

A microscopic view of yeast cells, showing various sizes and stages of budding. The cells are spherical with a distinct outer membrane and internal structures. Some cells are in the process of dividing, with smaller buds attached to larger parent cells. The background is a light, slightly textured grey.

# Las levaduras y su ecología:

## ¿existen las levaduras marinas?

*Yeasts and their ecology: do marine yeasts exist?*

Autor:

**Norma Y. Hernández-Saavedra**

### Resumen

Las levaduras son microorganismos con los que comúnmente estamos en contacto, encontrándolas en plantas, animales e insectos e incluso, algunas especies pueden considerarse patógenas. Sin embargo, no es del conocimiento de la mayoría, que las levaduras también se encuentran en hábitats como la atmosfera, suelos, ríos, lagos, mares, océanos y casquetes polares del planeta, en donde tienen un papel relevante en los ecosistemas. En este documento, se discute particularmente la definición del término levadura marina, así como las implicaciones taxonómicas, ecológicas y biológicas de la presencia de estos organismos en hábitats marinos. Se introducen los términos de levadura marina obligada y levadura marina facultativa. El hecho de que la mayoría de las levaduras marinas son aislamientos altamente resilientes, que generalmente se encuentran bajo condiciones ambientales límite (dadas por uno o varios factores), las torna altamente competitivas al presentar adaptaciones fisiológicas que las provee de características atractivas para su estudio no solo biológico, sino también biotecnológico.

**Palabras clave:** Levaduras, levaduras marinas, ecología, hábitats.

## Abstract

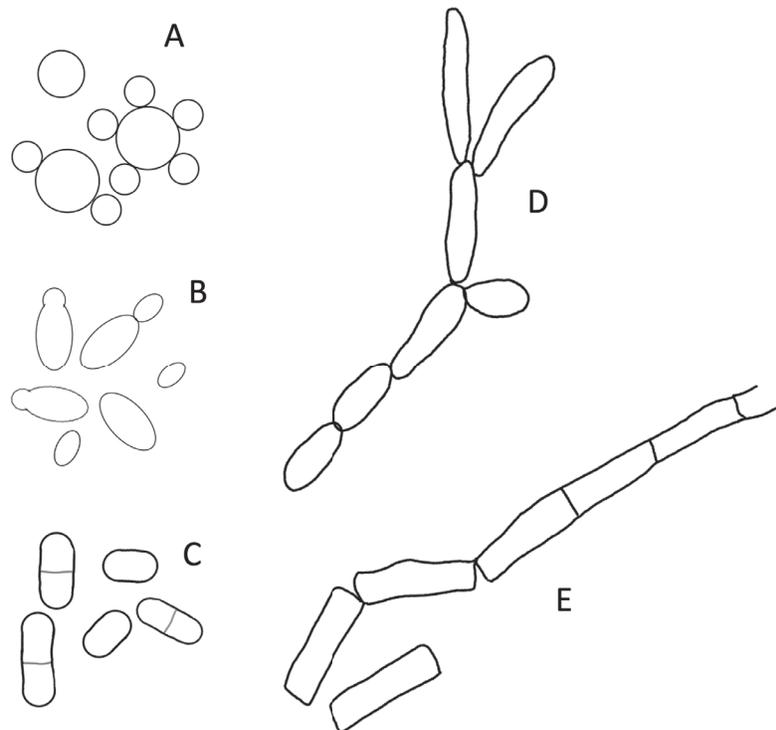
Yeasts are microorganisms which we are commonly in contact, finding them associated to plants, animals and insects and even some species can be considered pathogenic. However, it is not known to most that yeasts are also found in habitats such as the atmosphere, soils, rivers, lakes, seas, oceans and polar ice caps of the planet, where they play a relevant role in ecosystems. In this document, the definition of “marine yeast” is particularly discussed, as well as the taxonomic, ecological and biological implications of the presence of these organisms in marine habitats. The terms of obligate and facultative marine yeasts are introduced. The fact that most marine yeasts are highly resilient microbial isolates, which are generally

found under extreme environmental conditions (given by one or several factors), makes them highly competitive by presenting physiological adaptations, which provides them with attractive characteristics for study, not only from a biological point of view but also biotechnological.

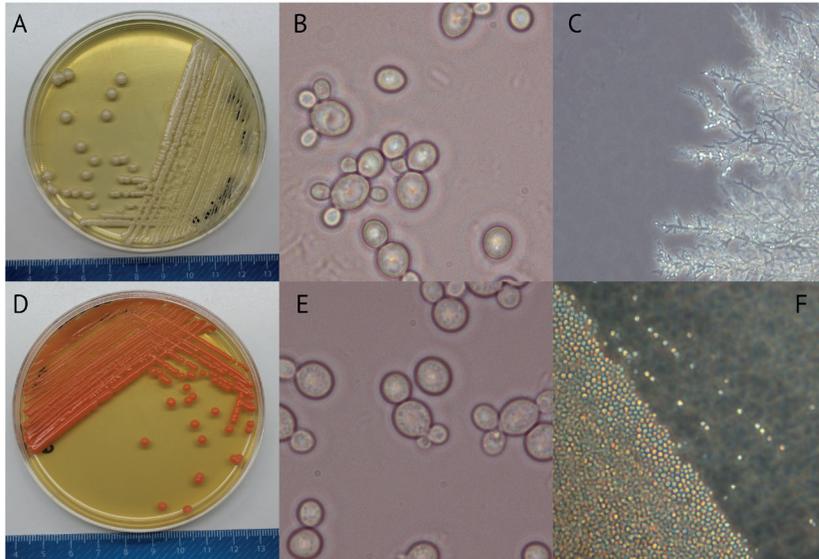
**Keywords:** Yeast, marine yeast, ecology, habitats.

## 1. Antecedentes

Las levaduras son un grupo de hongos microscópicos con una pared celular bien definida, cuyo crecimiento puede ser unicelular o presentarse como una combinación de reproducción hifal con unicelular (Lachance y Walker, 2018;

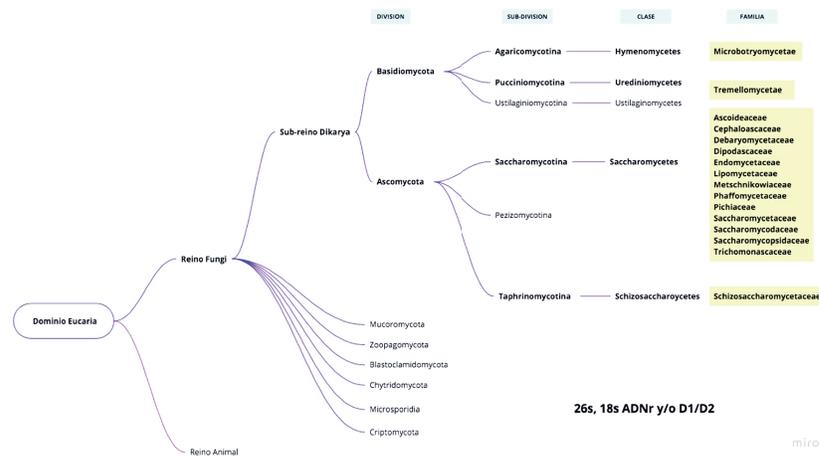


**Figura 1.** Reproducción asexual en levaduras. A) Gemación múltiple; B) Gemación apical; C) Fisión binaria; D) Pseudomicelio, las células se forman por gemación, pero no se desprenden generando una estructura arborescente, las células terminales de cada rama son blastoconidios o blastosporas; E) Hifa o micelio verdadero (filamento), en donde la formación de paredes cruzadas (tabique) que se rompe en células individuales llamadas artroconidios o artrosporas.



**Figura 2.** Morfología colonial y celular de especies características las Divisiones Ascomycota y Basidiomycota, aisladas de aguas del océano Pacífico (Hernández Saavedra, 1990). A-C, *Debaryomyces hansenii* C11. D-F, *Rhodotorula rubra* cepa A18. Morfología colonial, medio YDP-agar, 48 h incubación a temperatura ambiente. Morfología celular, medio YPD líquido, 48 h incubación a temperatura ambiente 100X. Pseudomicelio, medio PDA-agar, 72 h incubación a temperatura ambiente, 10X.

