



FACULTAD DE INGENIERÍA Y CIENCIAS APLICADAS

MICROORGANISMOS ALTOANDINOS PRODUCTORES DE PIGMENTOS
COMO INDICADORES DE ÍNDICES DE RADIACIÓN UV

AUTORA

Josselyn Mireya Tonato Rocha

AÑO

2020



FACULTAD DE INGENIERÍA Y CIENCIAS APLICADAS

MICROORGANISMOS ALTOANDINOS PRODUCTORES DE PIGMENTOS
COMO INDICADORES DE ÍNDICES DE RADIACIÓN UV

Trabajo de titulación presentado en conformidad con los requisitos establecidos
para optar por el título de Ingeniera Ambiental en Prevención y Remediación

Profesor Guía

MSc. Miguel Ángel Gualoto Oñate

Autora

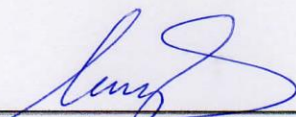
Josselyn Mireya Tonato Rocha

Año

2020

DECLARACIÓN DEL PROFESOR GUÍA

"Declaro haber dirigido el trabajo, Microorganismos altoandinos productores de pigmentos como indicadores de índices de radiación UV, a través reuniones periódicas con el estudiante Josselyn Mireya Tonato Rocha, en el semestre 202020, orientando sus conocimientos y competencias para un eficiente desarrollo del tema escogido y dando cumplimiento a todas las disposiciones vigentes que regulan los Trabajos de Titulación".



Miguel Ángel Guafoto Oñate
Master of Science en Biología
C.I. 1707429351

DECLARACIÓN DEL PROFESOR CORRECTOR

"Declaro haber revisado este trabajo, Microorganismos altoandinos productores de pigmentos como indicadores de índices de radiación UV, del estudiante Josselyn Mireya Tonato Rocha, en el semestre 202020, dando cumplimiento a todas las disposiciones vigentes que regulan los Trabajos de Titulación".



Christian Patricio Villamarín Flores
Doctor en Ecología Fundamental y Aplicada
C.I: 1002339404

DECLARACIÓN DE AUTORÍA DEL ESTUDIANTE

“Declaro que este trabajo es original, de mi autoría, que se han citados las fuentes correspondientes y que en su ejecución se respetaron las disposiciones legales que protegen los derechos de autor vigentes”.



Josselyn Mireya Tonato Rocha
C.I:1722745807

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Dios, a mi familia humana y perruna por ser mi motor y motivación durante todo este tiempo, a mis profesores Miguel Gualoto y Christian Villamarín por guiarme, por sus enseñanzas y sobre todo por su sinceridad y apoyo durante la elaboración de mi trabajo. Gracias a mis amigos y a cada una de las personas que conocí durante este trayecto. Gracias a todos los profesores que tuve el gusto de conocer y que fueron parte de este proceso.

DEDICATORIA

A Rosa, Henry, hermanos y mis peludos.

RESUMEN

En la presente investigación de carácter bibliográfico se revisó y analizo decenas de artículos científicos relacionado con la producción de pigmentos microbianos de zonas altoandinas bajo la influencia de radiación UV en condiciones de laboratorio. Se describieron las condiciones ambientales de las zonas de interés como son los páramos y las punas, además se destacan los microorganismos que son capaces de producir pigmentos protectores y el tipo de radiación UV (UVA, UVB y UVC). Brevemente se explica sobre los tipos de pigmentos, rangos de índice UV en zonas altoandinas, los daños y las respuestas de los microorganismos ante la radiación UV. Se recopiló toda la información de experimentación y resultados para determinar el objetivo de estudio el cual es el uso de los microorganismos como indicadores de cambio ambiental (radiación UV) encontrando que estos tienen gran potencial, sin embargo, hace falta de mayor investigación que identifique que otros factores pueden estar involucrados en esta respuesta.

ABSTRACT

In the present research of bibliographical character, dozens of scientific articles related to the production of microbial pigments of high Andean zones under the influence of UV radiation in laboratory conditions were reviewed and analyzed. We described the environmental conditions of the areas of interest such as moors and puna also highlighted the microorganisms that are capable of producing protective pigments and the type of UV radiation (UVA, UVB and UVC). It briefly explains about the types of pigments, UV index ranges in high Andean areas, damages, and the responses of microorganisms to UV radiation. All the experimental information and results are gathered to determine the objective of the study which is the use of microorganisms as indicators of environmental change (UV radiation) finding that they have great potential, however, further research is needed to identify what other factors may be involved in this response.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Antecedentes	2
1.2. Objetivos	3
1.2.1. Objetivo general	3
1.2.2. Objetivos específicos	3
1.3. Alcance	3
1.4. Planteamiento del problema.....	4
2. METODOLOGÍA.....	4
2.1. Búsqueda bibliográfica	4
2.2. Criterios de selección	5
3. MARCO TEÓRICO	6
3.1. Zonas altoandinas	6
3.2. Páramos y Punas andinas y su distribución.....	7
3.3. Climatología de Páramos y Punas	8
3.4. Importancia ecológica de los páramos y punas	11
4. RESULTADOS	11
4.1. Valores de índice de radiación UV característicos que presentan las zonas altoandinas.	11

4.2. Influencia de la radiación UV en el desarrollo y metabolismo de la microbiota altoandina.....	13
4.3. Mecanismos de respuesta de los microorganismos a la radiación UV.	16
4.4. Respuesta en la producción de pigmentos de los microorganismos altoandinos ante la exposición a radiación UV.....	18
4.5. Pigmentos microbianos inducidos por radiación UV.....	23
4.5.1. Carotenoides.....	24
4.5.2. Melanina.....	25
4.5.3. Clorofila.....	27
4.6. Relación entre UV y producción de pigmentos fotoprotectores.	28
5. DISCUSIÓN.....	31
6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	32
6.1. Conclusiones	32
6.2. Recomendaciones	33
REFERENCIAS.....	34

1. INTRODUCCIÓN

Los páramos de las zonas altoandinas son ecosistemas naturales, ubicados desde los 3.500 m de altura, hasta los límites de la cobertura de nieve permanente, se caracterizan por su baja temperatura, alta velocidad de viento, intensa radiación UV y por ser ecosistemas sensibles, con limitadas posibilidades de ser explotados para usos productivos (Cortés-Duque & Sarmiento, 2013).

El clima de estos ecosistemas es el típico de alturas tropicales, presenta una estacionalidad diaria que puede expresarse como “*invierno todas la noches y verano todos los días*” (Hedberg & Hedberg, 1979), con variaciones notables de temperatura a lo largo del día. Sin embargo, el clima es generalmente frío, lo que contrasta con la alta radiación UV que se siente especialmente al mediodía cuando el cielo se encuentra despejado. En el Ecuador el páramo cubre alrededor de 1.337.119 Ha (Beltrán et al., 2009), que representa cerca del 6% del territorio ecuatoriano (Mena, Medina, & Hofstede, 2001).

En términos relativos, el Ecuador es el país que más páramos tiene con respecto a su extensión total. La variabilidad de temperatura en los Andes Tropicales depende principalmente de dos aspectos: el gradiente altitudinal y la humedad del aire, aspecto controlado por las condiciones locales de la orografía andina (Smith & Young, 1987). La tasa de cambio en el promedio de temperatura con respecto a la altitud está entre 0.6 y 0.7 °C por cada 100 m de variación altitudinal (Wouter Buytaert, Céleri, & Timbe, 2009; Hooghiemstra & Van Der Hammen, 2004).

El clima extremo y las condiciones ambientales, ejercen influencia directa en la dinámica poblacional y fisiología de los organismos que la habitan; así el crecimiento y desarrollo de los microorganismos fotosintéticos depende de la energía de la luz mediante la fotosíntesis; proceso que lo realizan gracias a la presencia de clorofilas, carotenoides y otros pigmentos que funcionan principalmente como agentes

captadores de luz y para la fotoprotección (Jeffrey et al., 1997; Leavitt & Hodgson, 2001).

Los pigmentos son un recurso importante de información en los ecosistemas, ya que con la clorofila α , se estima la biomasa total de productores primarios (Leavitt & Hodgson, 2001), la clorofila β está presente en las algas verdes y plantas superiores, mientras que la clorofila c está en las diatomeas y dinoflagelados y los carotenoides son biomarcadores de diferentes taxas (Hodgson et al., 2004; Kowalewska, 2001). Además, estos pigmentos marcadores proveen un registro indirecto de cambios ambientales debido a que almacenan modificaciones en las comunidades autótrofas que responden a condiciones físicas y químicas de ambientes acuáticos y sedimentarios (Jeffrey et al., 1997; Borghini et al., 2007). La gama de radiación a la que son sometidos los microorganismos en estos ecosistemas es muy variada, siendo de gran interés la radiación ultravioleta (UV), que genera una respuesta fisiológica protectora y la producción de pigmentos.

1.1. Antecedentes

La radiación solar es uno de los principales factores ambientales que afectan la vida en nuestro planeta. Esta radiación controla el funcionamiento de los ecosistemas terrestres y acuáticos tanto a través del control de procesos fotobiológicos (fotosíntesis, fotoperíodo, fototropismos, etc.) como por medio de su acción sobre otros factores ambientales (temperatura, humedad, etc.) y ciclos naturales (ciclos diarios, anuales, hídricos, etc.) que finalmente inciden en la distribución de los organismos (Carrasco, 2009).

La misma radiación solar que ha hecho posible la vida sobre nuestro planeta, puede ser perjudicial en altas intensidades o cuando la proporción de ondas cortas aumenta por sobre determinados límites. Alta intensidad de radiación y cambios en

la composición espectral pueden afectar importantes procesos en los organismos (Carrasco, 2009). Los efectos de la radiación ultravioleta sobre los organismos vivos dependen tanto de la irradiancia como del tiempo de exposición.

Normalmente, los seres vivos disponen de sistemas de protección (pelo, pigmentos, cubiertas duras) frente a la exposición a los rayos solares, así como sistemas de reparación a nivel intracelular, pero el significativo aumento de rayos UV de los últimos años podría poner en evidencia que no todos los organismos pueden adaptarse rápidamente a las nuevas condiciones de irradiación (Alonso, 2001).

1.2. Objetivos

1.2.1. Objetivo general

- Evaluar las perspectivas de empleo de los microorganismos productores de pigmentos como indicadores de radiación UV intensa.

1.2.2. Objetivos específicos

- Determinar los valores de radiación UV característicos de zonas altoandinas de páramos y punas.
- Identificar los grupos de microorganismos productores de pigmentos protectores UV presentes en zonas altoandinas de páramos y punas.

1.3. Alcance

En la presente investigación se realizará un análisis profundo y extenso de investigaciones sobre el empleo de microorganismos altoandinos que responden ante la radiación UV produciendo pigmentos fotoprotectores, además se identificará

los daños y la manera en que su sistema responde ante los mismos. Se identificarán los valores o rangos de índice UV presentes en zonas de alta radiación UV como los páramos y las punas. Adicionalmente, se describirá la gama de pigmentos UV protectores que sintetizan los microorganismos y se evaluará la posibilidad de usarlos como bioindicadores.

1.4. Planteamiento del problema

La información sobre los efectos y daños que causa la radiación UV en los microorganismos se encuentra muy dispersa y en algunos casos es básica, es decir, en cada artículo solo se describe lo que se aborda dentro del estudio. Por lo cual es importante la revisión y aglomeración de toda la información para tener un panorama claro sobre los mecanismos de respuesta de los microorganismos ante este factor. Además, las condiciones ambientales de los páramos y punas afectan en la dinámica poblacional y la fisiología de la biodiversidad microbiana (Albarracín, Gärtner, & Farias, 2016). Los microorganismos reaccionan rápidamente a la incidencia de la radiación UV produciendo pigmentos protectores (Shivaprasad, S & Page, W., 1989). Se busca determinar en base a la revisión bibliográfica si la producción de un tipo de pigmento se produce específicamente a cierto rango de longitud de onda o si varía según el tipo de microorganismos irradiado, recopilar estos datos para establecer rangos de radiación en longitud de onda y generar un conjunto de microorganismos para evaluar la posibilidad de que estos en base a su mecanismo de respuesta puedan o no ser empleados como bioindicadores de índices de radiación UV.

