes a 36 filos bacterianos, 51 clases, 108 órdenes, 173 familias y 293 géneros. El 99% de las secuencias correspondieron a bacterias y el resto a arqueas y microeucariotas fotosintéticos, principalmente cianobacterias. El filo dominante fue Pseudomonadota (antes Proteobacteria) y la clase más abundante fue Gammaproteobacteria, con presencia

notable en todos los sitios y muy abundante especialmente en Isla Turquesa. Entre los órdenes más representativos destacaron *Chromatiales*, especialmente en Isla Turquesa. Se detectaron 293 géneros, siendo los más abundantes *Thiofaba*, *Rheinheimera*, *Pseudomonas*, *Malaciobacter*, y *Klebsiella*. La especie *Thiofaba tepidiphila* fue la más dominante, seguida por otras con relevancia potencial en biotecnología como *Rheinheimera aquimaris*, *Malaciobacter pacificus* y *Klebsiella pneumoniae*.

Los índices de diversidad alfa mostraron diferencias claras entre los sitios. Soraya presentó la mayor riqueza taxonómica, mientras que Isla Turquesa tuvo la menor. La Palma destacó por tener la comunidad más equilibrada, según el índice de Shannon (Figura 3).

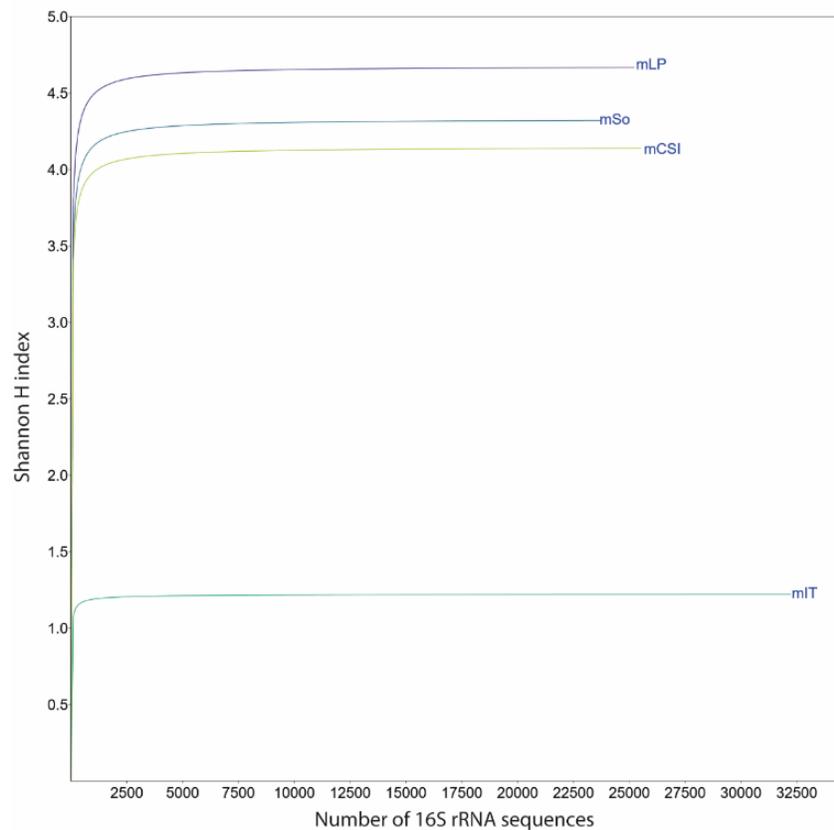


Figura 3. Diversidad alfa analizada con el Índice de Shannon. Los sitios son representados de la siguiente manera: La Palma (mLP), Soraya (mSo), Isla Turquesa (mIT) y El Cachorrito (mCSI).

Para fines representativos a nivel de género, se seleccionaron 35 de los géneros bacterianos más abundantes obtenidos con la comparación taxonómica (Figura 4).

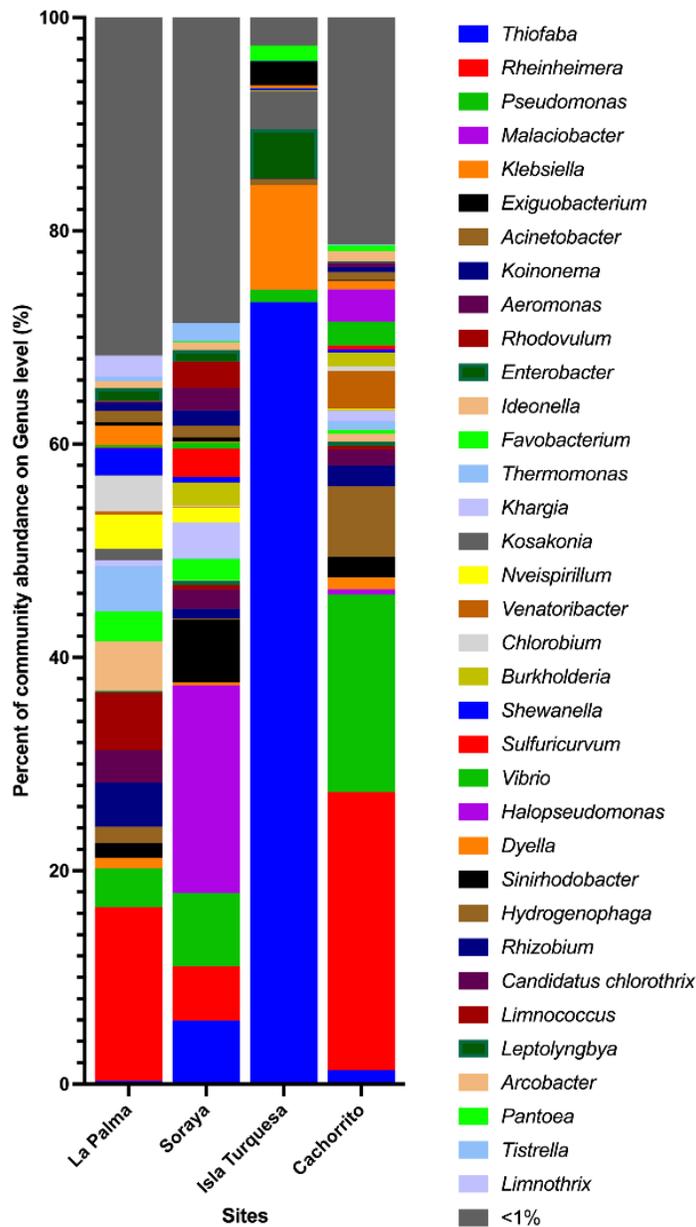


Figura 4. Abundancia relativa en nivel género en los diferentes sitios de estudio.

Estos resultados ilustran la composición porcentual de la comunidad microbiana a nivel de género en los cuatro sitios de estudio: La Palma, Soraya, Isla Turquesa y

Cachorrito. Los géneros se clasificaron en función de su abundancia relativa, destacándose aquellos que representan más del 1% del total en cada sitio, mientras que los géneros con menor representación se agrupan como “<1%”.

Para saber la influencia de iones mayores (Figura 5) sobre la composición microbiana se utilizó un análisis de correspondencia canónica (CCA) que examina diversidad bacteriana y los principales iones presentes, tales como  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$  y  $\text{SO}_4^{2-}$ . En el análisis, se puede observar que Isla Turquesa está asociada principalmente con  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Cl}^-$  y  $\text{SO}_4^{2-}$ , lo que indica que estos iones están altamente relacionados con las comunidades microbianas dominadas por géneros sulfuróxicos. Cachorrito y La Palma muestran una asociación más cercana con  $\text{HCO}_3^-$ , mientras que Soraya está más influenciada por  $\text{Ca}^{2+}$ , lo que podría explicar la composición más diversa de géneros microbianos en este sitio.

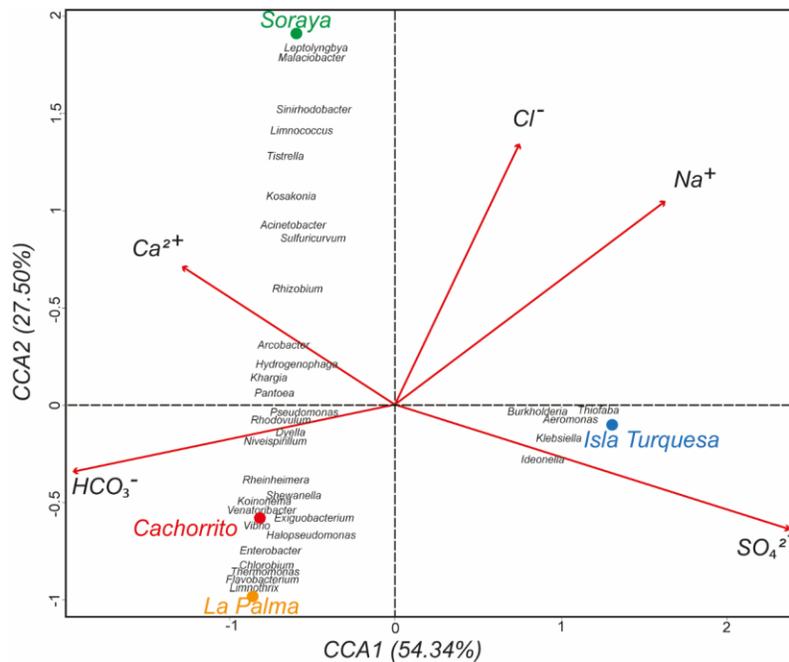


Figura 5. Gráfica de CCA que ilustra la relación entre la composición de la comunidad microbiana y los iones mayoritarios ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$  y  $\text{SO}_4^{2-}$ ) en los cuatro sitios de muestreo.

Para analizar la diversidad microbiana encontrada en los sitios a nivel especie (Figura 6A y 6B), se utilizó un mapa de calor y dendrograma basados en distancias Bray-Curtis y método UPGMA (Figura 6C) que representa la abundancia relativa de especies bacterianas en los cuatro sitios de muestreo. El gradiente de color va del amarillo al azul, donde el amarillo indica una alta abundancia relativa y el azul representa una baja abundancia. Además, se incluye un dendrograma que agrupa tanto las especies bacterianas como los sitios de muestreo en función de su similitud en los perfiles de abundancia relativa.

En el dendrograma de las especies bacterianas, se identifican varios grupos distintos, lo que refleja patrones de abundancia compartidos entre ellas. Por ejemplo, *Thiofaba tepidiphila* muestra una alta abundancia relativa en Isla Turquesa, mientras que especies como *Rheinheimera aquimaris* y *Malaciobacter pacificus* son más representativas de Soraya. En contraste, especies como *Klebsiella pneumoniae*, *Thermomonas haemolytica*, presentan abundancias más destacadas en La Palma.

El dendrograma de los sitios revela una clara diferenciación entre ellos. Isla Turquesa muestra perfiles únicos, dominados por especies altamente especializadas como *Thiofaba tepidiphila*, mientras que Soraya y La Palma comparten similitudes en sus perfiles de abundancia, indicando comunidades más diversas y equilibradas. Cachorrillo, por su parte, muestra características intermedias, con especies compartidas con La Palma y Soraya, pero también algunas únicas.