Fig. 1); es decir, son aquellos hongos que en una etapa de su ciclo de vida ocurren como células individuales y se reproducen por gemación o por fisión (Kohlmeyer y Kohlmeyer, 1979). Según Kurtzman *et al.* (2011a, b) las levaduras son aquellos hongos unicelulares cuyo crecimiento asexual predominante resulta de la gemación o fisión binaria, y que no forman sus estados sexuales dentro o sobre un cuerpo fructífero (Figs. 1 y 2). Su clasificación



**Figura 3.** Principales ramas del árbol de la vida para el reino fungi con énfasis (negritas) en la taxonomía de levaduras (Basado en Choudhary y Johri, 2009; Spatafora *et al.*, 2016).

taxonómica actual se basa en sus capacidades fisiológicas (Kurtzman *et al.*, 2011c; Spencer y Spencer, 1997a) y las relaciones filogenéticas inferidas por la secuenciación de genes (Fell, 2012; Fell *et al.*, 1992; Fell y Kurtzman, 1990; Kurtzman *et al.*, 2011c). A la fecha, las aproximadamente 1500 especies de levaduras conocidas pertenecen a dos Divisiones taxonómicas de la Superdivisión Dikarya (Hibbett *et al.*, 2007) del reino Fungi: Ascomycota y Basidiomycota (Spatafora *et al.*, 2016). Dentro de cada una de estas divisiones, las levaduras se pueden encontrar en varias subdivisiones que a su vez se subdividen en Clases, Subclases, Ordenes, etc., lo que refleja la enorme diversidad de sus orígenes evolutivos y propiedades fisiológicas y bioquímicas (Fig. 3).

Históricamente, las levaduras fueron los primeros microorganismos

domesticados para la producción de cerveza, pan y/o vino. Varios autores relacionan la producción y uso de las levaduras en bebidas fermentadas desde los inicios de la agricultura (hace 10,000 años, en Mesopotamia y el Antiguo Egipto, durante el Neolítico), sin embargo, las primeras evidencias sólidas (trazas orgánicas encontradas en restos arqueológicos de vasijas y vasos) provienen de Irán: 1) de la cerveza del año 3500 a. C. en Godin Tepe, y 2) del vino en el 7000 a. C. en Hajji Firuz; aunque recientemente se ha encontrado la bodega más antigua conocida, en Georgia, datada en el año 8000 a. C. (Johnson, 2016). Es tal la importancia de las levaduras para el hombre, que a la fecha continúan utilizándose para la elaboración de una variedad de productos importantes, industriales y para el cuidado de la salud, incluidas proteínas recombinantes,

productos biofarmacéuticos, agentes de biocontrol, inmunoestimulantes y biocombustibles, entre otros (Lachance y Walker, 2018; Phaff, 2001; Sarkar y Rao, 2016).

La levadura más conocida es *Saccharomyces cerevisiae*, es el microbio más importante del mundo industrial por su uso para la producción de proteínas heterólogas y biomasa con alta concentración de ácidos grasos y vitaminas, así como en la fermentación de pan y bebidas alcohólicas. Los resultados de estudios realizados con más de 150 cepas de esta especie, usadas con diferentes fines, revelan cómo las levaduras industriales actuales son el resultado de siglos de domesticación humana y proporcionan un nuevo recurso para una mayor selección y mejora de variantes superiores (Gallone *et al.*, 2016).

Algunas especies de levaduras, particularmente de los géneros *Candida* y *Cryptococcus*, pueden causar infecciones en humanos y otros animales, sin embargo, en general, las levaduras son parte de la flora normal al ser organismos cosmopolitas pero que se comportan como oportunistas en individuos inmunocomprometidos (Lachance y Walker, 2018).

## 2. Ecología

El uso de características morfológicas (Kurtzman *et al.*, 2011b) y fisicoquímicas (Kurtzman *et al.*, 2011d) como métodos tradicionales para identificar levaduras, ha sido reemplazado por enfoques basados en secuenciación de nucleótidos (Fell, 2012; Fell *et al.*, 1992; Kurtzman *et al.*, 2011c). A pesar de ello, la caracterización tradicional es esencial para adquirir una comprensión amplia de la autoecología de las levaduras. Las habilidades fisiológicas, capacidades metabólicas y limitaciones fisicoquímicas de las células observadas en el laboratorio (Tabla 1), pueden usarse para predecir dónde se encuentra una especie, o

podría o no ser capaz de vivir; es decir, las respuestas de crecimiento pueden usarse para inferir las circunstancias reales que experimenta una levadura en su hábitat natural.

Generalmente, durante la caracterización de un microorganismo, en el laboratorio se observan tres grupos de características principales:

- **Actividades catabólicas:** capacidad de adquirir energía explotando fuentes de carbono orgánico de bajo peso molecular a través de la respiración o la fermentación alcohólica.
- **Actividades anabólicas:** capacidad de usar compuestos pequeños como nitratos para elaborar moléculas mayores, y
- **La tolerancia a desafíos físicos**, que podrían impedir el crecimiento en un hábitat adecuado, por ejemplo, exposición a antibióticos, extremos de: pH, temperatura, presión osmótica y concentración de etanol, CO<sub>2</sub>, entre otras sustancias tóxicas simples.

Según Hutchinson (Starmer y Lachance, 2011), el conocimiento de todas las características intrínsecas (químicas, físicas y fisiológicas) que describen la capacidad de un organismo para existir y persistir en un hábitat, permite la descripción de su nicho fundamental. Este nicho localiza una especie en un espacio abstracto multidimensional que define un hábitat potencial.

Este hábitat potencial puede estar limitado por otros factores, como las especies competidoras que comparten el mismo espacio. La suma de estas interacciones determina, finalmente, dónde vive una levadura, es decir, su nicho real. Los esfuerzos de estudio de las levaduras en sus hábitats naturales complementan este conocimiento, por lo que

la información resultante proporciona información sobre los nichos reales de las levaduras (Spencer y Spencer, 1997b), y nos ayuda a comprender por qué varias especies viven en hábitats particulares.

Los hongos no pueden obtener el nitrógeno directamente de la atmosfera. Las levaduras obtienen el nitrógeno mediante el anabolismo de proteínas, ácidos nucleicos y otros componentes nitrogenados esenciales disponibles, reducidos u oxidados. La capacidad de asimilar varias fuentes de nitrógeno (Tabla 1) agrega otro conjunto de dimensiones para el nicho fundamental de las levaduras, y más información sobre los tipos de hábitats que ocupan.

Las levaduras suelen ser tolerantes a amplios intervalos de pH y a menudo son encontradas en el extremo ácido de la escala, donde muchas bacterias

no pueden competir, sin embargo, aún se desconocen levaduras verdaderamente acidófilas. Las levaduras, raramente pueden crecer por arriba de los 42 °C y las que lo hacen pueden ocupar hábitats como el intestino de animales de sangre caliente (Lachance y Walker, 2018). Las levaduras psicrófilas (crecen en temperaturas mínimas de entre -5 a +5 °C, óptimas entre 12 y 15 °C y máximas entre 15 a 20 °C) han sido estudiadas en los últimos 10 años y están asociadas a hábitats como los océanos profundos y los casquetes polares (Nagano *et al.*, 2013; Vaca *et al.*, 2012; Vishniac, 2006; Zalar y Gunde-Cimerman, 2013). No hay duda de que la tolerancia a la alta presión osmótica es otra dimensión importante de nicho, ya que este factor puede determinar la ocupación de amplios tipos de hábitat a saber, agua salobre o marina vs agua dulce, y materiales con alto contenido de solutos vs los pocos concentrados. La tolerancia a antibióticos y a algunos

compuestos tensoactivos también proporcionan descriptores de nicho que ayudan comprender por qué ciertas levaduras pueden o no ocupar un determinado hábitat.

## 2.1. Hábitats

En términos generales, los hábitats pueden caracterizarse como atmosférico, acuático y terrestre. Subdivisiones adicionales de estos tipos serían: 1) biótica, en la que se incluirían asociaciones con plantas, animales y otros hongos, y 2) abiótica incluye superficies, suelo y subsuelo, hábitats en la categoría terrestre, o marina, estuarina, hábitats de agua dulce y hielo para el tipo acuático; muchas levaduras ocurren en estrechas asociaciones en comunidades mixtas (Starmer y Lachance, 2011).

