

Tapices microbianos: los organismos que fabrican estromatolitos

Microbial mats: the stromatolite-builders

J. PABLO RODRÍGUEZ-ARANDA^{1,2} Y M. ESTHER SANZ-MONTERO³

¹ Dpto. Didáctica de las Ciencias Experimentales. Facultad de Educación (UCM). C/Doctor Royo Villanova, s/n. 28040 (Madrid). E-mail: juanparo@ucm.es

² IES Camilo José Cela. Avda. del Monte, 16. 28223 (Pozuelo de Alarcón-Madrid).

³ Dpto. Petrología y Geoquímica (UCM). C/José Antonio Novais, 12. 28040 (Madrid). E-mail: mesanz@ucm.es.

Resumen La importancia de los tapices microbianos y sus equivalentes mineralizados (estromatolitos) es muy destacada en las Ciencias de la Tierra y más específicamente en el área de la Geomicrobiología que es una disciplina en auge. Mediante los estromatolitos se puede deducir la existencia de seres vivos en los periodos más antiguos de la historia geológica de la Tierra o en paleoambientes sedimentarios extremos (medios hipersalinos, fuentes termales, lagos alcalinos o ácidos) y dichas bioconstrucciones podrían ser utilizadas como biomarcadores para inferir la vida extraterrestre. La terminología científica empleada en el estudio de los estromatolitos y sus análogos actuales procede de distintas disciplinas por lo que puede resultar confusa. Así, en el presente trabajo se definen los conceptos más significativos para establecer la relación entre los ambientes actuales y el registro geológico. Esta relación depende de la biomineralización de los tapices microbianos, es decir, cómo las comunidades de microorganismos pueden favorecer la formación de rocas por precipitación de minerales y acumulación de granos detríticos. Para ello se indica cómo determinados grupos de procariotas o eucariotas, en condiciones favorables, facilitan la generación de ciertos minerales y mineraloides. Además, para la comprensión de los procesos ligados con los tapices microbianos, se sugieren y describen una serie de actividades didácticas, como salidas de campo, dramatizaciones o performances y prácticas de laboratorio.

Palabras clave: Bacteria, biomineralización, cianobacteria, estromatolito, lago salino.

Abstract *Microbial mats and their fossil counterparts (stromatolites) are useful indicators in sedimentary rocks. The existence of living things in the earliest periods of the geological history of Earth or in extreme sedimentary environments (hypersaline conditions, hot springs, soda lakes) can be deduced thanks to stromatolites. In addition, the existence of extraterrestrial life on other celestial bodies could be inferred by detecting their presence. The scientific terminology in this field, geomicrobiology, is sometimes confusing or misleading. In this work, the most important concepts are defined in order to clarify the relationship between the geologic record and recent environments. This relationship is defined by the biomineralization of microbial mats, that is, the way microbial communities can promote formation of rocks by mineral precipitation and accumulation of detrital grains. To this end, we show how different groups of prokaryotes or sometimes eukaryotes facilitate the genesis of specific minerals and mineraloids. In addition, we suggest some learning activities, such as field trips, role plays or performances, and laboratory workshops, in order for students to understand the processes associated with microbial mats.*

Keywords: *Bacteria, biomineralization, cyanobacteria, stromatolite, salt lake.*

INTRODUCCIÓN

Todos hemos visto superficies coloreadas de verde en lugares húmedos o que han estado cubiertos por agua en algún momento. Cuando observamos dichas superficies en detalle comprobamos

que, en algunos casos, no están cubiertas por líquenes, musgo o hierba, es decir, no se distinguen los organismos responsables del color. Entonces podemos indicar que ese verde se corresponde con el color de la clorofila y que los organismos fotosintéticos que han aportado los pigmentos son micro-

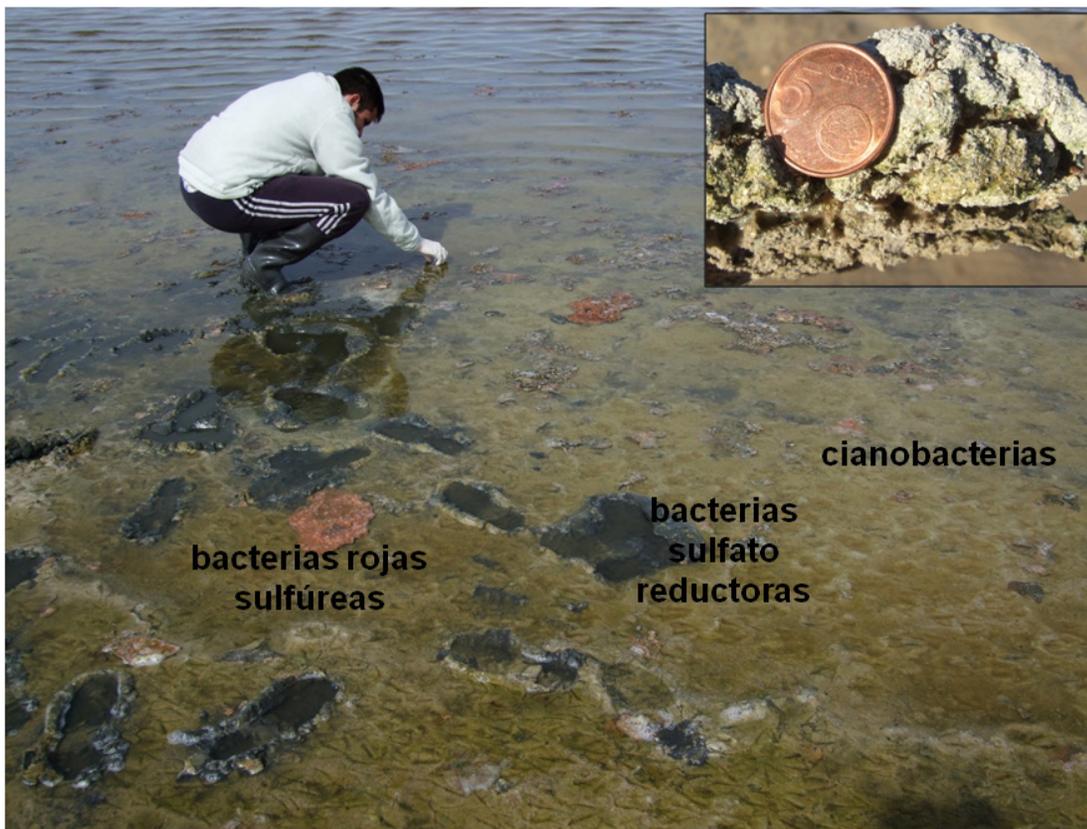


Fig. 1. Tapiz microbiano desarrollado sobre el fondo de la laguna salada de El Longar en Lillo (Toledo). En el recuadro superior derecho se observa el perfil del tapiz en una muestra seca.

bios, probablemente, cianobacterias (Fig. 1). Estos procariotas que realizan una fotosíntesis oxigénica *colorean* superficies sobre la Tierra desde hace miles de millones de años.

En ciertas ocasiones, cuando caminamos encima del lecho de un río o de una charca, notamos que las piedras deslizan, así, más de una vez, nos hemos caído al suelo por culpa de las bacterias o las algas unicelulares. Dichos microbios segregan sustancias mucilaginosas y fabrican un medio donde se desarrollan sus colonias con más comodidad. Escurrirse y caerse sobre las sustancias extracelulares que fabrican los procariotas y algunos eucariotas unicelulares es un hecho que acontece con frecuencia a los niños durante el verano.

El fondo de las lagunas o remansos de los ríos y arroyos suele estar blando porque en ellos se acumulan depósitos finos arcillosos, dada la baja energía del ambiente sedimentario. Si pisamos ese fango poco consolidado, normalmente sentimos como los pies se introducen en el sedimento y, bajo la superficie de color más claro, aparece una masa viscosa de tonos negros o grises (Fig. 1). Es el color de la materia orgánica en descomposición. A veces vemos burbujas de gas salir del sedimento negro o notamos las cosquillas que nos hacen esas burbujas en los pies desnudos. Tampoco es raro percibir un olor desagradable causado por los gases derivados de la descomposición bacteriana. Algunos de estos compuestos han sido originados por bacterias sulfatorreductoras que generan ácido sulfhídrico al pudrir los restos de vegetales y de otros organismos procariotas.

Realmente, los microorganismos, y las bacterias en particular, son ubicuos, han estado en todas partes sobre nuestro planeta desde hace miles de

años (Schopf *et al.*, 2007; Riding, 2011). Por tanto, es lógico pensar que hayan jugado un cierto papel en el ciclo geológico sedimentario, ya que sus diversos metabolismos determinan directa o indirectamente microambientes químicos y físicos en los que se pueden formar o destruir minerales concretos (Konhauser, 2007). De hecho, entre los indicios de vida más antiguos se encuentran los *estromatolitos*, rocas laminadas generadas por bacterias (Fig.2). Es importante destacar que en el registro geológico resulta mucho más fácil detectar los productos originados por la actividad de estos microorganismos (minerales, mineraloides y rocas), que los fósiles de las bacterias propiamente dichos. Si se quisiera

Fig. 2. Caliza con estromatolitos del Cretácico de los Alpes franceses formada en un ambiente sedimentario litoral. Se pueden observar laminaciones rectangulares y onduladas.