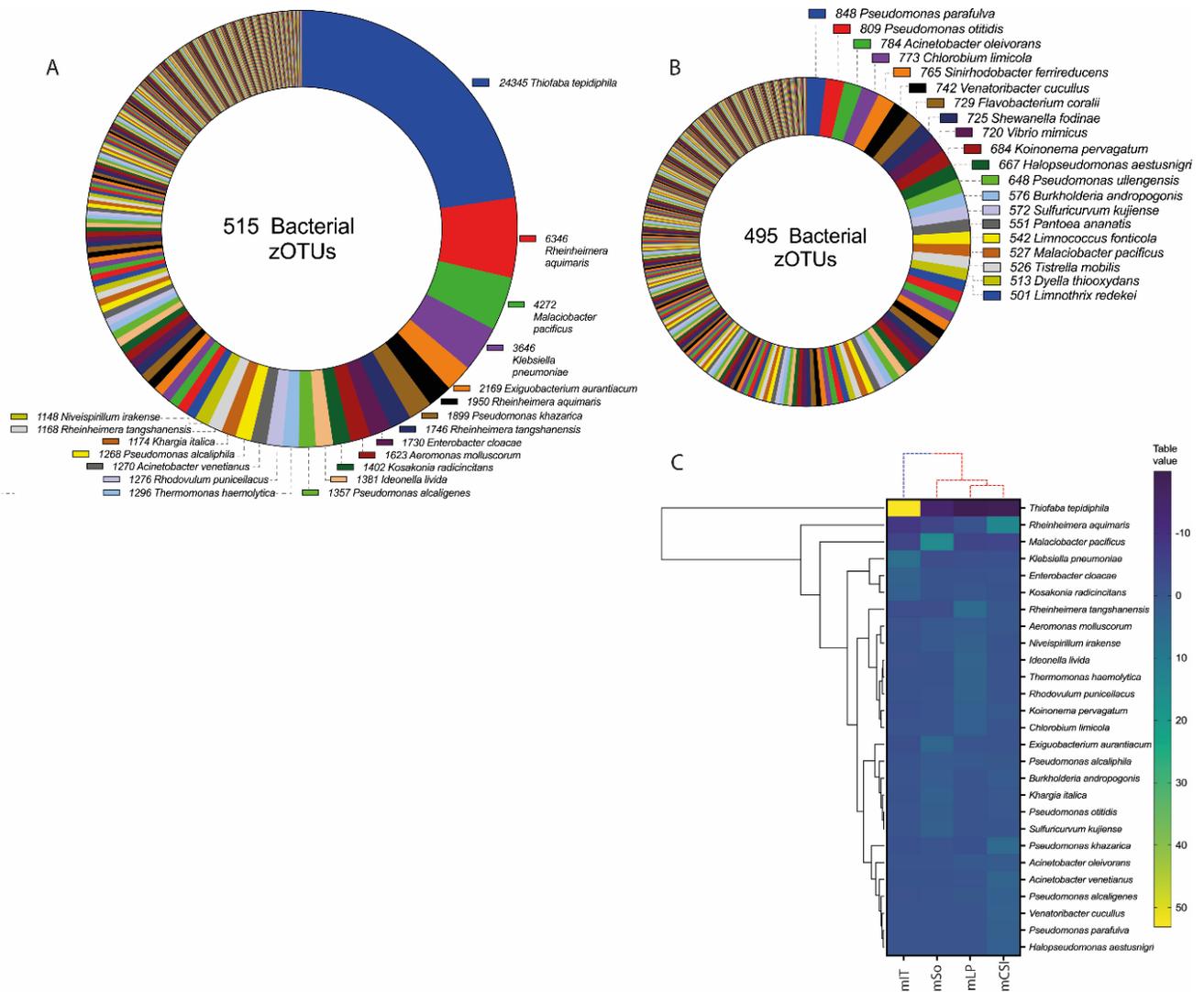


Figura 6. Abundancia relativa y dendrograma de especies identificadas en los sitios de muestreo. (6A) Abundancia relativa de las 20 especies más presentes a lo largo de los cuatro de sitios de estudio. (6B) Abundancia relativa de las 20 especies más presentes a lo largo de los cuatro de sitios de estudio, quitando las primeras 20. (6C) Dendrograma y mapa de calor que nos indica abundancia y cercanía entre especies identificadas en los sitios de estudio.

El análisis general de las rutas metabólicas identificadas (Figura 7), permitió recopilar información en un gráfico de barras apiladas que representa las principales rutas en las comunidades bacterianas encontradas. Las barras indican la proporción

relativa de cada ruta metabólica asociada a los géneros más abundantes en cada sitio, utilizando diferentes colores para distinguirlos.

El metabolismo del azufre es una de las rutas predominantes, especialmente asociada a géneros como *Thiofaba* y *Rheinheimera*, que juegan un papel clave en la oxidación y reducción de compuestos sulfurados, particularmente en sitios con alta concentración de azufre como Isla Turquesa. El ciclo del carbono, que incluye procesos de fijación y asimilación de carbono, está representado por géneros como *Chlorobium* y *Flavobacterium*, predominantes en sitios como La Palma y Soraya.

La distribución de estas rutas metabólicas varía entre géneros y sitios, reflejando una especialización funcional de las comunidades microbianas. Los géneros dominantes, como *Thiofaba*, presentan una alta proporción de rutas específicas, mientras que los géneros menos abundantes muestran una diversidad más equilibrada. Estos resultados evidencian la relevancia de las comunidades microbianas en procesos biogeoquímicos esenciales que contribuyen a la funcionalidad ecológica de los humedales estudiados.

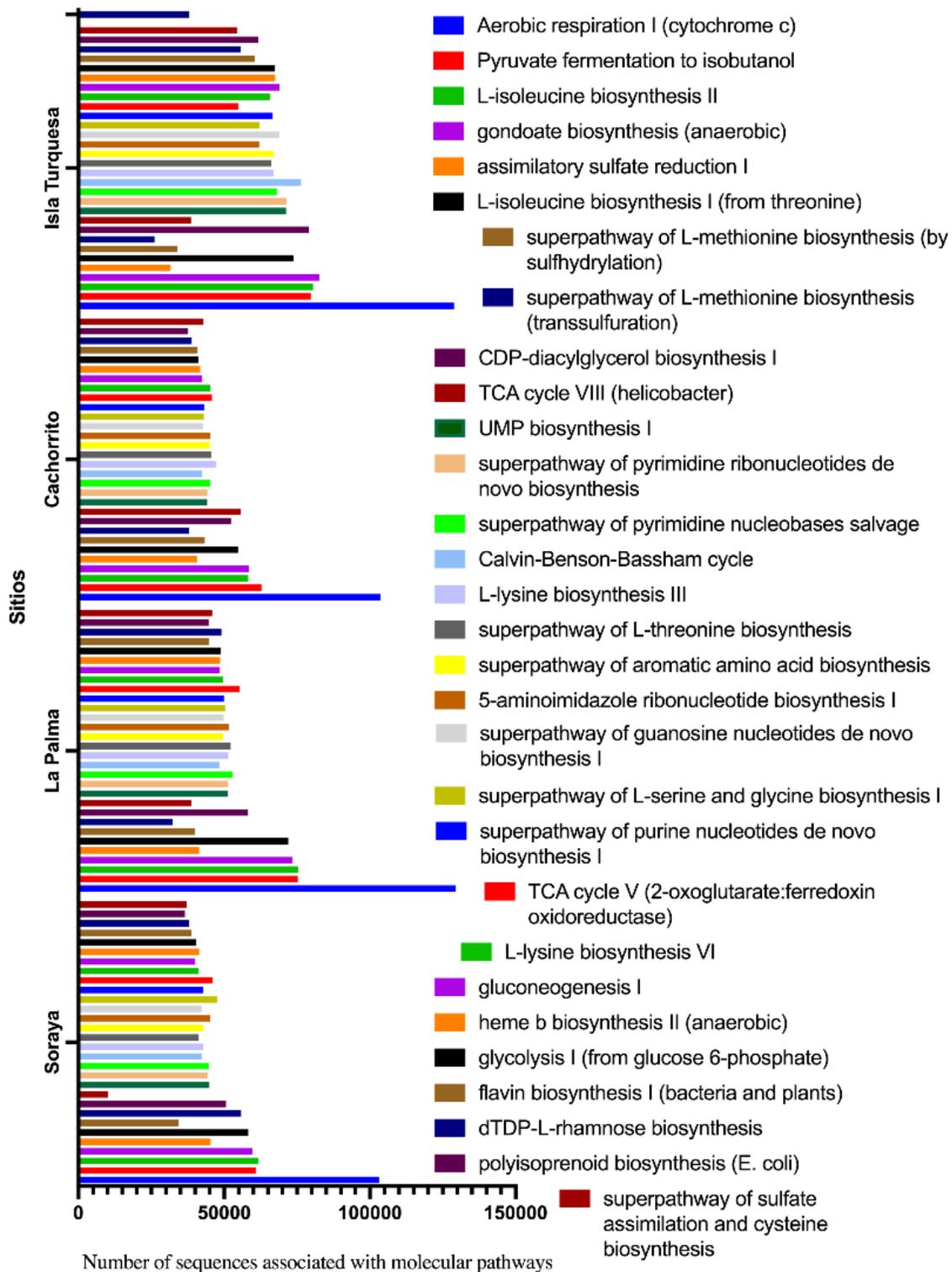


Figura 7. Gráfica de barras que muestra el número de secuencias asociadas con rutas metabólicas clave en los cuatro sitios de muestreo.

## 7. Discusión

### 7.1 Potencial biotecnológico de bacterias más abundantes encontradas por sitio de muestreo

#### 7.1.1 La Palma

El hallazgo del género *Rheinheimera* en los análisis del microbioma es particularmente relevante por su potencial en la biorremediación de ambientes contaminados con metales pesados, especialmente mercurio (Hg). Estudios recientes han demostrado que *Rheinheimera tangshanensis* posee una alta tolerancia al  $\text{Hg}^{2+}$ , siendo capaz de sobrevivir y remover eficientemente este contaminante a través de múltiples mecanismos (Zhao *et al.*, 2023a).

Uno de los mecanismos clave en su eficiencia remediadora es la expresión del operón *mer*, en particular del gen *merA*, que codifica la enzima mercurio reductasa. Esta enzima convierte el mercurio iónico  $\text{Hg}^{2+}$ , altamente tóxico, en su forma elemental  $\text{Hg}^0$ , que es volátil y menos perjudicial para los ecosistemas. La expresión del *merA* fue confirmada incluso bajo diferentes concentraciones del contaminante, lo que sugiere una regulación efectiva de la respuesta bacteriana (Yadav *et al.*, 2023).

El género *Rheinheimera* también ha sido identificado como parte activa de comunidades microbianas resilientes en ambientes sometidos a estrés térmico y contaminación orgánica severa. En un sitio industrial en China, tratado con remediación térmica, uno de los métodos más comunes para eliminar contaminantes orgánicos en sitios contaminados fuera de operación, *Rheinheimera* mostró un aumento en su abundancia relativa en zonas de mayor profundidad y contaminación por hidrocarburos aromáticos policíclicos, lo que sugiere una notable capacidad de adaptación a condiciones ambientales extremas y contaminantes persistentes (Zhao *et al.*, 2023b), además, estudios en ambientes marinos han evidenciado que este género no solo tolera contaminantes orgánicos, sino que

también puede desempeñar un papel funcional en su degradación o estabilización (Karlsson *et al.*, 2019).

En el área de estudio, donde se ha detectado la presencia de compuestos sulfurosos y potencial contaminación por metales pesados, la presencia de *Rheinheimera* podría estar desempeñando un papel ecológico clave en la estabilización del ecosistema microbiano. Su capacidad para remover metales a través de procesos tanto activos (enzimáticos) como pasivos (absorción) la convierte en una candidata prometedora para desarrollar estrategias de biorremediación sostenible en ambientes similares (Zhang *et al.*, 2023; Saberi *et al.*, 2022). Su adaptabilidad a bajos potenciales redox, a pH próximo al neutro, a altas concentraciones de sulfatos y a la presencia de múltiples metales, junto con su implicación en ciclos de compuestos aromáticos persistentes, la convierten en un componente microbiano promisorio para la recuperación de ambientes contaminados.

En consecuencia, futuras investigaciones de bioprospección deberían evaluar cepas locales de *Rheinheimera* (individualmente o en consorcios sinérgicos) para el diseño de estrategias de biorremediación de aguas termales contaminadas. Ensayos experimentales podrían investigar su eficacia en la remoción de metales (especialmente Hg) y la degradación de hidrocarburos aromáticos bajo condiciones similares a las del sitio. En síntesis, la evidencia actual (Zhao *et al.*, 2023a; Zhao *et al.*, 2023b; Yadav *et al.*, 2023) sugiere que *Rheinheimera* es un aliado valioso en el desarrollo de consorcios microbianos innovadores dirigidos a mejorar la calidad ambiental.

De igual manera, futuras investigaciones podrían centrarse en el aislamiento y la caracterización de cepas locales de *Rheinheimera* presentes en el área de estudio, así como de su activación en los medios contaminados donde se puede encontrar, con el objetivo de evaluar su potencial biotecnológico específico y su aplicación en tecnologías de tratamiento de aguas contaminadas con metales como el mercurio, el cadmio o el plomo. Además, su interacción con otras bacterias del ecosistema

termal podría ser clave para el diseño de consorcios microbianos aplicados a la remediación natural o asistida.