### 2.1.1. Atmósfera

Las levaduras han sido recuperadas de la

**Tabla 1.** Moléculas asimilables por levaduras<sup>1</sup>

Tipo de molécula	Naturaleza	Ejemplo
Moléculas inorgánicas	Fuentes de nitrógeno	Nitratos, nitritos
Moléculas orgánicas	Fuentes de nitrógeno	etilamina, lisina, creatinina, creatina, cadaverina
Moléculas fermentables	Azúcares	fructosa, glucosa, sacarosa, maltosa, melibiosa, rafinosa, lactosa, galactosa, trehalosa
	Azúcares de pentosa	D-xilosa, L- y D-arabinosa, D-ribosa
	Metilpentosas	D-ramnosa, D-fucosa
	Alcoholes primarios	Metanol, etanol, propanoles
Moléculas no fermentables	Alcoholes de azúcar	Glicerol, eritritol, ribitol, D-arabitol, galactitol, manitol, glucitol
	Amino azúcares	D-glucosamina, N-acetil-D-glucosamina, D-galactosamina
	Ácidos orgánicos	Láctico, succínico, cítrico, málico
	Otros compuestos	Acetona, acetato de etilo, meso-inositol, ácido glucurónico
	Hidrocarburos de cadena lineal o ramificada y compuestos aromáticos	Antraceno, fenantreno y otros hidrocarburos aromáticos cíclicos

<sup>1</sup>Elaborado de Kurtzman *et al.*, 2011d; Payne *et al.*, 2011; Starmer y Lachance, 2011.

atmósfera. La cantidad de levaduras que se depositan en el aire es mucho menor que la de las bacterias y los hongos filamentosos (Péter *et al.*, 2017). Esta capa exterior de la tierra es claramente un reservorio o un lugar de transición mas que un sitio de crecimiento y reproducción. Los registros de este tipo demuestran las extraordinarias habilidades de supervivencia de algunos taxones, particularmente las levaduras pigmentadas (como *Rhodotorula*; Fig. 1 D-F). Por ejemplo, se han recuperado levaduras rojas de la estratósfera (18-30 km de superficie de la tierra), pero es muy poco probable que crezcan ahí; la atmosfera es más importante como elemento de dispersión en el caso de levaduras basidiomicetas que ascomicetas, dadas sus diferencias adaptativas de dispersión (Stramer y Lachance, 2011). En general, las levaduras ascomicetas dependen de insectos vectores para moverse de un hábitat a otro, mientras que las basidiomicetas, que también pueden usar insectos como vectores, usan formas reproductivas como las basidiosporas y balistosporas que se descargan para su dispersión pasiva por las corrientes de aire (Stramer y Lachance, 2011). En investigaciones recientes, se recolectaron muestras de nubes de agua en la montaña Puy de Dôme, Francia (a 1,465 m sobre el nivel del mar), de las que se obtuvieron 150 cultivos de levaduras siendo la mayoría basidiomicetos (Vaitilingom *et al.*, 2012). Sin embargo, en otras investigaciones se reporta que placas de Petri expuestas al aire del desierto fueron colonizadas únicamente por bacterias y hongos filamentosos, pero no por levaduras (Ganter, 2011). En contraste, en muestras de aire de Olsztyn, Polonia, se aislaron 12 especies de ascomicetos y solo una especie de basidiomicetos (Ejdys *et al.*, 2014).

Una vez en el aire, los microorganismos están expuestos a condiciones hostiles, que incluyen radiación

solar (especialmente UV), desecación, bajas temperaturas, condiciones oxidantes, baja disponibilidad de nutrientes, acidez y variaciones rápidas de salinidad. Es probable que no todos los microorganismos que ingresan a la atmósfera puedan sobrevivir a las condiciones rápidamente cambiantes y desfavorables que enfrentan en el aire.

Durante la dispersión de aire a larga distancia, en la atmósfera se seleccionan los microorganismos capaces de sobrevivir en dicho entorno (Vaitilingom *et al.*, 2012). En general, está científicamente fundamentado que los microorganismos pigmentados tienen buenas capacidades de supervivencia en la atmósfera y en otros hábitats expuestos a la luz solar (Péter *et al.*, 2017). Para determinar su supervivencia bajo factores de estrés atmosférico simulados, Joly *et al.* (2015) realizaron investigaciones sobre bacterias y levaduras encontrando

que los ciclos de congelación-descongelación y los choques osmóticos funcionan como los factores selectivos más estrictos sobre los microorganismos en la atmósfera, mientras que el impacto de la luz solar es limitado.

El número de levaduras cultivables en el aire presenta patrones estacionales, pero la dinámica de los cambios es diferente entre los sitios de muestreo. En los casos en que se detectaron diferencias significativas, el aire de ciudad contenía más células de levadura que el aire de montaña (cubierta con asociaciones de plantas). Además, se encontró que la humedad relativa promedio se correlaciona positivamente con el número de levaduras en el aire, mientras que el efecto de la temperatura promedio y la radiación solar es inconsistente, es decir, varía en los diferentes sitios de muestreo (Joly *et al.*, 2015; Péter *et al.*, 2017). Dado lo anterior, la distribución, frecuencia y número de taxones de levaduras presentes en la atmósfera, se correlaciona directamente con el ecosistema en el que se encuentra.

### 2.1.2. Terrestre

Los tejidos de las plantas terrestres (tallos, flores y frutas) son ricos en compuestos orgánicos y humedad, por lo que proporcionan un ambiente favorable para el crecimiento de las levaduras. Los exudados de hojas, raíces, flores y los troncos de los árboles son hábitats favorables en los que florecen las levaduras; muchas especies se encuentran en partes de plantas vivas o en descomposición, y están asociadas con insectos que también usan estos hábitats como sitios de alimentación y/o reproducción (Spencer y Spencer, 1997b). En términos generales, la esencia de la ecología de las levaduras en el suelo puede resumirse en los siguientes puntos:

- En el suelo, las levaduras se producen en pequeñas cantidades en relación con las bacterias y otros hongos, sin embargo, también participan en los procesos ecológicos del suelo, como el reciclaje de carbono y la mineralización.

- Las levaduras con formas encapsuladas (como *Cryptococcus*, *Lipomyces* y *Rhodotorula spp.*) sobreviven mejor en el suelo que otras.

- Las levaduras están limitadas a la superficie superior del suelo (5-15 cm) y es raro encontrarlas en capas más profundas.

- Los taxones en esporulación tienen una ventaja en el suelo debido a su mayor tolerancia a la desecación y temperaturas extremas.

- Algunos taxones parecen ser específicos del suelo y probablemente sean autóctonos (como *Lipomyces spp.*, y los

géneros monotípicos (*Schizoblastosporion* y *Schwanniomyces* spp.).

• Muchos taxones que se encuentran en el suelo también viven sobre la superficie del suelo (por ejemplo, en frutos en descomposición, en hojas y en asociación con árboles) y se incorporan al suelo por una variedad de mecanismos como dispersión pasiva, agua de lavado e insectos.

Phaff (2001) y Lachance y Walker (2018) presentan una detallada descripción de las interacciones de las levaduras en el medio terrestre, pero particularmente Buzzini *et al.* (2017) revisaron a fondo los hábitats importantes de levaduras terrestres, por lo que este tema por su amplitud no se aborda en este documento.

### 2.1.3. Acuático

Los hábitats acuáticos, es decir, de agua dulce, marinos y estuarios, se conocen

desde hace mucho tiempo por albergar levaduras (Péter *et al.*, 2017). La biodiversidad y la ecología de las levaduras acuáticas fueron exhaustivamente revisadas por Nagahama (2006) y Péter *et al.* (2017), y desde entonces se han descubierto nuevos hábitats de levaduras acuáticas.