2. METODOLOGÍA

2.1. Búsqueda bibliográfica

Se realizó la búsqueda de artículos científicos que abordan investigaciones en tres aspectos importantes para el estudio:

- Artículos que identifiquen o determinen los niveles de radiación o índices UV de zonas altoandinas de páramo y punas.
- Artículos sobre las características ambientales y físicas de los páramos, que describan la diversidad microbiana de estas zonas para determinar que organismos se encuentran presentes y producen pigmentos.
- Estudios sobre los efectos de la radiación UV en el desarrollo de los microorganismos, la producción de pigmentos fotoprotectores y la influencia de la radiación en los pigmentos.

2.2. Criterios de selección

Existen varios artículos que describen las características de las zonas altoandinas de páramo, sin embargo, no todos hablan de las características o condiciones ambientales, o abordan esto de manera básica, por lo que hay datos e información que viene de varias fuentes.

De toda la información obtenida existían muchos datos que no podrían ser usados en el estudio como por ejemplo un microorganismo que no estuviera presente en los páramos, por lo tanto, se tuvo que recolectar toda la información sobre microorganismos productores de pigmentos y luego verificar si estos forman parte de la diversidad microbiana de la zona de estudio para poder utilizarlo.

Algunos microorganismos no son capaces de producir pigmentos así que fueron descartados. En cuanto para los que sí tenían esta capacidad se realizó mayor investigación para determinar en que rango o intensidad de radiación producían pigmentos, su tolerancia y tipo de pigmento/s que producen. Esta información se recolectó y se clasificó mediante tablas en bacterias, hongos, levaduras y cianobacterias productoras de pigmentos.

3. MARCO TEÓRICO

3.1. Zonas altoandinas

Las zonas altoandinas constituyen una eco-región que se hallan distribuidas en Perú, Ecuador, Colombia y Venezuela (Maldonado & De Bievre, 2011) se extienden hasta Costa Rica y Panamá (Kappelle, 2003). El páramo es un bioma mundial, que se encuentra en las montañas tropicales de África (Hedberg & Hedberg, 2003), en Asia, Oceanía, Nueva Guinea, México, Guatemala, Hawái y Nueva Zelanda. Estos páramos poseen ecosistemas increíblemente parecidos a los páramos americanos, en cuanto a paisajes y aspectos fitosociológicos (Mena et al., 2001).

Las zonas altoandinas son ecosistemas húmedos de zonas tropicales, que se caracterizan por su vegetación herbácea y arbustiva, situada mayormente en el límite superior del bosque (Monasterio & Molinillo, 2003). Estas zonas están divididas en diferentes rangos altitudinales, se encuentra el bosque montano entre los 2.000 y 3.500 m.s.n.m (Villamarín, Prat, & Rieradevall, 2014) donde se encuentra formaciones como matorral húmedo montano, matorral seco montano, bosque de neblina montano y bosque siempre verde montano alto (Sierra, 1999). A partir de los 3.500 se encuentran las zonas de páramo – punas (Villamarín et al., 2014). No obstante, fenómenos como gradientes complejos de bosque-páramo, la dinámica estacionaria del bosque y la intervención del ser humano, han alterado el páramo y dificulta la aplicación de esta definición y su delimitación (Hofstede et al., 2014).

Para la caracterización de la vegetación de las zonas altoandinas se han empleado encuestas (Méndez et al., 2006), análisis de transectos altitudinales (Arroyo et al., 1988) o en zonas de vegetación particular (Luteyn, 1999), de esta forma se han registrado varios géneros de plantas características de estos ecosistemas. Según Arroyo (2009) se estima que existen 6.700 plantas vasculares pertenecientes a 870 géneros, abundancia que se explica por la gran variedad de las condiciones

climáticas del corredor norte-sur de la Cordillera. Debido a esta diversidad climática existe también una gran variedad de nichos ecológicos, áreas asociadas a elevada vegetación de tierras bajas, como bosques tropicales y templados, e incluso desiertos de arena de pastos esteparios, todos estos han logrado reclutar gran variedad de fauna de zonas altas (Arroyo & Cavieres, 2013). A criterio de algunos autores alrededor del 25-30 % de la vegetación existente en zonas altoandinas puede ser endémica. Sin embargo, no se puede determinar con exactitud este porcentaje (Briceño & Morillo, 2016).

Según Vázquez (2000) en las zonas altoandinas se han encontrado alrededor de 917 especies de aves, 188 especies de mamíferos procedentes de los bosques circundantes, así como una gran cantidad de reptiles, anfibios característicos de las zonas tropicales. Entre otras especies encontradas están el venado enano, el oso andino, aves como el picaflor pico espina, la reinita cresta negra, la urraca de collar blanco, el quetzal de cabeza rosada, cachudito pico negro (López, 2010). En cuanto a invertebrados se encuentran anélidos, responsables del acondicionamiento de suelos, necesario para el crecimiento vegetal. Varias especies de insectos polinizadores típicos del páramo que controlan la población de otros insectos que pueden causar daño a la vegetación. La biodiversidad de invertebrados de estas zonas está representada por múltiples especies de escarabajos, moscas, mariposas, libélulas, saltamontes, arañas, hormigas y avispas, cuya característica común es su color negro, que constituye una adaptación a las condiciones climáticas de irradiación de estos sitios. (Hofstede, R et. al. 2014).

3.2. Páramos y Punas andinas y su distribución

En el Ecuador debido a los cambios del clima, variaciones geológicas y actividad antrópica, los páramos se encuentran desde los 3.400 m.s.n.m hasta los 4.200 m.s.n.m (Medina & Mena, 2001), se clasifican en páramo herbáceo entre 3.400 y 4.000 m.s.n.m, páramo de frailejones se encuentran entre 3.500 y 3.700 m.s.n.m,

páramo seco que se halla desde los 4.200 hasta el límite nival y el super páramo desde los 4.700 m.s.n.m (Sierra, 1999). Cubren alrededor de 1.337.119 Ha (Beltrán et al., 2009), que representa cerca del 6% del territorio ecuatoriano (Medina & Mena, 2001).

Los páramos están localizados en la cordillera de los Andes, en sus ramales oriental y occidental, desde el límite norte con Colombia hasta el límite sur con Perú. El páramo de la Cordillera Oriental es el más grande desde el Carchi hasta el Cañar casi sin interrupciones, en tanto que el de la Cordillera Occidental está fragmentado desde Tungurahua, Chimborazo hasta Bolívar. En la zona centro sur en Azuay y Loja, los páramos se ubican desde los 3.000 m.s.n.m y en el norte desde 3.500 m.s.n.m (Hofstede, R et. al. 2014).

A partir del inicio de los Andes Centrales, en las zonas altas se encuentran las punas entre los 3.600 y 4.100 m.s.n.m, este ecosistema se sitúa en Argentina, Bolivia, y la parte central y sur del Perú (Beck, 1985). Weberbauer (1945) describe a la puna como “el piso más alto de la Sierra, exento de agricultura”. Se propone una provincia de la puna peruana, que va desde el sur de los Andes del Ecuador hacia la Cordillera Oriental y el Altiplano de Bolivia (Navarro, 2002). Ibsch et al. (2003) menciona la puna norteña compuesta por la puna húmeda y semihúmeda y la puna sureña por la puna seca y desértica.

Troll (1958) realizó una clasificación donde considera que la puna seca es similar a la puna normal, distinguiéndose en que la puna normal es más húmeda y desde los 4.000 m.s.n.m se puede realizar actividades agrícolas. Además, la puna desértica se extiende de la región alta del Norte de Chile hacia Perú.

3.3. Climatología de Páramos y Punas

El clima de los páramos y punas está influenciado por la altura, razón por la cual presentan bajas temperaturas, presencia de neblina muy espesa y alta irradiación solar. En el páramo las condiciones climáticas son relativamente estables, siendo diferentes durante el día y la noche, definiéndolo como “*verano todos los días, invierno todas las noches*” (Hedberg & Hedberg, 1979). Sin embargo, no se puede generalizar las condiciones climáticas de los páramos y punas ya que son distintos, en cuanto a precipitación, temperatura, luminosidad, tiempo de luz de día, humedad relativa y velocidad de viento. Esto se puede afirmar a pesar de que no existen suficientes estaciones meteorológicas para su monitoreo, por el tipo de suelo y vegetación encontrada a los 3.000 m.s.n.m (Llambí & Sarmiento, 2013; Morales et al, 2007).

La radiación solar constituye uno de los principales factores ambientales característicos de estos ecosistemas (Hofstede, R et. al. 2014), según Caldwell, Robberecht, & Billings (2015) la radiación UV aumenta hasta 10 veces desde 70° de latitud norte hasta llegar al páramo ecuatorial. Bader (2007) considera que la radiación UV es un limitante para el desarrollo y crecimiento de algunas especies. En las punas la nubosidad estacional aumenta el nivel de radiación terrestre, especialmente en la noche, provocando pérdida de calor nocturna y durante el día cambios muy variantes (Troll, 1968). Otros factores como la altitud, la latitud, la topografía, la composición vegetal, movimiento de viento y otros fenómenos aportan a la variación climática de los páramos y las punas (García & Beck, 2006).

La temperatura de los páramos y punas varía debido al gradiente altitudinal y a la humedad del aire, la tasa de cambio de temperatura promedio en relación con la altura es de 0.6 y 0.7 °C por cada 100 m (Wouter Buytaert et al., 2009; Llambí & Sarmiento, 2013). La temperatura media que existe entre el bosque altoandino y el subpáramo es inferior a los 8-9 °C, en el páramo la temperatura es inferior a 6 °C, y en el superpáramo, este valor es menor a 3 °C (Morales et al, 2007). A mitad del día la temperatura supera fácilmente los 30°C y durante las noches existe

temperatura bajo cero (Serrano & Galárraga, 2015). Las temperaturas más altas que se registran en las punas durante el verano ocurren en noviembre alcanzando los 20 °C en el día y -15 °C en la noche y en invierno los meses de junio y agosto la temperatura alcanza hasta 13 °C y en la noche baja hasta -11 °C (Holst, 2014).

Anualmente la variación de temperatura media es pequeña, a diferencia de la variación diaria que es muy alta: la variación de temperatura en el páramo es de más de 20 °C. El cambio de la temperatura determina el papel de las temperaturas bajo cero (heladas). (W Buytaert, Céleri, De Bièvre, & Cisneros, 2006; Rangel, 2000), y en el Altiplano sur donde se encuentran las punas la diferencia de amplitud térmica es de 50 °C entre el día y la noche (Montes de Oca, 1997)

En cuanto a la precipitación, está determinada por la orografía y los vientos locales, lo que define su variabilidad temporal y espacial (Wouter Buytaert et al., 2009). El comportamiento del aire en los Andes Tropicales está limitado por la interacción de la Zona de Inter convergencia Tropical. En esta zona el aire húmedo procedente de la amazonia colisiona con el piedemonte de la ladera externa de los Andes orientales (Vuille & Bradley, 2000, Vuille et al, 2003). Los valores anuales de precipitación oscilan entre los 600 y 5.000 mm en Colombia y Ecuador donde se encuentra la mayor parte del páramo, pudiendo existir una temporada seca y otra húmeda, monomodal, o con dos secas y dos húmedas (bimodal) (Rangel, 2000, Morales et al, 2007, Medina & Mena, 2001). En las punas la precipitación se encuentra en forma de nieve, granizo o lluvia. Durante noviembre a marzo/abril es la época húmeda y de mayo a octubre época seca, la precipitación anual es de 600 a 800 mm en la zona norte (Lorini, 1991) y de 80 a 100 mm en el sur (Navarro, 1992).

