

# La vida a altas temperaturas: adaptación de los microorganismos y aplicación industrial de sus enzimas



Debido a que muchos microorganismos son capaces de vivir a altas temperaturas (entre 45 y 110° C), se ha despertado el interés en el estudio de sus enzimas y proteínas celulares por parte de la biotecnología.

**Claudia Suárez Núñez, Florina Ramírez Vives,  
Óscar Monroy Hermosillo, Didier Alazard  
y Luis Fernández Linares**

## INTRODUCCIÓN

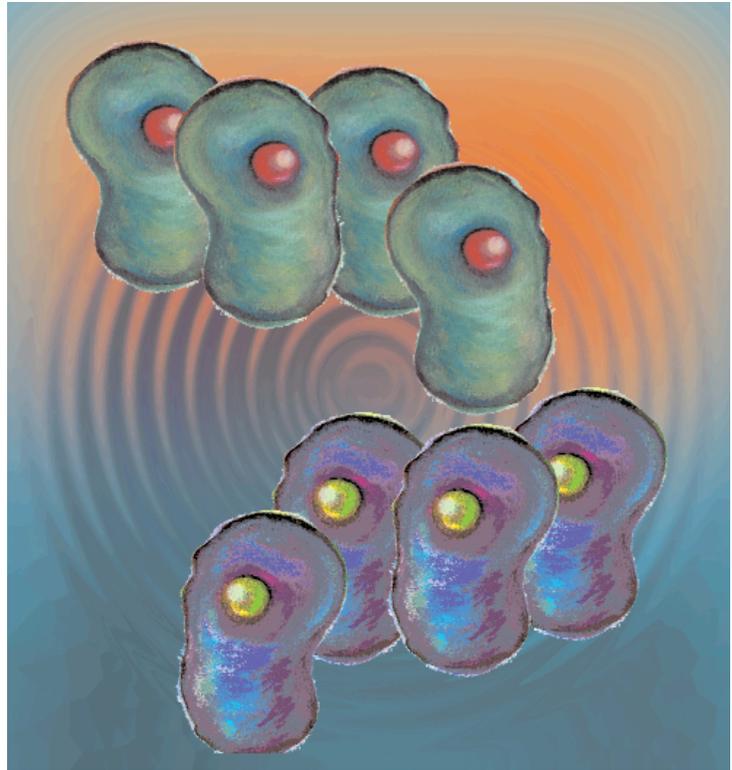
Los ambientes considerados por el hombre como extremos están colonizados por microorganismos adaptados a estos nichos ecológicos: denominados microorganismos “extremos”, que se caracterizan por su capacidad de vivir a altas temperaturas (termófilos e hipertermófilos), bajas temperaturas (psicrófilos), en altas concentraciones de sal (halófilos) o altas presiones (barófilos), así como medios ácidos o alcalinos (acidófilos y alcalófilos). Los organismos cuya temperatura óptima de crecimiento se encuentra arriba de los 45 grados centígrados se denominan termófilos, y si es mayor de 80 grados centígrados se clasifican como hipertermófilos.

Los microorganismos que son capaces de crecer a temperaturas entre 45 y 110 grados centígrados pertenecen a los dominios *Bacteria* y *Archaea* (los dos grupos en que se clasifica actualmente a los organismos procariontes, cuyas células no tienen un núcleo definido por una membrana). *Aquifex* y *Thermotoga* son los únicos géneros bacterianos hipertermófilos; el dominio *Archaea* está compuesto por dos ramas: *Crenarchaeota* y *Euryarchaeota*. Estos microorganismos pueden prosperar a altas temperaturas gracias a sus enzimas y proteínas celulares estables al calor, que difieren en pocos aminoácidos con respecto a las enzimas mesófilas (de los organismos que viven a temperaturas usuales entre 20 y 40 grados centígrados). Estos pequeños cambios de aminoácidos en puntos clave permiten que la proteína se pliegue en forma diferente, proporcionándole estabilidad o resistencia al calor.