Las densidades de levaduras en medios acuáticos son asombrosas. Se han reportado conteos promedio de 1-10 cel.L<sup>-1</sup> para ríos, lagos y agua de mar, mientras que en los estuarios los conteos son considerablemente mayores (100-1000 cel.L<sup>-1</sup>; Starmer y Lachance, 2011). En glaciares aún no se han examinado grandes cantidades de agua, pero se han aislado levaduras de muestras de agua de mar, hielo, hielo glacial y criocónitos del Ártico (Zalar y Gunde-Cimerman, 2013). En la tabla 2 se muestra una estimación conservadora de la concentración total potencial de levaduras en medios acuáticos, basada en la presunción de la existencia de una célula de levadura por litro de agua y en los volúmenes calculados de agua en sus principales fuentes en la tierra (Starmer y Lachance, 2011).

**Tabla 2.** Conteo y estimación de levaduras en diferentes fuentes acuáticas<sup>1</sup>.

Fuente	Reportado	Calculado
Ríos	500 cel.L <sup>-1</sup>	10 <sup>15</sup>
Lagos	100 cel.L <sup>-1</sup>	10 <sup>17</sup>
Estuarios	2.8 x10 <sup>3</sup> cel.L <sup>-1</sup>	nr
Océanos	10-50 cel.L <sup>-1</sup>	10 <sup>21</sup>
Casquetes polares	1-10 cel.L <sup>-1</sup>	10 <sup>19</sup>

<sup>1</sup>Elaborado a partir de Starmer y Lachance, 2011.

Starmer y Lachance (2011) discutieron la excelente capacidad de supervivencia de las levaduras en el agua, al considerar el almacenamiento en agua destilada como un medio fácil (y a veces adecuado) para conservar un cultivo de levaduras. En 1972, células de *Rhodotorula rubra* fueron transportadas al espacio exterior en la misión Apolo 17. Las células fueron expuestas al vacío del espacio y posterior-

mente almacenadas en agua estéril para regresar a la tierra; después de 27 años en suspensión acuosa se demostró que las células eran viables. Por otra parte, *Rhodotorula mucilaginosa* exhibió una supervivencia media de más de 600 días en agua de río. Las especies de *Rhodotorula* han sido aislado de acuíferos de rocas ígneas profundas, 200-400 m debajo la superficie en el mar Báltico (Ekendahl *et al.*, 2003) y también de núcleos de hielo profundo de glaciares de Groenlandia (a profundidades de 2000 m debajo de la superficie glacial); estas levaduras de hielo habían sobrevivido en agua congelada bajo presiones extremas durante más de 140,000 años (Stramer *et al.*, 2005).

Levaduras que ocurren tanto en hábitats acuáticos convencionales como no convencionales han sido revisados recientemente por Hagler *et al.* (2017) y Libkind *et al.* (2017).

En ambientes marinos, el significado ecológico de la presencia de células de levadura viables sigue siendo una pregunta abierta, ya que puede ser el resultado de una mera supervivencia bajo las difíciles condiciones ambientales que ocurren en el agua de mar o, por el contrario, el resultado de su capacidad para desempeñar un papel activo en este nicho (o incluso una combinación de ambos) (Libkind *et al.*, 2017).

Hagler y Ahearn (1987) enfatizaron la ocurrencia común de levaduras rojas (basidiomicetas) en ambientes marinos.

La mayoría de estas levaduras pertenecen los géneros *Rhodotorula*, *Rhodospiridium* y *Sporobolomyces*. Se menciona que algunas levaduras rojas pueden provenir de agua de deslave de fuentes terrestres, especialmente de la filosfera, sin embargo, algunos de los factores que pueden favorecer su presencia y abundancia en los océanos es su tolerancia osmótica (Hernández-Saavedra *et al.*, 1994, 1995a; Zajc *et al.*, 2017) y su capacidad para soportar las altas presiones (40 MPa) que son características de las profundidades abi-

sales del océano (Lorenz y Molitoris, 1997). Las levaduras ascomicetas más comunes en aguas marinas son *Debaryomyces hansenii* y *Candida parapsilosis* (Fell, 2012; Hagler y Ahearn, 1987; Kandamasy *et al.*, 2012; Naganano *et al.*, 2006). La amplia tolerancia a la salinidad de esta levadura (como parte de su amplio nicho) es fundamental para su distribución generalizada en el océano (Hernández-Saavedra, 1990, 1992; Spencer y Spencer, 1997a; Stramer y Lachance 2011).

Desde 1967, Fell inicio amplios estudios acerca de la distribución de levaduras en masas de agua específicas en el Océano Índico y Antártico (Fell, 1967), encontrando una notable ubicuidad en todas las regiones oceánicas de algunas especies como *Debaryomyces hansenii* (Fell, 2012; Kandasamy, 2014) y la especificidad de otras como *Leucosporidium antarcticum*, en masas de agua particulares (Starmer y Lachance, 2011). Estos es-

tudios enfatizan una profunda falta de conocimiento sobre el papel de las levaduras en los océanos, y proporciona vías interesantes para investigaciones sobre las razones ecológicas de la distribución, a gran escala y restringida, de las levaduras oceánicas.

El potencial de influencias abióticas como la temperatura y la salinidad se discuten junto con factores bióticos, como la productividad, las floraciones de algas y la proximidad a regiones costeras, donde los estuarios y el drenaje de los ríos pueden tener una influencia significativa en las comunidades de levaduras en ambientes marinos costeros. Las investigaciones sobre ecología y diversidad de levaduras marinas se han revisado en los últimos años (Nagano *et al.*, 2010; Kandasamy *et al.*, 2012; Kuty y Philip, 2008), así como un recuento exhaustivo de los géneros y especies presentes en los hábitats marinos mundiales (Libkind *et al.*, 2017).

### 3. Levaduras marinas

De acuerdo con Fell (2012), las levaduras de origen marino fueron reportadas por primera vez por Fischer y Brebeck en 1894, y desde entonces se han observado en todos los océanos del mundo, desde ambientes costeros hasta aguas oceánicas superficiales y profundas, en sedimentos y en asociación con vertebrados, invertebrados y plantas. Sin embargo, no fue sino hasta 1975 que se concibió la primera definición explícita de lo que puede considerarse como una levadura marina:

***Una levadura puede considerarse como levadura marina cuando puede ser aislada en cultivo puro de un ambiente marino y luego demostrar que es capaz de reproducirse en tal ambiente, además de presentar otras características que la distingan de cualquier levadura conocida, aislada de ambientes terrestres*** (Morris, 1975).

En 1979, y derivado de sus estudios, Kohlmeyer y Kohlmeyer ofrecieron a la comunidad científica una nueva clasificación para las levaduras marinas: "obligadas" y "facultativas". Las levaduras marinas obligadas corresponden a las endémicas (autóctonas) de ambientes marinos; es decir, son aquellas que han sido recolectadas frecuente y exclusivamente del mar, mientras que las especies aisladas tanto de hábitats terrestres como de hábitats marinos corresponden a las levaduras marinas facultativas o alóctonas (Kohlmeyer y Kohlmeyer, 1979).

Inicialmente, las investigaciones sobre levaduras marinas hicieron énfasis en su ocurrencia y distribución en los océanos y ecosistemas marinos del mundo, con el reto de determinar su taxonomía, una vez que sus requerimientos nutricionales son menores y presentan muchas veces características adaptativas ventajosas sobre sus contrapartes terrestres.

No obstante, esta problemática se resolvió en gran medida con el desarrollo de la taxonomía molecular (Fell, 2012; Fell *et al.*, 1992; Fell y Kurtzman, 1990).

Hasta el 2012 se han identificado unas cuantas especies endémicas que se han aislado de diversas fuentes como aguas marinas costeras y oceánicas, sedimentos, cnidarios, crustáceos, peces y mangle, algas y pastos marinos, entre otros (Tabla 3). El resto de las especies de levaduras marinas corresponden, de acuerdo con la clasificación de Kohlmeyer y Kohlmeyer (1979), a levaduras marinas facultativas. De ellas, los géneros, especies y sus hábitats más representativos en ambientes marinos se muestran en la tabla 4 (en esta tabla se incluyen las especies endémicas).