Para Hofstede, et. al. (2014) no es factible saber en realidad el volumen de entrada de agua para el sistema hidrológico, debido a la recurrencia e intensidad de la lluvia, los fuertes vientos, y la topografía irregular, razón por la que los datos se basan en estimaciones que conducen a errores. A manera de ejemplo en la ciudad de Cuenca

existen dos estaciones distanciadas por tan solo 26 km y los datos obtenidos varían entre 806 y 1488 mm anuales (De Bièvre et al, 2011). Además, se estima que al menos del 5 al 20 % de la precipitación vendría por la neblina y su encuentro con la vegetación (Ataroff & Rada, 2000).

3.4. Importancia ecológica de los páramos y punas

Según la visión de la Convención de Diversidad Biológica, los páramos y punas son ecosistemas de mucha importancia para la sociedad, no solo por su relativa y abundante biodiversidad sino también como fuente de recursos de importancia económica en especial porque constituyen fuente de abastecimiento de agua para centros urbanos (Crespo, 2012), adicionalmente el páramo es el ecosistema de montaña alta más diverso del mundo (Smith & Cleef, 1988).

Más o menos el 60 % de todas las especies de plantas vasculares son endémicas, es decir, no se hallan en otros ecosistemas (Luteyn, 1992). El endemismo es el resultado de la adaptación a las condiciones climáticas extremas, lo que a su vez es un problema debido a que, ligeras perturbaciones pueden generar la pérdida de especies (Verweij, 1995).

4. RESULTADOS

4.1. Valores de índice de radiación UV característicos que presentan las zonas altoandinas.

La radiación solar presenta tres zonas de radiación: radiación visible, infrarroja y UV. En relación con radiación UV la longitud de onda varia de 100 – 400 nm, que se divide en tres bandas de longitud de onda: UV-A de 315 a 400 nm, UV-B de 280 a 315 nm y UV-C de 100 a 280 nm (Working Group IARC, 2012). El 5% de la radiación solar corresponde a la radiación UVB, y puede deteriorar el ADN de los

microorganismos, bacterias, cianobacterias y fitoplancton y estimular la degradación fotoquímica de la materia orgánica disuelta (Tedetti & Sempéré, 2006). La radiación UVC es retenida por la capa de ozono estratosférico y no llega a la Tierra por ser la más perjudicial y por último la UVA es la menos nociva (de Mora, Demers, & Vernet, 2000).

El índice de radiación UV es un indicador que relaciona la intensidad de la radiación UV que cae sobre la tierra con los daños que puede ocasionar en la piel. Tiene una escala de 1 a 11+ (Tabla 1), sin embargo, en varias zonas de Sudamérica (trópicos, montañas, páramos) se han registrado valores de UVI que sobrepasan valores de 20 (IDEAM, s.f). Este índice es 40 veces la irradiación solar ponderada por el espectro de acción del eritema (Wm^{-2}). El espectro de acción del eritema comprende tres rangos: $W(\lambda)=1$ para $250\text{ nm} < \lambda < 289\text{ nm}$, $W(\lambda)=10^{0.094(298-\lambda)}$ para $298\text{ nm} < \lambda < 328\text{ nm}$, y $W(\lambda)=10^{0.015(139-\lambda)}$ para $328\text{ nm} < \lambda < 400\text{ nm}$ (McKinlay & Diffey, 1987; Diffey, 1998).

Los Andes Tropicales caracterizados por su alta elevación y la delgada capa de ozono presentan radiación solar intensa, datos recopilados en altos Andes entre el 25 de noviembre de 2003 y 25 de enero de 2004 alcanzaron un UVI de 20 – 29 en ocho días (Jacovides et al., 2009), en los Andes bolivianos el índice UVI llegó a 43.3 el 29 de diciembre de 2003, y en enero los días 10, 15 y 17 se registró 31.7, 29.8, y 32.6 respectivamente (Cabrol et al., 2014). En la Antártida el UVI registrado máximo en diciembre de 2015 fue de 12.3, en Bélgica en la montaña más alta se registró un UVI de entre 8-9, siendo el más alto 9.8 (Schmalwieser et al., 2017). Además en los páramo y punas se ha identificado un aumento de hasta 10 veces en radiación de 280 a 400 nm (UVA y UVB) desde los 70 ° latitud norte las cuales predominan en estas zonas (Cadwell & Robberecht, 1980).

Tabla 1
Índices de radiación UV

Categoría de exposición	Rango UVI
Bajo	<2
Moderado	3 a 5
Alto	6 a 7
Muy alto	8 a 10
Extremo	11 +

Fuente: índice UV solar, Guía práctica. OMS, OMM, PNUMA y el ICNIRP

4.2. Influencia de la radiación UV en el desarrollo y metabolismo de la microbiota altoandina.

Como se ha afirmado las zonas altoandinas presentan altos valores de índice de radiación UV que afectan a los organismos que los habitan a nivel comunitario como celular, perturba la diversidad microbiana causando daños a biomoléculas como los lípidos, ADN y las proteínas (Matallana-Surget, Meador, Joux, & Douki, 2008; Matallana-Surget & Wattiez, 2013). Los organismos vivos a lo largo del proceso evolutivo han desarrollado mecanismos de adaptación que les permite protegerse de los efectos negativos de la radiación UV, entre estos mecanismos podemos mencionar a la: síntesis de antioxidantes, mecanismos de reparación del ADN, resíntesis de proteínas, muerte celular programada (PCD), y síntesis de pigmentos de absorción de rayos UV (L. Z. Chen et al., 2009; Lud, Buma, Van De Poll, Moerdijk, & Huiskes, 2001; Rajesh Prasad Rastogi et al., 2014)

La radiación UVB influye además en plantas, algas, líquenes, hongos y levaduras. Las plantas que se encuentran en zonas altoandinas presentan modificaciones anatómicas, que les permite soportar la alta radiación como: tallos y ramas más pequeñas, es decir plantas más compactas (Blumthaler & Ambach, 1990; Searles,

Caldwell, & Winter, 1995; Yuan, Ming, & Xunling, 1998). La radiación UVB afecta en la oxidación de fitohormonas inductoras del tamaño de las células, así como el ácido indolacético (IAA) el cual es fácilmente degradado por rayos UVB, que provoca la reducción del tallo (Mark & Tevini, 1996; Yuan et al., 1998).

En las algas la radiación perjudica principalmente el fotosistema II y la actividad fotosintética (G. Wang et al., 2007) el cambio de concentración de pigmento en las células causa la pérdida de esta capacidad (Kulandaivelu, et al., 1993). Los organismos cuentan con varias defensas que absorben los rayos UV y las protegen, como: las biomoléculas, ácidos nucleicos, proteínas, lípidos y carbohidratos, los cuales representan fuente esencial para actividades biológicas y fisiológicas por lo tanto el incremento de los niveles de radiación causa daño y afecta estos procesos (Post & Larkum, 1993).

Las proteínas responden a la radiación UV de tres maneras: se eliminan, no sufren daños o se modifican. En el primer caso, las proteínas de 14.5 – 45 kDa en *Nostoc calcicola* (Kumar et al, 1996), y *Nostoc carmium* y *Anabaena sp.* son eliminadas, las proteínas de 55 – 66 kDa no sufren daños (Sinha, Lebert, Kumar, Hader, 1995; Wu, Gao, Villafañe, Watanabe, & Helbling, 2005). En el tercer caso se modifican las proteínas, tal como se observa en *N. comuna*, donde se registra el cambio de 493 de un total de 1350 unidades (Ehling-Schulz, Schulz, Wait, Görg, & Scherer, 2002).

De igual forma la radiación UVB genera cambios en las proteínas citoplasmáticas de *Synechocystis sp.*, causando una respuesta proteómica en 112 puntos de la proteína por el método de electroforesis. Las proteínas mencionadas participan en la síntesis de aminoácidos, que participan en la fotosíntesis, respiración y defensa celular (Gao, Xiong, Li, Gao, Zhang, Li, & Wu, 2009).

Las moléculas del ADN absorben la radiación UVB y esto provoca el rompimiento de la cadena que a su vez conduce a lesiones mutagénicas y citotóxicas (Rajesh P.

Rastogi & Sinha, 2011; Banerjee & Hader, 1996). Otro efecto de la absorción de radiación UVB, es la formación de dímeros de timina en varias cianobacterias como *Anabaena sp*, *Nostoc sp* y *Scytonema sp* (Ravanat, Douki, & Cadet, 2001; Sinha, Dautz, & Häder, 2001), su número incrementa en función al tiempo de exposición a la radiación (Gao, Li, Watanabe, & Walter Helbling, 2008). De igual forma, se ha reportado daños en el ADN en *Anabaena variabilis* (Rajesh P. Rastogi, Singh, Häder, & Sinha, 2011) y degradación en el ADN ocasionado por los rayos UV en *Synechocystis PCC 6308* (O'Brien & Houghton, 1982). Kumar et al (2004) observó que al exponer a *Anabaena* cepa BT2 a radiación provocó daño en el ADN por un efecto hipocrómico sobre el ADN genómico en la reacción de la polimerasa (PCR). La metilación de la cadena de ADN es otro proceso que constituye protección contra la acción de agentes tóxicos y radiación UV en los microorganismos (Giannuzzi, 2014)

En *Nostoc muscorum*, *Plectonema boryanum* y *Alphanothece sp* se observó que al estar expuestos a alta radiación UV aumento del contenido de malondialdehído (MDA) que indica la peroxidación de lípidos, lo cual es el resultado de la oxidación de los ácidos grasos polisaturados (PUFA) en la membrana celular (Chris, Zeeshan, Abraham, & Prasad, 2006).

Los microorganismos fotosintéticos, cuyo crecimiento y desarrollo depende de la producción de energía mediante la fotosíntesis, con ayuda de la clorofila, carotenoides y otros pigmentos que no solo sirven para producir energía sino también para foto protección, sobreviven a las condiciones ambientales extremas del páramo (Jeffre et al., 1997; Leavitt & Hodgson, 2001). La cianobacterias por ejemplo, producen pigmentos clorofila a, carotenoides y ficobiliproteínas como ficoeritrina (PE; 540 – 570 nm), ficoeritrocianina (560 – 600 nm), ficocianina (PC; 610 – 620 nm) y alophycocyan (APC; 650 – 655 nm) (Rajesh Prasad Rastogi et al., 2014). Al estar expuestos a radiación UVB estos pigmentos pierden color, se reduce en contenido de ficobiliproteína y descomposición de los complejos de ficobilisomas

en algunas cianobacterias. Los efectos de la radiación UVB en *Synechocystis* 6803 resultaron en la destrucción total de β -PC y algunos daños en las otras biliproteínas, que afectó al contenido de carotenoides y clorofila (Rinalducci, Hideg, Vass, & Zolla, 2006; Banerjee & Hader, 1996).

Los efectos de la radiación UV en la fotosíntesis de las cianobacterias resulta en la disminución de la clorofila, fluorescencia, absorción de CO₂, actividad de ribulosa 1,5- bisfosfato carboxilasa/oxigenasa (RuBisCo) y producción de O₂ (Rajesh Prasad Rastogi et al., 2014). En *Microcystis* sp. la exposición a UVB reduce la eficiencia cuántica máxima del fotosistema y de la fluorescencia variable a fluorescencia máxima (Zhang, Jiang, & Qiu, 2013). Cockell y Rothschild (1999) encontraron que los efectos de los rayos UV provoca la reducción de la disponibilidad de trifosfato de adenosina (ATP) y nicotinamida adenina dinucleótido fosfato (NADPH₂), que afecta sensiblemente a las reacciones respiratorias y procesos de síntesis biológica como la síntesis de ácidos grasos.