El segundo género con más abundancia en el primer sitio de muestreo fue *Rhodovulum*. Este hallazgo adquiere una relevancia particular al considerar el creciente de evidencia científica que respalda su potencial biotecnológico en procesos de biorremediación acuática. Las bacterias de este género son tan diversas, que han sido reconocidas por su capacidad de crecimiento fotoheterotrófico en ambientes salinos y su tolerancia a condiciones extremas de salinidad (Chang *et al.*, 2019), lo cual las convierte en candidatas versátiles para aplicaciones ambientales en sistemas costeros, geotermales o contaminados por actividades humanas.

La alta abundancia del género *Rhodovulum* en el sitio La Palma puede entenderse como una respuesta ecológica adaptativa a las condiciones fisicoquímicas particulares de este manantial (Tabla 2). Los datos ambientales del sitio revelan un entorno caracterizado por elevada conductividad eléctrica, asociada a una fuerte mineralización del agua, con concentraciones notablemente altas de sodio, calcio, magnesio y cloruros. Estas condiciones reflejan un sistema acuático termal pero también salino que coincide con las preferencias ecológicas de *Rhodovulum*, un género halotolerante ampliamente documentado por su capacidad de proliferar en medios marinos y ambientes de alta salinidad gracias a su metabolismo fotoheterotrófico y su secreción de matrices extracelulares con capacidad de floculación y captura iónica (Sasaki *et al.*, 2017).

Adicionalmente, la presencia de metales traza como cadmio, manganeso, zinc y uranio, aunque en niveles relativamente bajos, puede actuar como un estímulo selectivo para bacterias con mecanismos de detoxificación activa. Estudios previos han demostrado que *Rhodovulum* puede remover eficazmente cadmio por biosorción en medios salinos (Watanabe *et al.*, 2003) y volatilizar mercurio mediante enzimas reductasas, reduciendo significativamente su toxicidad en ambientes acuáticos (Mukkata *et al.*, 2015). Además, se ha reportado que las matrices

extracelulares producidas por estas bacterias no solo actúan como estructura de protección, sino también como agentes activos en la retención y agregación de metales como Pb, Cr, Hg, As y Cu (Sasaki *et al.*, 2017), lo cual resulta coherente con la química del sitio y el perfil traza observado.

Esta plasticidad fisiológica y metabólica posiciona a *Rhodovulum* como un género altamente competitivo en ambientes acuáticos contaminados, particularmente en sistemas de salinidad elevada. Su capacidad de tolerar condiciones de alta osmolaridad, de secretar compuestos extracelulares con alta afinidad por cationes metálicos, de activar rutas de detoxificación enzimática y de transformar contaminantes orgánicos complejos lo convierte en un organismo modelo con potencial para ser integrado en consorcios microbianos diseñados para remediación ambiental. La presencia significativa de *Rhodovulum* en el sitio La Palma refuerza la idea de que las comunidades microbianas de humedal estudiado poseen un potencial biotecnológico latente para remediar ambientes acuáticos impactados por la actividad minera o por vertidos antropogénicos, y justifica su estudio más profundo en investigaciones futuras orientadas a la restauración ecológica basada en microbiología aplicada.

El género bacteriano *Ideonella*, es otro de los más abundantes en este sitio y aunque menos estudiado que otros grupos con fines biorremediadores, han demostrado poseer características fisiológicas y genómicas que los posicionan como candidatos potenciales en la biorremediación de contaminantes industriales, particularmente en ambientes acuáticos con presencia de compuestos xenobióticos o condiciones extremas (Michealsamy & Jayapalan, 2025).

Una especie de este género, se ha documentado su capacidad para degradar plásticos de tipo politereftalato de etileno (PET), gracias a la producción de enzimas específicas como PETasa y MHETasa. *Ideonella sakaiensis*, ha sido aislada de sedimentos de fábricas y lodos activados, lo que refleja su adaptación a ambientes contaminados con residuos plásticos derivados del petróleo (Taniguchi *et al.*, 2019). Además, estudios genómicos revelan que *Ideonella* posee un conjunto diverso de

genes únicos relacionados con el metabolismo de compuestos aromáticos y la catálisis de xenobióticos, lo cual fortalece su aplicación en procesos de descontaminación ambiental compleja (Michealsamy & Jayapalan, 2025). La plasticidad fenotípica y genómica observada a través del análisis genómico sugiere que cepas específicas de este género podrían ser seleccionadas o mejoradas para fines específicos de biorremediación.

### 7.1.2 Soraya

En el segundo sitio de muestreo, se encontró una diversidad microbiana muy alta. Entre los grupos microbianos más abundantes, también se encontró que cuentan con potencial biotecnológico emergente. Se encuentran los géneros *Malaciobacter*, *Pseudomonas*, *Exiguobacterium* y *Chlorothrix*, los cuales han sido también detectados en ambientes contaminados y presentan características metabólicas que los posicionan como candidatos valiosos para estrategias de restauración ecológica.

El género *Malaciobacter*, anteriormente incluido dentro de *Arcobacter*, pertenece a la familia Arcobacteraceae y ha sido identificado en ambientes marinos, estuarinos y aguas residuales. *Malaciobacter* prospera en sistemas acuáticos con alta materia orgánica, como aguas residuales (Fairén *et al.*, 2023). Su fisiología sugiere una importante capacidad para influir en la química de los metales a través de procesos de reducción y oxidación, particularmente en lo que respecta al hierro y manganeso (Li *et al.*, 2024).

Presenta un metabolismo mixotrófico versátil, con evidencia genómica de rutas para degradar hidrocarburos (incluyendo compuestos aromáticos recalcitrantes) (Kanehisa & Sato, 2024). Al analizar el genoma completo de *Malaciobacter pacificus*, especie con presencia marcada en este sitio de estudio, se encuentran genes relacionados al ciclo metabólico de sulfuro, como los genes *soxA*, *soxB*, *soxC*, *soxD*, *soxX* y *soxY*, todos asociados con la oxidación de compuestos derivados del sulfuro.

Gracias a esta flexibilidad metabólica y a su tolerancia a condiciones microaeróbicas y salinas, *Malaciobacter* puede coadyuvar en la biorremediación de aguas con contaminantes orgánicos (p. ej., derivados del petróleo) y compuestos sulfurosos, evitando la acumulación de tóxicos y contribuyendo a mitigar olores y corrosión en los sistemas de tratamiento.

En contraste con estos géneros, que aún no han sido probado en muchas aplicaciones directas, *Pseudomonas* ha sido históricamente uno de los géneros bacterianos más investigados y aplicados en contextos de biorremediación. Y es que diversas especies como *P. aeruginosa*, *P. putida* y *P. fluorescens* han demostrado una notable tolerancia a metales pesados, además de producir compuestos de alto valor para la inmovilización o transformación de metales, como sideróforos, polisacáridos extracelulares (EPS) y biosurfactantes (Bedoya Vélez *et al.*, 2021; Syed *et al.*, 2023; Smarte e Isa, 2024).

*Pseudomonas* sobresale por su amplia versatilidad metabólica en remediación. Numerosas especies de este género degradan compuestos orgánicos tóxicos (incluidos hidrocarburos alifáticos y aromáticos), desempeñando un papel protagónico en la limpieza de aguas contaminadas con petróleo (Balíková *et al.*, 2022). A la par, *Pseudomonas* muestra alta tolerancia y mecanismos activos de detoxificación de metales pesados; por ejemplo, ciertas cepas resisten el mercurio y convierten el  $Hg^{2+}$  iónico en  $Hg^0$  elemental volátil, reduciendo su toxicidad (Zhao *et al.*, 2023a).

Otro género con potencial emergente es *Exiguobacterium*, caracterizado por su capacidad de crecer en ambientes extremos, incluyendo aguas hipersalinas, suelos ácidos, zonas periglaciares y ambientes contaminados con metales pesados. Particularmente notable es su capacidad de tolerar e inmovilizar arsénico, así como de reducir cromo hexavalente a su forma menos tóxica y móvil, cromo trivalente. *Exiguobacterium* sp. S17, aislado del altiplano chileno, demostró una extraordinaria resistencia a concentraciones de 150 mM de As(V) y 10 mM de As(III), mediante la formación de matrices de biopelículas ricas en EPS que protegen a las células del

estrés osmótico y metálico (Castro-Severyn *et al.*, 2019). De manera complementaria, *E. sp.* PY14 fue capaz de reducir más del 90 % del Cr(VI) presente en solución bajo condiciones ligeramente alcalinas, evidenciando la expresión de genes específicos como *chrA* y *chrR* involucrados en la resistencia y transformación de cromo (Huang *et al.*, 2023).

### 7.1.3 Isla Turquesa

En el tercer sitio de muestreo, es muy notable el dominio del género bacteriano *Thiofaba*. La especie *Thiofaba tepidiphila*, descrita por Mori y Suzuki (2008), representa en este sitio de muestreo más del 70% de la abundancia total, causando un ambiente ecológico muy particular y que será estudiado en investigaciones futuras por el autor de este mismo trabajo.

*Thiofaba* es un género de bacterias quimiolitótrofas obligadas capaz de oxidar compuestos sulfurados reducidos ( $H_2S$ , azufre elemental, tiosulfato) para obtener energía (Mori & Suzuki, 2008). Esta ruta de oxidación de azufre convierte el tóxico sulfuro de hidrógeno en formas menos nocivas (sulfato o azufre elemental), contribuyendo a eliminar sulfuro y sulfatos de aguas contaminadas (por ejemplo, drenajes ácidos de mina) en biorreactores aeróbicos.

La detección de *Thiofaba* en sedimentos sulfurosos del área de estudio, resalta su posible papel ecológico y aplicabilidad biotecnológica en sistemas termofílicos ricos en azufre. *Thiofaba tepidiphila*, la única especie actualmente descrita del género, es una quimiolitótrofa estricta que obtiene energía exclusivamente de la oxidación de compuestos inorgánicos reducidos de azufre, incluyendo tiosulfato, sulfuro, azufre elemental y tetrionato (Mori & Suzuki, 2008; Dukat *et al.*, 2024).

Originalmente aislada del manantial termal Akayu en Japón (Mori & Suzuki, 2008), *T. tepidiphila* está adaptada a condiciones termofílicas moderadas (óptimo a 45 °C, pH 6.5) y presenta crecimiento aeróbico y no halofílico. Su genoma codifica múltiples sistemas de oxidación de azufre—*sox*, *tsd*, *sqr* y *tth*—que permiten la oxidación completa del azufre a sulfato. Además, el organismo expresa dos tipos de

oxidasas terminales (tipo *cbb<sub>3</sub>* y *bo<sub>3</sub>*), lo que le permite funcionar en un amplio rango de concentraciones de oxígeno en el medio en que se desempeña (Dukat *et al.*, 2024).

Filogenéticamente, *Thiofaba tepidiphila* está distantemente relacionada (<90 % de identidad en 16S rRNA) con otros géneros conocidos (Figura 6C), lo que sugiere que los linajes ambientales recuperados en el área de estudio, pueden representar una diversidad novedosa dentro de este grupo. Más allá de su rol ecológico, el género *Thiofaba* es reconocida cada vez más por su potencial biotecnológico. Con información de Dukat (2024), a sido identificada en yacimientos petroleros y ambientes ricos en azufre, donde probablemente participa en la detoxificación de compuestos de azufre intermedios generados por bacterias reductoras de sulfato.

Otros géneros abundantes en este sitio fueron *Klebsiella*, *Enterobacter* y *Kosakonia* que han emergido en la última década como agentes microbianos de notable relevancia en el ámbito de la biorremediación ambiental, particularmente en la descontaminación de aguas residuales, drenaje ácido de minas y suelos impactados por metales pesados. Como ya se ha mencionado, estas especies poseen un conjunto de características metabólicas, genéticas y ecológicas que las habilitan no solo para tolerar altas concentraciones de metales tóxicos, sino también para transformarlos, inmovilizarlos o eliminarlos mediante mecanismos bioquímicos específicos como la biosorción, la reducción enzimática y la producción de compuestos extracelulares quelantes. Diversos estudios recientes han documentado la eficacia de estas bacterias en ambientes contaminados, y han resaltado su potencial para ser incorporadas en tecnologías de tratamiento biológico con fines ambientales.