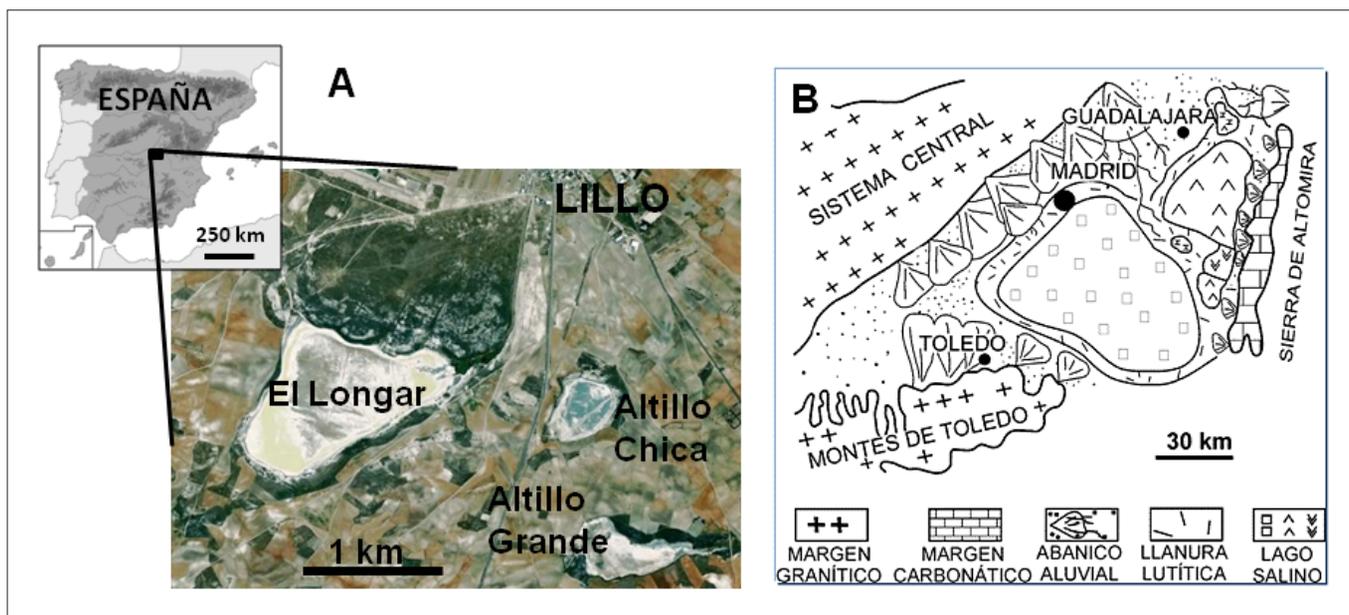


Fig. 3. A) Fotografía de satélite de las lagunas manchegas estudiadas en Lillo (Toledo). B) Esquema paleogeográfico de la Cuenca de Madrid durante el Mioceno Inferior alto, hace unos 18 millones de años, modificado de Sanz-Montero et al. (2009a).

buscar seres vivos en otros astros, sería más factible localizar los productos minerales o rocas a los que dieron lugar que los propios organismos, incluso si estos estuvieran vivos. Para comprender esta proposición podemos proponer un símil con los seres humanos. Si queremos detectar la presencia de personas en un período histórico y/o una zona concreta, es más fácil deducir su presencia encontrando los restos de las edificaciones que han construido que hallando los huesos del esqueleto de sus constructores o viéndolos a ellos mismos. En este artículo se explica cómo los tapices microbianos que recubren superficies bajo la atmósfera y la hidrosfera terrestres (Fig. 1) pueden mineralizarse y originar rocas, fundamentalmente estromatolitos (Fig. 2). Se aporta, además, un enfoque actualista, describiendo tapices de lagunas salinas manchegas, que representan un análogo para el registro fósil y los ambientes sedimentarios antiguos como las cuencas miocenas endorreicas de Madrid y del Duero (Fig. 3). Asimismo, se sugieren algunos recursos didácticos para el estudio y comprensión de los procesos de mineralización involucrados.

TAPICES Y ESTROMATOLITOS

Terminología

La **geomicrobiología** es la ciencia que estudia cómo las comunidades microbianas influyen en los procesos biogeoquímicos y mineralógicos y son capaces de controlar la formación de sedimentos y rocas o sus transformaciones (Konhauser, 2007). Por tanto, esta disciplina utiliza técnicas y metodologías propias de la geología, biología, química y física.

Las comunidades microbianas, dominadas por procariontes, que colonizan superficies como el fondo de lagos o ríos y llanuras de marea, y que muestran una interacción íntima entre los microbios, la superficie colonizada y el medio esencialmente acuoso donde se desarrollan se denominan **tapices** o **tapetes microbianos** (Stolz, 2000) (Fig. 1, 4A y 5). Asimismo, un **biofilm** (biopelícula) está constituido por los microorganismos que colonizan superficies sólidas y los productos extracelulares o matriz se-

gregados por ellos (Marshall, 1992) (Fig. 4B). Las características de las mismas especies de microbios son diferentes si sus individuos presentan una vida planctónica o bien colonizan superficies y se asocian con sustancias extracelulares (EPS-*extracellular polymeric substances* o exopolímeros). Las sustancias extracelulares otorgan a los microbios una mayor eficiencia frente a condiciones físicas y químicas adversas, como la falta de agua, los cambios de temperatura y el exceso de radiación ultravioleta (Fig. 4B). Los tapices microbianos están constituidos por un cortejo de *biofilms* y son, por tanto, comunidades complejas o ecosistemas con gradientes químicos, abundancia de organismos fototróficos y estratificación en niveles (Stolz, 2000) (Fig. 1 y 5). De este modo, en un tapiz se pueden encontrar (1) microbios autótrofos fotosintéticos oxigénicos, como las cianobacterias (anteriormente denominadas algas cianofíceas o verde azuladas) y las algas diatomeas; (2) microbios autótrofos fotosintéticos anoxigénicos como las bacterias verdes sulfúreas y no sulfúreas y las bacterias rojas sulfúreas; (3) microorganismos quimiolitioautótrofos como bacterias sulfooxidantes no coloreadas del azufre y bacterias rojas sulfúreas, éstas últimas pueden mostrar distintos tipos de metabolismo; (4) microbios consumidores como protozoos; (5) organismos descomponedores aeróbicos como actinobacterias y hongos; y (6) organismos descomponedores anaeróbicos como las bacterias sulfatorreductoras y metanógenas (Fig. 1, 4B y 5). Además, en los tapices pueden vivir pequeños invertebrados, como artrópodos (Fig. 4A), rotíferos y nematodos. Pueden existir también comunidades relativamente importantes de arqueobacterias (Robertson et al., 2009) y algas pluricelulares verdes, pardas y/o rojas. Así pues, en los tapices microbianos se encuentran representados los tres dominios de seres vivos (*Bacteria*, *Archaea* y *Eucarya*), aunque predominan los organismos procariontes y, en muchas ocasiones, especialmente, las cianobacterias.

Desde el siglo XIX y, particularmente, a partir de principios del XX, se han descrito rocas laminadas que parecían tener una relación genética con la actividad microbiana (para una revisión, véase Riding,

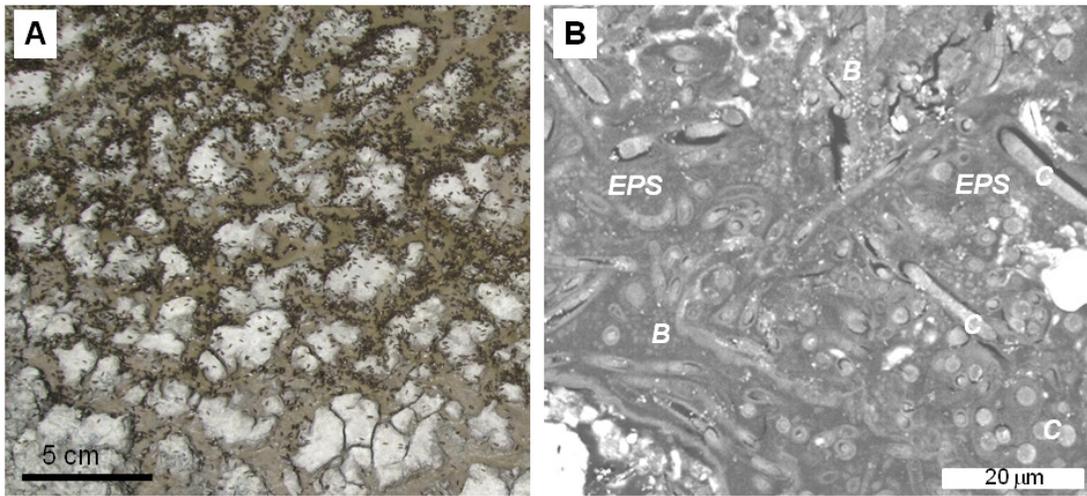


Fig. 4. A) Vista en planta de un tapiz cianobacteriano en la laguna de El Longar. Se puede observar cómo está dividido por grietas de retracción y cómo moscas efíridas (puntos oscuros) lo han devorado parcialmente. El color blanco se debe a una incipiente mineralización en yeso. B) Microfotografía de microscopio electrónico (cryo-scanning) del tapiz de la Fig. 4A donde se observan diferentes componentes: C: cianobacteria; B: bacterias; EPS: sustancias poliméricas extracelulares.