**Tabla 3.** Levaduras marinas endémicas o autóctonas<sup>1</sup>.

Familia	Especies	Hábitat
<b>Debaryomycetaceae</b>	<i>Candida atlantica</i>	Huevos de camarón y agua de mar, Océano Atlántico
	<i>Candida atmospherica</i>	Ventilas hidrotermales
	<i>Candida oceani</i>	
	<i>Candida spencermartinsiae</i>	Arrecifes coralinos en Florida y Belice; ventilas hidrotermales
	<i>Candida taylori</i>	Manglares y arrecifes coralinos, Florida
<b>Incertae sedis- clado Ogataea</b>	<i>Candida maris</i>	Agua de mar del Océano Pacífico
<b>Metschnikowiaceae</b>	<i>Metchnikowia australis</i>	Agua de mar, Islas Shetland; krill, Antártica
	<i>Metchnikowia bicuspidata</i>	Patógeno de invertebrados marinos ( <i>Portunus trituberculatus</i> , <i>Daphnia magna</i> ) y agua de mar, Océano Pacífico
	<i>Metchnikowia krissii</i>	Patógeno de copépodos y agua de mar, Océano Pacífico
	<i>Metchnikowia zobellii</i>	Agua de mar e intestinos de peces, Océano Pacífico; agua de mar, Océano Atlántico
	<i>Candida rhizophoriensis</i>	Everglades, Florida
	<i>Candida sharkiensis</i>	
	<i>Candida torressi</i> Cryptococcus marinus	Agua de mar de Torres Strait, Australia
<b>Saccharomycetaceae</b>	<i>Kluyveromyces aestuarii</i>	Mangle en Florida, Bahamas y Brasil
	<i>Lachancea meyersii</i>	Mangle, Bahamas
<b>Trichomonascaceae</b>	<i>Blastobotrys parvus</i>	Aguas oceánicas de Océano Meridional
	<i>Malassezia</i> spp	Esponjas de aguas costeras de Hawái y parásito de nematodos

<sup>1</sup>Tomado y modificado de Fell, 2012.

Libkind *et al.* (2017) presentan una extensa descripción general del conocimiento actual sobre la diversidad de levaduras y su ecología en ambientes continentales de agua dulce y marinos, en hábitats particulares como ríos y lagos tropicales y templados, agua de mar y agua de deshielo glacial.

### 3.1 Levaduras marinas facultativas: terrestres vs. marinas

La tolerancia a la salinidad no distingue especies marinas de especies terrestres, ya que casi todas las levaduras pueden crecer en concentraciones de cloruro de sodio superiores a las normalmente presentes en el agua de mar (Kutty, 2016). Las principales diferencias entre las cepas marinas y terrestres de una misma especie se basan en ciertos distintivos en sus atributos metabólicos, generalmente asociados con su distribución ambiental (Ahearn *et al.*, 1962; Hernández Saavedra, 1990; Hernández Saavedra *et al.*, 1992, 1995b). Las levaduras marinas muestran una alta tolerancia a la sal y la capacidad de realizar la fermentación. En 1962, Ahearn *et al.* realizaron un estudio comparativo entre levaduras del género *Rhodotorula* aisladas de hábitats terrestres y aisladas de hábitats marinos, con el objetivo de determinar la existencia de diferencias fisiológicas atribuibles a su origen, para tratar de dimensionar las implicaciones taxonómicas del hábitat. Ellos encontraron que no existen diferencias metabólicas atribuibles al origen de las especies estudiadas (terrestre o marino) usando como referencia sus requerimientos vitamínicos, su habilidad para asimilar determinados carbohidratos y su habilidad para usar nitratos como fuente de nitrógeno. De hecho, la principal diferencia observada entre la misma especie independientemente de su origen, terrestre o marino, es su eficiencia en la utilización de las fuentes de carbono y nitrógeno, así como su habilidad de almacenamiento de nutrientes para la realización de sus actividades básicas (entre ellas la reproducción) bajo condiciones límite de crecimiento. En 1990, Hernández Saavedra realizó un estudio de aislamiento y caracterización de levaduras marinas a partir de muestras de agua de mar del océano Pacífico Este, tomadas a diferentes profundidades (0.5, 50 y 100 m)

y diferentes distancias considerando la línea costera (costa; transición y oceánica). Al aplicar la batería de pruebas fisiológicas (bioquímicas, metabólicas) para la clasificación taxonómica de los aislamientos, observó que en el caso de las levaduras marinas los controles negativos resultaban positivos, es decir, las células se reproducían aun en ausencia de fuente de carbono o nitrógeno en el medio de prueba, a diferencia de las cepas tipo (de origen terrestre), en las que no se observó crecimiento en los controles negativos. Para agotar las reservas de las levaduras de origen marino, sin afectar la sobrevivencia de las células, éstas tuvieron que incubarse en solución salina estéril (o agua de mar artificial estéril) al menos durante 5-7 días previo su uso como inóculo en medios específicos; el tiempo de incubación bajo condiciones de inanición varió dependiendo del grupo taxonómico (Hernández Saavedra, 1990).

## 3.2 Ecología

### 3.2.1. Plantas

En ambientes marinos, las levaduras son a menudo numerosas en zonas de floraciones algales (micro y macro), kelp gigante, plantas y rizosfera de *Spartina alterniflora* (Tabla 4). En *S. alterniflora*, que es un pasto característico de áreas inundadas intermareales, particularmente de estuarios saladares, se ha aislado frecuentemente a *Pichia spartinae* asociada a los tallos, mientras que *Kluyveromyces drosophilorum* es la especie predominante en los sedimentos de su rizosfera ( $10^4$ - $10^8$  células / g de suelo).

Hagler y Aheran (1987) encontraron que, en la asociación de levaduras marinas con plantas, el número aumenta cuando el kelp, el plancton y otros grupos y/o especies de plantas marinas decaen, liberando nutrientes (carbono y nitrógeno) que pueden utilizar. Los niveles más altos de levaduras se encontraron en Rhodophyceae y Chlorophyceae (algas rojas y verdes). Estas algas marinas soportan las mayores poblaciones de levaduras,  $6.8 \times 10^4$  células / g de peso seco, en comparación con menos de 100 células / g de peso seco en Phaeophyceae (algas cafés). Este comportamiento se atribuye a que las algas cafés producen polifenoles que resultan tóxicos para las levaduras. En plantas en decaimiento, los géneros *Rhodotorula* y *Cryptococcus* dominan la población de levaduras en las primeras etapas, pero después de 3 semanas las especies de *Candida* predominan. A lo largo de la costa de Japón, las levaduras en kelp eran las mismas que en el litoral, sin embargo, las levaduras en algas marinas en la costa este de los Estados Unidos no son las mismas que las del litoral (Spencer y Spencer, 1997b).

### 3.2.2. Animales

La lista de animales acuáticos de los que se han aislado levaduras es grande (Tabla 4): almejas, mejillones, camarones, isópodos, anfípodos, cangrejos, esponjas, erizos de mar, gusanos poliquetos, peces, delfines, ballenas, pingüinos, gaviotas y golondrinas de mar (Hagler y Ahearn, 1987). Las levaduras de estas fuentes también se encuentran típicamente en el agua marina, pero no siempre, lo que sugiere posibles relaciones simbióticas entre levaduras y sus hospederos. Por ejemplo, algunas levaduras, como las especies del género *Metschnikowia*, pueden ser patógenas para crustáceos planctónicos y se han implicado en la infección y muerte de algunas especies de peces. Sin embargo, las levaduras involucradas en relaciones mutualistas y/o parasíticas con animales marinos no han sido tan estudiadas, como es el caso