4.3. Mecanismos de respuesta de los microorganismos a la radiación UV.

Desde la antigüedad se sabe que los microorganismos se unen a superficies húmedas y forman una película viscosa llamada biopelícula, mediante una matriz exopolimérica (Costerton, J., Stewart, P., & Greenberg, E. 1999. Hall, L., Costerton, J., & Stoodley, P. 2004). Se han hallado biopelículas fosilizadas de hace 3.2 – 3.4 mil millones de años (Westall, F., de Wit, M., & Dann, J., et al. 2001), que muestra la posible capacidad de la biopelícula de los procariontes, para brindarles protección bajo altas temperaturas, pH extremos y radiación UV (Hall, L., et al. 2004).

Los microorganismos influenciados por las distintas longitudes de onda de radiación UV responden mediante mecanismos de adaptación tales como la producción de pigmentos endógenos, carotenoides y melaninas, que los protegen de los daños

oxidativos causados por la radiación UVC característico de las altas altitudes y zonas montañosas, y la gama completa de UVB (Shivaprasad, S & Page, W., 1989).

Las respuestas o daños que sufren los microorganismos dependen del nivel de radiación y el tiempo de exposición al que son sometidos. Santos (2012) señala que en cuanto a la dosis letal 50 (DL_{50}) en UVA entre $51.9 - 3.7 \text{ kJ/m}^2$ en *Staphylococcus sp* a $297.5 - 16.3 \text{ kJ/m}^2$ en *Micrococcus sp*. Respecto a UVB la DL oscilo entre $29.6 - 1.5 \text{ kJ m}^{-2}$ en *Psychrobacter sp*. y $50.1 - 3.8 \text{ kJ/m}^2$ en *Micrococcus sp*, y en valores de UVC la dosis estuvo entre $13.7 - 0.3 \text{ J/m}^2$ en *Acinetobacter sp*. y $45 - 2.4 \text{ J/m}^2$ en *Micrococcus sp*.

La cepa *Acinetobacter sp*. muestra desarrollo normal dentro de una dosis de UVB de 42 kJ/m^2 , algunas cepas como *A. johnsoni* DSM 6963, *A. baumannii* DSM 30007 y *A. Imoffi* DSM 2463 si se ven afectadas y muestran inhibición en el desarrollo (Portero et al., 2019). La actinobacteria *Nesterenkonia sp* soporta alta irradiación UVB (68 kJ/m^2), mostrando el 70% de supervivencia después de recibir la radiación, a diferencia de *N. halotolerans* DMS 15474 que solo mostro el 20% de supervivencia (Portero et al., 2019).

Microorganismos como las cianobacterias han evolucionado y creado mecanismos de defensa que les permite el uso de la energía de la luz captada y al mismo tiempo eludir los posibles daños oxidativos de las ROS. El mecanismo de respuesta es el desarrollo de sistemas antioxidantes complejos que tiene su origen en enzimas de bajo peso molecular y su adaptación a los rayos UV (Ehling-Schulz et al., 2002). En los microorganismos fotosintéticos, el superóxido dismutasa (SOD), la catalasa (CAT), el glutatión peroxidasa (GPX) y las enzimas del ciclo de ascorbato peroxidasa (APX) son los antioxidantes enzimáticos principales. El SOD está presente en cuatro metaloformas (FeSOD, MnSOD, Cu/ZnSOD y NiSOD) estas brindan protección a las proteínas para contrarrestar el estrés oxidativo y

desintoxicar los radicales superóxidos de las células (Wolfe-Simon, Grzebyk, Schofield, & Falkowski, 2005).

La producción de polisacáridos (EPS) es otro mecanismo de defensa contra la radiación UV (Nicolaus et al., 1999). Los EPS generan una matriz para la micosporina (MAA) y scytonemina (SCY) (Ehling-Schulz, Bilger, & Scherer, 1997). La radiación UV en *Microcoleus vaginatus* (cianobacteria del desierto), genera la producción de EPS que la protegen contra las lesiones del ADN y la peroxidación de lípidos eliminando el ROS generados por UVB (L. Z. Chen et al., 2009). Los MAA y SCY presentan en bacterias heterotróficas, líquenes, cianobacterias, hongos-, micro y macroalgas y animales, son elementos fotoprotectores es decir, son una defensa ante la radiación UV (Rajesh Prasad Rastogi et al., 2014; García & Castenholz, 1991).

4.4. Respuesta en la producción de pigmentos de los microorganismos altoandinos ante la exposición a radiación UV.

En las zonas altoandinas se han identificado en varios estudios un sin número de géneros y especies microbianas productoras de pigmentos en respuesta a la acción de la radiación UV intensa típica de estas zonas. Entre los organismos identificados tenemos a: bacterias, cianobacterias, mohos, levaduras y hongos. A manera de ejemplo mencionamos a los géneros *Monascus*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Micrococcus*, *Bacillus*, *Rhodotorula*, *Phaffia* (Mendez, A., Montanez, C., Martinez, G., & Aguilar, N., 2011), especies como: *Monascus puroureus* y *Rhodosporidium* (Frengova & Beshkoca, 2009).

En cuanto a cepas bacterianas se encuentran *Serratia marcescens*, *Pseudomonas magnesorubra*, *Vibrio psychroerythrous*, *S. rubidaea*, *Vibrio gazogenes*, entre otras, las cuales han sido testeadas y ha evidenciado su capacidad para generar pigmentos. Las levaduras resultan ser una gran fuente de pigmentos, por su

naturaleza unicelular y rápido crecimiento (Malison, C & Suntornsuk, W., 2008), entre algunas cepas potenciales productoras de pigmentos se conoce *Rhodotorula glutinis*, *Xanthophyllomyces dendrorhous*, *Yarrowia lipolytica*, *Cryptococcus sp.* y *Phaffia rhodozyma* (Dufosse, L., 2006). La cepa *Monascus purpureus* de moho es usada para la producción de pigmento, y suelen ser de color amarillo, naranja y rojo (Pattanagul, P., Pinthong, R., Phianmongkhol, A & Leksawasdi, N., 2007).

En la tabla 2 se presenta un listado detallado de microorganismos altoandinos que inducidos por radiación UV producen pigmentos.

Tabla 2
Longitud de onda óptima en que los microorganismos altoandinos producen pigmentos.

Microorganismo	Pigmento	λ (nm)	Fuente
Bacterias			
<i>Actinomicetos</i>	Melanina	200–260 nm	(Bell & Wheeler, 1986)
<i>Arthrobacter arilaitensis</i>	Carotenoides	350 nm	(Galaup et al., 2007, p. 375)
<i>Arthrobacter flavus</i>	Carotenoides	335 nm	(Reddy, Aggarwal, Matsumoto, & Shivaji, 2000)
<i>Arthrobacter glacialis</i>	Carotenoides	350 nm	(Reddy et al., 2000)
<i>Arthrobacter polychromogenes</i>	Riboflavina	400 nm	(Galaup et al., 2015)
<i>Bacillus subtilis</i>	Riboflavina	315–400 nm	(Moeller, Horneck, Facius, & Stackebrandt, 2005)

<i>Bacillus thuringiensis</i>	Melanina	254–366 nm	(Saxena et al., 2002)
<i>Brevibacterium</i>	Cantaxantina (carotenoides)	320–380 nm	(Galaup et al., 2015)
<i>Chromobacter violaceum</i>	Violaceína	253 nm	(Abboud & Arment, 2013)
<i>Dietzia maris</i>	Cantaxantina (carotenoides)	350 nm	(Venugopalan et al., 2013)
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	Piocianina	300 nm	(Orlandi, Bolognese, Chiodaroli, Tolker-Nielsen, & Barbieri, 2015)
<i>Streptomyces</i>	Prodigiosina	254 nm	(Stankovic et al., 2012)
<i>Vibrio</i>	Prodigiosina	300 nm	(Borić, Danevčič, & Stopar, 2011)
Hongos			
<i>Arthrobotrys ferox</i>	Carotenoides Micosporinas	280 nm	(Arcangeli & Cannistraro, 2000; Wagner et al., 2019)
<i>Ashbya gossypii</i>	Riboflavina	270 nm	(Stahmann et al., 2001)
<i>Aspergillus chevalieri</i>	Carotenoides	400 nm	(Palacio-Barrera et al., 2019)
<i>Blakeslea trispora</i>	β -caroteno (carotenoides)	280 nm	(Dharmaraj, Ashokkumar, & Dhevendaran, 2009)
<i>Fusarium</i>	Naftoquinona	290–330 nm	(Asthana & Tuveson, 1992)

<i>Monascus</i>	Monascina Rubropunctatina Monascorubrina rojo	238–300 nm	(Wong & Bau, 1977; Wongjewboot & Kongruang, 2011)
<i>Thelebolus microspores</i>	β - caroteno (carotenoides)	280–315 nm	(Wagner et al., 2019)
<i>Ustilago violacea</i>	Carotenoides	280 nm	(Will, Sawtelle, Iverson, & Jorve, 1988)
<i>Xanthophyllomyces dendrorhous</i>	Astaxantina (carotenoides)	254 nm	(Stachowiak, 2013)
Levaduras			
<i>Cryptococcus</i>	Melanina	254 nm	(Y. Wang & Casadelvall, 1994)
<i>Cryptococcus albidus</i>	β - caroteno (carotenoides)	345 nm	(Dimitrova, Pavlova, Lukanov, & Zagorchev, 2010; Wagner et al., 2019)
<i>Cryptococcus gastricus</i>	Carotenoides	254 nm	(Villarreal et al., 2016; Wagner et al., 2019)
<i>Cryptococcus neoformans</i>	Melanina	254 nm	(Y. Wang & Casadelvall, 1994)
<i>Cystofilobasidium capitatum</i>	β - caroteno (carotenoides)	280–315 nm	(Moliné, Libkind, del Carmen Diéguez, & van Broock, 2009; Wagner et al., 2019)

<i>Dioszegia</i>	Carotenoides	254 nm	(Villarreal et al., 2016; Wagner et al., 2019)
<i>Phaffia rhodozyma</i>	Astaxantina (carotenoide)	220–280 nm	(Gil-Hwan, Schuman, & Johnson, 1989)
<i>Rhodotorula laryngis</i>	Carotenoides	254 nm	(Villarreal et al., 2016; Wagner et al., 2019)
<i>Rhodotorula mucilaginosa</i>	Carotenoides	254 nm	
<i>Saccharomyces</i>	Melanina	254 nm	(Roush, Suarez, Friedberg, Radman, & Siede, 1998)
<i>Sporobolomyces salmonicolor</i>	β - caroteno (carotenoides)	345 nm	(Dimitrova et al., 2013; Wagner et al., 2019)
<i>Yarrowia lipolytica</i>	Melanina	280 nm	(Apte et al., 2013; Ben Tahar, Kus-Liśkiewicz, Lara, Javaux, & Fickers, 2020)
<i>Exophiala xenobiotica</i>	Melanina	254–280 nm	(Vasileva-Tonkova et al., 2014; Wagner et al., 2019)
Cianobacterias			
<i>Anabaena doliolum</i>	Micosporina	334 nm	(Browne, Donovan, Murray, & Saha, 2014)
<i>Anabaena variabilis</i>	Clorofila Micosporina	320–334 nm	

<i>Arthrospira platensis</i>	Clorofila Carotenoides	334 nm 295 nm	(Ma & Gao, 2010; Wu et al., 2005, p. 209)
<i>Calothrix crustacea</i>	Carotenoides	312–336 nm	(Browne et al., 2014)
<i>Chlorogloea microcystoides</i>	Clorofila Micosporina	320–326 nm	
<i>Chroococcidiopsis</i>	Scytonenmina	320–400 nm	(Dillon, Tatsumi, Tandingan, & Castenholz, 2002)
<i>Euhalothece</i>	Micosporina	331–362 nm	(Browne et al., 2014)
<i>Leptolyngbya cf. fragilis</i>	Scytonenmina Carotenoides Clorofila	384 nm 400 nm	(Kokabi, Yousefzadi, Soltani, & Arman, 2019)
<i>Lyngbya majuscula</i>	Clorofila	334 nm	(Browne et al., 2014)
<i>Nostoc comuna</i>	Carotenoides	310–334 nm	(Browne et al., 2014; Scherer, Chen, & Böger, 1988)
<i>Synechocystis</i>	Micosporina	309–356 nm	(Browne et al., 2014)
<i>Trinchodesmium</i>	Clorofila	332–360 nm	

Existen algunas características que deben considerarse en los microorganismos productores de pigmentos: no deben ser patógenos, no tóxicos, deben utilizar una amplia gama de fuentes de carbono, nitrógeno, deben ser tolerantes a alta concentración de sal, temperatura, pH y de fácil separación (Babitha, S., 2009).