2011.). Ya en 1908, Kalkowsky introdujo el término *estromatolito* para referirse a ellas. El término proviene del griego *stroma* (tapiz) y *lito* (roca). En este contexto, Gerdes *et al.* (1985) precisaron el concepto de **estromatolito** como “rocas laminadas cuyo origen puede relacionarse claramente con la actividad de comunidades microbianas, siendo la interacción del ambiente con la morfología, fisiología y distribución en el espacio y el tiempo de dichas comunidades la causa de la presencia de la estructura laminada en la roca” (Fig. 2). De este modo, los estromatolitos son el resultado del atrapamiento, aglutinamiento o fijación y acumulación de partículas, así como de la precipitación de minerales y mineraloides en tapices microbianos (Hofmann, 2000) (Fig. 6). De hecho, algunos autores denominan a los tapices bacterianos *estromatolitos potenciales* (Gerdes *et al.*, 1985). En 1987, Burne y Moore propusieron el concepto de **microbialita** para los sedimentos microbianos. Ésta se

define como un “depósito organosedimentario que se ha formado por acreción a partir de una comunidad microbiana bentónica que atrapaba y aglutinaba sedimento detrítico y/o era el lugar donde se producía precipitación de minerales”.

Los diferentes factores físicos (luminosidad, energía, temperatura, etc.) y químicos (pH, % O₂, % H₂S, etc.) del ambiente (Fig. 7A y B, 8A) condicionan la formación de distintos tipos de microbialitas, por ejemplo, determinando el balance entre la precipitación química microbiana, la precipitación inorgánica y el atrapamiento de granos detríticos. Así se pueden distinguir cuatro tipos de microbialitas, dependiendo de su estructura interna (Riding, 2011): *estromatolitos*, laminados; *trombolitos*, grumelares; *dendrolitos*, dendríticos; y *leiolitas*, masivas. A estos tipos básicos se podría añadir otra categoría constituida por los **oncolitos**, que son objetos que presentan envueltas de calcita con morfología esfé-

ZONACIÓN TAPICES MICROBIANOS (μm-mm-cm)

AMARILLO/PARDO diatomeas, otras algas, cianobacterias AUTÓTROFAS FOTOSINTÉTICAS OXIGÉNICAS

VERDE cianobacterias filamentosas y cocoides AUTÓTROFAS FOTOSIN. OXIGÉN. (HETERÓTROFAS)
(bacterias verdes no sulfúreas AUTÓTROFAS FOTOSINTÉTICAS ANOXIGÉN.) (bacterias heterótrofas aeróbicas)

CLARO sulfobacterias oxidantes no coloreadas QUIMIOLITOAUTÓTROFAS AERÓBICAS

ROJO/MORADO bacterias rojas sulfúreas AUTÓTROFAS FOTOSINTÉTICAS
ANOXIGÉNICAS (QUIMIOLITOAUTÓTROFAS, HETERÓTROFAS)

NARANJA bacterias verdes no sulfúreas AUTÓTROFAS FOTOSINTÉTICAS ANOXIGÉNICAS
(CLARO) sulfobacterias oxidantes no coloreadas QUIMIOLITOAUTÓTROFAS

Presencia de O₂
Presencia de H₂S

VERDE bacterias verdes sulfúreas AUTÓTROFAS FOTOSINTÉTICAS
ANOXIGÉNICAS ANAERÓBICAS (QUIMIOLITOAUTÓTROFAS, FOTOHETERÓTROFAS)

luz
no luz

NEGRO U bacterias sulfatorreductoras QUIMIOHETERÓTROFAS ANAERÓBICAS (O₂)
OSCURO bacterias metanógenas QUIMIOHETERÓTROFAS ANAERÓBICAS (sin O₂)

Fig. 5. Zonación teórica de un tapiz microbiano, de acuerdo con las descripciones en Riding y Awramik (2000) y Konhauser (2007).

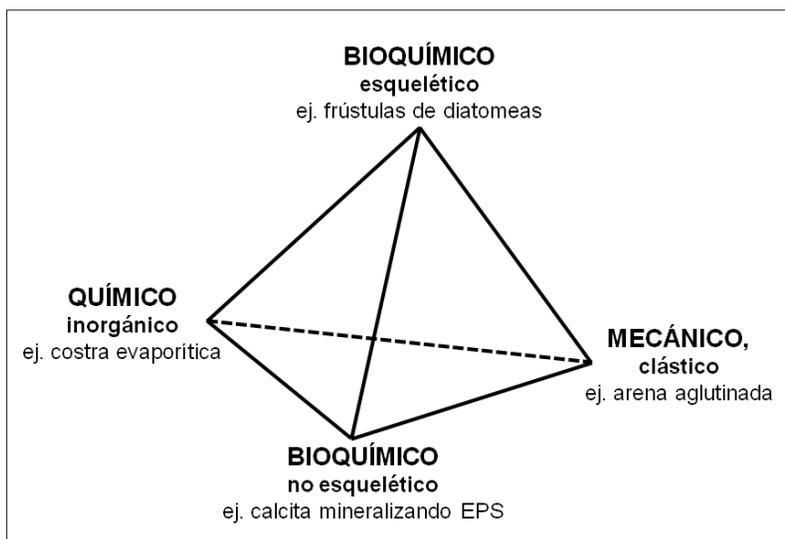


Fig. 6. Componentes y procesos que contribuyen a la formación de estromatolitos y su laminación primaria, modificada de Hofmann (2000). Los estromatolitos clásicos se corresponden con la base horizontal del tetraedro.

roidal y origen microbiano y que indican movimiento sobre el fondo de un cuerpo de agua (Ordóñez y García del Cura, 1983).

Para los estromatolitos en concreto, existen numerosas clasificaciones que se basan en sus características a diferentes escalas (Logan et al., 1964; Hofmann, 2000; Altermann, 2008; Rodríguez-Martínez *et al.*, 2010). Se habla entonces de estromatolitos estratiformes (Fig. 8B), dómicos, columnares, pustulares (Fig. 7C y D), con laminación crenulada, convexa, rectangular (Fig. 2), ondulada, etc.

Los estromatolitos constituyen un ejemplo de **bioconstrucción**, que se define como una estructura, generalmente mineralizada, producida por la acción de los seres vivos (López-Martínez y Truyols, 1994). Otras bioconstrucciones son los arrecifes coralinos, las presas de los castores y los arrecifes de rudistas.

Distribución temporal

Los biofilms y tapices bacterianos responsables de la formación de estromatolitos fueron las formas de vida dominantes durante el 85% de la historia de

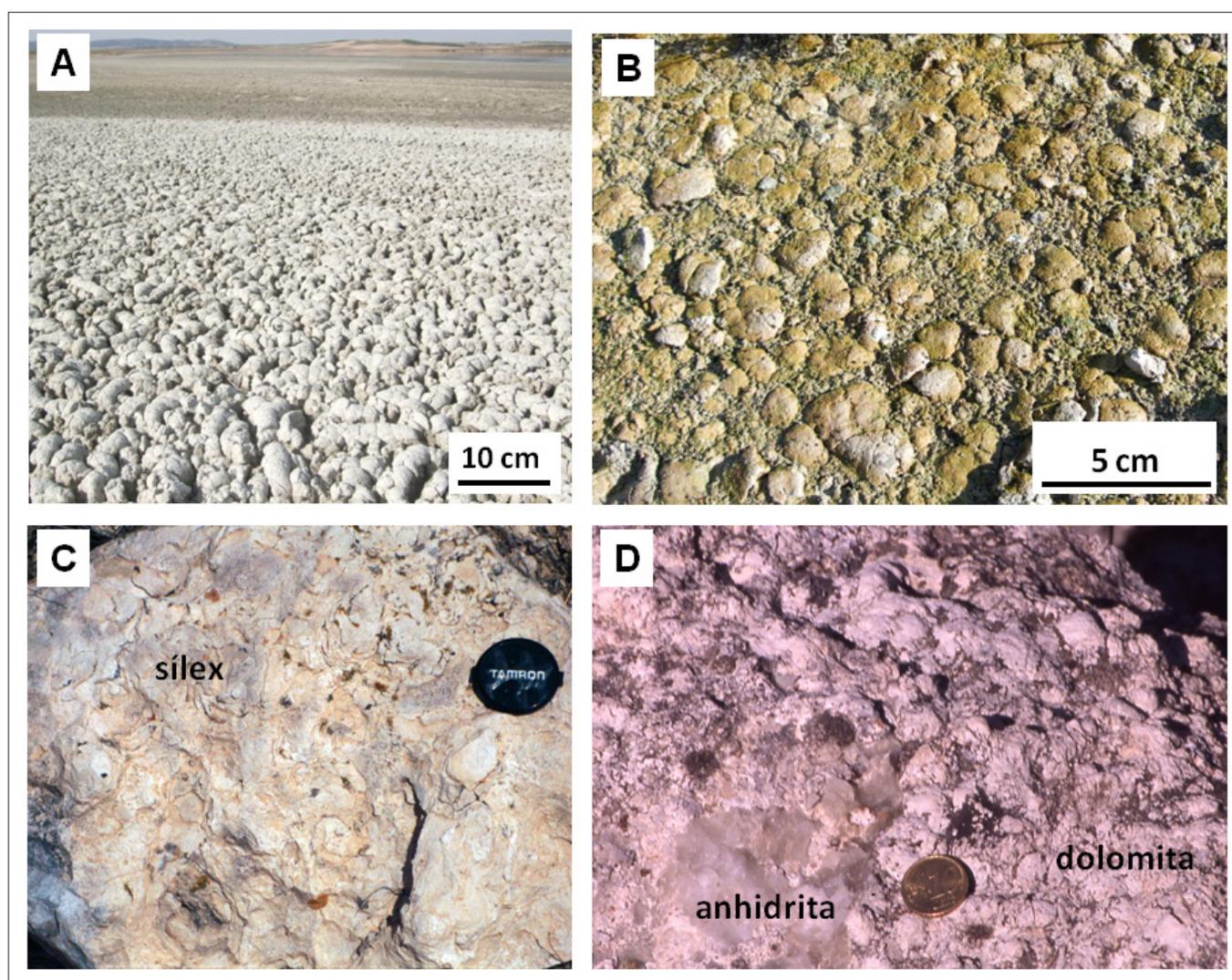


Fig. 7. Comparación entre tapices bacterianos pustulares y estromatolitos. Este tipo de tapices es característico de zonas intermareales o zonas que sufren episodios periódicos de desecación (Erickson et al., 2010). A) Tapices pustulares en la laguna de El Longar. B) Detalle de los tapices pustulares de la laguna. C) Estromatolito síliceo (ópalo) del Mioceno de la Cuenca del Duero, el diámetro de la escala es 7 cm. D) Estromatolitos dolomíticos del Mioceno de la Cuenca de Madrid, el diámetro de la escala es 20 mm.