**Tabla 4.** Listado de géneros y especies de levaduras marinas, considerando su hábitat de aislamiento<sup>1</sup>.

Genero	Habitats									
	Agua	Mangle/ sedimento	Animales	Océano	Ártico	Antártica	Pozas hidrotermales	Sedimentos profundos	Plantas	Ambientes hipersalinos
<b>Aureobasidium</b>			<i>A. pullulans</i> (camaron)	<i>A. pullulans</i>				<i>A. pullulans</i>	<i>A. pullulans</i>	<i>A. pullulans</i>
<b>Blastobotrys</b>			<i>C. atlantica</i> (huevos de camaron), <i>C. atmosphærica</i> (intestino de peces), <i>C. guilliermondii</i> (intestino de peces), <i>C. kusei</i> , <i>C. parvsiopsis</i> (camaron), <i>C. spenceri</i> , <i>C. shankiensis</i> , <i>C. taylori</i> , <i>C. tropicalis</i>	<i>B. parvus</i>	<i>B. parvus</i>	<i>B. parvus</i>				
<b>Candida</b>	<i>Candida</i> spp., <i>C. albicans</i> , <i>C. atmosphærica</i> , <i>C. intermedia</i> , <i>C. parvsiopsis</i> , <i>C. polymorpha</i> , <i>C. pseudolambica</i> , <i>C. shankiensis</i> , <i>C. taylori</i> , <i>C. tropicalis</i>	<i>C. albicans</i> , <i>C. boidinii</i> , <i>C. guilliermondii</i> , <i>C. kusei</i> , <i>C. melinii</i> , <i>C. parvsiopsis</i> , <i>C. thuyi</i> , <i>C. rhizophoriensis</i> , <i>C. shankiensis</i> , <i>C. taylori</i> , <i>C. tropicalis</i>	<i>C. atlantica</i> (huevos de camaron), <i>C. atmosphærica</i> (intestino de peces), <i>C. guilliermondii</i> (intestino de peces), <i>C. kusei</i> , <i>C. parvsiopsis</i> (camaron), <i>C. spenceri</i> , <i>C. shankiensis</i> , <i>C. taylori</i> (coral), <i>C. shankiensis</i> , <i>C. tenuis</i> (intestino de peces), <i>C. viswanathi</i> (marinos y bivalvos de peces)	<i>C. albicans</i> , <i>C. atlantica</i> , <i>C. atmosphærica</i> , <i>C. guilliermondii</i> , <i>C. maris</i> , <i>C. mycodermia</i> , <i>C. natalensis</i> , <i>C. parvsiopsis</i> , <i>C. polyomorpha</i> , <i>C. rugosa</i> , <i>C. tenuis</i> , <i>C. tenissi</i> , <i>C. tropicalis</i>			<i>Candida</i> spp., <i>C. atlantica</i> , <i>C. atmosphærica</i> , <i>C. oceanii</i> , <i>C. parvsiopsis</i> , <i>C. spenceri</i> , <i>C. polyomorpha</i> , <i>C. taylori</i>	<i>C. boidinii</i> , <i>C. curvata</i> , <i>C. etchellsii</i> , <i>C. guilliermondii</i> , <i>C. neonspicua</i> , <i>C. melibiosica</i> , <i>C. parvsiopsis</i> , <i>C. pseudolambica</i> , <i>C. sake</i> , <i>C. tenuis</i> , <i>C. vortioxanone</i> , <i>C. xylopsoc.</i>	<i>Candida</i> spp., <i>C. albicans</i> , <i>C. intermedia</i> , <i>C. marina</i> , <i>C. natalensis</i> , <i>C. parvsiopsis</i> , <i>C. sobosa</i> , <i>C. tropicalis</i> , <i>C. valida</i>	<i>Candida</i> sp. <i>C. glabrata</i> , <i>C. inconstans</i> , <i>C. nodulensis</i> , <i>C. parvsiopsis</i>
<b>Cryptococcus</b>	<i>Cryptococcus</i> spp <i>C. marinus</i>	<i>C. albidus</i> , <i>C. laurentii</i> , <i>C. mangaliensis</i>	<i>C. laurentii</i> (invertibrados), <i>C. marinus</i> (coral),	<i>Cryptococcus</i> sp <i>C. albidus</i> , <i>C. laurentii</i> , <i>C. skinneri</i> , <i>C. terreus</i>			<i>Cryptococcus</i> spp	<i>C. albidus</i> , <i>C. curvatus</i> , <i>C. diffluens</i> , <i>C. fragicola</i> , <i>C. laurentii</i> like, <i>C. neoformans</i> , <i>C. podzolicus</i> , <i>C. skinneri</i> , <i>C. victorise</i>	<i>C. albidus</i> , <i>C. laurentii</i> , <i>C. marinus</i> (algas)	<i>C. albidus</i> , <i>C. oerius</i> , <i>C. aureus</i> , <i>C. curvatus</i> , <i>C. fragicola</i> , <i>C. laurentii</i> , <i>C. teanensis</i> , <i>C. victorise</i>
<b>Debaryomyces</b>	<i>D. hansenii</i>	<i>D. kloedenii</i>	<i>D. hansenii</i> (huevos de camaron, esponjas, invertibrados, salmon),	<i>D. hansenii</i> , <i>D. kloedenii</i> , <i>D. meissophyllus</i>	<i>D. hansenii</i>		<i>D. atmosferica</i>	<i>D. hansenii</i> var. <i>fabryii</i> , <i>D. kloedenii</i>	<i>D. hansenii</i>	<i>D. hansenii</i>
<b>Erythrobasidium</b>			<i>Erythrobasidium</i> spp (invertibrados)				<i>Erythrobasidium</i> spp (asociada a organismos bentonicos)			
<b>Exophiala</b>							<i>E. dermatitidis</i>			<i>Exophiala</i> sp.
<b>Flobasidium</b>							<i>Flobasidium</i> spp			<i>Flobasidium</i> spp
<b>Hansenula</b>	<i>H. alni</i> , <i>H. anomala</i> , <i>H. holstii</i>			<i>H. anomala</i> , <i>H. holstii</i>						
<b>Hanseniaspora</b>				<i>H. uvarum</i>						
<b>Issatchenkia</b>			<i>I. occidentalis</i>						<i>I. occidentalis</i>	
<b>Kluyveromyces</b>	<i>K. aestuarii</i> , <i>K. lactis</i>	<i>K. aestuarii</i>	<i>K. aestuarii</i> (invertibrados), <i>K. nofermentans</i> (invertibrados)	<i>K. aestuarii</i>				<i>K. nofermentans</i>	<i>K. aestuarii</i> , <i>K. diosiphilum</i> , <i>K. lactis</i>	

Continua...

Genero	Habitats									
	Costeros y estuarinos (In shore)					Marinos (off shore)				
Agua	Mangle/ sedimento	Animales	Océano	Ártico	Antártica	Pozas hidrotermales	Sedimentos profundos	Plantas	Ambientes hipersalinos	
<b>Aureobasidium</b>		<i>A. pullulans</i> (comon)	<i>A. pullulans</i>				<i>A. pullulans</i>	<i>A. pullulans</i>	<i>A. pullulans</i>	
<b>Blastobotrys</b>			<i>B. parvus</i>	<i>B. parvus</i>						
<b>Konda</b>		<i>K. aeria</i> (vertebrados)					<i>K. aeria</i>			
<b>Kwonilla</b>		<i>K. mangroviensis</i>								
<b>Lactaria</b>		<i>L. meyersi</i>								
<b>Leucosporidium</b>			<i>L. scottii</i>		<i>Leucosporidium</i> spp. <i>L. antarcticum</i>					
<b>Lipomyces</b>			<i>L. kononenkoae</i>							
<b>Malassezia</b>	<i>Malassezia</i> spp	<i>Malassezia</i> spp (esponjas)								
<b>Metschnikowia</b>		<i>M. australis</i> (esponjas, krill), <i>M. bicuspidata</i> (langosta, artemia y peces), <i>M. roseobergii</i> <i>M. krissi</i> (capópodos), <i>M. zobelli</i> (peces)	<i>M. australis</i> , <i>M. bicuspidata</i> , <i>M. calocastiae</i> , <i>M. continentalis</i> , <i>M. kamakouana</i> , <i>M. krissi</i> , <i>M. zobelli</i>		<i>M. australis</i>		<i>M. calocastiae</i> , <i>M. continentalis</i> , <i>M. kamakouana</i>	<i>M. reikoufii</i>	<i>M. bicuspidata</i> , <i>M. sinensis</i>	
<b>Pichia</b>	<i>P. ombrosia</i> , <i>P. guilliermondii</i> P. methanolica, <i>P. phillogaea</i> , <i>P. pinus</i> ,	<i>P. guilliermondii</i>	<i>P. guilliermondii</i>	<i>P. fermentans</i> , <i>P. guilliermondii</i> , <i>P. hoplofita</i> , <i>P. mississippiensis</i> , <i>P. phillogaea</i> ,			<i>P. pinus</i> like	<i>P. farinose</i> , <i>P. guilliermondii</i> , <i>P. membranifaciens</i> , <i>P. sportinae</i> ,	<i>P. anomala</i> , <i>P. ethelsii</i> , <i>P. farinose</i> , <i>P. guilliermondii</i> ,	
<b>Pseudozyma</b>			<i>P. aphidis</i>							
<b>Rhodospordium</b>	<i>R. babjevae</i> , <i>R. diobovatum</i> , <i>R. sphaerocarpum</i>	<i>R. diobovatum</i> (vertebrados), (comon)	<i>R. diobovatum</i> , <i>R. sphaerocarpum</i>	<i>R. babjevae</i> , <i>R. diobovatum</i> , <i>R. glutinis</i> , <i>R. sphaerocarpum</i>		<i>R. diobovatum</i> , <i>R. sphaerocarpum</i>	<i>R. diobovatum</i> , <i>R. sphaerocarpum</i> , <i>R. tonalides</i> like		<i>Rhodospordium</i> sp., <i>R. babjevae</i> , <i>R. sphaerocarpum</i> ,	
<b>Rhodotorula</b>	<i>R. archenotum</i> , <i>R. glutinis</i> , <i>R. minuta</i> , <i>R. rubra</i> ,	<i>Rhodotorula</i> sp. <i>R. glutinis</i> , <i>R. gominis</i> , <i>R. minuta</i> , <i>R. mucilaginosa</i> , <i>R. rubra</i>	<i>R. glutinis</i> , <i>R. lamelibrachiae</i> like (moluscos), <i>R. minuta</i> (vertebrados), <i>R. glutinis</i> (amphípteros, salmon), <i>R. mucilaginosa</i> , <i>R. rubra</i> (salmon)	<i>Rhodotorula</i> sp. <i>R. aurantiaca</i> , <i>R. crocea</i> , <i>R. glutinis</i> , <i>R. mucilaginosa</i> , <i>R. rubra</i>			<i>R. benthica</i> , <i>R. dairensis</i> , <i>R. adriensis</i> like, <i>R. glutinis</i> , <i>R. lamelibrachiae</i> like, <i>R. minuta</i> , <i>R. rubra</i>	<i>R. glutinis</i> , <i>R. minuta</i> , <i>R. rubra</i>	<i>R. langyges</i> , <i>R. rubra</i>	
<b>Saccharomyces</b>		<i>S. pastuarii</i> <i>S. fructum</i>	<i>S. cerevisiae</i> (salmon)	<i>Saccharomyces</i> spp., <i>S. italicas</i> , <i>S. chevalieri</i> , <i>S. resei</i>						
<b>Spartina</b>								<i>S. alterniflora</i>		