La membrana citoplasmática de las bacterias termófilas es rica en ácidos grasos saturados, que forman entre sí enlaces hidrófobos muy estables al calor; en el caso de las *Archaea*, la

membrana no contiene ácidos grasos. En su lugar posee hidrocarburos de cadena larga (diéteres y tetraéteres de glicerol). Otro factor que interviene en la termoestabilidad de las bacterias es la presencia de proteínas especiales con dos actividades enzimáticas diferentes: la apertura y cierre de la hélice de ácido desoxirribonucleico (ADN), impidiendo su desnaturalización.

Las aplicaciones de estos microorganismos en nuevos procesos biotecnológicos han despertado el interés en su estudio. Debido a que muchos procesos industriales se llevan a cabo a temperaturas elevadas, las enzimas termoestables están adquiriendo mayor importancia como biocatalizadores; muchas de las enzimas hipertermófilas son activas a temperaturas tan altas como 110 grados centígrados; las enzimas termófilas son usualmente activas entre 60 y 80 grados centígrados. Las enzimas termófilas e hipertermófilas activas a altas temperaturas no tienen actividad a temperaturas menores a 40 grados centígrados.



## HÁBITATS

Los microorganismos hipertermófilos se hallan exclusivamente en medios con temperaturas relativamente altas, entre 80 y 115 grados centígrados. En la biosfera, temperaturas tan altas sólo se presentan en ciertas áreas volcánicas terrestres como solfataras; ambientes termales ricos en azufre generalmente ácidos, formados de suelos lodosos y agua a altas temperaturas originados por el agotamiento de gases de las cámaras volcánicas y géiseres; fuentes alcalinas calientes de océanos profundos; sistemas hidrotermales submarinos someros; fuentes hidrotermales que emiten fluidos calientes, fuertemente mineralizados, y pozos de petróleo.

## FILOGENIA

Han sido descritas más de 70 especies pertenecientes a 29 géneros y 10 órdenes de microorganismos hipertermófilos que corresponden a los dominios *Bacteria* o *Archaea* (Vieille y Zeikus 2001). La mayoría son del dominio *Archaea*. *Aquifex* y *Thermotoga* son las únicas eubacterias hipertermófilas, y forman la rama bacteriana más ancestral del árbol filogenético. El dominio

Han sido descritas más de 70 especies pertenecientes a 29 géneros y 10 órdenes de microorganismos hipertermófilos que corresponden a los dominios *Bacteria* o *Archaea*

*Archaea* está compuesto por dos ramas, *Crenarchaeota* y *Euryarchaeota*. Algunos de los géneros más representativos son *Pyrodictium*, *Pyrolobus*, *Pyrobaculum*, *Desulfurococcus*, *Sulfolobus*, *Methanopyrus*, *Thermococcus*, *Methanothermus* y *Archaeoglobus*.

#### MECANISMOS DE ADAPTACIÓN DE LA MEMBRANA CELULAR A ALTAS TEMPERATURAS

Los organismos termófilos (*Bacteria* y *Archaea*) pueden responder al estrés térmico mediante diferentes mecanismos de adaptación: modificando la estructura de las proteínas, las interacciones proteína-proteína y lípido-proteína, así como la estructura de la membrana. Para el crecimiento de los microorganismos, las enzimas deben ser intrínsecamente estables a elevadas temperaturas.

Los organismos termófilos  
(*Bacteria* y *Archaea*)  
pueden responder al estrés  
térmico mediante  
diferentes mecanismos  
de adaptación

#### Monocapa y bicapa lipídica e interacción entre lípidos y proteínas

La membrana citoplasmática juega un papel importante como barrera selectiva a la entrada y salida de sustancias. La membrana de las bacterias está formada por una doble capa de lípidos, principalmente de diésteres de diacil-glicerol, mientras que las *Archaea* no termófilas contienen predominantemente diéteres, y las *Archaea* termófilas contienen tetraéteres, formando una monocapa mucho más resistente al aumento de la temperatura (De Rosa y Gambacorta, 1988; Driessen y colaboradores, 1996).