los seres vivos en la Tierra (Grotzinger, 1990). Los primeros estromatolitos descritos en la literatura tienen unos 3500 Ma y se encuentran en el Oeste de Australia y Sudáfrica. Estas bioconstrucciones se generalizaron en el Proterozoico, hace unos 2500 Ma (Schopf *et al.*, 2007; Riding, 2011). Sin embargo, desde el comienzo del Cámbrico (542 Ma), la presencia de tapices microbianos mineralizados o estromatolitos se ha reducido en gran medida, posiblemente debido a que los metazoos depredadores han evitado su proliferación (Gehling, 1999).

Hoy en día, los tapices microbianos solo son frecuentes en ambientes extremos (Fig. 1): alta salinidad, alto o bajo pH, alta o baja temperatura, episodios de desecación/inundación sucesivos, etc. Los tapices proliferan en estos ambientes donde los depredadores son más escasos. No obstante, algunos de los metazoos que se alimentan de los tapices se han adaptado para vivir en estas condiciones hostiles. Este es el caso de las lagunas saladas de la Mancha en las que se encuentra una variedad de tapices microbianos y donde ocasionalmente se desarrollan grandes poblaciones de dípteros (efídridas) que bioturban y se alimentan de los tapices

bacterianos (Fig. 4A) (Sanz-Montero *et al.*, 2012, 2013). Hecho que representa un análogo moderno indicativo de que la actividad depredadora sobre los tapices microbianos dificulta notablemente su mineralización. Asimismo, el estudio en general de los procesos sedimentarios relacionados con dichos tapices nos ha permitido establecer una correlación actualista con los medios sedimentarios antiguos (Fig. 3), esencialmente con los depósitos lacustres miocenos acumulados en las grandes cuencas endorreicas peninsulares, donde la presencia de microbialitas es relativamente común (Sanz-Montero *et al.*, 2008; Sanz-Montero y Rodríguez-Aranda, 2012).

LA MINERALIZACIÓN DE LOS TAPICES MICROBIANOS

Como ya se ha indicado en los párrafos precedentes, la formación de un estromatolito en un tapiz microbiano, es decir, la mineralización de éste (Fig. 6, 7, 8A y B, 9), ocurre fundamentalmente en el ambiente sedimentario; aunque ciertos procesos diagenéticos, que suceden tras el enterramiento, pueden remarcar rasgos como la laminación, o

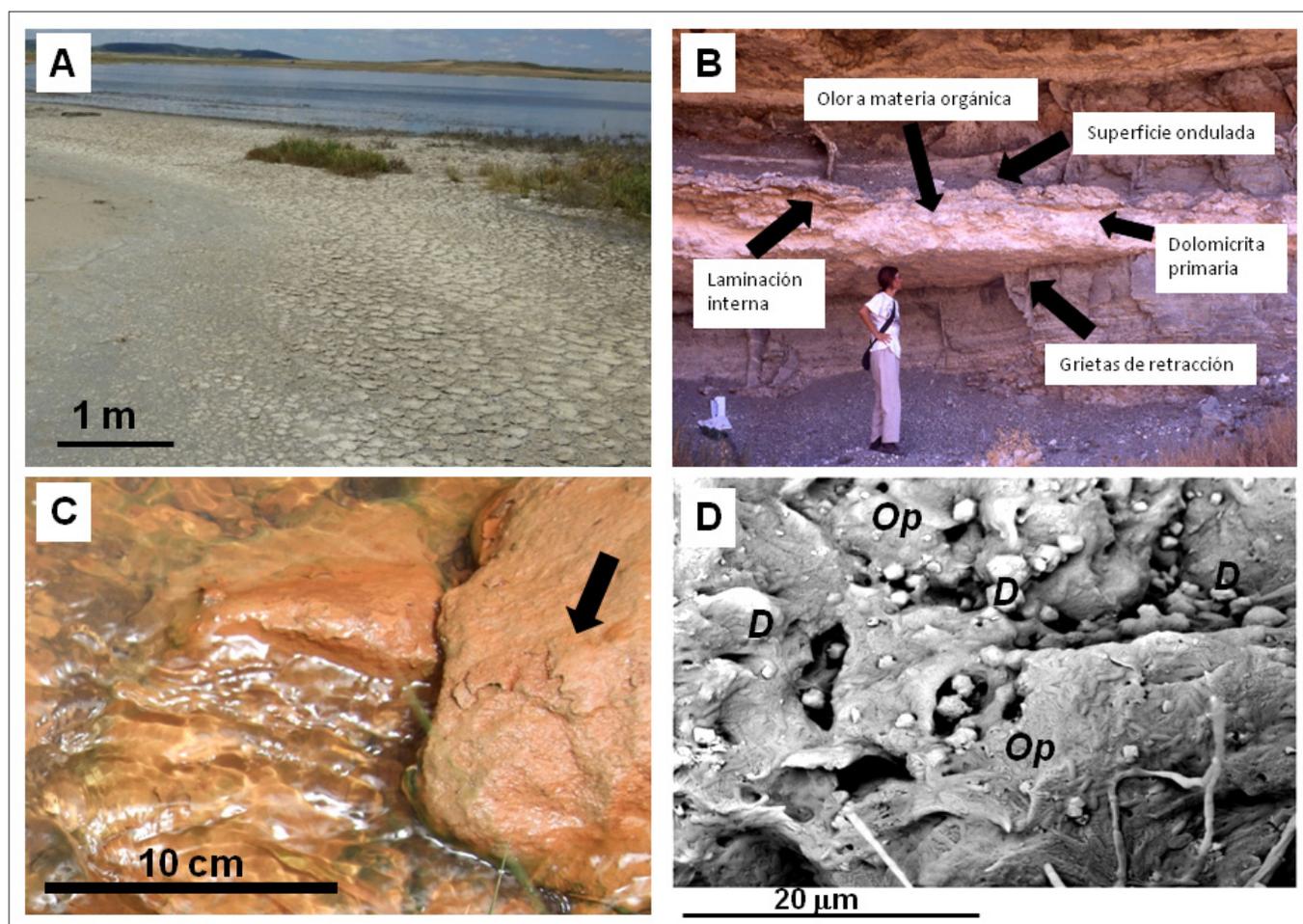


Fig. 8. A) Tapices planares en el margen de la laguna de El Longar (Lillo) con grietas de retracción. B) Nivel de dolomía, microbialita con el biomineral dolomita, coronado por un estromatolito en el Mioceno de la Cuenca de Madrid. Se han señalado varias de las biosignaturas o biofirmas que indican que se trata de tapices microbianos mineralizados. C) Estromatolito ferruginoso actual en una acequia procedente de aguas termales de la región de Bahariya (Egipto). Obsérvese la laminación de biominerales que recubre el canto de la derecha (flecha). D) Fotografía de microscopio electrónico de barrido (electrones retrodispersados) de un estromatolito silíceo mioceno de la Cuenca del Duero. Se pueden distinguir bacilos, microbios filamentosos y EPS mineralizados en ópalo (Op), así como cristales equidimensionales de dolomita (D) desarrollados fundamentalmente en los poros del tapiz original.

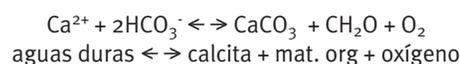
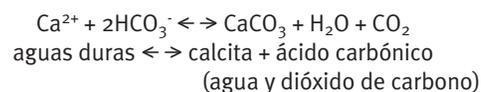
bien, borrar total o parcialmente las características organosedimentarias. En el presente trabajo nos centraremos en la precipitación química relacionada con los microbios; no obstante, se debe tener en cuenta que el aporte detrítico o de precipitación química inorgánica puede contribuir también a la producción mineral (Fig.5) (Fernández-Martínez, 2013).