En el caso del género *Klebsiella*, varias especies como *K. pneumoniae*, *K. oxytoca* y *K. variicola* han mostrado una capacidad notable para resistir y remover una amplia gama de metales pesados. Jakovljević *et al.* (2022) demostraron que cultivos mixtos de *Klebsiella oxytoca* junto con otras bacterias como *Serratia odorifera* fueron capaces de eliminar hasta el 99 % de Cu<sup>2+</sup>, Pb<sup>2+</sup> y Cd<sup>2+</sup> en aguas residuales

industriales, mediante mecanismos de biosorción asociados a la formación de biopelículas. Incluso *K. oxytoca* de forma individual logró remover aproximadamente el 98 % de Ni<sup>2+</sup>.

La actividad de cepas ambientales de *Klebsiella* también ha sido documentada en suelos contaminados con hidrocarburos, como lo muestran Aransiola *et al.* (2017), quienes estudiaron tres especies; *K. edwardsii*, *K. oxytoca* y *K. pneumoniae*, aisladas de suelos contaminados con diésel. Estas cepas, tanto de forma individual como en consorcio, redujeron eficientemente las concentraciones de Cr(VI), Cd, Cu y Ni en efluentes industriales, logrando disminuciones de hasta 98 % para algunos metales, con una secuencia de afinidad de remoción: Cr > Cd > Cu > Ni. Adicionalmente, *K. pneumoniae* RnASA11, aislada de suelos con altos niveles de arsénico, presentó una tolerancia extrema a concentraciones de hasta 600 mM de As(V) y 30 mM de As(III), logrando reducir aproximadamente 44 % del arseniato y 39 % del arsenito presentes en solución (Kumar *et al.*, 2021). La presencia de genes del operón *ars*, relacionados con la reducción y eflujo de arsénico, es común en estas cepas y constituye un mecanismo clave para su potencial en la remediación de este metaloide.

Por su parte, el género *Enterobacter* ha sido ampliamente caracterizado por su alta tolerancia a metales como Cu<sup>2+</sup>, Pb<sup>2+</sup>, Cd<sup>2+</sup>, Zn<sup>2+</sup> y Ni<sup>2+</sup>. En un estudio reciente, Kelany *et al.* (2024) aislaron cepas de *Enterobacter cloacae*, *E. kobei* y *E. hormaechei* a partir de aguas residuales industriales, las cuales mostraron una capacidad de remoción de metales superior al 99 % en pruebas de laboratorio de 96 horas. Estas bacterias eliminaron prácticamente todo el Zn<sup>2+</sup> y Pb<sup>2+</sup> del sistema, además de mostrar una eficiencia del 93 % en la remoción de Ni<sup>2+</sup>. En otro estudio, *E. cloacae* fue capaz de remover el 98.1 % de Zn<sup>2+</sup> a partir de soluciones con concentraciones iniciales de 4.17 mM, utilizando cultivos en biopelícula (Jakovljević *et al.*, 2022). Estas cepas no solo actúan mediante biosorción pasiva, sino que poseen mecanismos activos de resistencia, incluyendo bombas de eflujo y sistemas enzimáticos que facilitan la transformación redox de los metales.

Finalmente, el género *Kosakonia*, recientemente separado del grupo *Enterobacter*, ha sido asociado tradicionalmente a relaciones benéficas con plantas, pero estudios recientes han comenzado a documentar su potencial para la biorremediación de metales pesados en sistemas agrícolas contaminados. Lee y Cho (2025) aislaron *Kosakonia* sp. W18 a partir de rizósferas de plantas halófitas. Esta cepa presentó altos niveles de tolerancia a metales como Pb, Cu y Cr, con valores de EC<sub>50</sub> de 231 mg/L para Pb, 24.9 mg/L para Cu y 26.7 mg/L para Cr. La cepa produjo abundantes exopolisacáridos (EPS) que demostraron una alta capacidad de emulsificación de compuestos orgánicos (58 % de remoción de cloroformo) y una impresionante capacidad de adsorción de plomo de 499 mg Pb/g de EPS. En ensayos de invernadero utilizando suelo contaminado con 500 mg Pb/kg y 100 mg Cr/kg, la inoculación con *Kosakonia* W18 mejoró significativamente el crecimiento de *Brassica rapa* (pak choi) y redujo la biodisponibilidad de los metales en el suelo hasta en un 76 % para Pb y 72 % para Cr, lo que demuestra su utilidad en estrategias de fitorremediación asistida microbianamente.

#### **7.1.4 Cachorrito San Ignacio**

En el cuarto sitio de muestreo, se encontraron géneros bacterianos muy similares a otros ya descritos, principalmente a los encontrados y descritos en el sitio La Palma. El género *Acinetobacter* ha sido ampliamente reconocido por su elevada tolerancia a metales pesados y su capacidad de biosorción. Investigadores reportaron la cepa *Acinetobacter* sp. FQ-44, aislada de suelos contaminados con múltiples metales, que mostró una notable tolerancia a concentraciones de hasta 1000 mg/L de Cu y 800 mg/L de Zn. Esta cepa fue capaz de movilizar formas solubles de Cu, Zn, Pb y Fe, adsorbiendo hasta 7.53 mg de Cu y 6.61 mg de Zn por gramo de biomasa seca (Fang *et al.*, 2016).

En años recientes, científicos secuenciaron el genoma de *Acinetobacter johnsonii* RB2-047, aislada de una mina de oro altamente contaminada, que presentó valores de concentración mínima inhibitoria (MIC) de 500 mg/L para Cu y Ni, 1500 mg/L para Pb, y 250 mg/L para Zn. El análisis genómico reveló la presencia de bombas

de eflujo cromosómicas, mecanismos esenciales en la resistencia metálica de esta cepa (Kisková *et al.*, 2024).

Por su parte, *Aeromonas* ha demostrado una notable capacidad para remover metales pesados mediante mecanismos de acumulación intracelular y producción de biosurfactantes. Se aislaron *Aeromonas sobria* de suelos contaminados, la cual toleraba hasta 5 mM de Zn, 6 mM de Cu y 8 mM de Ni. Esta cepa fue capaz de remover el 54.9 % de Cu, el 62.3 % de Ni y el 36.4 % de Zn en experimentos de 72 horas. Observaciones mediante microscopía electrónica revelaron la acumulación intracelular de los metales, reforzando su posible aplicación en procesos de bioconcentración y recuperación de metales valiosos desde matrices contaminadas (Qurbani *et al.*, 2022).

Además, se documentó que *Aeromonas hydrophila* S62A, aislada de aguas fluviales contaminadas, produce un biosurfactante del tipo glicofosfolipídico que, al ser aplicado al doble de su concentración micelar crítica, logró remover hasta el 98.9 % de  $Pb^{2+}$ , así como porcentajes elevados de Cu, Zn, Cd y Cr desde soluciones acuosas. Este hallazgo sugiere que el biosurfactante de *Aeromonas* puede actuar como agente quelante y facilitar la remoción de metales en efluentes industriales (Uba & Anidu, 2023).

En ambientes extremadamente ácidos, como los asociados al drenaje ácido de minas (DAM), se ha documentado la presencia funcional de *Aeromonas*. Palma y Costa (2024) enriquecieron consorcios bacterianos a partir de un sitio minero con residuos de Pb y Zn, identificando dentro de ellos a especies del género *Aeromonas* como miembros clave en la degradación del contaminante hormonal 17 $\alpha$ -etinilestradiol (EE2). Los autores describen a estas bacterias como multifuncionales, capaces de actuar simultáneamente en la transformación de contaminantes orgánicos y la resistencia a condiciones de acidez y carga metálica elevadas, lo que amplía su aplicabilidad en contextos de contaminación compleja.

## 7.2 Sistemas en remediación de agua y propuesta de aplicación de bacterias con potencial biotecnológico

En años recientes, el estudio y desarrollo de tecnologías emergentes para la remediación de cuerpos de agua contaminados por metales pesados, drenaje ácido de mina (DAM), compuestos sulfurosos y otros residuos industriales ha evolucionado hacia enfoques más sostenibles y microbiológicamente asistidos, incluso la aplicación de bacterias especializadas, ya sea en sistemas aerobios o anaerobios, ha demostrado una capacidad notable para transformar estos ambientes hostiles en sistemas parcialmente restaurados mediante mecanismos como biosorción, precipitación biogénica, co-precipitación, y metabolismo de reducción u oxidación, procesos que, si bien ya conocidos, han sido optimizados en los últimos años mediante la incorporación de tecnologías híbridas como biorreactores modulares, sistemas de humedales diseñados, biopelículas especializadas y matrices microbianas adaptadas a condiciones extremas (Ayangbenro y Babalola, 2018; Marques y Rodrigues, 2025).

Para llevar a cabo las prácticas de restauración ecológica usando bacterias con potencial para la biorremediación, existen diversas metodologías que se han implementado a lo largo del mundo. Una de ellas es el biorreactor anaerobio de lecho fijo ascendente (UASB), que hace uso de bacterias sulforreductoras (SRB) y sustratos orgánicos (p.ej. etanol, lactato, residuos lignocelulósicos) (Lu *et al.* 2016). Esta investigación de Lu *et al.* (2016), se llevó a cabo en sitios contaminados por drenaje ácido de mina (agua con  $\text{SO}_4^{2-}$  y metales como Fe, Cu, Zn, Ni, Cd).

Un biorreactor anaerobio, puede constituirse con bacterias que se aislaron previamente, todas estas identificadas por su potencial para metabolizar contaminantes, como por ejemplo algunas pertenecientes a los géneros *Desulfovibrio*, *Desulfotomaculum*, *Desulfobacter* y otros SRB como lo reporta de Mafane *et al.* (2025) en su muy reciente trabajo. Los resultados obtenidos fueron altas remociones de sulfato y de metales, pues se reportan hasta 93.9% de eliminación de  $\text{SO}_4^{2-}$  en DAM tratado, con recuperación del 95% de Ni y 63% de Cu

en efluentes. En otro estudio lograron >99% de remoción de Fe, Zn, Cd y ~94% de Cu en humedales subsuperficiales anóxicos diseñados como biorreactores SRB, aumentando el pH de ~2 a ~6.5–7.7 (Wang *et al.*, 2024). Un prototipo en Tanzania usando melaza como carbono alcanzó ≥99% de remoción de Cu, Fe, Mn, Zn en DAM simulado en laboratorio (Buddy *et al.*, 2025).

Entre estos avances relevantes, se encuentra el uso de bacterias termófilas y acidófilas para la recuperación y neutralización de aguas ácidas cargadas con metales pesados, y un ejemplo paradigmático es *Sulfobacillus thermosulfidooxidans*, aislado de manantiales termales ácidos, capaz de biosorber iones de metales como cobre, plomo y cadmio incluso a temperaturas elevadas y pH bajo, condiciones típicas del DAM (Huang *et al.*, 2020). Este tipo de bacterias posee ventajas sobre otras cepas mesófilas, ya que toleran ambientes extremos como los observados en muchos pasivos mineros y vertientes termales teniendo en cuenta los mecanismos principales incluyen la producción de exopolisacáridos y proteínas de membrana que atrapan metales, así como la oxidación de compuestos sulfurados, promoviendo la formación de precipitados metálicos insolubles (Anabtawi *et al.*, 2025).

Siguiendo con estudios relevantes y recientes, Dong y colaboradores (2024) han demostrado el potencial de los sistemas biorreactores secuenciales para la remoción de metales pesados en ambientes extremos. En su trabajo más reciente (Dong *et al.*, 2024), desarrollaron un biorreactor híbrido dividido en zonas anaerobias y microaerófilas que integró bacterias sulfatorreductoras y oxidadoras de azufre, logrando una remoción de más del 95% de Zn, Cu y Cd en un efluente ácido. Este diseño modular, con lechos empacados y control de parámetros redox, replicó condiciones geoquímicas similares a las de drenajes ácidos de mina. Previamente, en 2023, Dong *et al.* habían propuesto un biorreactor vertical con flujo ascendente, operado a 45 °C, que permitió la inmovilización simultánea de metales y la reducción eficiente de sulfatos, mediante la bioaugmentación con bacterias termoacidófilas autóctonas. Ambos estudios coinciden en la eficacia de sistemas secuenciales con compartimentos funcionales diferenciados, los cuales permiten

sinergias metabólicas entre distintos grupos microbianos. Estas aproximaciones sirven como referencia directa para el diseño aquí propuesto, que busca adaptar este modelo al contexto de aguas termales contaminadas con metales pesados, drenajes ácidos de minas, entre otros compuestos que se analizarán en futuros trabajos utilizando cepas bacterianas autóctonas previamente aisladas en condiciones análogas.