Los lípidos en la membrana citoplasmática se pueden clasificar como de volumen, anulares o de enlace. Los lípidos de volumen forman la matriz en la cual se embeben las proteínas. Estos lípidos determinan principalmente la fluidez de la membrana. Los lípidos anulares cubren la superficie de las proteínas de membrana; juegan un papel importante en la estabilización y la conformación nativa de las enzimas. Los lípidos de enlace son lípidos que se enlazan específicamente y con alta afinidad a ciertas proteínas de membrana (Tolner y colaboradores, 1997). En general, los lípidos afectan la actividad catalítica, la estructura terciaria, el movimiento y la agregación de las enzimas; asimismo, afectan la termoestabilidad de las proteínas de membrana (In't Veld y colaboradores, 1993).

#### Fluidez de membrana

La membrana citoplasmática de las células normalmente se encuentra en fase líquido-cristalina, pero se han encontrado otras fases, como las de gel y de transición, que dependen de factores como la temperatura, composición de ácidos grasos, pH y presencia de cationes divalentes (Russell y Fukunaga, 1990; Tolner y colaboradores, 1997).

Para preservar la fluidez de membrana, muchos microorganismos modifican la composición de los lípidos. Los microorganismos psicrófilos (que viven a bajas temperaturas), mantienen la fluidez de su membrana incluyendo lípidos de cadena corta con grupos acilos insaturados (C14- C16), las cuales tienen un bajo punto de ebullición. Los microorganismos termófilos introducen lípidos de cadenas largas con grupos acilos saturados (C18- C24) (Driessen y colaboradores, 1996).

*Adaptación de homeoviscosidad:* El término “adaptación a la homeoviscosidad” se refiere a la habilidad de las bacterias para mantener su membrana en fase líquido-cristalina, a través de la variación de la composición de lípidos cuando están sujetas

a cambios ambientales o de temperatura. La termoadaptación de la capa lipídica puede involucrar un incremento en la longitud de la cadena acilada, saturación o ciclización de los ácidos grasos (Tolner y colaboradores, 1997).

*Teoría homeofásica:* Esta teoría se postula como alternativa a la adaptación homeoviscosa. McElhaney (1989), postula que mantener la fase líquido-cristalina es más importante que un valor absoluto de la fluidez de membrana. El mecanismo de regulación se basa en la diversidad de lípidos. Acorde a su forma, los lípidos se agrupan en diferentes clases: cono, cono invertido y cilindro; estos lípidos tienden a formar estructuras como micelas, micelas invertidas y bicapas, respectivamente. Variando la relación de las diferentes formas lipídicas, la fase líquida-cristalina se puede mantener a elevadas temperaturas. Esto se ha observado en *Acholeplasma laidlawii* (McElhaney 1989). La termoadaptación puede involucrar ambas actividades, la homeoviscosa y la homeofásica (Tolner y colaboradores, 1997).

### Eficiencia de energía y fuga de protones

Los microorganismos termófilos frecuentemente presentan bajo crecimiento y alto gasto de energía; esto último se debe a un aumento en la permeabilidad de la membrana a los iones, a medida que se incrementa la temperatura, ocasionando un mayor gasto de energía metabólica. El efecto de la temperatura en el incremento de la permeabilidad de la membrana a los protones y la adaptación a este fenómeno se describen a continuación.

*Permeabilidad de la membrana a los protones:* En el dominio *Bacteria*, que incluye microorganismos psicrófilos, mesófilos y termófilos (que viven, respectivamente, a temperaturas bajas, medias y altas), la permeabilidad de la membrana a los protones se incrementa con la temperatura. El mismo efecto se encuentra en las *Archaea* termófilas, pero en menor grado; es decir, se requiere mayor temperatura para aumentar la permeabilidad. Esto sugiere que una baja permeabilidad para protones es importante para el crecimiento a altas temperaturas. La baja permeabilidad a los protones de la membrana de las *Archaea* termófilas (por ejemplo *Sulfolobus acidocaldarius*) explican por qué estos microorganismos pueden crecer mejor que las bacterias a altas temperaturas (Tolner y colaboradores, 1997). Para contrarrestar la alta permeabilidad a los protones, las bacterias han adoptado dos mecanismos: la bomba sodio y la alta velocidad de retorno de la bomba de protones.