Continúa...

de los animales terrestres (Stramer y Lachance, 2011).

Por ejemplo, a diferencia de los hongos filamentosos y las bacterias, se sabe muy poco de las levaduras cultivables asociadas con esponjas marinas, especialmente las de los mares antárticos. Durante una expedición en la Antártida, se colectaron 11 muestras de esponjas marinas de las que se obtuvieron 20 aislamientos. El análisis filogenético realizado reveló a *Metschnikowia australis* como el organismo predominante, y de Basidiomycota se encontraron especies como: *Cystoflobasidium infirmominiatum*, *Rhodotorula pinicola* y *Leucosporidiella creatinivora* (Vaca et al., 2012).

### 3.2.3. Agua marina

De acuerdo con Urano et al. (2001) el número de unidades formadoras de colonias de levaduras marinas disminuye con el

Genero	Costeros y estuarinos (In shore)					Habitats				
	Agua	Mangle/ sedimento	Animales	Océano	Ártico	Antártica	Pozas hidrotérmicas	Sedimentos profundos	Plantas	Ambientes hipersalinos
<i>Aureobasidium</i>			<i>A. pullulans</i> (camaron)	<i>A. pullulans</i>				<i>A. pullulans</i>		<i>A. pullulans</i>
<i>Blastobotrys</i>				<i>B. parvus</i>	<i>B. parvus</i>					
<i>Sporidibolus</i>			<i>S. parvoseus</i> (invertebrados)	<i>S. salmonicolor</i>				<i>S. parvoseus</i> ,		
<i>Sporobolomyces</i>	<i>S. hispanicus</i> , <i>S. odorus</i>		<i>S. salmonicolor</i> (invertebrados)	<i>S. holosaticus</i> , <i>S. hispanicus</i> , <i>S. odorus</i> , <i>S. puniceus</i> , <i>S. roseus</i>				<i>S. lactosus</i> ,	<i>S. roseus</i>	<i>S. roseus</i>
<i>Tortilspora</i>				<i>T. delbrueckii</i> , <i>T. pretorientis</i> , <i>T. glabrata</i> , <i>T. candida</i>						<i>T. delbrueckii</i> ,
<i>Trichosporon</i>	<i>T. oashi</i> , <i>Trichosporon spp.</i>	<i>Trichosporon spp.</i> , <i>T. oashi</i> , <i>T. curaneum</i>	<i>T. curaneum</i> (camarón)	<i>T. oashi</i>			<i>T. dermatis</i>	<i>T. pullulans</i> , <i>T. moniliforme</i>	<i>T. torrensis</i> , <i>T. maris</i>	<i>T. moniliforme</i> , <i>T. mucoides</i>
<i>Trimastoxstroma</i>										<i>Trimastoxstroma sp</i>
<i>Williplasis</i>								<i>W. saturnus</i> <i>W. californica</i>		
<i>Yarrowia</i>		<i>Y. lipolytica</i>		<i>Y. keelungensis</i> , <i>Y. lipolytica</i>						<i>Y. lipolytica</i>

<sup>1</sup>Elaborado a partir de Fell, 2012; Fell y Uden, 1968; Hernández Saavedra 1990, 1992; Hernández Saavedra et al., 1992, 1995a; Kandasamy et al., 2012; Kohlmeier y Kohlmeier, 1979; Kutty y Phillips, 2008; Lidkin et al., 2017; Nagahama, 2006; Spencer y Spencer, 1997b; Zajc et al., 2017.

aumento de presión osmótica y/o la salinidad y aumenta con la concentración de carbono orgánico total disponible.

En general, se ha observado que las poblaciones de levaduras marinas disminuyen al aumentar la distancia de la línea de costa, así como la profundidad del mar (Ahearn *et al.*, 1968; Fell, 1967, 2012; Fell y van Uden, 1963; Hernández Saavedra, 1990; Hernández Saavedra *et al.*, 1992, 1995b), y ciertas especies se observan en mayor abundancia en los alrededores de áreas muy contaminadas (Fell y van Uden, 1963). Los entornos cercanos a la costa, generalmente están habitados por decenas a miles de células de levadura por L (litro) de agua, mientras que en las regiones oceánicas de la superficie a las profundidades en la que el contenido de materia orgánica es realmente bajo contienen 10 o menos células de levaduras por L, aunque áreas con una alta concentración de nutrientes locales (como estuarios o sedimentos) pueden encontrarse concentraciones entre las 3000–4000 cel.L<sup>-1</sup> (Hagler *et al.*, 2017).

Debido a la contaminación de las aguas residuales y la escorrentía terrestre algunas especies de levaduras son más frecuentes en los estuarios, en comparación con los mares u océanos abiertos. Las levaduras y otros hongos son frecuentes en los ecosistemas de marismas y manglares, donde juegan un papel muy importante en la red alimentaria de los detritos del medio ambiente costero (Kandasamy *et al.*, 2012). Las levaduras marinas juegan un papel importante en la biodegradación y el ciclo de nutrientes y, a menudo, están asociados con flora y fauna marina (Tabla 4; Libkind *et al.*, 2017) exhibiendo asociaciones negativas y positivas con las plantas y animales. En aguas ricas en plancton, el número de levaduras por unidad de volumen supera el de otras áreas

del mar abierto, así como en asociación con macroalgas en descomposición, incluyendo el kelp (Stramer y Lachance, 2011; Spencer y Spencer 1997b).