En el contexto de esta investigación, la caracterización microbiana realizada en el área de estudio, reveló la presencia de géneros con potencial biorremediador similar, tales como *Thiofaba*, *Rheinheimera*, *Desulfovibrio*, *Thermodesulfobacterium* y cepas afines a *Sulfobacillus*, todos ellos conocidos por su capacidad de tolerar altas temperaturas, pH variable y por su actividad en ciclos geoquímicos claves como el del azufre y metales pesados (Uluçay *et al.*, 2021; Chen *et al.*, 2025; Mafane *et al.*, 2025), con base en estos hallazgos, se propone el desarrollo e implementación de un sistema de biorreactor modular, adaptable y de bajo costo, basado en cultivos mixtos de bacterias autóctonas aisladas de los pozos termales previamente caracterizados.

Este sistema consistiría en un biorreactor de flujo ascendente con lecho empacado (Figura 8), dividido en dos cámaras principales: una anaerobia y una microaerófila, en la cámara anaerobia se cultivarán bacterias sulfatorreductoras como *Desulfovibrio* y *Thermodesulfobacterium*, que utilizarán lactato y materia orgánica residual como donadores de electrones para reducir sulfatos a sulfuros, lo cual favorece la precipitación de metales pesados como sulfuros metálicos para remover eficientemente metales como Zn, Cu, Pb y Ni. La segunda cámara, microaerófila, favorecería el crecimiento de bacterias termófilas parcialmente acidófilas como *Sulfobacillus thermosulfidooxidans* que menciona Huang *et al.*, (2020), las cuales contribuirían a oxidar compuestos ferrosos y complejar metales residuales mediante biosorción facilitan un tratamiento más integral del efluente, mejorando el pH y disminuyendo la concentración de metales disueltos.

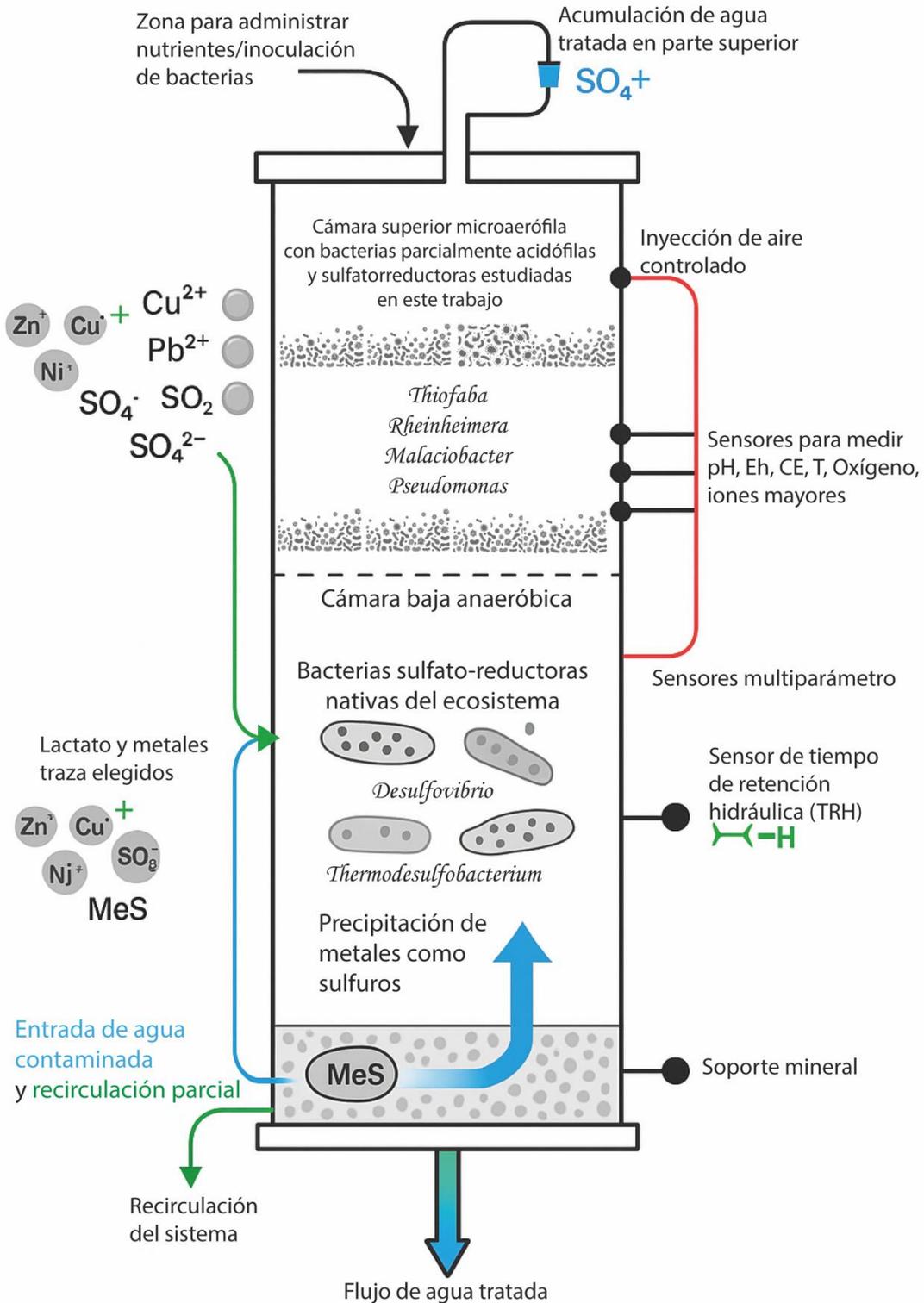


Figura 8. Diseño de un biorreactor de flujo ascendente con lecho empacado para remoción de metales pesados y sulfatos usando bacterias de los manantiales termales analizados.

Para aumentar la eficiencia del sistema, se integraría un soporte mineral de origen local, como arena silíceo, con el fin de favorecer la formación de biopelículas estables y robustas, asimismo, se incorporaría un sistema de recirculación parcial que permita mantener condiciones óptimas de operación, particularmente en términos del tiempo de retención hidráulica (TRH), de acuerdo con estudios realizados en reactores de lecho fijo operados con bacterias sulfatorreductoras, se ha demostrado que un TRH de aproximadamente 12 horas puede ser suficiente para alcanzar remociones de cobre superiores al 99 % y una reducción de sulfatos entre el 70 y el 92 %, además de promover la neutralización del pH del agua tratada (Loreto *et al.*, 2019).

En suma, el uso de bacterias termoacidófilas y sulfatorreductoras autóctonas de los pozos termales estudiados, integradas en un diseño modular de biorreactor con etapas diferenciadas y soporte físico adaptado, representa una propuesta tecnológica viable, ecológica y alineada con los principios de restauración ambiental sostenible para contribuir a resolver la problemática de contaminación por metales pesados y acidez en cuerpos de agua, sino que también pone en valor la biodiversidad microbiana endógena como recurso estratégico para la innovación biotecnológica (Kazy *et al.*, 2013).

El diseño e implementación de una tecnología de biorremediación para el tratamiento de aguas contaminadas por metales pesados, drenajes ácidos de mina e hidrocarburos puede aprovecharse eficazmente de las comunidades bacterianas autóctonas identificadas en los pozos termales estudiados. Considerando la alta prevalencia de bacterias del filo Pseudomonadota, particularmente de la clase Gammaproteobacteria y géneros como *Thiofaba*, *Rheinheimera*, *Pseudomonas* y *Malaciobacter*, es posible desarrollar un sistema biotecnológico integral que utilice la capacidad metabólica específica de estas bacterias para la transformación, inmovilización o degradación de contaminantes.

Derivado de lo anterior, la propuesta consiste en la creación de un biorreactor modular y escalable, diseñado para mantener condiciones fisicoquímicas controladas que favorezcan el crecimiento y la actividad metabólica óptima de las bacterias seleccionadas, en función de los análisis previos, se ajustarían parámetros clave como el pH, potencial redox (Eh), temperatura y conductividad eléctrica, replicando las condiciones ambientales del sitio original donde se encontraron estas comunidades lo que garantizaría la estabilidad y eficacia biológica del sistema.

El biorreactor utilizaría biofilm y biopelículas formadas por las bacterias dominantes, en particular *Thiofaba tepidiphila*, reconocida por su capacidad para oxidar compuestos sulfurados, contribuyendo al ciclo del azufre y a la neutralización de drenajes ácidos con alto contenido de metales. Bacterias de los géneros *Rheinheimera* y *Malaciobacter*, con potencial probado en la degradación de hidrocarburos y tolerancia a metales pesados, serían empleadas para metabolizar contaminantes orgánicos y reducir la toxicidad metalúrgica, las *Pseudomonas*, por su parte, es un género ampliamente estudiado en biorremediación por su versatilidad en la descomposición de compuestos tóxicos y la biosorción de metales.

El sistema incorporaría un proceso de bioaugmentación selectiva, donde estas bacterias serían aisladas, cultivadas y enriquecidas a gran escala para inocular el biorreactor, además, se sugiere complementar con la implementación de una etapa de biorremediación *in situ*, donde los efluentes contaminados pasarían a través de lechos biológicos dentro del reactor que permitan el contacto directo con las comunidades microbianas, promoviendo la degradación y precipitación de metales pesados y compuestos orgánicos tóxicos.

Para asegurar la viabilidad y sustentabilidad del proceso, se contempla un monitoreo continuo mediante sensores multiparamétricos que permitan registrar en tiempo real variables críticas como pH, oxígeno disuelto, temperatura, conductividad y concentración de contaminantes específicos facilitando el monitoreo del proceso

y la toma de decisiones operativas inmediatas, permitiendo ajustes dinámicos en las condiciones del biorreactor, como la velocidad de flujo, la dosificación de nutrientes o la aireación controlada, lo que a su vez garantiza un entorno favorable para la actividad microbiana, además, el diseño del sistema incluiría la posibilidad de regeneración periódica del lecho biológico y la recirculación parcial o total del agua tratada, con el fin de maximizar la eficiencia del tratamiento, extender la vida útil del sistema y reducir significativamente la generación de residuos líquidos o sólidos, favoreciendo un proceso más limpio, autónomo y con menor impacto ambiental.

Con ello, esta propuesta no solo aprovecha la biodiversidad y funciones metabólicas específicas de las bacterias autóctonas de los pozos termales, sino que también incorpora principios de economía circular y biotecnología verde, buscando minimizar el impacto ambiental y maximizar la recuperación de aguas contaminadas. Así, se ofrece una solución técnica realizable, sustentada en la ecología microbiana local, que puede adaptarse a distintos tipos de contaminación minera e industrial y que podría ser escalada para uso comunitario o industrial, con un impacto positivo en la salud ambiental y humana.

## **8. Conclusiones**

El presente trabajo proporciona un análisis integral de la microbiota presente en un manantial de entalpía media en el noreste de México, destacando su diversidad taxonómica, su especialización funcional y su potencial biotecnológico para la remediación de aguas contaminadas.

A través de la aplicación de herramientas de ecología microbiana, se identificaron géneros bacterianos clave como *Thiofaba*, *Rheinheimera*, *Pseudomonas*, *Malaciobacter* y *Klebsiella*, cuyas capacidades metabólicas están estrechamente relacionadas con procesos de oxidación de compuestos sulfurosos, reducción de metales pesados y transformación de contaminantes orgánicos.

La alta abundancia de géneros funcionales con evidencia previa de aplicaciones en biorremediación, así como la identificación de especies dominantes, posiciona a este tipo de manantiales termales locales como un reservorio estratégico para la bioprospección de microorganismos aplicables en tecnologías de restauración.

Los hallazgos obtenidos permitieron diseñar una propuesta tecnológica innovadora y teóricamente viable: un biorreactor modular de flujo ascendente con lecho empacado, dividido en cámaras anaerobia y microaerófila, que aprovecha las capacidades metabólicas de bacterias autóctonas sulfatorreductoras y termoacidófilas. Este diseño, fundamentado en literatura científica reciente y adaptado a las condiciones locales, busca ofrecer una alternativa sustentable para el tratamiento de efluentes contaminados por drenaje ácido de mina (DAM) y otros residuos industriales, alineándose con principios de restauración ecológica y economía circular.