La formación de fases minerales por los seres vivos y por los microbios en particular se denomina **biomineralización** y su resultado *biomineral* (Fig. 8, 9). Este proceso puede tener lugar de dos maneras diferentes (Konhauser, 2007): (1) *biomineralización biológicamente inducida* y (2) *biomineralización biológicamente controlada*. En el primer caso, los minerales o mineraloides se forman simplemente como un producto de la actividad metabólica celular o por la interacción de dicha actividad con el medio acuoso que rodea a la célula. Así, la liberación de sustancias al medio, como OH⁻, CO₂ o H₂S, puede inducir la nucleación y crecimiento de calcita, pirita, sílice, etc. Las leyes que regulan este primer tipo de mineralización son las mismas que las de la precipitación inorgánica puramente fisicoquímica. Por el contrario, en la *biomineralización biológicamente controlada*, la precipitación de compuestos minerales tiene una función fisiológica específica para el microorganismo y está completamente regulada por él. En este segundo caso, el microambiente químico (intracelular o intercelular) y el flujo de iones están aislados del medio externo que rodea a la célula. La precipitación del ópalo que constituye las frústulas o caparzones de las algas diatomeas se incluye en este último tipo. Los ejemplos descritos en este trabajo pertenecen fundamentalmente al primer tipo de mineralización, *biológicamente inducida*.

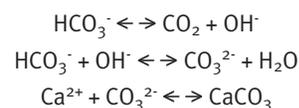
La precipitación de los minerales o mineraloides en un medio acuoso requiere la sucesión de dos procesos básicos: nucleación y crecimiento mineral. En primer lugar, se debe formar un núcleo compuesto por los elementos químicos del *mineral*, lo suficientemente grande como para crecer; esto dependerá, entre otros factores, del grado de saturación o concentración de los iones involucrados en el medio. En segundo lugar, dicho núcleo debe aumentar su tamaño y anexionar paulatinamente materia; este proceso también dependerá de la saturación y de la disponibilidad o flujo de iones. Frecuentemente, las fases iniciales que precipitan son amorfas o metaestables, pero posteriormente se transforman en fases cristalinas al ordenarse su estructura y/o deshidratarse. Los tapices microbianos pueden facilitar solo uno de los dos procesos requeridos para la precipitación o ambos, de diferentes maneras: actuando como sustrato para la nucleación (Fig. 8D), deshidratando los iones disueltos en el agua para que estén disponibles, aportando o atrapando los iones que van a constituir las fases minerales (Fig. 9), cambiando el pH, neutralizando cargas de repulsión, etc. (Konhauser, 2007). Se puede precisar que dentro de los tapices microbianos se crean microambientes que facilitan en gran medida la precipitación y cristalización de diferentes fases minerales.

Los estromatolitos de carbonatos

Los estromatolitos desarrollados en calizas (Fig. 2) son los más conocidos y estudiados. La precipitación de calcita se asocia generalmente a la actividad fotosintética de las cianobacterias (p.e. Konhauser, 2007). Dicho mineral precipita cuando un medio *neutro* que contiene iones divalentes de calcio y aniones de bicarbonato se alcaliniza y se forman iones de carbonato, los cuales se unen al calcio (Fig. 9A). Al eliminar CO₂ del medio por fotosíntesis, éste ya no podrá formar ácido carbónico y acidificar el ambiente y, por tanto, sube el pH. Las siguientes ecuaciones resumen el proceso:



Cuando se reduce el contenido en dióxido de carbono del medio por fotosíntesis y/o al elevarse la temperatura, las ecuaciones químicas tienden a desplazarse hacia la derecha para restaurar el equilibrio químico y, en consecuencia, se forma calcita. Por otro lado, las cianobacterias pueden usar directamente el ión bicarbonato para realizar la fotosíntesis además del CO₂ gaseoso, esto origina iones hidroxilo que suben aún más el pH y se favorece la precipitación de calcita, de acuerdo con las siguientes ecuaciones:



Existe otro factor que facilita la precipitación de carbonatos asociada a los tapices microbianos: la adsorción de cationes (Ca²⁺, Mg²⁺, Sr²⁺) por las paredes celulares y las sustancias poliméricas extracelulares (EPS), particularmente por las *vainas* que engloban grupos de cianobacterias. El grupo carboxílico o ácido de los polisacáridos que constituyen las citadas estructuras, p.e. ácido hialurónico, se une a los metales divalentes (M²⁺) y genera microambientes donde los iones están dispuestos para formar minerales. Es el denominado *pegamento biomineral* de Gilbert *et al.* (2005): R—COOH + M²⁺ \leftrightarrow R—COOM⁺ + H⁺

En la simulación mediante modelos de bolas propuesta por Sanz-Montero y Rodríguez-Aranda (2007) se puede visualizar este proceso.

En el caso de las microbialitas y estromatolitos de dolomita (CaMg(CO₃)₂) (Fig. 7B, 8B) y magnesita (MgCO₃) (Fig. 9D), se han invocado otros dos factores importantes: (1) la degradación de la materia orgánica de los tapices por bacterias sulfatorreductoras, que también alcaliniza el medio al descomponer las proteínas y, además, libera los iones Mg²⁺ y Ca²⁺ enlazados en los grupos carboxílicos de los polisacáridos (Wright, 1999; Sanz-Montero *et al.*, 2008; Sanz-Montero y Rodríguez-Aranda, 2012); y (2) el papel de las sustancias extracelulares (EPS) como sustrato para la nucleación, que aporta una microestructura que ayuda a la ordenación de los átomos en el mineral que precipita (Sanz-Montero *et al.*, 2008).

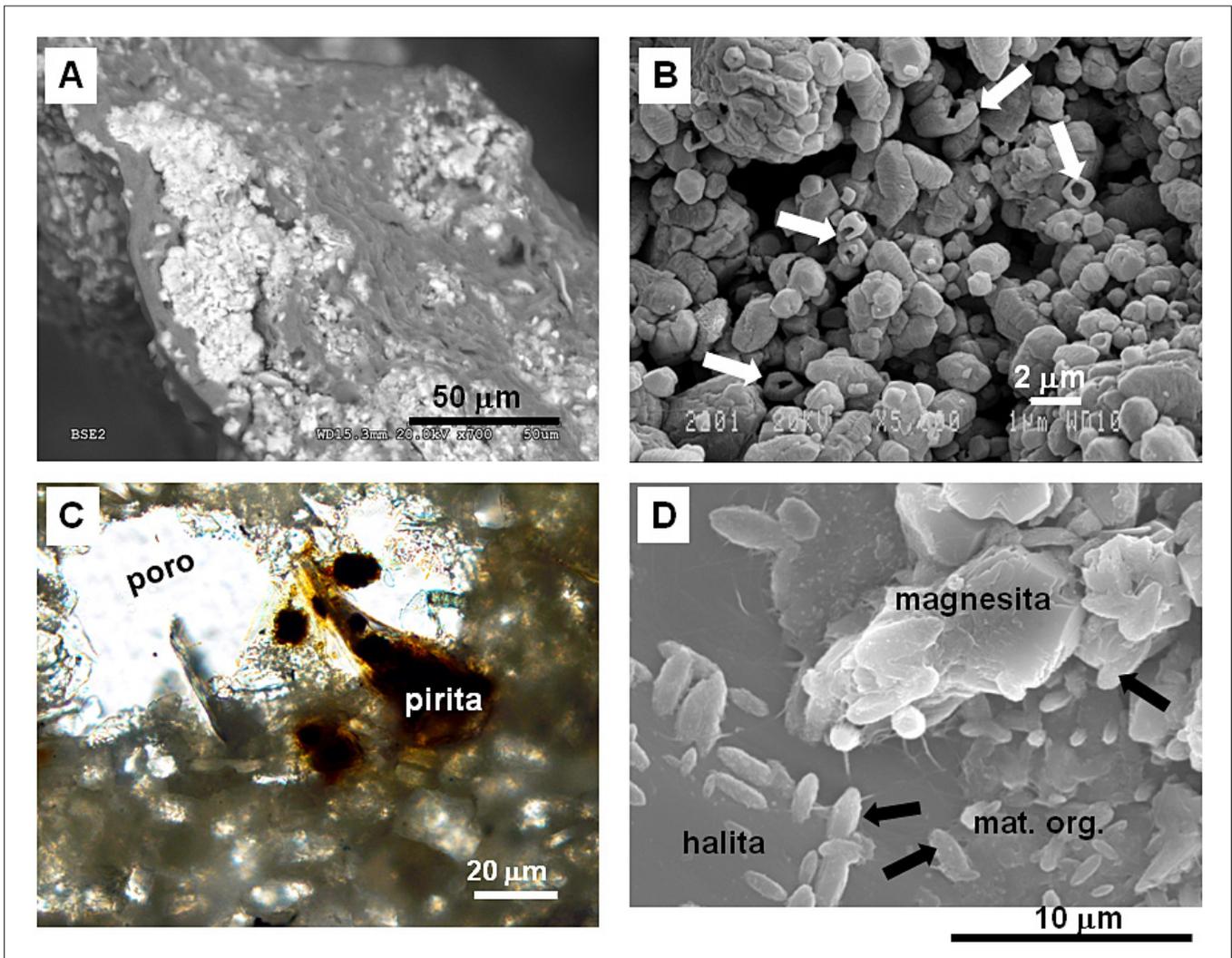


Fig.9. Fotografías de microscopio electrónico (A, B, D) y microscopio óptico (C). A) Imagen con electrones retrodispersados de un tapiz microbiano actual de la laguna de El Longar parcialmente mineralizado por calcita. La materia orgánica muestra color oscuro (EPS y células) y la calcita blanco brillante. B) Dolomita microbiana miocena de la Cuenca de Madrid. Se puede observar la morfología esferoidal de los cristales que se corresponde con células cocoides. Algunos cristales muestran centros huecos revelando que la mineralización ha encapsulado las células bacterianas y la materia orgánica ha desaparecido posteriormente. C) Tapiz microbiano mineralizado en dolomita con granos detríticos del Mioceno de la Cuenca de Madrid. Nícoles paralelos. Se observan cristales de pirita asociados a granos de biotita y poros debidos a la presencia de gases. D) Tapiz microbiano mineralizado del Mioceno de la Cuenca de Madrid. Se distinguen numerosas morfologías de bacilos (flechas): en la halita siguen la orientación a 90° de sus caras de crecimiento; en la magnesita aparecen incorporados dentro del mineral; y en la materia orgánica no se distingue ningún patrón concreto.