*Bomba de ion sodio:* La membrana citoplasmática es mucho menos permeable a los iones sodio que a los protones. Debido

Los microorganismos termófilos frecuentemente presentan bajo crecimiento y alto gasto de energía

a la alta permeabilidad a los protones en altas temperaturas, la utilización de la fuerza motriz del sodio puede ser una ventaja energética respecto a la fuerza motriz de protones (Tolner y colaboradores, 1997). De acuerdo a esto, se ha observado que los iones sodio juegan un papel importante en la bioenergética. En organismos aerobios los iones sodio son el principal acoplador de iones en el proceso secundario de transporte de solutos, mientras que los protones juegan un papel esencial en la síntesis de trifosfato de adenosina. En el caso de microorganismos anaerobios como *Clostridium fermentans* se ha encontrado que los iones sodio son los únicos iones de acoplamiento en la transducción de energía. De esta forma, los organismos anaerobios pueden reducir la pérdida de energía metabólica por fuga de protones. Sin embargo, al no usar protones como acoplador de iones, los organismos no pueden controlar su pH interno y por consecuencia sólo pueden

La transducción de la energía en la membrana citoplasmática a elevadas temperaturas se realiza por:

- 1) un ajuste en la composición de la membrana,
- 2) el uso del ion sodio como acoplador de iones, y
- 3) las altas velocidades de la bomba de protones de la cadena respiratoria

crecer en un medio con pH neutro (Speelmans y colaboradores, 1995).

*Aumento de la velocidad de retorno por la bomba de protones:* Para contrarrestar la alta permeabilidad de la membrana a los protones, las bacterias termófilas aerobias como *Bacillus stearothermophilus* tienen bombas de protones de la cadena respiratoria con altas velocidades de retorno (DeVrij y colaboradores, 1988). Como resultado, los organismos son capaces de generar altas fuerzas motrices, a pesar de la alta permeabilidad.

En conclusión, la transducción de la energía en la membrana citoplasmática a elevadas temperaturas se realiza por: 1) un ajuste en la composición de la membrana, 2) el uso del ion sodio como acoplador de iones, y 3) las altas velocidades de la bomba de protones de la cadena respiratoria.

#### MECANISMOS INTRÍNSECOS Y EXTRÍNSECOS QUE CONFIEREN ESTABILIDAD TÉRMICA A LAS PROTEÍNAS

La estabilidad de la mayoría de las proteínas hipertermófilas se lleva a cabo por mecanismos *intrínsecos*. Esto es, la estructura normal de la proteína, con enlaces intramoleculares débiles que le proporcionan integridad estructural, es complementada con modificaciones que pueden ser específicas para la termoestabilidad. Las modificaciones o reglas de diseño son: 1) reducción en la relación superficie volumen intramolecular de la proteína (“compactación”), que depende del plegamiento y mejora la estabilidad, confiriendo una forma más compacta a la proteína. 2) Disminución del número y el tamaño de las cavidades superficiales. 3) Formación de núcleos altamente apolares; un centro hidrofóbico ayuda a excluir el agua de la región interna de la proteína, haciendo el centro más “pegajoso” y más resistente al desdoblamiento. 4) Disminución del contenido de glicina, que evita el libre giro de la proteína, reduce su flexibilidad y, junto con las interacciones iónicas, que forman una red sobre la superficie de la molécula, ayuda a evitar el desdoblamiento. 5) Optimización de las interacciones electrostáticas e hidrofóbicas. 6) Sustitución de aminoácidos para incrementar la hidrofobicidad interna y estabilizar los tramos con conformación de hélice alfa. 7) Sustitución de aminoácidos sensibles a cambiar su estructura (cisteína); a desaminarse (asparagina y ácido glutámico) y a sufrir daño oxidativo (metionina) (López-García y Forterre, 2000).