4.5. Pigmentos microbianos inducidos por radiación UV.

La producción de pigmentos en las bacterias es una característica que ha llamado la atención, por lo que se ha dado gran importancia a determinar su naturaleza

química y sus funciones dentro del metabolismo de las células bacterianas (Sobin & Stahly, 1941). Tienen varias aplicaciones como, la protección contra la foto-oxidación (carotenoides), tolerancia al estrés ambiental (melaninas), actividad antioxidante y tolerancia a radiación UV (Dimitrova et al., 2013; Selbmann, Isola, Zucconi, & Onofri, 2011; Villarreal et al., 2016).

Los pigmentos en los microorganismos actúan como protectores solares extracelulares, otros disipan el exceso de energía de los rayos UVB los responsables de causar oxígeno tóxico o retienen los rayos UVB antes de causar daños a moléculas importantes (Wagner et al., 2019; Wynn-Williams, Newton, & Edwards, 2001).

4.5.1. Carotenoides

Entre los pigmentos UV protectores se hallan a los carotenoides que se caracterizan por disponer de dobles enlaces conjugados que absorben la luz visible de 400 – 500 nm del espectro electromagnético (Cogdell, 1978), por ello los carotenoides presentan colores amarillo, naranja y rojo (Sobin & Stahly, 1941). Los carotenoides son capaces de acumular energía solar razón por la que se hallan en plantas y algas (Cogdell, 1978; Will & Scovel, 1989). Los carotenoides proveen protección ante la radiación UV (Caramujo, de Carvalho, Silva et al, 2012), especies reactivas de oxígeno (ROS) (Asker, D., Beppu, T & Ueda, K., 2007) radicales libres, salinidad (Antón, J., Rosselló, R., Rodríguez, F et al., 2000), pH y temperatura (de Carvalho, C., Caramujo, M., 2017). En la tabla 3 se presentan los tipos de carotenoides más comunes.

Tabla 3
Tipos de carotenoides.

Nombre	Descripción	Fuente
--------	-------------	--------

Astaxantina	En microalgas, lavaduras, crustáceos esta se encuentra ligada a una proteína por enlaces no covalentes.	(Gracia & García, 2001)
Alfacaroteno	Este produce la mitad de vitamina A que produce el betacaroteno. Se ha encontrado beneficios potenciales de longevidad.	(Szalay, 2015)
Betacaroteno	Carotenoide con actividad de provitamina A. Fue el primero y más estudiado de los carotenoides.	(Takaichi, 2011; Szalay, 2015)
Cantaxantina	Se encontró por primera vez en el hongo <i>Cantharellus cinnabarinus</i> .	(Calvo, s.f; Takaichi, 2011)
Licopeno	El licopeno es el precursor biosintético del Betacaroteno y actúa como antioxidante.	(Calvo, s.f; Szalay, 2015)
Luteína	Cuenta con dos grupos hidroxilo, en alimentos su forma es no esterificada.	(Calvo, s.f; Takaichi, 2011)
Zeaxantina	Se encuentra en vegetales con otros carotenoides y además se encuentra en muchas bacterias.	(Calvo, s.f; Takaichi, 2011)

4.5.2. Melanina

La melanina es de color marrón oscuro formada por la polimerización oxidativa del fenol y compuestos indólicos que se encuentran en animales, plantas y microorganismos (Manivasagan, Venkatesan, Sivakumar, & Kim, 2013). Estos pigmentos no son esenciales para el desarrollo de los organismos, pero mejoran su supervivencia y competitividad. Además, las melaninas actúan como escudo contra

el estrés ambiental como los rayos UV (Butler & Day, 1998; Vinarov et al, 2002). Otras de sus funciones son la termorregulación, sumidero de radicales libres, quelantes de cationes y antibióticos (Manivasagan et al., 2013).

En la tabla 4 se describen los tipos de melaninas:

Tabla 4
Tipos de melanina.

Nombre	Descripción	Fuente
Eumelanina	Melanina que se halla en mamíferos, es de color oscuro, formadas por oligómeros básicos unidos entre sí.	(Manivasagan et al., 2013; Nicolaus, 1968)
Feomelanina	Se halla en mamíferos, es de color amarilla rojiza, al estar expuesta a rayos UV puede volverse cancerígena.	(Manivasagan et al., 2013; Prota, 1992)
L-tirosina	Es un aminoácido aromático, precursor de 3,4-dihidroxi-L-fenilalanina que actualmente es el medicamento más usado para el tratamiento de Parkinson. Posee propiedades fisicoquímicas que les permite absorber rayos UV.	(Bell & Wheeler, 1986; Manivasagan et al., 2013)
L-3,4-dihidroxi-fenilalanina (L-DOPA)	Usado para tratar la enfermedad de Parkinson, es generado a partir de tirosina fenolylasa (TPL). El L-DOPA se	(Koyanagi et al., 2005; Manivasagan et al., 2013; Nagatsua & Sawadab, 2009)

	sintetiza con piruvato, amoniaco y catecol.	
Tirosinasas	Son enzimas bifuncionales que contienen cobre, catalizan dos reacciones en presencia de oxígeno; ortohidroxilación de monofenoles y oxidación de difenoles. esenciales para la formación de melanina.	(Land, Ramsden, & Riley, 2003; Manivasagan et al., 2013; Mayer & Harel, 1979; Nosanchuk & Casadevall, 2003)

4.5.3. Clorofila

Estos pigmentos se caracterizan por su color verde que dan a los organismos que los producen, aunque entre sus variaciones se puede ver pigmentación verde- azul o verde-amarillo, son insolubles en agua (Cañizares, Ríos, Olvera, Ponce & Márquez, 1198). En la tabla 4 se presentan los cinco tipos de clorofila existentes:

Tabla 4
Tipos de clorofila.

Nombre	Descripción	Fuente
Clorofila a	La clorofila a se encuentra en organismos fotosintéticos como algas y cianobacterias	(Cañizares, Ríos, Olvera, Ponce & Márquez, 1198)
Clorofila b	Este tipo de clorofila se halla en plantas y algas verdes	(Cañizares et al., 1198)
Clorofila c	Se encuentra en algas dinoflageladas, presentando color rojizo	(Cañizares et al., 1198)
Clorofila d	Este tipo de clorofila se ha observado de forma aislada en <i>Acaryochloris marina</i> (cianobacteria)	(Cañizares et al., 1198)

Clorofila f	Un nuevo tipo de clorofila descubierto el 2010 en una cianobacteria de Australia	(Chen et al., 2010)
--------------------	--	---------------------

4.6. Relación entre UV y producción de pigmentos fotoprotectores

Con los datos analizados de las fuentes bibliográficas se han elaborado tablas que relacionan el tipo de radiación UV con el pigmento fotoprotector y el tipo de microorganismo que lo produce. Existen microorganismos que a diferente longitud de onda producen diferentes tipos de pigmentos, por lo cual se puede afirmar que los pigmentos no se producen específicamente a una longitud de onda, sino que dependen de los microorganismos.

La melanina, como se muestra en la tabla 5, se identificó en bacterias bajo radiación UVA (366 nm) y UVC (200-260 nm), y en levaduras bajo radiación UVB (280 nm) y UVC (254 nm), esto demuestra que la producción de melanina ocurre a diferente longitud de onda en distintos microorganismos, es decir, este pigmento no depende de la longitud de onda sino del mecanismo de respuesta de cada microorganismo irradiado. Por ejemplo, si se irradia a una cianobacteria con estas longitudes de onda no producirá melanina, debido a que estos microorganismos no tienen la capacidad para producir este pigmento a ninguna longitud de onda.

Tabla 5
Microorganismos y tipo de UV que producen melanina.

Tipo microorganismo	Tipo de UV	Microorganismo
Bacterias	UVA	<i>Actinomicetos</i>
	UVC	<i>Bacillus thuringiensis</i>
Levaduras	UVB	<i>Cryptococcus sp.</i>
	UVC	<i>Cryptococcus neoformans</i>

<i>Saccharomyces</i>
<i>Yarrowia lipolytica</i>
<i>Exophiala xenobiotica</i>

Los carotenoides son los pigmentos más variados y comunes en los microorganismos, en la tabla 6 se muestra que en bacterias se producen bajo UVA (335, 350 nm), en hongos bajo las tres bandas de UV (UVA: 315, 400 nm; UVB: 280 nm; UVC: 238, 254, 270 nm), en levaduras dentro de UVA (315, 345 nm) y UVC (220, 254 nm) y en cianobacterias dentro de UVB (295, 310, 312 nm) y UVA (336, 334, 400 nm). Como se mencionó antes, los carotenoides son pigmentos muy comunes, se encuentran en muchos microorganismos. La presencia de carotenoides en hongos y levaduras, puede ser un indicador de que en la zona de estudio predomina la gama de radiación UVB y UVC, las cuales son más dañinas.

Tabla 6
Microorganismos y tipo de UV que producen carotenoides.

Tipo microorganismo	Tipo de UV	Microorganismo
Bacterias	UVA	<i>Arthrobacter arilaitensis</i>
		<i>Arthrobacter flavus</i>
		<i>Arthrobacter glacialis</i>
		<i>Brevibacterium sp</i>
		<i>Dietzia maris</i>
Hongos	UVA	<i>Arthrobotrys ferox</i>
	UVB	<i>Aspergillus chevalieri</i>
	UVC	<i>Blakeslea trispora</i>
		<i>Thelebolus microspores</i>
		<i>Ustilago violacea</i>
Levaduras	UVA	<i>Cryptococcus albidus</i>

	UVC	<i>Cryptococcus gastricus</i>
		<i>Cystofilobasidium capitatum</i>
		<i>Dioszegia sp.</i>
		<i>Phaffia rhodozyma</i>
		<i>Rhodotorula laryngis</i>
		<i>Rhodotorula mucilaginosa</i>
		<i>Sporobolomyces salmonicolor</i>
Cianobacterias	UVA	<i>Arthrospira platensis</i>
	UVB	<i>Calothrix crustacea</i>
		<i>Leptolyngbya cf. fragilis</i>
		<i>Nostoc comuna</i>

La tabla 7 detalla que la producción de clorofila se presentó únicamente en cianobacterias bajo radiación UVA (320, 326, 332, 334, 360, 384, 400 nm), la presencia de clorofila a en las cianobacterias puede ser empleada en calidad de bioindicador de nivel de radiación UV.

Tabla 7
Microorganismos y tipo de UV que producen clorofila.