Los estromatolitos de hierro

Uno de los biominerales más abundantes es el hidróxido de hierro (ferrihidrita- $5\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$, o bien, $\text{Fe}(\text{OH})_3$) que se forma cuando aguas ricas en Fe^{2+} entran en contacto con O_2 en el seno de los *biofilms* (Konhauser, 2007). Los estromatolitos constituidos por óxidos e hidróxidos de hierro (Fig. 8C) se hallan frecuentemente asociados a fuentes termales, acuíferos, suelos, aguas de lixiviado de minas, etc. Un caso especial está representado por los estromatolitos ferruginosos del Río Tinto en Huelva (Amils *et al.*, 2004, González-Toril *et al.*, 2003, Amils, 2012). El pH del Río Tinto es muy ácido (media = 2,3) y en sus aguas solo sobreviven y se desarrollan seres vivos muy bien adaptados a esos valores de pH, fundamentalmente microbios. Entre estos destacan organismos quimiolitotrófos (bacterias oxidantes del hierro, bacterias sulfoxidantes y arqueobacterias sulfoxidantes), algas unicelulares, bacterias descomponedoras, hongos

filamentosos y levaduras (Gonzalez-Toril *et al.*, 2003, Amils, 2012). En relación con los tapices microbianos de dichos organismos, se han estado formando estructuras laminares y dómicas desde hace más de 300.000 años en el lecho del río y en los encharcamientos asociados. Estas estructuras se componen esencialmente de óxidos e hidróxidos de hierro, con minerales como hematites, jarosita y goethita (Amils *et al.*, 2004, González-Toril *et al.*, 2003). En el registro fósil antiguo, algunos autores (Konhauser, 2007) sugieren que el origen de las *Formaciones de Hierro Bandeado* del Precámbrico (BIF) se puede asociar con bacterias fotoautótrofas y quimiolitotótrofas que vivían en un ambiente enriquecido en hierro de procedencia hidrotermal.

Los estromatolitos de sílice

El ópalo ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) o sílice amorfa es un mineraloide común en las microbialitas (Fig. 7C y 8D).

Este tipo de microbialita silíceas es común en el entorno de fuentes termales, donde se denominan *geiseritas*. La sílice (H_4SiO_4 ó $Si(OH)_4$) en disolución puede polimerizarse y formar nanoesferoides que acaban incrustando a los microbios de los tapices. Las vainas de las cianobacterias, los EPS y las paredes celulares pueden actuar como un sustrato (*templetes orgánicos*) donde se adsorbe la sílice mediante puentes de hidrógeno, puentes catiónicos e interacciones electrostáticas (Konhauser, 2007). De este modo se crean microambientes que favorecen la precipitación de ópalo junto a otros factores como la evaporación, cambios de pH, enfriamiento de la disolución, etc., que no son exclusivos de las fuentes termales. Generalmente, la sílice precipita al principio como un *biomineral*, pero luego sigue creciendo con un control esencialmente inorgánico. Los biofilms en los que abundan las algas diatomeas, cuyo caparazón o frústula está constituido por ópalo, son susceptibles de biomineralizarse en sílice, es decir, silicificarse.

En el Mioceno de la Cuenca del Duero se han encontrado estromatolitos de ópalo en relación con ambientes marginales de lago salino donde se conserva de una manera excepcional la textura de los tapices microbianos originales (Fig. 7C y 8D), debido a que la mineralización tuvo lugar muy rápidamente (Sanz-Montero *et al.*, 2008). En ellos se observan tanto los microbios fosilizados como los EPS en los que aparecen embebidos (Fig. 8D).

Otros procesos

Existen muchos más ejemplos de biominerales relacionados con los tapices microbianos. Se han descrito, entre otros, estromatolitos de yeso y de compuestos de manganeso, y precipitados de pirita, celestina, baritina o fosfatos (Konhauser, 2007). En este apartado únicamente se hará hincapié en los biominerales relacionados con los procesos de sulfatorreducción bacteriana. Dichos procesos implican la degradación y oxidación de materia orgánica, por ejemplo de cianobacterias, mediante el oxígeno de los grupos sulfato. Tradicionalmente, se decía que este tipo de metabolismo ocurría en un ambiente anaeróbico estricto en las partes inferiores del tapiz, pero actualmente se sabe que puede suceder en todo su perfil. Las bacterias generalmente utilizan el ión sulfato disuelto en el agua; sin embargo, no es raro que causen la removilización del sulfato de minerales sólidos como el yeso o la anhidrita y, por tanto, los disuelvan y eliminen, o bien produzcan su reemplazamiento por otra fase mineral (Sanz-Montero *et al.*, 2006; Sanz-Montero *et al.*, 2009a). Este proceso de destrucción de minerales en los microambientes químicos generados dentro de los tapices se incluye en el término genérico de **biometeorización (biodegradación o bioalteración)**.

El mineral más típico asociado con la sulfatorreducción es la pirita (FeS_2). El azufre de los sulfatos (SO_4^{2-}) posee valencia 6+ que debe reducirse a la valencia 2- del ión sulfuro (S^{2-}), lógicamente existen varios estados de oxidación intermedios en los que también influyen las distintas bacterias *sulfúreas* (rojas, verdes o no coloreadas). La precipitación de pirita y de diferentes sulfuros de hierro, algunos sin una estructura cristalina bien definida, se localiza

principalmente en los niveles inferiores de los tapices que muestran color negro. Dicho color se debe tanto a la presencia de los sulfuros ferrosos como a la acumulación de materia orgánica en descomposición (Fig. 1). Típicamente, esos niveles presentan un olor característico cuando se liberan los gases generados en los diferentes procesos de degradación anaeróbicos (Fig. 9C).

En las microbialitas del Mioceno de la Cuenca de Madrid se han observado granos detríticos de biotita (mica ferromagnesiana) total o parcialmente reemplazados por pirita (Fig. 9C), proceso que sería un ejemplo de biometeorización (Sanz-Montero y Rodríguez-Aranda, 2009b). Concretamente, se interpreta que el hierro contenido en la biotita reaccionó con el sulfuro liberado por las bacterias sulfatorreductoras para generar pirita (Sanz-Montero *et al.*, 2009b).

La presencia de celestina ($SrSO_4$) y baritina ($BaSO_4$) en los tapices y en el registro fósil también puede indicar que se ha producido sulfatorreducción bacteriana y una biometeorización de yeso y feldspatos respectivamente. La biometeorización libera las impurezas de Sr del yeso y Ba de los feldspatos y, si posteriormente se produce sulfatooxidación, por ejemplo debida a bacterias no coloreadas del azufre, la baja solubilidad de ambos minerales favorece su precipitación (Sanz-Montero *et al.*, 2009a).

RECURSOS DIDÁCTICOS

Seguidamente se exponen una serie de recursos didácticos que se pueden llevar a cabo con estudiantes de Educación Secundaria y, en algunos casos, universidad.

Salida de campo

La mejor manera de entender y asimilar los conceptos expuestos es una salida de campo a un medio sedimentario actual donde se puedan observar los procesos *in situ*. Tal sería el caso de las lagunas efímeras, como las manchegas (p.e. complejo lagunar de Lillo -Fig. 3- o laguna de Villacañas) o las de la Cuenca del Duero (p.e. complejo lagunar Coca-Olmedo) (García del Cura *et al.*, 2013), y de algunas zonas costeras con tapices microbianos, por ejemplo, salinas artificiales y marismas. Lo ideal sería realizar dos visitas, con el ambiente inundado y con el ambiente seco o expuesto. Si no puede ser, por falta de tiempo, recomendamos que la visita tenga lugar con una cierta lámina de agua, pero con los márgenes expuestos. La utilización de botas de agua es recomendable en la salida de campo, dado que el sustrato suele mostrarse blando y embarrado (Fig. 1).

Para reconocer los tapices debemos prestar atención a la presencia de costras verdosas, con diversos tonos de gris y/o rojo, a veces resacas y con grietas de retracción (Fig. 1, 4A, 7A y B, 8A y C). Si el tapiz está húmedo, el aspecto suele ser viscoso y, además, escurridizo. Otro indicio frecuente es el olor a materia orgánica en descomposición y la existencia de fangos negruzcos (Fig. 1).

La observación en el laboratorio por los alumnos a la lupa y/o microscopio óptico de muestras tomadas durante la salida puede ser muy útil. Muchos

de estos ambientes salinos constituyen humedales donde se observan también especies animales y vegetales adaptadas al medio; de hecho, algunos de estos humedales están protegidos por la ley. De este modo, se puede aprovechar una misma salida para estudiar tapices microbianos, precipitación de minerales, aves, zonación de vegetales, artrópodos, climatología, hidrogeología, redes tróficas, adaptación al ambiente, impactos ambientales, etc. Por tanto, se debe vigilar para que los alumnos respeten el entorno y se conciencien de la importancia de cuidar el medioambiente.