Géneros previamente asociados a procesos clave en los sistemas mencionados, como *Desulfovibrio* y *Rheinheimera*, a partir de los perfiles microbianos observados, se identifican con potencial para su futura evaluación en sistemas de biorremediación como biorreactores anaerobios. Aunque el diseño y prueba de estos dispositivos no fue parte del presente trabajo, constituye una línea de investigación prioritaria para validar la funcionalidad de las cepas identificadas en condiciones controladas.

En conjunto, los resultados de esta investigación reafirman la idea central de ésta: los ecosistemas geotermales estudiados, de entalpía media, albergan una diversidad microbiana con aplicaciones directas en el desarrollo de soluciones sostenibles para el tratamiento de efluentes contaminados por metales pesados y compuestos sulfurosos. Este trabajo no solo llena un vacío de conocimiento sobre microbiotas extremófilas en México, sino que también sienta las bases para la implementación de enfoques biotecnológicos en la restauración de sistemas acuáticos degradados.

## 9. Referencias bibliográficas

- Abed, R. M. M., Al-Kharusi, S., Prigent, S., & Headley, T. (2017). Diversity, composition and potential functions of bacterial communities in constructed wetlands used for polishing oilfield wastewater. *Environmental Science and Pollution Research*, 24(17), 14473–14487. <https://doi.org/10.1007/s11356-017-9043-5>
- Abicht, H. K., Mancini, S., Karnachuk, O. V., & Solioz, M. (2011). Genome sequence of *Desulfosporosinus* sp. OT, an acidophilic sulfate-reducing bacterium from copper mining waste in Norilsk, northern Siberia. *Journal of Bacteriology*, 193(21), 6104–6105. <https://doi.org/10.1128/JB.06018-11>
- Adedeji, J. A., Tetteh, E. K., Opoku Amankwa, M., Asante-Sackey, D., Ofori-Frimpong, S., Armah, E. K., & Chetty, M. (2022). Microbial bioremediation and biodegradation of petroleum products—A mini review. *Applied Sciences*, 12(23), 12212.
- Anabtawi, H. M., Ikhlaiq, A., Kumar, S., Rafique, S., & Aly Hassan, A. (2025). Addressing Challenges for Eco-Friendly and Sustainable Wastewater Treatment Solutions Using Extremophile Microorganisms. *Sustainability*, 17(6), 2339.
- Anekwe, I. M. S., & Isa, Y. M. (2024). Sustainable remediation of acid mine drainage (AMD)-and crude oil-contaminated sites through wastewater-enhanced *Pseudomonas aeruginosa* ATCC 15442 treatment. *Biotechnology for the Environment*, 1(1), 12.
- Arreola, A. C., Vázquez-Duhalt, R., & González, J. A. (2016). Aplicaciones de extremófilos en biotecnología: avances y perspectivas. *Revista Latinoamericana de Biotecnología Ambiental y Algal*, 7(2), 85–100.
- Ayangbenro, A., Babalola, O., y Olanrewaju, O. (2018). Sulfate-reducing bacteria as an effective tool for sustainable acid mine bioremediation. *Frontiers in Microbiology*, 9. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01986>

- Baker, B. J., & Banfield, J. F. (2003). Microbial communities in acid mine drainage. *FEMS Microbiology Ecology*, 44(2), 139–152. [https://doi.org/10.1016/S0168-6496\(03\)00028-X](https://doi.org/10.1016/S0168-6496(03)00028-X)
- Balíková, K., Vojtková, H., Duborská, E., Kim, H., Matúš, P., & Urík, M. (2022). Role of exopolysaccharides of *Pseudomonas* in heavy metal removal and other remediation strategies. *Polymers*, 14(20), 4253.
- Barbosa, C., Tamayo-Leiva, J., Alcorta, J., Salgado, O., Daniele, L., Morata, D., & Díez, B. (2023). Effects of hydrogeochemistry on the microbial ecology of terrestrial hot springs. *Microbiology Spectrum*, 11(5), e00249-23.
- Brito, E. M. S., Guyoneaud, R., Caretta, C. A., Joseph, M., Goñi-Urriza, M., Ollivier, B., & Hirschler-Réa, A. (2023). Bacterial diversity of an acid mine drainage beside the Xichú River (Mexico) accessed by culture-dependent and culture-independent approaches. *Extremophiles*, 27(1), 5.
- Buddy, Z. M., Njau, O. E., Rugaika, A. M., & Njau, K. N. (2025). Assessing the Performance of Constructed Wetland for Acid Mine Drainage Treatment Using Sugarcane Molasses as a Carbon Source. *Journal of Geoscience and Environment Protection*, 13(4), 295–309.  
<https://doi.org/10.4236/gep.2025.134016>
- Castelán-Sánchez, H. G., Meza-Rodríguez, P. M., Carrillo, E., Ríos-Vázquez, D. I., Liñan-Torres, A., Batista-García, R. A., & Dávila-Ramos, S. (2020). The microbial composition in circumneutral thermal springs from Chignahuapan, Puebla, Mexico reveals the presence of particular sulfur-oxidizing bacterial and viral communities. *Microorganisms*, 8(11), 1677.
- Castro-Severyn, J., et al. (2019). Extreme resistance to arsenic in *Exiguobacterium* spp. from the Chilean Altiplano. *Environmental Microbiology Reports*, 11(3), 350–360.
- Chacon-Baca, E., Alba-Aldave, L., Angeles, S., & Cantú-Ayala, C. (2015). Tapetes microbianos recientes en el manantial hidrotermal de Baño San Ignacio, Linares, Nuevo León. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 67(3), 387-400.

- Chang, B. V., Liao, C. S., Chang, Y. T., Chao, W. L., Yeh, S. L., Kuo, D. L., & Yang, C. W. (2019). Investigation of a farm-scale multitrophic recirculating aquaculture system with the addition of *Rhodovulum sulfidophilum* for milkfish (*Chanos chanos*) coastal aquaculture. *Sustainability*, 11(7), 1880.
- Chavarría, K. A., Saltonstall, K., Vinda, J., Batista, J., Lindmark, M., Stallard, R. F., & Hall, J. S. (2021). Land use influences stream bacterial communities in lowland tropical watersheds. *Scientific Reports*, 11(1), 21752.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-01193-7>
- Chen, L.-X., Huang, L.-N., Méndez-García, C., Kuang, J.-L., Hua, Z.-S., Liu, J., & Shu, W.-S. (2016). Microbial communities, processes and functions in acid mine drainage ecosystems. *Current Opinion in Biotechnology*, 38, 150–158.  
<https://doi.org/10.1016/j.copbio.2016.01.013>
- Chen, J. S., Hussain, B., Tsai, H. C., Nagarajan, V., Koner, S., & Hsu, B. M. (2023). Analysis and interpretation of hot springs water, biofilms, and sediment bacterial community profiling and their metabolic potential in the area of Taiwan geothermal ecosystem. *Science of the Total Environment*, 856, 159115.
- Chen, Q., Min, Q., Wu, H., Zhang, L., & Si, Y. (2025). Biomineralization of  $Cd^{2+}$  and  $Pb^{2+}$  by sulfate-reducing bacteria *Desulfovibrio desulfuricans* and *Desulfobulbus propionicus*. *Frontiers in Environmental Science*, 13, 1591564.  
<https://doi.org/10.3389/fenvs.2025.1591564>
- CONANP (2000). Programa de Manejo del Área Natural Protegida Baños de San Ignacio. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, SEMARNAT, México.
- Corrales-Pérez, D., & Romero, F. M. (2013). Evaluación de la peligrosidad de jales de zonas mineras de Nicaragua y México y alternativas de solución. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 65(3), 427-446. *Ambiental*, 29(3), 207–218.
- Covarrubias, S. A., & Peña-Cabriales, J. J. (2017). Contaminación ambiental por metales pesados en México: Problemática y estrategias de fitorremediación. *Revista internacional de contaminación ambiental*, 33, 7-21.
- Cruz-Luna, D., Pina Canseco, S., Hernández Morales, J. L., Aquino Bolaños, T., & García-Sánchez, E. (2025). First report of *Halomicrobium mukohataei* in Mexico and its biological

- activity. *Neotropical Biology and Conservation*, 20(2), 79–92.  
<https://doi.org/10.3897/neotropical.20.e144508>
- Cruz-Luna, D., Pina Canseco, S., Hernández Morales, J. L., Aquino Bolaños, T., & García-Sánchez, E. (2025). First report of *Halomicrobium mukohataei* in Mexico and its biological activity. *Neotropical Biology and Conservation*, 20(2), 79–92.  
<https://doi.org/10.3897/neotropical.20.e144508>
- Dong, Y., Gao, Z., Di, J., Wang, D., Yang, Z., Guo, X., & Zhu, X. (2024). Study on the effectiveness of sulfate-reducing bacteria to remove Pb(II) and Zn(II) in tailings and acid mine drainage. *Frontiers in Microbiology*, 15, 1352430.
- Dong, Y.; Gao, Z.; Di, J.; Wang, D.; Yang, Z.; Wang, Y.; Xie, Z. (2023) Study on the effectiveness of sulphate-reducing bacteria to remove heavy metals (Fe, Mn, Cu, Cr) in acid mine drainage. *Sustainability* 2023, 15, 5486.
- Dowd, S. E., Callaway, T. R., Wolcott, R. D., Sun, Y., McKeehan, T., Hagevoort, R. G., & Edrington, T. S. (2008a). Evaluation of the bacterial diversity in the feces of cattle using 16S rDNA bacterial tag–encoded FLX amplicon pyrosequencing (bTEFAP). *BMC Microbiology*, 8(1), 125. <https://doi.org/10.1186/1471-2180-8-125>
- Dowd, S. E., Sun, Y., Secor, P. R., Rhoads, D. D., Wolcott, B. M., James, G. A., & Wolcott, R. D. (2008b). Survey of bacterial diversity in chronic wounds using pyrosequencing, DGGE, and full ribosome shotgun sequencing. *BMC Microbiology*, 8, 43. <https://doi.org/10.1186/1471-2180-8-43>
- Edgar, R. C. (2004). MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32(5), 1792–1797.  
<https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>
- Erfurt, P. (2021). The Geochemistry of Hot Springs. In *The Geoheritage of Hot Springs* (pp. 51-90). Cham: Springer International Publishing.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-030-60463-9\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-030-60463-9_3)
- Fang, W., Yan, D., Wang, X., & Zhang, Y. (2016). Bioremediation of Cu/Zn-contaminated soil by bacteria-assisted phytoremediation using *Acinetobacter* sp. FQ-44 and *Brassica napus*. *Environmental Science and Pollution Research*, 23(14), 13823–13834.