Algunas proteínas obtienen su termoestabilidad de factores del medio intracelular (mecanismos extrínsecos), como la con-

centración de sales, proteínas, coenzimas, substratos, activadores o poliaminas, o de un factor extracelular como la presión. Las sales inorgánicas estabilizan las proteínas de dos formas: a través de un efecto específico, donde un ion metálico interactúa con la proteína de forma conformacional, y mediante el efecto de la sal en la actividad de agua.

Ejemplos de la estabilización extrínseca de proteínas hipertermófilas son las enzimas malato deshidrogenasa y la gliceroldehído-3-fosfato deshidrogenasa de *Methanothermus fervidus*, que son más estables en presencia de altas concentraciones de potasio y de 2,3-bisfosfoglicerato, 300 y 985 micromolar. Para *Methanopyrus kandleri*, el potasio incrementa la estabilidad térmica y la eficiencia catalítica de sus enzimas. La estabilización también se lleva a cabo por acumulación de compuestos orgánicos; el di-mio-inositol-1,1-fosfato se encuentra presente en varios microorganismos termófilos, es estable a 90 grados centígrados y se considera un termoprotector. Esta molécula puede ser un requisito para la termoestabilidad de los microorganismos (Cowan, 1997). Las chaperoninas, proteínas de alto peso molecular que mantienen su estructura e integridad funcional a altas temperaturas, corrigen el plegamiento de las proteínas y ayudan a recuperar la conformación funcional de las mismas; se inducen cuando hay estrés ambiental y se han encontrado en todos los organismos termófilos estudiados.

## ENZIMAS DE INTERÉS INDUSTRIAL AISLADAS DE MICROORGANISMOS TERMÓFILOS E HIPERTERMÓFILOS

### Amilasas

El almidón que se encuentra en muchas plantas como reserva de alimento y los polisacáridos son la fuente de carbono y energía de varios microorganismos. Debido a la compleja estructura del almidón, se requieren diferentes enzimas para su degradación, como la alfa-amilasa, la pululanasa tipo I y II y la ciclodextrina glicosiltransferasa. El tratamiento biológico del almidón involucra su licuefacción y sacarificación, procesos que requieren la termoestabilidad de las enzimas.

### Celulasas

La celulosa se puede transformar en glucosa por cuatro enzimas diferentes: la endoglucanasa, la exoglucanasa, la beta-glucosidasa y las xilanasas. Estas enzimas tienen varias aplicaciones bio-

El almidón que se encuentra en muchas plantas como reserva de alimento y los polisacáridos son la fuente de carbono y energía de varios microorganismos

tecnológicas: la producción de alcohol; mejoramiento de la producción de jugos; detergentes limpiadores (provoca colores brillantes y suavidad), lavado de mezclilla, pretratamiento de biomasa celulósica y en cultivos de forraje, para mejorar la calidad y digestibilidad de los animales; para la sacarificación enzimática de desechos de agricultura e industriales, y en el blanqueo de la pulpa de madera. A la fecha, se han encontrado microorganismos termófilos como *Thermotoga maritima*, *T. neapolitana* y *T. thermarum*, hongos y levaduras que producen xilanasas y enzimas relacionadas que se activan a altas temperaturas y en amplios rangos de acidez.

### Proteasas

Las proteasas rompen las proteínas en péptidos o en aminoácidos. Se clasifican, de acuerdo a su sitio catalítico, en proteasas de serina, de cisteína, o metaloproteasas. El uso comercial de estas enzimas es amplio; las proteasas de

Las polimerasas de ADN  
son enzimas clave  
en la replicación  
de la información celular  
presente en todas  
las formas de vida

serina, resistentes a la desnaturalización por detergentes y a condiciones alcalinas, se utilizan como aditivos en detergentes domésticos, en el remojo en la industria de la piel; como modificadores de la proteína de soya y ablandadores de carne en la industria de alimentos; también se utilizan en la industria cervecera. La termolisina es la única proteasa termofílica con aplicación industrial: se utiliza en la producción del dipéptido *aspartame*, usado como endulzante bajo en calorías. La mayoría de proteasas extremófilas son del tipo serina, estables a altas temperaturas, altas concentraciones de detergentes y agentes desnaturalizantes.