Práctica de laboratorio y gabinete: La laguna tricolor

Cuando llevar a cabo una excursión no sea factible, se puede programar una práctica de laboratorio en la que se haga hincapié en distintos conceptos. A continuación sugerimos una posibilidad que nosotros hemos realizado con cursos desde 4^º ESO a 2^º Bachillerato (15-18 años). La práctica se puede hacer en una sola sesión como un taller para la observación de microorganismos (protozoos, cianobacterias, diatomeas, etc.) o plantearse como un proyecto de investigación o *juego de rol* que se elaboraría por grupos de dos a cuatro alumnos.

MATERIAL: Se debe recoger y etiquetar adecuadamente una muestra de agua con microorganismos y fondo de charca, laguna, fuente, río, charco, etc. En su defecto, la muestra se puede preparar de forma artificial en el laboratorio como una infusión para protozoos. No es necesario que la muestra posea una gran cantidad o variación de microorganismos, ni que se adapte totalmente al caso problema, la muestra es fundamentalmente el punto de apoyo para asimilar una serie de contenidos conceptuales, procedimentales y actitudinales. Si se coordina la salida de campo con esta práctica, el resultado puede ser muy bueno, pero no conviene pecar de ambiciosos. Se debe utilizar el material de laboratorio clásico para la observación con lupa binocular y microscopio óptico. Se pueden aportar también claves para identificar microorganismos.

PROBLEMA (caso idealizado): La laguna Tricolor era una laguna que, como su propio nombre indica, presentaba tres coloraciones diferentes a lo largo del año: **verde**, la mayoría del tiempo; **roja**, fundamentalmente en verano; y **blanca**, al final del verano y comienzo del otoño. Este fenómeno atraía a muchos visitantes y, por tanto, ayudaba al desarrollo socioeconómico de los municipios próximos. Sin embargo, desde que se vierten residuos al agua procedentes de una fábrica de detergentes (fertilizantes, de un pueblo, merendero, lixiviado de campos de cultivo o lo que se considere), la laguna se ha vuelto **negra** y tiene mal olor. El ayuntamiento del pueblo donde está la laguna quiere saber la causa de estas variaciones de color y, además, solucionar el problema de las aguas negras y malolientes. Para ello, la Concejalía de Medioambiente ha encargado a una empresa el estudio de una muestra de agua y fondo de la laguna tomada en una zona donde todavía se conservan, más o menos, sus características originales. NOTA: Si se considera adecuado, se puede dar una posible ubicación de la laguna.

METODOLOGÍA: Los alumnos deben estudiar la muestra, actuando como técnicos de la empresa, y

obtener el mayor número de conclusiones posibles, sabiendo que no todas las respuestas están en la propia muestra y se debe buscar información adicional. Conviene *adornar* con un halo de seriedad todo el proceso para *jugar* a ser técnicos de la empresa de estudios medioambientales. Se debe dibujar o fotografiar lo observado a escala de visu ($\times 1$), lupa ($\times 20$) y microscopio ($\times 40$, $\times 100$ o más), presentar un informe estructurado e indicar las posibles causas de los colores. En esencia, como solución al problema se debe especificar que los colores verde y rojo se relacionan con proliferación de distintos organismos (cianobacterias, bacterias rojas sulfúreas, *Dunaliella*, etc.); el color blanco se corresponde con precipitados minerales (calcita, yeso, halita, sales magnésicas, etc.); y el color negro muestra un proceso de eutrofización y acumulación de materia orgánica en descomposición. Por último, para potenciar la concienciación medioambiental los alumnos deben proponer qué medidas se podrían tomar para resolver el problema sin grandes perjuicios para la economía de la zona.

Cultiva tu propio tapiz bacteriano

Esta actividad puede realizarse dentro de un recipiente en el laboratorio, en una zona concreta del patio, en la azotea del edificio, etc. En todo momento hay que manipular la muestra con precaución ya que puede tener malos olores y cierta toxicidad. Se trata de cultivar durante al menos un mes un tapiz bacteriano para observar su evolución *de visu* y con instrumentos ópticos. Para observar claramente las bacterias con el microscopio se deben usar objetivos de aumento mayor que 100 y aceite de inmersión.

La muestra madre puede recogerse de una laguna, charca, charco o fuente. Cuando el cultivo se realiza en un cilindro de vidrio o plástico transparente, se denomina *columna de Winogradsky* (López Pérez, 2008). El medio puede recrearse echando agua con sal al recipiente o zona seleccionada, papel para proporcionar carbono, escayola o yeso para dar ambiente a las bacterias sulfatorreductoras, sulfúreas y sulfooxidantes, carbonatos o bicarbonatos para proporcionar solutos y regular el pH, arcilla o arena para generar sustratos, etc. En la página web de la NASA <http://microbes.arc.nasa.gov/educators/invest/html> (Bebout et al.) y en López Pérez (2008) se dan una serie de pautas para realizar la actividad.

Dramatización o performance

La dramatización en el aula para explicar conceptos científicos es un recurso didáctico muy útil y divertido (Rodríguez-Aranda *et al.*, 2004, IES Villa de Vallecas, 2012). Véanse, por ejemplo, los diferentes vídeos de *mitosis dance* en la *página web YouTube*. El docente debe plantearse si prefiere visualizar en vídeo un proceso, o bien, que los alumnos actúen e intenten representar de forma metafórica o alegórica dicho proceso. En el caso concreto de los tapices bacterianos, esta dramatización puede hacerse con distintos grados de complejidad. Por ejemplo, se puede considerar al tapiz un ecosistema y asignar a los alumnos papeles que representarían los diferentes grupos de microorganismos de la comunidad ecológica (cianobacterias, bacterias rojas sulfúreas, bacterias sulfatorreductoras, etc.). La actividad que la NASA tiene propuesta con este enfoque en su pá-

gina web sobre microbios (NASA- <http://microbes.arc.nasa.gov/> (Bucaría y Bebout)) está a disposición para su consulta.

Una posibilidad más sencilla consiste en la dramatización de los procesos que forman la laminación en los estromatolitos. Una fila de 3 a 5 alumnos actuaría como filamentos de cianobacterias moviendo sus brazos alternativamente hacia los lados. Estos alumnos atraparían y fijarían las bolas de papel o pelotas (granos detríticos) que les tirarían *con cuidado* los compañeros. Después, las cianobacterias se meterían debajo de sendos pupitres, representando la precipitación de calcita en el tapiz, y el incrustamiento y muerte de las bacterias. Luego, una nueva fila de 3 a 5 alumnos se subiría a los pupitres y repetiría la operación. No se recomienda construir más de dos láminas, para evitar accidentes. Este *performance* permite numerosas variantes: los alumnos de la segunda lámina se pueden subir a hombros de los de la primera, los minerales precipitados pueden ser chaquetas, abrigos o folios en lugar de mesas, los compuestos químicos o iones involucrados se pueden dibujar o escribir en hojas de papel y moverse en el ambiente, los alumnos pueden salir de la escena y sólo quedar las láminas formadas por los compuestos minerales, etc. Todo depende de la imaginación de los actores y su director, así como de los recursos del aula.

CONSIDERACIONES FINALES

En este trabajo se ha tratado de acercar la geomicrobiología a personas no especializadas. Para ello, se especifica que si se quieren encontrar tapices microbianos no hace falta ir a lugares lejanos como la Antártida, Shark Bay en Australia, los salares andinos o el Parque Yellowstone; muchas veces, los tapices se hallan en lagunas costeras o continentales próximas, ríos o fuentes cercanos e, incluso, en el tejado o jardín de los edificios. Por otro lado, para ver los estromatolitos producidos por su biomineralización se puede buscar en las rocas fanerozoicas del entorno, en los museos cercanos, o en alguna muestra que se tenga en el laboratorio del centro. Posiblemente, los ejemplos no sean tan espectaculares como los clásicos del Precámbrico de Australia, Sudáfrica o Canadá, pero permitirán la visualización de estas estructuras sedimentarias biogénicas.

Además, recurriendo a los ejemplos presentes en los ambientes de formación más próximos (p.e., lagunas saladas interiores, el Río Tinto, surgencias, etc.) se puede aplicar el *actualismo*, que es uno de los principios básicos de la Geología, para entender cómo se inicia la transformación de un sedimento (tapiz microbiano) a una roca (estromatolito).

AGRADECIMIENTOS

Este estudio se enmarca dentro de las actividades del Proyecto CGL2011-26781 financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad, agradecemos, por tanto, el apoyo de la doctora M. A. García del Cura, O. Cabestrero y los demás miembros del

equipo. Los autores son integrantes del grupo UCM 910404. Agradecemos también a los revisores de este trabajo, las doctoras B. Muñoz García, asimismo editora del presente número de la revista, y E. Fernández Martínez sus indicaciones para mejorar el manuscrito original. Además, apreciamos las sugerencias de Emilia Sánchez sobre las columnas de Winogradsky.

BIBLIOGRAFÍA

Altermann, W. (2008). Accretion, trapping and binding of sediment in Archean stromatolites—morphological expression of the antiquity of Life. En: O. Botta, J.L. Bada, J. Gómez-Élvira, E. Javaux, F. Selsis y R. Sumons (eds.). *Strategies of life detection. Space Science Reviews*, 135. Springer. 55-79.