- Fairén, A. G., Rodríguez, N., Sánchez-García, L., Rojas, P., Uceda, E. R., Carrizo, D., Amils & Sanz, J. L. (2023). Ecological successions throughout the desiccation of Tirez lagoon (Spain) as an astrobiological time-analog for wet-to-dry transitions on Mars. *Scientific Reports*, 13(1), 1423.
- García-Hernández, J., Glenn, E. P., & Artiola, J. F. (2007). Bioacumulación de metales pesados en cultivos de interés agrícola en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. *Biodiversidad en México*, 1(1), 47–61. <https://digitalcommons.unl.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1012&context=biodiversidad>
- González-Dávila, M., Covarrubias, S. A., & Peña Cabriales, J. J. (2012). Contaminación ambiental por metales pesados en México: problemática y estrategias de fitorremediación. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 33(Especial Biotecnología e Ingeniería Ambiental), 7–21. <https://doi.org/10.20937/RICA.2017.33.esp01.01>
- Gómez-Bernal, J. M., Ruiz-Huerta, E. A., Armienta-Hernández, M. A., & Luna-Pabello, V. M. (2017). Evaluation of the removal of heavy metals in a natural wetland impacted by mining activities in Mexico. *Environmental earth sciences*, 76, 1-12.
- Guía de Restauración de Humedales. (2025). Guía metodológica para el desarrollo de iniciativas de restauración de humedales. Proyecto GEF Humedales Costeros – Ministerio del Medio Ambiente de Chile. <https://gefhumedales.mma.gob.cl/wp-content/uploads/2025/01/Guia-de-restauracion-de-humedales.pdf>
- Guavara-Luna, J., Serrano-Ángel, L. I., Rodríguez-Barrera, M. Á., Hernández-Flores, G., Toribio-Jiménez, J., Toledo-Hernández, E., & Romero-Ramírez, Y. (2022). Isolated bacteria from hot springs able to use hydrocarbons as carbon source. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 38, 68-77.
- Gutierrez-Ruiz, M., Muro-Puente, A., Ceniceros-Gómez, A. E., Amaro-Ramírez, D., Pérez-Manzanera, L., Martínez-Jardines, L. G., & Romero, F. (2022). Acid spill impact on Sonora River basin. Part I. sediments: Affected area, pollutant

- geochemistry and health aspects. *Journal of Environmental Management*, 314, 115032.
- He, Q., Wang, S., Feng, K., Michaletz, S. T., Hou, W., Zhang, W., & Deng, Y. (2023). High speciation rate of niche specialists in hot springs. *The ISME Journal*, 17(8), 1303-1314.
- Huang, K., Chen, C., Shen, Q., Rosen, B. P., & Zhao, F. J. (2015). Genetically engineering *Bacillus subtilis* with a heat-resistant arsenite methyltransferase for bioremediation of arsenic-contaminated organic waste. *Applied and environmental microbiology*, 81(19), 6718-6724.
- Huang, Y., Li, M., Yang, Y., Zeng, Q., Loganathan, P., Hu, L., Zhong, H. y He, Z. (2020). *Sulfobacillus thermosulfidooxidans*: an acidophile isolated from acid hot spring for the biosorption of heavy metal ions. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 17, pp. 2655–2666. <https://doi.org/10.1007/s13762-020-02669-1>
- Huang, Y., Tang, J., Zhang, B., Long, Z. E., Ni, H., Fu, X., & Zou, L. (2023). Influencing factors and mechanism of Cr (VI) reduction by facultative anaerobic *Exiguobacterium* sp. PY14. *Frontiers in Microbiology*, 14, 1242410.
- Huang, Y., Li, M., Yang, Y., Zeng, Q., Loganathan, P., Hu, L., & He, Z. (2020). *Sulfobacillus thermosulfidooxidans*: an acidophile isolated from acid hot spring for the biosorption of heavy metal ions. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 17, 2655-2666.
- Inskeep WP, Rusch DB, Jay ZJ, Herrgard MJ, Kozubal MA, Richardson TH, et al. (2010) Metagenomes from High-Temperature Chemotrophic Systems Reveal Geochemical Controls on Microbial Community Structure and Function. *PLoS ONE* 5(3): e9773.
- Jakovljević, I. V., Kolarević, S., Marković, M., & Kračun-Kolarević, M. (2022). Heavy metal removal from wastewater using bacterial biofilms. *Frontiers in Microbiology*, 13, 271–279. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.859125>
- Jardine, J. (2022) Potential bioremediation of heavy metal ions, polycyclic aromatic hydrocarbons and biofilms with South African hot spring bacteria, *Bioremediation Journal*, 26:3, 261-269, DOI:10.1080/10889868.2021.1964429

- Jomova, K., Alomar, S. Y., Nepovimova, E., Kuca, K., & Valko, M. (2025). Heavy metals: toxicity and human health effects. *Archives of toxicology*, 99(1), 153–209.
- Kanehisa, M., & Sato, Y. (2024). KEGG organism: *Malaciobacter marinus* (amar). Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes. Recuperado en junio de 2025, de <https://www.kegg.jp/pathway/amar01220>
- Kazy, S. K., Dhiraj, P., Sarkar, A. y Pinaki, S. (2013). Metal bioremediation by thermophilic microorganisms. En S. Meiti & M. K. Chatterjee (Eds.), *Thermophiles: from basic biology to biotechnology* (pp. 113–132). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-5899-5\\_6](https://doi.org/10.1007/978-94-007-5899-5_6)
- Kelany, M. S., Abdel-Ghany, S. E., & Mohamed, H. A. (2024). Metal-resistant *Enterobacter* spp. for biosorption of Pb, Zn, and Ni from industrial wastewater. *Environmental Monitoring and Assessment*, 196, 525–552.
- Karlsson, T., González-Gaya, B., & Pinhassi, J. (2019). Direct effects of organic pollutants on the growth and gene expression of the Baltic Sea model bacterium *Rheinheimera* sp. BAL341. *Microbial Biotechnology*, 12(6), 1341–1353. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.13441>
- Kisková, J., Reháková, K., & Pristaš, P. (2024). Genomic insights into heavy metal tolerance of *Acinetobacter johnsonii* RB2-047 isolated from gold mine sediment. *Microorganisms*, 12(1), 59.
- Kumar P., Dash B., Suyal D. C., Gupta S. B., Singh A. K., Chowdhury T. & Soni R. (2021). Arsenic-tolerant *Klebsiella pneumoniae* RnASA11 for potential bioremediation of arsenic-contaminated sites. *Journal of Hazardous Materials Advances*, 12, 328–334.
- Langille, M. G. I., Zaneveld, J., Caporaso, J. G., McDonald, D., Knights, D., Reyes, J. A., Clemente, J.C., Burkepille, D.E., Vega Thurber, R.L., Knight, R. and Beiko, R.G. (2013). Predictive functional profiling of microbial communities using 16S rRNA marker gene sequences. *Nature Biotechnology*, 31(9), 814–821. <https://doi.org/10.1038/nbt.2676>

- Lee, J. Y., & Cho, K. H. (2025). EPS-producing *Kosakonia* sp. W18 enhances phytoremediation of lead and chromium-contaminated soils. *Journal of Hazardous Materials*, 456, 132486.
- Li, H., Yang, Q., Li, J., Gao, H., Li, P., & Zhou, H. (2015). The impact of temperature on microbial diversity and AOA activity in the Tengchong Geothermal Field, China. *Scientific Reports*, 5(1), 17056.
- Li, J., Xiang, S., Li, Y., Cheng, R., Lai, Q., Wang, L., Li, G., Dong, C. and Shao, Z. (2024). Arcobacteraceae are ubiquitous mixotrophic bacteria playing important roles in carbon, nitrogen, and sulfur cycling in global oceans. *Msystems*, 9(7), e00513-24.
- Liu, J., Li, Y., Xie, X., Zhang, J., & Zhang, L. (2021). Flooding and ecological restoration promote wetland microbial community resilience. *PLOS ONE*, 16(12), e0260933. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0260933>
- Loreto, C., Certucha, M, Almendariz, F., Ochoa, V., y Monge, O. (2019). Efecto del cobre para la remoción de sulfato en un reactor de lecho fijo. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 35, 37–44. <https://doi.org/10.20937/RICA.2019.35.esp03.05>
- Lu, X., Zhen, G., Ni, J., Hojo, T., Kubota, K., y Li, Y. Y. (2016). Effect of influent COD/SO<sub>4</sub> ratios on biodegradation behaviors of starch wastewater in an upflow anaerobic sludge blanket (UASB) reactor. *Bioresour. Technol.* 214:175-183. DOI: 10.1016/j.biortech.2016.04.100
- Mafane, D., Ngulube, T., & Mphahlele-Makgwane, M. M. (2025). Anaerobic Bioremediation of Acid Mine Drainage Using Sulphate-Reducing Bacteria: Current Status, Challenges, and Future Directions. *Sustainability*, 17(8), 3567. <https://doi.org/10.3390/su17083567>
- Marques, J., y Rodrigues, V. (2025). A systematic literature review of treatment approaches with sulfate-reducing bacteria for acid mine drainage. *Water, Air, & Soil Pollution*, 236, p. 271. <https://doi.org/10.1007/s11270-025-07916-0>
- Masindi, V., Chatzisyneon, E., Kortidis, I., & Foteinis, S. (2018). Assessing the sustainability of acid mine drainage (AMD) treatment in South Africa. *Science of the total environment*, 635, 793-802.

- Massello, F. L., & Donati, E. (2021). Effect of heavy metal-induced stress on two extremophilic microbial communities from Caviahue-Copahue, Argentina. *Environmental Pollution*, 268(Part B), 115709.  
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.115709>
- Méndez, C., Mesa, V., Sprenger, R. R., Peláez, A. I., & Golyshina, O. V. (2016). Microbial communities, processes and functions in acid mine drainage ecosystems. *Science of the Total Environment*.
- Mendoza-Carranza, M., Sepúlveda-Lozada, A., Dias-Ferreira, C., & Geissen, V. (2016). Distribution and bioconcentration of heavy metals in a tropical aquatic food web: A case study of a tropical estuarine lagoon in SE Mexico. *Environmental Pollution*, 210, 155-165.
- Meza-Figueroa, D., Maier, R. M., de la O-Villanueva, M., Gómez-Alvarez, A., Moreno-Zazueta, A., Rivera, J., Campillo, A., Grandlic, C. J., Anaya, R., & Palafox-Reyes, J. (2009). The impact of unconfined mine tailings in residential areas from a mining town in a semi-arid environment: Nacozari, Sonora, Mexico. *Chemosphere*, 77(1), 140–147.  
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2009.04.068>
- Michealsamy, A., & Jayapalan, S. (2025). Comparative pan and phylogenomic analysis of Ideonella and Thermobifida strains: Dissemination of biodegradation potential and genomic divergence. *Biochemical Genetics*.
- Mitrović, M., Kostešić, E., Marković, T., Selak, L., Hausmann, B., Pjevac, P., & Orlić, S. (2022). Microbial community composition and hydrochemistry of underexplored geothermal waters in Croatia. *Systematic and applied microbiology*, 45(6), 126359.
- Morales-García, S. S., Meza-Olvera, E., Shruti, V. C., & Sedeño-Díaz, J. E. (2020). Assessment of metal contamination and their ecological risks in wetland sediments of the former Texcoco saline lake, Mexico. *Journal of Soils and Sediments*, 20, 2912-2930.
- Mori, K., & Suzuki, K. (2008). *Thiofaba tepidiphila* sp. nov., a sulfur-oxidizing bacterium from a hot spring. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 58(12), 299–307.

- Mukkata, K., Kantachote, D., Wittayaweerasak, B., Techkarnjanaruk, S., Megharaj, M., & Naidu, R. (2015). Distribution of mercury in shrimp ponds and volatilization of Hg by isolated resistant purple nonsulfur bacteria. *Water, Air, & Soil Pollution*, 226(5), 148. <https://doi.org/10.1007/s11270-015-2362-3>
- Naiel, M. A. E., Taher, E. S., Rashed, F., Ghazanfar, S., Shehata, A. M., Mohammed, N. A., Pascalau, R., Smuleac, L., Ibrahim, A. M., Abdeen, A., & Shukry, M. (2024). The arsenic bioremediation using genetically engineered microbial strains on aquatic environments: An updated overview. *Heliyon*, 10(17), e36314. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e36314>
- Najar, I. N., Sherpa, M. T., Das, S., Das, S., and Thakur, N. (2018). Microbial ecology of two hot springs of Sikkim: predominate population and geochemistry. *Sci. Total Environ.* 63, 730–745. doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.05.037
- Offiong, N.-A. O., Edet, J. B., Shaibu, S. E., Akan, N. E., Atakpa, E. O., Sanganyado, E., Okop, I. J., Benson, N. U., & Okoh, A. (2023). Metagenomics: An emerging tool for the chemistry of environmental remediation. *Frontiers in Environmental Chemistry*, 4, 1052697. <https://doi.org/10.3389/fenvc.2023.1052697>
- Ortega-Villar, R., Escalante, A., Astudillo-Melgar, F., Lizárraga-Mendiola, L., Vázquez-Rodríguez, G. A., Hidalgo-Lara, M. E., & Coronel-Olivares, C. (2024). Isolation and Characterization of Thermophilic Bacteria from a Hot Spring in the State of Hidalgo, Mexico, and Geochemical Analysis of the Thermal Water. *Microorganisms*, 12(6), 1066.
- Ovando-Chacon, S. L., Tacias-Pascacio, V. G., Ovando-Chacon, G. E., Rosales-Quintero, A., Rodriguez-Leon, A., Ruiz-Valdiviezo, V. M., & Servin-Martinez, A. (2020). Characterization of thermophilic microorganisms in the geothermal water flow of El Chichón volcano crater lake. *Water*, 12(8), 2172.
- Ovando-Ovando, C. I., Feregrino-Mondragón, R. D., Rincón-Rosales, R., Jasso-Chávez, R., & Ruíz-Valdiviezo, V. M. (2023). Isolation and Identification of Arsenic-Resistant Extremophilic Bacteria from the Crater-Lake Volcano “El Chichon”, Mexico. *Current Microbiology*, 80(8), 257.