#### Lipasas

Son usadas para hidrolizar lípidos, produciendo ácidos grasos y glicerol. Sin embargo, el in-

terés en el estudio de las lipasas se ha incrementado recientemente a causa de su capacidad de trabajar en disolventes orgánicos, realizando reacciones de síntesis entre alcoholes y ácidos. Las lipasas catalizan varias reacciones como: 1) hidrólisis de lípidos; 2) acidólisis (reemplazamiento de un ácido graso esterificado por un ácido graso libre; 3) transesterificación (cambio de ácidos grasos por triglicéridos); y, 4) síntesis de ésteres. Las lipasas son producidas principalmente por hongos. Por ejemplo, de *Mucor miehei* se aisló la Lipozima y de *Aspergillus oryzae* la Lipolasa, ambas producidas por la empresa Novozymes, en Dinamarca.

#### Polimerasas de ADN

Las polimerasas de ADN son enzimas clave en la replicación de la información celular presente en todas las formas de vida. Uno de los avances más importantes en biología molecular ha sido el desarrollo de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR). La polimerasa de ADN termoestable facilita la automatización del ciclo térmico en el procedimiento de la PCR; la primera polimerasa de ADN comercial, la polimerasa *Taq*, se aisló de *Thermus aquaticus*.

#### Hidrolasas

Las enzimas intracelulares hipertermófilas como la beta-manasa extracelular; beta-manosidasa y alfa-galactosidasa, purificadas de *Thermotoga neapolitana*, son enzimas muy termoestables que hidrolizan el galactomanano para predecir los monosacáridos correspondientes. La beta-manasa tiene una amplia aplicación en la industria de alimentos y en el tratamiento enzimático del café. Recientemente, en la industria petrolera se ha aplicado la hidrólisis enzimática con galactomanasas para la estimulación de pozos y en las fracturas hidráulicas de pozos de petróleo y gas. En estas aplicaciones la termoestabilidad y termoactividad de la enzima son factores importantes para su uso, debido a las condiciones extremas de los pozos petroleros.

#### Enzimas con otras aplicaciones industriales

En la utilización microbiana del amoníaco intervienen enzimas, como la glutamato deshidrogenasa, capaces de catalizar la inclusión de amoníaco en un esqueleto carbonado. Sintetiza glutamato y es la enzima más termoestable encontrada hasta ahora: su actividad no se pierde después de incubarla a 100 grados centígrados por dos horas. Asimismo, su actividad se incrementa con hidrocloreuro de guanidina y algunos disolventes orgáni-

cos miscibles en agua, como el acetonitrilo y el tetrahidrofurano. Esta enzima hipertermófila tiene un gran potencial de aplicación en biosensores. Otro tipo de enzimas que se han aislado de microorganismos termófilos son las nitrilasas, de particular interés en procesos de manufactura del papel, el tratamiento de aguas residuales o producción de compuestos como la acrilamida, antibióticos, agentes antiinflamatorios y herbicidas. La aplicación de estas enzimas en la industria aún es limitada, debido a su inestabilidad intrínseca.

La deshidrogenasa alcohólica se aplica en la oxidación secundaria de alcoholes. La isomerasa de glucosa o la isomerasa

de xilosa catalizan la isomerización inversa de D-glucosa a D-fructosa y de D-xilosa a D-xilulosa, respectivamente; estas enzimas son usadas ampliamente en la industria alimentaria para la producción de jarabe de maíz de alta fructosa. Las esterasas son importantes en la biosíntesis orgánica en solución acuosa; catalizan el rompimiento hidrolítico de ésteres para formar los constituyentes ácido y alcohol. El Cuadro 1 resume el uso industrial de enzimas termófilas e hipertermófilas.