Tipo microorganismo	Tipo de UV	Microorganismo
Cianobacterias	UVA	<i>Arthrospira platensis</i>
		<i>Anabaena variabilis</i>
		<i>Leptolyngbya cf. fragilis</i>
		<i>Lyngbya majuscula</i>
		<i>Trinchodesmium sp.</i>

5. DISCUSIÓN

La intensidad de radiación solar ha incrementado con la formación del agujero en la capa de ozono (Singh, Dubey, & Singh, 2011), sus efectos en organismos como plantas y animales son tardíos, debido a su complejidad (Davis & Lowell, 2004). Los microorganismos en cambio generan una respuesta breve a los cambios ambientales por mínimos que sean, su ciclo de vida es más rápido y se puede contabilizar esos efectos (Schimel, Balser, & Wallenstein, 2007) es por ello que se ha propuesto evaluar la posibilidad de su uso como bioindicadores de radiación UV.

La zona de estudio, se caracteriza por el predominio de la frecuencia de UVB, UVA, en consecuencia, basados en la información bibliográfica analizada, se puede afirmar que los microorganismos de estas zonas sufren daños en la anatomía, fisiología y capacidad reproductiva por la incidencia de la radiación solar (Albarracín et al., 2016). Las especies altoandinas se caracterizan por su capacidad de respuesta ante la intensidad de la radiación, es decir la producción de pigmentos fotoprotectores. Varios de los estudios revisados confirman y señalan que los microorganismos se han adaptado y evolucionado para sobrevivir a condiciones extremas (Albarracín et al., 2016; M. M. Caldwell, Bornman, Ballaré, Flint, & Kulandaivelu, 2007; Gao et al., 2008; Moeller et al., 2005; Rajesh P. Rastogi et al., 2011; Saxena et al., 2002; G. Wang et al., 2007), esta particularidad podría ser empleada como indicador de rangos de radiación UV, predominante en una zona específica de estudio y en consecuencia establecer mapas de riesgo frente a la radiación basada en la microbiota. Sin embargo, dado que este estudio es una revisión bibliográfica es de suma importancia realizar análisis de la ecología, efectos y respuestas de las comunidades microbianas de páramo que permitan definir si pudieran o no ser buenos indicadores de radiación UV.

Los resultados obtenidos en esta revisión permiten entablar una relación entre la radiación UV y la producción de pigmentos protectores, sin embargo si bien, la

producción de pigmentos es una respuesta ante la radiación UV, existen más factores ambientales que provocan el aumento de producción y concentración de los mismos, por lo cual hace falta realizar más investigaciones y estudios que demuestren la importancia e influencia de estos factores en el ambiente sobre los microorganismos y esta respuesta.

6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

6.1. Conclusiones

El análisis de los más de 110 artículos científicos permite concluir que los microorganismos altoandinos en virtud de los cambios que experimentan en su metabolismo en respuesta al estrés ambiental tiene gran potencial para ser empleados en calidad de bioindicadores de rangos de radiación UV en determinadas zonas de estudio.

La revisión de los artículos de Albarracín (2016), Arroyo (2013), Bjork (2008), Bryant (2009), Ciccazo (2014), Costello (2006), Donhauser (2018), Flores (2009), Lazzaro (2012,2015), Margesin (2009), entre otros, permitió definir la gama de microorganismos altoandinos productores de pigmentos como bacterias, cianobacterias, hongos y levaduras, algunos ejemplos de especies son: *Streptomyces aureofaciens*, *Cryptococcus albidus*, *Cryptococcus gastricus*, *Bacillus thuringiensis*, *Aspergillus chevalieri*, *Nostoc comuna*, *Exophiala xenobiotica*, etc (tabla 2).

En las zonas de montaña y altoandinas el nivel de radiación predominante esta entre 280 a 400 nm, además, los índices característicos de estos sitios dependiendo la época del año y las condiciones ambientales varían entre 20 hasta 30 y el máximo registrado de 43.3 según señala Jacovides (2009), Cabrol (2014) y Schmalwieser (2017).

Finalmente, al considerar la información revisada se establece relación entre la radiación UV con la diversidad microbiana, encontrando que existe abundancia de especies bajo UVA como bacterias (*Arthrobacter arilaitensis*, *Brevibacterium sp*) hongos (*Aspergillus chevalieri*, *Blakeslea trispora*), levaduras (*Cryptococcus gastricus*, *Dioszegia sp*), y cianobacterias (*Arthrospira platensis*, *Chlorogloea microcystoides*), en menor cantidad bajo UVB como levaduras (*Saccharomyces*), hongos (*Arthrobotrys ferox*) y cianobacterias (*Calothrix crustacea*) y bajo UVC mucho menos por ser la más dañina este grupo es el más pequeño contando con algunas bacterias (*Bacillus thuringiensis*), hongos y levaduras.

6.2. Recomendaciones

El desarrollo experimental sobre este tema es una base fundamental para llegar a mayor comprensión y veracidad de datos, al menos teniendo en cuenta las condiciones ambientales reales de nuestra zona altoandina, por lo que se recomienda estudios donde se relacionen las variables ambientales de las zonas altoandinas con la diversidad, composición, estructura y presencia de pigmentos en microorganismos de las zonas altoandinas.

Para precisar los datos y las conclusiones del presente estudio, consideramos que es necesario, la medición real de los índices de radiación UV, en las zonas altoandinas, para lograr una mejor comprensión de los mecanismos de respuesta y la influencia de otros factores ambientales (temperatura, precipitación humedad relativa, humedad del suelo, características fisicoquímicas del suelo, etc) sobre la capacidad de respuesta microbiana a la radiación UV.

La posibilidad de usar a los microorganismos y su capacidad de producción de pigmentos como indicadores de radiación UV, se debe sustentar en la medición de campo de los cambios en la biomasa, distribución de biodiversidad, alteraciones

bioquímicas, que evidencien los altos índices de radiación UV imperantes en la zona de estudio.

REFERENCIAS

- Abboud, A. N., & Arment, A. (2013). The protective effects of the violacein pigment against UV-C irradiation in *Chromobacterium violaceum*. *Ohio Journal of Science*, 111(2–5), 28–32.
- Albarracín, V. H., Gärtner, W., & Farias, M. E. (2016). Forged under the Sun: Life and Art of Extremophiles from Andean Lakes. *Photochemistry and Photobiology*,

92(1), 14–28. <https://doi.org/10.1111/php.12555>

Apte, M., Girme, G., Nair, R., Bankar, A., Ravi Kumar, A., & Zinjarde, S. (2013). Melanin mediated synthesis of gold nanoparticles by *Yarrowia lipolytica*. *Materials Letters*, 95, 149–152. <https://doi.org/10.1016/j.matlet.2012.12.087>

Arcangeli, C., & Cannistraro, S. (2000). In situ Raman microspectroscopic identification and localization of carotenoids: Approach to monitoring of UV-B irradiation stress on Antarctic fungus. *Biopolymers - Biospectroscopy Section*, 57(3), 179–186. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0282\(2000\)57:3<179::AID-BIP6>3.0.CO;2-4](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0282(2000)57:3<179::AID-BIP6>3.0.CO;2-4)

Arroyo, M., & Cavieres, L. (2013). High-Elevation Andean Ecosystems. *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition*, 4, 96–110. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00428-7>

Arroyo, M. T., Dudley, L. S., Pliscoff, P., Cavieres, L. A., Squeo, F. A., Marticorena, C., & Rozzi, R. (2009). A possible correlation between the altitudinal and latitudinal ranges of species in the high elevation flora of the andes. *Data Mining for Global Trends in Mountain Biodiversity*, 29–38. <https://doi.org/10.1201/9781420083705>

Asthana, A., & Tuveson, R. W. (1992). Effects of UV and Phototoxins on Selected Fungal Pathogens of Citrus. *International Journal of Plant Sciences*, 153(3, Part 1), 442–452. <https://doi.org/10.1086/297050>

Bader, M. Y., Van Geloof, I., & Rietkerk, M. (2007). High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant Ecology*, 191(1), 33–45. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9212-6>

Bell, A. A., & Wheeler, M. H. (1986). Biosynthesis and Functions of Fungal Melanins. *Annual Review of Phytopathology*, 24(1), 411–451. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.24.090186.002211>

- Beltrán, K., Salgado, S., Cuesta, F., León-yáñez, S., Romoleroux, K., Ortiz, E., ... Velástegui, A. (2009). Distribución espacial, sistemas ecológicos y caracterización florística de los páramos en el Ecuador. *EcoCiencia*, 50.
- Ben Tahar, I., Kus-Liśkiewicz, M., Lara, Y., Javaux, E., & Fickers, P. (2020). Characterization of a nontoxic pyomelanin pigment produced by the yeast *Yarrowia lipolytica*. *Biotechnology Progress*, 36(2). <https://doi.org/10.1002/btpr.2912>
- Blumthaler, M., & Ambach, W. (1990). Indication of Increasing Solar Ultraviolet-B Radiation Flux in Alpine Regions. *Science*, 248, 206–208.
- Borić, M., Danevčič, T., & Stopar, D. (2011). Prodigiosin from *Vibrio* sp. DSM 14379; A New UV-Protective Pigment. *Microbial Ecology*, 62(3), 528–536. <https://doi.org/10.1007/s00248-011-9857-0>
- Browne, N., Donovan, F., Murray, P., & Saha, S. K. (2014). Cyanobacteria as bio-factories for production of UV-screening compounds. *QA Biotechnology*, 3(1), 1–7.
- Butler, M. J., & Day, A. W. (1998). Fungal melanins: A review. *Canadian Journal of Microbiology*, 44(12), 1115–1136. <https://doi.org/10.1139/w98-119>
- Buytaert, W., Célleri, R., De Bièvre, B., & Cisneros, F. (2006). Hidrología del Páramo Andino: Propiedades, Importancia y Vulnerabilidad. *Soil and Water*, 1–26.
- Buytaert, Wouter, Célleri, R., & Timbe, L. (2009). Predicting climate change impacts on water resources in the tropical Andes: Effects of GCM uncertainty. *Geophysical Research Letters*, 36(7), 1–5. <https://doi.org/10.1029/2008GL037048>
- Cabrol, N. A., Feister, U., Häder, D. P., Piazena, H., Grin, E. A., & Klein, A. (2014). Record solar UV irradiance in the tropical Andes. *Frontiers in Environmental Science*, 2(JUL), 15–20. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2014.00019>

- Caldwell, M. M., Bornman, J. F., Ballaré, C. L., Flint, S. D., & Kulandaivelu, G. (2007). Terrestrial ecosystems, increased solar ultraviolet radiation, and interactions with other climate change factors. *Photochemical and Photobiological Sciences*, 6(3), 252–266. <https://doi.org/10.1039/b700019g>
- Caldwell, M., Robberecht, R., & Billings, W. (2015). A STEEP LATITUDINAL GRADIENT OF SOLAR ULTRAVIOLET-B RADIATION IN THE ARCTIC-ALPINE LIFE ZONE', 61(3), 600–611. <https://doi.org/https://doi.org/10.2307/1937426>
- Chen, L. Z., Wang, G. H., Hong, S., Liu, A., Li, C., & Liu, Y. D. (2009). UV-B-induced oxidative damage and protective role of exopolysaccharides in desert cyanobacterium *Microcoleus vaginatus*. *Journal of Integrative Plant Biology*, 51(2), 194–200. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2008.00784.x>
- Chen, M., Schliep, M., Willows, R. D., Cai, Z. L., Neilan, B. A., & Scheer, H. (2010). A red-shifted chlorophyll. *Science*, 329(5997), 1318–1319. <https://doi.org/10.1126/science.1191127>
- Chris, A., Zeeshan, M., Abraham, G., & Prasad, S. M. (2006). Proline accumulation in *Cylindrospermum* sp. *Environmental and Experimental Botany*, 57(1–2), 154–159. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.05.008>
- Cortés-Duque, J., & Sarmiento, C. (2013). *Visión socioecosistémica de los páramos y la alta montaña colombiana: memorias del proceso de definicion de criterios para la delimitación de páramos* (23rd ed.). Bogotá.
- Davis, G. E., & Lowell, W. E. (2004). The Sun determines human longevity: Teratogenic effects of chaotic solar radiation. *Medical Hypotheses*, 63(4), 574–581. <https://doi.org/10.1016/j.mehy.2004.03.010>
- Dharmaraj, S., Ashokkumar, B., & Dhevendaran, K. (2009). Food-grade pigments from *Streptomyces* sp. isolated from the marine sponge *Callyspongia diffusa*.