Amils, R., Gonzalez-Toril, E., Gomez, F., Fernandez-Remolar, D., Rodríguez, N., Malki, M. *et al.* (2004). Importance of chemolithotrophy in early life on Earth: the Tinto river (Iberian Pyritic Belt) case. En: (Ed.: J. Seckbach). *Origins, Genesis, Evolution and Diversity of Life*. Kluwer Academic Publ. Dordrecht. 463-480.

Amils, R. (2012). Ambientes extremos y geología: el caso de Río Tinto. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*, 20, 122-132.

Bebout, B., Pfeifer, A., Fleming, E., Frisbee, A. y Winter, J.: <http://spacescience.arc.nasa.gov/microbes/STEP/documents/labs/How%20to%20Make%20a%20Microbial%20Mat.pdf>. *How to make a microbial mat*. Consulta: 9 de Febrero de 2016.

Bucaría, R. y Bebout, B.: http://spacescience.arc.nasa.gov/microbes/download/pdf/Interactive_Bio_Cycles_Plan.pdf *Interactive Biogeochemical Cycle*. Consulta: 9 de Febrero de 2016.

Burne, R.V. y Moore, L. (1987). Microbialites; organosedimentary deposits of benthic microbial communities. *Palaos*, 2, 241-254.

Erickson, P.G., Sarkar, S. Samanta, P., Barnejee, S., Porada, H. y Catureanu, O. (2010). Paleoenvironmental context of microbial mat related structures in siliciclastic rocks. En: (Eds.: J. Seckbach y A. Oren). *Microbial mats*. Springer. 73-104.

Fernández-Martínez, E. (2013). Enfoques emergentes en la investigación de la historia de la Tierra. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*, 21 (2), 155-167.

García del Cura, M.A., Sanz Montero, M.E., Cabestrero, O., González, J.A., Fidalgo, C., Rodríguez Aranda, J.P., Fernández, E. y Calvo, J.P. (2013). El complejo lagunar alcalino de Coca-Olmedo (Castilla y León): Un ejemplo de patrimonio geológico con valor didáctico. *Cuadernos del Museo Geominero*, 15, 525-535.

Gehling J. G. (1999) Microbial mats in terminal Proterozoic siliciclastics: Ediacaran death masks. *Palaos*, 14, 40-57.

Gerdes, G., Krumbein, W.E. y Holtkamp, E. (1985). Salinity and water activity related zonation of microbial communities and potential stromatolites of the Gavish Sabha. En: (Eds.: G.M. Friedman y W. E. Krumbein). *Hypersaline Ecosystems. The Gavish Sabkha*. Springer. 238-276.

Gilbert, P.U.P.A., Abrecht, M. y Yazer, B.H. (2005). The organic-mineral interface in biominerals. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, 59, 157-185.

Gonzalez-Toril, E., Gómez, F., Rodríguez, N., Fernández-Remolar, D., Zuluaga, J., Marín, I., Amils, R. (2003). Geomicrobiology of the Tinto River, a model of interest for bihydrometallurgy. *Hydrometallurgy*, 71, 301-309.

Grotzinger, J.P. (1990). Geochemical model for Proterozoic stromatolite decline. *American Journal of Science*, 290-A, 80-103.

- Hofmann, H. J. (2000). Archean stromatolites as microbial archives. En: (Eds.: R. Riding y S.M. Awramik). *Microbial Sediments*. Springer-Verlag, Berlin. 315-327.
- IES Villa de Vallecas: <http://youtu.be/gNcIN-pQnkw>. *Singing to Science. Particle Dancing*. Consulta: 1 de Julio de 2014.
- Kalkowsky, E. (1908). Oolith und Stromatolith im norddeutschen Buntsandstein. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft*, 60, 68-125.
- Konhauser (2007). *Introduction to geomicrobiology*. Blackwell Publ. 425pp.
- Logan, B. W., Rezak, R. y Ginsburg, R. N. (1964). Classification and environmental significance of algal stromatolites. *Journal of Geology*, 72, 68-83.
- López Martínez, N. y Truyols, J. (1994). *Paleontología. Conceptos y métodos*. Col. Ciencias de la vida, 19. Madrid: Editorial Síntesis. 334 pp.
- López Pérez, J. P. (2008). La columna de Winogradsky. Un ejemplo de microbiología básica en un laboratorio de educación secundaria. *Rev. Eureka Enseñ. Divul. Cien.*, 5 (3), 373-376.
- Marshall, K.C. (1992). Biofilms: an overview of bacterial adhesion, activity, and control at surfaces. *ASM News*, 58(4), 202-207.
- NASA (*National Aeronautics and Space Administration*): <http://microbes.arc.nasa.gov/> Consulta: 1 de Julio de 2014.
- Ordóñez, S. y García del Cura, M.A. (1983). Recent and Tertiary fluvial carbonates in Central Spain. En: (Eds.: J.D. Collinson y J. Lewin). *Modern and Ancient Fluvial Systems. Special Publications of the International Association of Sedimentologists*, 6, 485-497.
- Riding, R. (2011). The Nature of Stromatolites: 3,500 Million Years of History and a Century of Research. En: (Eds.: J. Reitner, N-V. Quéric y G. Arp.) *Advances in Stromatolite Geobiology*. Springer. Lecture Notes in Earth Sciences, 131, 29-74.
- Riding, R. y Awramik, S.M. (2000). *Microbial Sediments*. Springer-Verlag, Berlin. 331 pp.
- Robertson, C.E., Spear, J.R., Harris, J.K. y Pace, N.R. (2009). Diversity and stratification of Archaea in a hypersaline microbial mat. *Applied Environmental Microbiology*, 75(7), 1801-10.
- Rodríguez-Aranda, J.P., Sanz-Montero, M.E. y García, S. (2004). La dramatización en el aula como recurso didáctico para explicar la génesis mineral. *GeoTemas*, 6 (4), 49-51.
- Rodríguez-Martínez, M.; Menéndez, S.; Moreno-Eiris, E.; Calonge, A., Perejón, A. y Reitner, J. (2010). Estromatolitos: las rocas construidas por microorganismos. *Reduca (Geología). Serie Paleontología*, 2 (5), 1-25.
- Sanz-Montero, M.E. y Rodríguez-Aranda, J.P. (2007). *Precipitación química de minerales y biominerales*. En: (Direc.: E.J. Redal). VII Feria de Madrid por la Ciencia 2006. Ed.: Santillana. 82-83.
- Sanz-Montero, M.E. y Rodríguez-Aranda, J.P. (2009). Silicate bioweathering and biomineralization in lacustrine microbialites: ancient analogues from the Miocene Duero basin, Spain. *Geological Magazine*, 146 (4), 527-539.
- Sanz-Montero, M.E. y Rodríguez-Aranda, J.P. (2012). Magnesite formation by microbial activity: evidence from a Miocene hypersaline lake. *Sedimentary Geology special Issue "Microbes and microbial mats signatures and the sedimentary record"*, 263-264, 6-15.
- Sanz-Montero, M.E., Rodríguez-Aranda, J.P. y Calvo, J.P. (2006). Mediation of endoevaporitic microbial communities in early replacement of gypsum by dolomite: a case study from Miocene lake deposits of the Madrid Basin, Spain. *Journal of Sedimentary Research*, 76, 1257-1266.
- Sanz-Montero, M.E., Rodríguez-Aranda, J.P. y García del Cura, M.A. (2008). Dolomite-silica stromatolites in Miocene lacustrine deposits from the Duero Basin, Spain: The role of organotemplates in the precipitation of dolomite. *Sedimentology*, 55, 729-750.
- Sanz-Montero, M.E., Rodríguez-Aranda, J.P. y García del Cura, M.A. (2009a). Bioinduced precipitation of barite and celestite in dolomite microbialites: Examples from Miocene lacustrine sequences in the Madrid and Duero Basins, Spain. *Sedimentary Geology*, 222, 138-148.
- Sanz-Montero, M.E., Rodríguez-Aranda, J.P. y Pérez-Soba, C. (2009b). Microbial weathering of Fe-rich phyllosilicates and formation of pyrite in the dolomite precipitating environment of a Miocene lacustrine system. *European Journal Mineralogy*, 21, 163 - 175.
- Sanz-Montero, M.E., García del Cura, M.A. Rodríguez-Aranda, J.P., y Calvo, J.P. (2012). Tapices microbianos y estructuras sedimentarias asociadas en sistemas deposicionales evaporíticos de La Mancha: Un enfoque actualista. *GeoTemas*, 13, 167-170.
- Sanz-Montero, M.E., Calvo, J.P.; García del Cura, M.A.; Ormosa, C.; Outerelo, R.; Rodríguez-Aranda, J.P. (2013). The rise of the diptera-microbial mat interactions during the Cenozoic: Consequences for the sedimentary record of saline lakes. *Terra Nova*, 25, 465-471.
- Schopf, J.W., Kudryavtsev, A.B., Czaja, A.D. y Tripathi, A.B. (2007). Evidence of Archean life: Stromatolites and microfossils. *Precambrian Research*, 158, 141-155.
- Stolz, J. (2000). Structure of microbial mats and biofilms. En: (Eds.: R. Riding y S.M. Awramik). *Microbial Sediments*. Springer-Verlag, Berlin. 315-327.
- Wright, D. T. (1999). The role of sulphate-reducing bacteria and cyanobacteria in dolomite formation in distal ephemeral lakes of the Coorong region, South Australia. *Sedimentary Geology*, 126, 147-157. ■

Este artículo fue solicitado desde E.C.T. el día 20 de septiembre de 2014 y aceptado definitivamente para su publicación el 20 de febrero de 2015.