**CUADRO 1.**  
Enzimas termófilas e hipertermófilas y su aplicación industrial

Enzima	Fuente	Aplicación	Industria
<b>Hidrolasas</b>			
Amilasas	Hongos	Pan	Panadera
	Bacterias	Revestimientos amiláceos	Papelera
	Hongos	Fabricación de jarabe y glucosa	Alimentaria
	Bacterias	Almidonado de ropa en frío	Almidón
	Hongos	Ayuda a la digestión	Farmacéutica
	Bacterias	Eliminación de revestimientos	Textil
	Bacterias	Detergentes	Lavandería
Proteasas	Hongos	Pan	Panadera
	Bacterias	Eliminación de manchas	Limpieza en seco
	Bacterias	Ablandador de carne	Cárnica
	Bacterias	Limpieza de heridas	Medicina
	Bacterias	Eliminación de revestimientos	Textil
	Bacterias	Detergentes domésticos	Lavandería
Amilopululanasa	<i>Archaea</i>	Degradación de almidón	Almidón
$\alpha$ -Glucosidasa	<i>Archaea</i>	Hidrólisis de maltosa	
$\beta$ -Glucosidasa	<i>Archaea</i>	Hidrólisis de celobiosa	
Sacarosa			
$\alpha$ -Glucohidrolasa	<i>Archaea</i>	Hidrólisis de sacarosa	
Xilanasas	Bacterias	Hidrólisis de xilanos	Almidón
$\alpha$ -Galactosidasa	Bacterias	Hidrólisis de galactomananos	Petrolera
$\beta$ -Manasa	Bacterias	Hidrólisis de mananos	Alimentos y petrolera

**CUADRO 1.** (continuación)

Enzima	Fuente	Aplicación	Industria
<b>Oxidorreductasas</b>			
Piruvato oxidorreductasa	Bacterias	Oxidación de piruvato	
Aldehído oxidorreductasa	<i>Archaea</i>	Oxidación de aldehídos	
Indolpiruvato oxidorreductasa	<i>Archaea</i>	Oxidación de arilcetoácidos	
<b>Proteínas redox</b>			
Ferredoxinas	<i>Archaea</i>	Transferencia de electrones	
Rubredoxina	<i>Archaea</i>	No determinada	
<b>Dihidrogenasas</b>			
Glutamato deshidrogenasa	<i>Archaea</i>	Oxidación de glutamato	Biorreactores
Sulfuro deshidrogenasa	<i>Archaea</i>	Reducción de azufre	Tratamiento de aguas residuales
Alcohol deshidrogenasa	<i>Archaea</i>	Reducción de aldehídos	Alimentaria
<b>Hidrogenasas</b>			
Hidrogenasa	Bacterias	Producción de hidrógeno	
Sulfidrogenasa	Bacterias	Reducción de azufre	
<b>Otras</b>			
Invertasa	Levaduras	Relleno blando de caramelos	Confitería
Glucosa oxidasa	Hongos	Detección de glucosa, en tiras reactivas para prueba de diabetes. En la producción de pan	Alimentaria Farmacéutica
Glucosa isomerasa	Bacterias	Jarabe de cereales	Bebidas refrescantes
Pectinasa	Hongos	Clarificación de jugos	Industria de bebidas
Renina	Hongos	Coagulación de la leche	Quesera
Celulasa	Bacterias	Suavizante y abrillantador de tejidos; detergente	Lavandería
Lipasa	Hongos	Degradación de grasa	Lechera, lavandería
Lactasa	Hongos	Degradación de lactosa	Lechera, alimentos
Nitrilasa	Bacterias	Degradación de nitrilos	Farmacéutica, Aguas residuales
Polimerasa de DNA	Bacterias <i>Archaea</i>	Replicación del ADN en la reacción en cadena de la polimerasa (PCR).	Investigación biológica, forense