Food Research International, 42(4), 487–492.
<https://doi.org/10.1016/j.foodres.2009.02.006>

- Diffey, B. L. (1998). Ultraviolet radiation and human health. *Clinics in Dermatology*, 16(1), 83–89. [https://doi.org/10.1016/S0738-081X\(97\)00172-7](https://doi.org/10.1016/S0738-081X(97)00172-7)
- Dillon, J. G., Tatsumi, C. M., Tandingan, P. G., & Castenholz, R. W. (2002). Effect of environmental factors on the synthesis of scytonemin, a UV-screening pigment, in a cyanobacterium (*Chroococciopsis* sp.). *Archives of Microbiology*, 177(4), 322–331. <https://doi.org/10.1007/s00203-001-0395-x>
- Dimitrova, S., Pavlova, K., Lukanov, L., Korotkova, E., Petrova, E., Zagorchev, P., & Kuncheva, M. (2013). Production of metabolites with antioxidant and emulsifying properties by antarctic strain *Sporobolomyces salmonicolor* AL1. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 169(1), 301–311. <https://doi.org/10.1007/s12010-012-9983-2>
- Dimitrova, S., Pavlova, K., Lukanov, L., & Zagorchev, P. (2010). Synthesis of coenzyme Q10 and β -carotene by yeasts isolated from Antarctic soil and lichen in response to ultraviolet and visible radiations. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 162(3), 795–804. <https://doi.org/10.1007/s12010-009-8845-z>
- Ehling-Schulz, M., Bilger, W., & Scherer, S. (1997). UV-B-induced synthesis of photoprotective pigments and extracellular polysaccharides in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune*. *Journal of Bacteriology*, 179(6), 1940–1945. <https://doi.org/10.1128/jb.179.6.1940-1945.1997>
- Ehling-Schulz, M., Schulz, S., Wait, R., Görg, A., & Scherer, S. (2002). The UV-B stimulon of the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune* comprises early shock proteins and late acclimation proteins. *Molecular Microbiology*, 46(3), 827–843. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2958.2002.03209.x>
- Galaup, P., Gautier, A., Piriou, Y., Villeblanche, A. de, Valla, A., & Dufossé, L. (2007).

- First pigment fingerprints from the rind of French PDO red-smear ripened soft cheeses Epoisses, Mont d'Or and Maroilles. *Innovative Food Science and Emerging Technologies*, 8(3), 373–378. <https://doi.org/10.1016/j.ifset.2007.03.017>
- Galaup, P., Sutthiwong, N., Leclercq-Perlat, M. N., Valla, A., Caro, Y., Fouillaud, M., ... Dufossé, L. (2015). First isolation of *Brevibacterium* sp. pigments in the rind of an industrial red-smear-ripened soft cheese. *International Journal of Dairy Technology*, 68(1), 144–147. <https://doi.org/10.1111/1471-0307.12211>
- Ganapathy, K., Chidambaram, K., Janarthanan, R., & Ramasamy, R. (2017). Effect of UV-B radiation on chlorella salina Effect of UV-B Radiation on Growth , Photosynthetic Activity and Metabolic Activities of *Chlorella vulgaris*, (June).
- Gao, K., Li, P., Watanabe, T., & Walter Helbling, E. (2008). Combined effects of ultraviolet radiation and temperature on morphology, photosynthesis, and DNA of *Arthrospira* (*Spirulina*) *Platensis* (*Cyanophyta*). *Journal of Phycology*, 44(3), 777–786. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2008.00512.x>
- Garcia, F., & Castenholz, R. (1991). Characterization and Biological Implications of Scytonemin, a Cyanobacterial Sheath Pigment. Oregon.
- Giannuzzi, L. (2014). *Toxicología General y Aplicada*, 355.
- Gil-Hwan, A. N., Schuman, D. B., & Johnson, E. A. (1989). Isolation of *Phaffia rhodozyma* mutants with increased astaxanthin content. *Applied and Environmental Microbiology*, 55(1), 116–124. <https://doi.org/10.1128/aem.55.1.116-124.1989>
- Hedberg, I., & Hedberg, O. (1979). Tropical-alpine life-forms of vascular plants, 33(1979), 297–307.
- Hodgson, D. A., Vyverman, W., Verleyen, E., Sabbe, K., Leavitt, P. R., Taton, A., ... Keely, B. J. (2004). Environmental factors influencing the pigment composition

- of in situ benthic microbial communities in east Antarctic lakes. *Aquatic Microbial Ecology*, 37(3), 247–263. <https://doi.org/10.3354/ame037247>
- Hofstede, R., Calles, J., López, V., Polanco, R., Torres, F., Ulloa, J., ... Cerra, M. (2014). *Los páramos andinos ¿Qué sabemos? Estado de conocimiento sobre el impacto del cambio climático en el ecosistema páramo. Tiempos de Crisis sistémica*. <https://doi.org/10.2307/j.ctvpv50bh.8>
- Hooghiemstra, H., & Van Der Hammen, T. (2004). Quaternary Ice-Age dynamics in the Colombian Andes: Developing an understanding of our legacy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359(1442), 173–181. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1420>
- Jacovides, C. P., Tymvios, F. S., Asimakopoulos, D. N., Kaltsounides, N. A., Theoharatos, G. A., & Tsitouri, M. (2009). Solar global UVB (280-315 nm) and UVA (315-380 nm) radiant fluxes and their relationships with broadband global radiant flux at an eastern Mediterranean site. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149(6–7), 1188–1200. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2009.02.009>
- Kapelle. (2003). *Los Páramos del Mundo*. (R. Hofstede, P. Segarra, & P. Mena, Eds.).
- Kokabi, M., Yousefzadi, M., Soltani, M., & Arman, M. (2019). Effects of different UV radiation on photoprotective pigments and antioxidant activity of the hot-spring cyanobacterium *Leptolyngbya cf. fragilis*. *Phycological Research*, 67(3), 215–220. <https://doi.org/10.1111/pre.12374>
- Kowalewska, G. (2001). Algal pigments in Baltic sediments as markers of ecosystem and climate changes. *Climate Research*, 18(1–2), 89–96. <https://doi.org/10.3354/cr018089>
- Koyanagi, T., Katayama, T., Suzuki, H., Nakazawa, H., Yokozeiki, K., & Kumagai, H.

- (2005). Effective production of 3,4-dihydroxyphenyl-L-alanine (L-DOPA) with *Erwinia herbicola* cells carrying a mutant transcriptional regulator TyrR. *Journal of Biotechnology*, 115(3), 303–306. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2004.08.016>
- Land, E. J., Ramsden, C. A., & Riley, P. A. (2003). Tyrosinase autoactivation and the chemistry of ortho-quinone amines. *Accounts of Chemical Research*, 36(5), 300–308. <https://doi.org/10.1021/ar020062p>
- Leavitt, P., & Hodgson, D. A. (2001). 15 . SEDIMENTARY PIGMENTS, 3, 295–325. https://doi.org/DOI: 10.1007/0-306-47668-1_15
- Llambí, L., & Sarmiento, L. (2013). La evolución de la investigación ecológica en los páramos de Venezuela: múltiples visiones de un ecosistema único., 0(February 2014), 4–8.
- Lud, D., Buma, A. G. J., Van De Poll, W., Moerdijk, T. C. W., & Huiskes, A. H. L. (2001). DNA damage and photosynthetic performance in the Antarctic terrestrial alga *Prasiola crista* ssp. *antarctica* (Chlorophyta) under manipulated UV-B radiation. *Journal of Phycology*, 37(4), 459–467. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2001.037004459.x>
- Ma, Z., & Gao, K. (2010). Spiral breakage and photoinhibition of *Arthrospira platensis* (Cyanophyta) caused by accumulation of reactive oxygen species under solar radiation. *Environmental and Experimental Botany*, 68(2), 208–213. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.11.010>
- Maldonado, G., & De Bievre, B. (2011). PARAMUNDI, 2do Congreso Mundial de Páramos. Memorias., 154.
- Manivasagan, P., Venkatesan, J., Sivakumar, K., & Kim, S. K. (2013). Actinobacterial melanins: Current status and perspective for the future. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 29(10), 1737–1750.

<https://doi.org/10.1007/s11274-013-1352-y>

- Mark, U., & Tevini, M. (1996). Combination effects of UV-B radiation and temperature on sunflower (*Helianthus annuus* L., cv. Polstar) and maize (*Zea mays* L., cv. Zenit 2000) seedlings. *Journal of Plant Physiology*, *148*(1–2), 49–56. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(96\)80293-8](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(96)80293-8)
- Matallana-Surget, S., Meador, J. A., Joux, F., & Douki, T. (2008). Effect of the GC content of DNA on the distribution of UVB-induced bipyrimidine photoproducts. *Photochemical and Photobiological Sciences*, *7*(7), 794–801. <https://doi.org/10.1039/b719929e>
- Matallana-Surget, S., & Wattiez, R. (2013). Impact of solar radiation on gene expression in bacteria. *Proteomes*, *1*(2), 70–86. <https://doi.org/10.3390/proteomes1020070>
- Mayer, A., & Harel, E. (1979). Polyphenol oxidases (PPOs) in plants. *Polyphenol Oxidases (PPOs) in Plants*, *18*, 193–215. <https://doi.org/10.1007/978-981-10-5747-2>
- Mena, P., Medina, G., & Hofstede, R. (2001). Los Páramos del Ecuador. *Botánica Económica de Los Andes Centrales*, *2006*, 91–109.
- Moeller, R., Horneck, G., Facius, R., & Stackebrandt, E. (2005). Role of pigmentation in protecting *Bacillus* sp. endospores against environmental UV radiation. *FEMS Microbiology Ecology*, *51*(2), 231–236. <https://doi.org/10.1016/j.femsec.2004.08.008>
- Moliné, M., Libkind, D., del Carmen Diéguez, M., & van Broock, M. (2009). Photoprotective role of carotenoids in yeasts: Response to UV-B of pigmented and naturally-occurring albino strains. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, *95*(3), 156–161. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2009.02.006>

- Nagatsua, T., & Sawadab, M. (2009). L-dopa therapy for Parkinson's disease: Past, present, and future. *Parkinsonism and Related Disorders*, 15(1), 3–8. [https://doi.org/10.1016/S1353-8020\(09\)70004-5](https://doi.org/10.1016/S1353-8020(09)70004-5)
- Nicolaus, B., Panico, A., Lama, L., Romano, I., Manca, M. C., De Giulio, A., & Gambacorta, A. (1999). Chemical composition and production of exopolysaccharides from representative members of heterocystous and non-heterocystous cyanobacteria. *Phytochemistry*, 52(4), 639–647. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(99\)00202-2](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(99)00202-2)
- Nosanchuk, J. D., & Casadevall, A. (2003). The contribution of melanin to microbial pathogenesis. *Cellular Microbiology*, 5(4), 203–223. <https://doi.org/10.1046/j.1462-5814.2003.00268.x>
- Orlandi, V. T., Bolognese, F., Chiodaroli, L., Tolker-Nielsen, T., & Barbieri, P. (2015). Pigments influence the tolerance of *Pseudomonas aeruginosa* PAO1 to photodynamically induced oxidative stress. *Microbiology (United Kingdom)*, 161(12), 2298–2309. <https://doi.org/10.1099/mic.0.000193>
- Palacio-Barrera, A. M., Areiza, D., Zapata, P., Atehortúa, L., Correa, C., & Peñuela-Vásquez, M. (2019). Induction of pigment production through media composition, abiotic and biotic factors in two filamentous fungi. *Biotechnology Reports*, 21(2018), e00308. <https://doi.org/10.1016/j.btre.2019.e00308>
- Portero, L. R., Alonso-Reyes, D. G., Zannier, F., Vazquez, M. P., Farías, M. E., Gärtner, W., & Albarracín, V. H. (2019). Photolyases and Cryptochromes in UV-resistant Bacteria from High-altitude Andean Lakes. *Photochemistry and Photobiology*, 95(1), 315–330. <https://doi.org/10.1111/php.13061>
- Post, A., & Larkum, A. W. D. (1993). UV-absorbing pigments, photosynthesis and UV exposure in Antarctica: comparison of terrestrial and marine algae. *Aquatic Botany*, 45(2–3), 231–243. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(93\)90023-P](https://doi.org/10.1016/0304-3770(93)90023-P)