- Palma, C., & Costa, P. M. (2024). Biodegradation of endocrine disruptors by native microbial consortia from an acid mine drainage site. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 258, 115066.
- Pantoja-Irrys, J. R., Santillanes-Gutiérrez, C., Mujica-Sánchez, H., Cardona-Benavides, A., Mandujano-Grimaldo, E., Trejo-De León, C., ... & Gonzalez-Sánchez, H. (2024). Identificación, clasificación y cartografía de los cuerpos de agua y manantiales en el sitio Ramsar (1981), Baño de San Ignacio, municipio de Linares, Estado de Nuevo León, México. *Terra Digitalis*.
- Pat-Espadas, A. M., Loredó Portales, R., Amabilis-Sosa, L. E., Gómez, G., & Vidal, G. (2018). Review of constructed wetlands for acid mine drainage treatment. *Water*, 10(11), 1685.
- Podar, P. T., Yang, Z., Björnsdóttir, S. H., & Podar, M. (2020). Comparative analysis of microbial diversity across temperature gradients in hot springs from Yellowstone and Iceland. *Frontiers in Microbiology*, 11, 1625.
- Pinzón-Martínez, D. L., Rodríguez-Gómez, C., Miñana-Galbis, D., Carrillo-Chávez, J. A., Valerio-Alfaro, G., & Oliart-Ros, R. (2010). Thermophilic bacteria from Mexican thermal environments: Isolation and potential applications. *Environmental Technology*, 31(8–9), 957–966.  
<https://doi.org/10.1080/09593331003758797>
- Prieto-Barajas, C. M., Elorza-Gómez, J. C., Loeza-Lara, P. D., Sánchez-Yáñez, J. M., Valencia-Cantero, E., & Santoyo, G. (2019). Identification and analysis of ars genes in strains of *Bacillus hyper* tolerant to arsenic, isolated from thermal pools in Araró, México. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 21(S1), 22-29.
- Qurbani, M. S., Jafari, M., & Foroutan, M. (2022). Biosorption of heavy metals by *Aeromonas sobria* isolated from contaminated soils. *Environmental Technology & Innovation*, 28, 102671.
- Rambabu, K., Banat, F., Pham, Q. M., Ho, S. H., Ren, N. Q., & Show, P. L. (2020). Biological remediation of acid mine drainage: Review of past trends and current outlook. *Environmental Science and Ecotechnology*, 2, 100024.

- Ramos-Arroyo, Y. R., & Siebe-Grabach, C. D. (2006). Estrategia para identificar jales con potencial de riesgo ambiental en un distrito minero: estudio de caso en el Distrito de Guanajuato, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 23(1), 54–74.
- Ramsar. (2021). La restauración de humedales: una prioridad fundamental para un futuro sostenible. Convención Ramsar sobre los Humedales.
- Rincón-Molina, C. I., Hernández-García, J. A., Rincón-Rosales, R., Gutiérrez-Miceli, F. A., Ramírez-Villanueva, D. A., González-Terreros, E., Rincón-Molina, C.I., Hernández-García, J.A., Rincón-Rosales, R., Gutiérrez-Miceli, F.A., Ramírez-Villanueva, D.A., González-Terreros, E., Peña-Ocaña, B.A., Palomeque-Domínguez, H., Dendooven, L. and Ruíz-Valdiviezo, V.M. (2018). Structure and Diversity of the Bacterial Communities in the Acid and Thermophilic Crater-Lake of the Volcano “El Chichón”, Mexico. *Geomicrobiology Journal*, 36(2), 97–109. <https://doi.org/10.1080/01490451.2018.1509158>
- González Rodríguez, H., & Cantú Silva, I. (2001). Adaptación a la sequía de plantas arbustivas de matorral espinoso tamaulipeco. *Ciencia UANL*, 4(4).
- Ruiz-Romero, E., Coutiño-Coutiño, M. de L. A., Valenzuela-Encinas, C., López-Ramírez, M. P., Marsch, R., & Dendooven, L. (2013). *Texcoconibacillus texcoconensis* gen. nov., sp. nov., alkaliphilic and halotolerant bacteria isolated from soil of the former lake Texcoco (Mexico). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 63(Pt 9), 3336–3341. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.048447-0>
- Sabet, S., Diallo, L., Hays, L., Jung, W., & Dillon, J. G. (2009). Characterization of halophiles isolated from solar salterns in Baja California, Mexico. *Extremophiles*, 13(4), 643–656. <https://doi.org/10.1007/s00792-009-0247-1>
- Sasaki, K., Hosokawa, Y., Takeno, K., & Sasaki, K. (2017). Removal of sodium from seawater medium using photosynthetic bacteria. *Journal of Agricultural Chemistry and Environment*, 6(3), 133–143. <https://doi.org/10.4236/jacen.2017.63010>

- Schwarz, A., Suárez, J. I., Aybar, M., Nancucheo, I., Martínez, P., & Rittmann, B. E. (2020). A membrane-biofilm system for sulfate conversion to elemental sulfur in mining-influenced waters. *Science of the Total Environment*, 740, 140088.
- Servín-Garcidueñas, L. E. (2015). Estudio metagenómico de microorganismos extremófilos del campo geotérmico de Los Azufres y diversidad genómica de simbioses de *Phaseolus* e insectos nativos de México (Tesis de doctorado). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Singh, R., Singh, A., & Mishra, M. K. (2023). A Comprehensive Review of Water Treatment Methods for Heavy Metal Ion Removal from Wastewater. *Journal of Advanced Zoology*, 44(5), 1508–1519.
- Smarte, B., & Isa, M. (2024). Bioaugmentation of mine tailings with *Pseudomonas aeruginosa* ATCC 15442 for metal and sulfate removal. *Environmental Technology & Innovation*, 35, 67–74.
- Sistema Meteorológico Nacional. (2024). Boletín mensual climatológico nacional: Septiembre 2024. Comisión Nacional del Agua (CONAGUA).
- Sreedevi, P. R., Suresh, K., & Jiang, G. (2022). Bacterial bioremediation of heavy metals in wastewater: a review of processes and applications. *Journal of Water Process Engineering*, 48, 102884.
- Sriaporn, C., Campbell, K. A., Van Kranendonk, M. J., & Handley, K. M. (2023). Bacterial and archaeal community distributions and cosmopolitanism across physicochemically diverse hot springs. *ISME communications*, 3(1), 80.
- Stom, D. I., Topchy, I. A., Zhdanova, G. O., Barkhutova, D. D., Zaitseva, S. V., Kupchinsky, A. B., Ponamoreva, O.N., Alferov, S.V., Tolstoy, M.Y., Chesnokova, A.N. and Bulaev, A.G. (2022). Microorganisms of Microbial Mats from an Alkaline Hot Spring of Baikal Rift Zone as Bioagents in a Biofuel Cell. *Geomicrobiology Journal*, 39(7), 566–576.
- Sun, J., He, X., Le, Y., Al-Tohamy, R., & Ali, S. S. (2024). Potential applications of extremophilic bacteria in the bioremediation of extreme environments contaminated with heavy metals. *Journal of Environmental Management*, 352, 120081. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2024.120081>

- Syed, A., et al. (2023). Siderophore-producing *Pseudomonas fluorescens* PGPR-7 for cadmium phytoremediation. *Applied Soil Ecology*, 182, 1–4.
- Tabla-Hernandez, J., Rodriguez-Espinosa, P. F., Mendoza-Pérez, J. A., Sánchez-Ortíz, E., Martínez-Tavera, E., & Hernandez-Ramirez, A. G. (2019). Assessment of potential toxic metals in a Ramsar wetland, Central Mexico and its self-depuration through *Eichhornia crassipes*. *Water*, 11(6), 1248.
- Taniguchi, I., Yoshida, S., Hiraga, K., Miyamoto, K., Kimura, Y., & Oda, K. (2019). Biodegradation of PET: Current status and application aspects. *ACS Catalysis*, 9(5), 4089–4105.
- Uba, B. N., & Anidu, I. B. (2023). Heavy metal removal from aqueous solution using biosurfactants produced by *Aeromonas hydrophila* S62A. *Environmental Science and Pollution Research*, 30(19), 53771–53784.
- Uluçay, O., Görmez, A., & Öziç, C. (2021). Determination of Physical, Chemical Properties of the Hot Springs Waters and Comparison of Bacteria: Hot Springs in the East and Southeast Anatolia Region of Turkey. *Journal of Agriculture*, 4(1), 24-29.
- UNAM Global. (2020, 11 de noviembre). México, entre las top 6 naciones con potencial geotérmico. UNAM Global.  
[https://unamglobal.unam.mx/global\\_revista/mexico-entre-las-top-6-naciones-con-potencial-geotermico/](https://unamglobal.unam.mx/global_revista/mexico-entre-las-top-6-naciones-con-potencial-geotermico/)
- Valeriani, F., Crognale, S., Protano, C., Gianfranceschi, G., Orsini, M., Vitali, M., & Romano Spica, V. (2018). Metagenomic analysis of bacterial community in a travertine depositing hot spring. *New Microbiol*, 41(2), 126-135.
- Villanueva, S., & Botello, A. V. (1992). Metales pesados en la zona costera del Golfo de México y Caribe Mexicano: una revisión. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 8(1), 47–61.  
<https://www.redalyc.org/pdf/370/37080104.pdf>
- Wang, H., Zhang, M., Dong, P., Xue, J., & Liu, L. (2024). Bioremediation of acid mine drainage using sulfate-reducing wetland bioreactor: Filling substrates influence, sulfide oxidation and microbial community. *Chemosphere*, 349, 140789.  
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2023.140789>

- Wang, Y., Lu, J., & Zhang, L. (2019). Phytoremediation and metal removal efficiency of hybrid constructed wetlands with submerged plants and microalgae. *Water Science and Technology*, 80(2), 312–319.
- Watanabe, M., Kawahara, K., Sasaki, K., & Noparatnaraporn, N. (2003). Biosorption of cadmium ions using a photosynthetic bacterium, *Rhodobacter sphaeroides* S and a marine photosynthetic bacterium, *Rhodovulum* sp. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, 95(4), 374–378. [https://doi.org/10.1016/S1389-1723\(03\)80091-6](https://doi.org/10.1016/S1389-1723(03)80091-6)
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>
- Willis, G., Nancucheo, I., Hedrich, S., Giaveno, A., Donati, E., & Johnson, D. B. (2019). Enrichment and isolation of acid-tolerant sulfate-reducing microorganisms in the anoxic, acidic hot spring sediments from Copahue volcano, Argentina. *FEMS Microbiology Ecology*, 95(12), fiz175.
- Wróbel, M., Śliwakowski, W., Kowalczyk, P., Kramkowski, K., & Dobrzyński, J. (2023). Bioremediation of heavy metals by the genus *Bacillus*. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 20(6), 4964. <https://doi.org/10.3390/ijerph20064964>
- Yadav, V., Manjhi, A., & Vadakedath, N. (2023). Mercury remediation potential of mercury-resistant strain *Rheinheimera metallidurans* sp. nov. isolated from a municipal waste dumping site. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 257, 114888.
- Zhao, M., Zheng, G., Kang, X., Zhang, X., Guo, J., Wang, S., Chen, Y., & Xue, L. (2023a). Aquatic Bacteria *Rheinheimera tangshanensis* New Ability for Mercury Pollution Removal. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(5), 5009.
- Zhao, Z., Oury, B. M., Xia, L., Qin, Z., Pan, X., Qian, J., Luo, F., Wu, Y., Liu, L., & Wang, W. (2023b). The ecological response and distribution characteristics of microorganisms and polycyclic aromatic hydrocarbons in a retired coal gas plant post-thermal remediation site. *Science of the Total Environment*, 857, 159314.

Zhu, C., Yu, J., Cao, S., Wu, X., Meng, W., & Hou, X. (2022). Transcriptomics-based analysis of genes related to lead stress and their expression in the roots of *Pogonatherum crinitum*. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1066329.