## Bibliografía

- Cowan, D. A. (1997), "Thermophilic Proteins: Stability and Function in Aqueous and Organic Solvents", *Comparative Biochemistry and Physiology*, 118A, 429-438.
- DeVrij, W., Bultus, R.A., Konings, W.N. (1988), "Comparative study of energy-Transducing propertis of cytoplasmic membranes from mesophilic and thermophilic *Bacillus* species", *Journal of Bacteriology*, 170, 2359-2366.
- DeRosa, M., Gambacorta, A. (1988), "The lipids of archaeobacteria", *Progress in Lipid Research*, 27, 153-175.
- Driessen, A. J. M., van de Vossenberg, J. L. C. M., Konings, W. N. (1996), "Membrane composition and ion- permeability in extremophiles", *FEMS Microbiology Reviews*, 18, 139-148.
- In 't Veld, G., Driessen, A. J. M., Konings, W.N., (1993), "Bacterial solute transport proteins in their lipid enviroment", *FEMS Microbiology Reviews*, 12, 293-314.
- López García P y Forterre, P. (2000), "Thermal stress in hyperthermophiles", en G. Storz y R. Hengge-Aroins (comps.), *Bacterial Stress Responses*, Washington, D.C. editora ASM, pp. 369-381.
- McElhaney, R. (1989), "The influence of membrane lipid composition and physical properties of membrane structure and function in *Acholeplasma laidlawii*", *Critical Reviews in Microbiology*, 17, 1-32.
- Russell. N. J. and Fukunaga, N. (1990), "A comparison of thermal adaptation of membrane lipids in psychrophilic bacteria", *FEMS Microbiology Reviews*, 75, 171- 182.
- Speelmans, G., Poolman, B., Konings, W. N. (1995), "Na<sup>+</sup> as coupling ion in energy transduction in extremophilic bacteria and *archaea*", *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 11, 58-70.
- Tolner, B., Poolman, B. y Konings, W. (1997), "Adaptation of microorganisms and their transport systems to high temperatures", *Comparative Biochemistry and Physiology*, 118A, 423-428.
- Vieille, C., and Zeikus, G. J. (2001), "Hyperthermophilic enzymes: Sources, uses, and molecular mechanisms for thermostability", *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 65, 1-43.

---

**Óscar Monroy Hermosillo** es doctor en Biotecnología, con especialidad en el tratamiento biológico de aguas residuales, tema en el que realiza investigación. Ha publicado 48 trabajos en revistas internacionales y transferido procesos a varias compañías de servicios ambientales. Se desempeña como profesor titular en el Departamento de Biotecnología de la Universidad Autónoma Metropolitana.  
monroy@xanum.uam.mx

**Florina Ramírez Vives** es doctora en ciencias biológicas por la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, con especialidad en microbiología anaerobia. Sus temas de investigación son la microbiología básica y aplicada en el tratamiento de las aguas residuales por procesos biológicos, así como la microbiología y bioquímica de bacterias anaerobias estrictas (sulfato-reductoras y metanogénicas). Es miembro del Sistema Nacional de Investigadores y ha publicado artículos científicos en revistas internacionales.  
frar@xanum.uam.mx

**Didier Alazard** es doctor en ciencias con especialidad en ecología microbiana e investigador del Instituto de Investigación para el Desarrollo de Francia. Actualmente se desempeña como investigador en el Instituto Mexicano del Petróleo, en el marco de un convenio de colaboración entre los dos institutos de investigación.  
dalazarg@imp.mx

**Luis Fernández Linares** es doctor en Biotecnología, con especialidad en biorremediación de suelos y de sistemas marinos. Es investigador tiempo completo del Programa de Biotecnología del Petróleo del Instituto Mexicano del Petróleo. Sus áreas de investigación son la biorremediación de suelos contaminados con hidrocarburos y las bacterias extremas. Cuenta con trabajos publicados en revistas internacionales, y es miembro del Sistema Nacional de Investigadores.  
lfernand@imp.mx

**Claudia Suárez Núñez** es maestra en Biotecnología, egresada de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, donde actualmente realiza el doctorado en Biotecnología. Ha realizado investigación en tratamiento de aguas; el procesos biológico de desulfuración y bacterias termófilas.  
claudsua@hotmail.com