- Rangel, O. (2000). Colombia Diversidad Biótica III La región de vida paramuna. *Igarss 2014*, (1), 1–5. <https://doi.org/10.1007/s13398-014-0173-7.2>
- Rastogi, Rajesh P., Singh, S. P., Häder, D. P., & Sinha, R. P. (2011). Ultraviolet-B-induced DNA damage and photorepair in the cyanobacterium *Anabaena variabilis* PCC 7937. *Environmental and Experimental Botany*, 74(1), 280–288. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.06.010>
- Rastogi, Rajesh P., & Sinha, R. P. (2011). Solar ultraviolet radiation-induced dna damage and protection/repair strategies in cyanobacteria. *International Journal of Pharma and Bio Sciences*, 2(2), 271–288.
- Rastogi, Rajesh Prasad, Sinha, R. P., Moh, S. H., Lee, T. K., Kottuparambil, S., Kim, Y. J., ... Han, T. (2014). Ultraviolet radiation and cyanobacteria. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 141, 154–169. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2014.09.020>
- Ravanat, J. L., Douki, T., & Cadet, J. (2001). Direct and indirect effects of UV radiation on DNA and its components. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 63(1–3), 88–102. [https://doi.org/10.1016/S1011-1344\(01\)00206-8](https://doi.org/10.1016/S1011-1344(01)00206-8)
- Reddy, G. S. N., Aggarwal, R. K., Matsumoto, G. I., & Shivaji, S. (2000). *Arthrobacter flavus* sp. nov., a psychrophilic bacterium isolated from a pond in McMurdo Dry Valley, Antarctica. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 50(4), 1553–1561. <https://doi.org/10.1099/00207713-50-4-1553>
- Rinalducci, S., Hideg, É., Vass, I., & Zolla, L. (2006). Effect of moderate UV-B irradiation on *Synechocystis* PCC 6803 biliproteins. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 341(4), 1105–1112. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2006.01.070>
- Roush, A. A., Suarez, M., Friedberg, E. C., Radman, M., & Siede, W. (1998).

- Deletion of the *Saccharomyces cerevisiae* gene RAD30 encoding an *Escherichia coli* DinB homolog confers UV radiation sensitivity and altered mutability. *Molecular and General Genetics*, 257(6), 686–692. <https://doi.org/10.1007/s004380050698>
- Saxena, D., Ben-Dov, E., Manasherob, R., Barak, Z., Boussiba, S., & Zaritsky, A. (2002). A UV tolerant mutant of *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki* producing melanin. *Current Microbiology*, 44(1), 25–30. <https://doi.org/10.1007/s00284-001-0069-6>
- Scherer, S., Chen, T. W., & Böger, P. (1988). A New UV-A/B Protecting Pigment in the Terrestrial Cyanobacterium *Nostoc commune*. *Plant Physiology*, 88(4), 1055–1057. <https://doi.org/10.1104/pp.88.4.1055>
- Schimmel, J., Balsler, T., & Wallenstein, M. (2007). Microbial Stress-Response Physiology and Its Implications. *Ecology*, 88(6), 1386–1394.
- Schmalwieser, A. W., Gröbner, J., Blumthaler, M., Klotz, B., De Backer, H., Bolsée, D., ... O'Hagan, J. (2017). UV Index monitoring in Europe. *Photochemical and Photobiological Sciences*, 16(9), 1349–1370. <https://doi.org/10.1039/c7pp00178a>
- Searles, P. S., Caldwell, M. M., & Winter, K. (1995). The response of five tropical dicotyledon species to solar ultraviolet-B radiation. *American Journal of Botany*, 82(4), 445–453. <https://doi.org/10.2307/2445690>
- Selbmann, L., Isola, D., Zucconi, L., & Onofri, S. (2011). Resistance to UV-B induced DNA damage in extreme-tolerant cryptoendolithic Antarctic fungi: Detection by PCR assays. *Fungal Biology*, 115(10), 937–944. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2011.02.016>
- Sierra, R. (1999). Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador. *Las Formaciones Naturales de La Costa Del Ecuador*,

(November), 59–81. <https://doi.org/10.13140/2.1.4520.9287>

- Singh, J., Dubey, A. K., & Singh, R. P. (2011). Antarctic terrestrial ecosystem and role of pigments in enhanced UV-B radiations. *Reviews in Environmental Science and Biotechnology*, 10(1), 63–77. <https://doi.org/10.1007/s11157-010-9226-3>
- Smith, A. P., & Young, T. P. (1987). Tropical Alpine Plant Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 37–58.
- Sobin, B., & Stahly, G. L. (1941). The isolation and absorption spectrum maxima of bacterial carotenoid pigments, (1932), 265–276.
- Stachowiak, B. (2013). Efficiency of selected mutagens in generating Xanthophyllomyces dendrorhous strains hyperproducing astaxanthin. *Polish Journal of Microbiology*, 62(1), 67–72. <https://doi.org/10.33073/pjm-2013-008>
- Stahmann, K. P., Arst, H. N., Althöfer, H., Revuelta, J. L., Monschau, N., Schlüpen, C., ... Schlösser, T. (2001). Riboflavin, overproduced during sporulation of *Ashbya gossypii*, protects its hyaline spores against ultraviolet light. *Environmental Microbiology*, 3(9), 545–550. <https://doi.org/10.1046/j.1462-2920.2001.00225.x>
- Stankovic, N., Radulovic, V., Petkovic, M., Vuckovic, I., Jadranin, M., Vasiljevic, B., & Nikodinovic-Runic, J. (2012). *Streptomyces* sp. JS520 produces exceptionally high quantities of undecylprodigiosin with antibacterial, antioxidative, and UV-protective properties. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 96(5), 1217–1231. <https://doi.org/10.1007/s00253-012-4237-3>
- Takaichi, S. (2011). Carotenoids in algae: Distributions, biosyntheses and functions. *Marine Drugs*, 9(6), 1101–1118. <https://doi.org/10.3390/md9061101>
- Vasileva-Tonkova, E., Romanovskaya, V., Gladka, G., Gouliamova, D., Tomova, I., Stoilova-Disheva, M., & Tashyrev, O. (2014). Ecophysiological properties of

- cultivable heterotrophic bacteria and yeasts dominating in phytocenoses of Galindez Island, maritime Antarctica. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 30(4), 1387–1398. <https://doi.org/10.1007/s11274-013-1555-2>
- Venugopalan, V., Tripathi, S. K., Nahar, P., Saradhi, P. P., Das, R. H., & Gautam, H. K. (2013). Characterization of canthaxanthin isomers isolated from a new soil *Dietzia* sp. and their antioxidant activities. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 23(2), 237–245. <https://doi.org/10.4014/jmb.1203.03032>
- Villamarín, C., Prat, N., & Rieradevall, M. (2014). Caracterización física, química e hidromorfológica de los ríos altoandinos tropicales de Ecuador y Perú. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 42(5), 1072–1086. <https://doi.org/10.3856/vol42-issue5-fulltext-12>
- Villarreal, P., Carrasco, M., Barahona, S., Alcaíno, J., Cifuentes, V., & Baeza, M. (2016). Tolerance to Ultraviolet Radiation of Psychrotolerant Yeasts and Analysis of Their Carotenoid, Mycosporine, and Ergosterol Content. *Current Microbiology*, 72(1), 94–101. <https://doi.org/10.1007/s00284-015-0928-1>
- Wagner, A., Cunha, G., Rodrigues, T., Bicas, J. L., Oliveira, V. M., & Rosa, L. H. (2019). Antarctic Fungi as Producers of Pigments. *Fungi of Antarctica*, 305–318. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-18367-7>
- Wang, G., Hu, C., Li, D., Zhang, D., Li, X., Chen, K., & Liu, Y. (2007). The response of antioxidant systems in *Nostoc sphaeroides* against UV-B radiation and the protective effects of exogenous antioxidants. *Advances in Space Research*, 39(6), 1034–1042. <https://doi.org/10.1016/j.asr.2007.03.022>
- Wang, Y., & Casadelvall, A. (1994). Decreased Susceptibility of Melanized *Cryptococcus neoformans* to UV Light, 60(10), 3864–3866.
- Will, O. H., Sawtelle, D. E., Iverson, P., & Jorve, K. (1988). PROTECTION OF *Ustilago violacea* FROM TOLUIDINE BLUE PHOTSENSITIZATION and

HYDROGEN PEROXIDE INDUCED KILLING and MITOTIC RECOMBINATION BY CAROTENES. *Photochemistry and Photobiology*, 48(3), 305–309. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.1988.tb02825.x>

Will, O. H., & Scovel, C. A. (1989). Photoprotective functions of carotenoids, 229–236. https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-1-4613-0849-2_15

Wolfe-Simon, F., Grzebyk, D., Schofield, O., & Falkowski, P. G. (2005). The role and evolution of superoxide dismutases in algae. *Journal of Phycology*, 41(3), 453–465. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2005.00086.x>

Wong, H.-C., & Bau, Y.-S. (1977). Pigmentation and Antibacterial Activity of Fast Neutron- and X-Ray-induced Strains of *Monascus purpureus* Went. *Plant Physiology*, 60(4), 578–581. <https://doi.org/10.1104/pp.60.4.578>

Wongjewboot, I., & Kongruang, S. (2011). pH Stability of Ultrasonic Thai Isolated *Monascus Purpureus* Pigments. *International Journal of Bioscience, Biochemistry and Bioinformatics*, 1(1), 79–83. <https://doi.org/10.7763/ijbbb.2011.v1.15>

Wu, H., Gao, K., Villafañe, V. E., Watanabe, T., & Helbling, E. W. (2005). Effects of solar UV radiation on morphology and photosynthesis of filamentous cyanobacterium *Arthrospira platensis*. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(9), 5004–5013. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.9.5004-5013.2005>

Wynn-Williams, D. D., Newton, E. M., & Edwards, H. G. M. (2001). The role of habitat structure for biomolecule integrity and microbial survival under extreme environmental stress in Antarctica (and Mars?): Ecology and technology. *European Space Agency, (Special Publication) ESA SP*, (496), 225–237.

Yuan, L., Ming, Y., & Xunling, W. (1998). Effects of enhanced ultraviolet-B radiation on crop structure, growth and yield components of spring wheat under field conditions. *Field Crops Research*, 57(3), 253–263.

[https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(97\)00138-X](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(97)00138-X)

Zhang, Y., Jiang, H. B., & Qiu, B. S. (2013). Effects of UVB Radiation on Competition between the Bloom-Forming Cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* and the Chlorophyceae *Chlamydomonas microspheara*¹. *Journal of Phycology*, 49(2), 318–328. <https://doi.org/10.1111/jpy.12038>