Se ha observado que la diversidad de especies y densidad de las poblaciones de levaduras disminuye en mar abierto, y que su distribución depende en gran medida de los factores ambientales (parámetros fisicoquímicos) (Hernández Saavedra 1990, Hernández Saavedra *et al.*, 1992, 1995b) y la concentración de nutrientes disponibles o estado trófico (Libkind *et al.*, 2017). A medida que las condiciones son más extremas (debido al aumento de factores de estrés como temperatura, rayos UV, radiación, presión osmótica, presión atmosférica, y la escasa disponibilidad de nutrientes), la prevalencia de levaduras basidiomicetas es más notoria (Gadanhó y Sampaio, 2009; Hernández Saavedra, 1990; Hernández

Saavedra *et al.*, 1992, 1994; Libkind *et al.*, 2017). Las especies adaptadas a uno o varios de estos factores han desarrollado mecanismos naturales para reducir los efectos negativos de las difíciles condiciones ambientales (Hernández Saavedra, 1992; Hernández Saavedra *et al.*, 1995a; Libkind *et al.*, 2017; Zajc *et al.*, 2017).

Como resultado de la adaptación evolutiva a condiciones extremas, ciertos rasgos biotecnológicamente relevantes se hacen generalmente evidentes en levaduras acuáticas, como la producción de pigmentos, polisacáridos, filtros solares UV, enzimas extracelulares adaptadas al frío, enzimas antioxidantes, amilolíticas, proteolíticas, lipolíticas, celulolíticas, producción de lípidos, etc. (Ekendahl *et al.*, 2003; Libkind *et al.*, 2017; Zaky *et al.*, 2014, 2016).

### 3.2.4. Aguas contaminadas

El número total de levaduras en aguas contaminadas aumenta con el grado de contaminación. Las levaduras sugeridas como índices de contaminación incluyen las levaduras rojas (fáciles de contar), *Candida albicans* (asociadas con enfermedades humanas en individuos inmunocomprometidos), levaduras fermentativas totales (fácil de determinar por la técnica del número más probable) y *Trichosporon cutaneum* (que ocurre en aguas contaminadas); el número total de levaduras puede ser el mejor indicador. Las levaduras rojas se presentan en "floraciones" y son indicadores poco confiables.

Las levaduras del complejo *Candida krusei* toleran los detergentes de alquilbencenosulfonato y pueden indicar contaminación por aguas residuales. Las altas temperaturas del agua pueden favorecer una o más especies de levadura.

Las levaduras *Yarrowia lipolytica*, *Candida guilliermondii*, *C. tropicalis*, *C. maltosa*, *Debaryomyces hansenii* y *Rhodospiridium* spp. se encuentran ambientes marinos y pueden metabolizar una amplia gama de hidrocarburos alifáticos y aromáticos, por lo que pueden ser útiles para degradar petróleo y limpiar derrames (Kandasamy *et al.*, 2012; Spencer y Spencer, 1997; Zaky *et al.*, 2014).

## 4. Efecto de la acidificación del océano

Como ya se ha discutido, las levaduras marinas juegan un papel importante en la biodegradación y el ciclo de nutrientes y, a menudo, están asociados con flora y fauna marina. Muestran un crecimiento máximo a niveles de pH más bajos que el pH actual del agua de mar. Por lo tanto, a diferencia de muchos otros organismos marinos, este grupo de microorganismos podría beneficiarse de la

acidificación del océano. En un estudio de microcosmos realizado por Krause *et al.* (2013), incubaron levaduras en agua de mar natural del Mar del Norte con el pH actual (8.10) y dos niveles de pH que podrían observarse en el futuro cercano (7.81 y 7.67). De la muestra inicial de agua de mar, se aislaron predominantemente *Aureobasidium pullulans*, *Cryptococcus sp.*, *Candida sake* y varias levaduras adaptadas al frío. Después de 2 y 4 semanas de incubación en los diferentes pHs se encontraron más especies de levaduras diferentes; entre las levaduras que reaccionaron favorablemente a pHs bajos se pueden mencionar *Leucosporidium scottii*, *Rhodotorula mucilaginosa*, *Cryptococcus sp.* y *Debaryomyces hansenii*. Los resultados sugieren que estas levaduras se beneficiarán de la reducción del pH del agua de mar y dan una primera indicación de que la importancia ecológica de las levaduras aumentará en un océano más ácido.

## 5. Conclusiones

Podría pensarse que la mayoría de las levaduras recuperadas de muestras de agua están realmente asociadas a suelos y que llegan a los ecosistemas acuáticos a través de fenómenos de escorrentía, en lugar de considerarse como verdaderas levaduras acuáticas. Por ello, el análisis cuantitativo de las comunidades de levaduras acuáticas es complicado dada la gran variabilidad de los datos y a la posibilidad de una gran fracción de la microbiota (presuntamente) transitoria. El hecho de la existencia de especies de levaduras endémicas de hábitats marinos diluye la polémica acerca de la existencia de levaduras marinas. La clasificación de las levaduras marinas en obligadas y facultativas, dada por Kholmeyer y Kholmeyer, facilita el entendimiento de la presencia de ciertas especies de

levaduras en hábitats tanto marinos como terrestres. Los estudios de Ahearn *et al.* (1962) ponen por primera vez en evidencia las diferencias entre cepas marinas y terrestres de una misma especie, por lo que la eficiencia fisiológica de las cepas marinas puede considerarse una respuesta adaptativa a las condiciones límite que representa, en un momento dado, el ambiente marino.

No hay que perder de vista que la proporción de levaduras alóctonas está influenciada por el estado trófico del cuerpo o masa de agua, la vegetación circundante, el número y tipo de efluentes, entre otros factores. Pero a pesar de estas complicaciones, en ambientes acuáticos existen varios nichos interesantes, particularmente en ambientes marinos, que merecen especial atención debido a su relevancia y, al mismo tiempo, por la falta de conocimiento

disponible. Por ejemplo, levaduras asociadas a sedimentos y aguas profundas (> 1000 m de profundidad) en su mayoría se han pasado por alto, y los pocos estudios realizados han revelado resultados prometedores. Las levaduras asociadas a macroalgas también son un tema interesante de investigación dado que especies como *Metschnikowia australis* muestran una fuerte asociación con este sustrato. Las levaduras que habitan en ambientes marinos pueden estar sometidas muy a menudo a múltiples factores de estrés (como temperaturas frías, radiación UV, ultraoligotrofia, salinidad, etc.), por lo que la adaptación a uno o varios de estos factores se ha desarrollado naturalmente mediante mecanismos de selección, para reducir los efectos negativos de las difíciles condiciones ambientales y aumentar las probabilidades de sobrevivencia de las poblaciones.

La caracterización metabólica y fisiológica de levaduras aisladas de ambientes marinos representa una valiosa herramienta para la identificación de especies potencialmente autóctonas, y para la detección de rasgos biotecnológicamente relevantes como la producción de pigmentos carotenoides, enzimas, proteínas resistentes a la congelación, etc. Aquí se ha documentado que los entornos marinos (y marinos extremos): 1) pueden actuar como un reservorio de levaduras con adaptaciones fisiológicas fundamentales interesantes, con perspectivas de aplicación potenciales, y 2) que se necesitan muchos estudios adicionales de diversidad de levaduras marinas (obligadas o facultativas) con el fin de aumentar el incipiente conocimiento existente sobre los factores que afectan su distribución y la composición de las poblaciones naturales considerando que el nicho que ocupa una especie es un espacio abstracto multidimensional que define un hábitat potencial.

La aplicación de estrategias independientes de técnicas de cultivo (metagenómica) permite tener una imagen más clara de la diversidad de levaduras en ambientes acuáticos.

El reducido número de células de levaduras que se encuentran en hábitats acuáticos abiertos (de 10-100 UFC. L<sup>-1</sup>), sobre todo oligotrófico o ultraoligotrófico, complica el uso de enfoques metagenómicos, así como el logro de una imagen completa de la comunidad de levaduras, sin embargo, los datos generados mediante estas metodologías pueden ser útiles para la detección de nuevos taxones y la cuantificación relativa de las principales especies de levaduras.

## 6. Referencias

Ahearn D.G., F. J. Roth y S.P. Meyers. 1962. *A comparative study of marine and terrestrial strains of Rhodotorula*. Canadian Journal of Microbiology 8: 121-132. [doi.org/10.1139/m62-016](https://doi.org/10.1139/m62-016).

- Ahearn D.G., F.J. Roth y S.P. Meyers. 1968. *Ecology and characterization of yeasts from aquatic regions of South Florida*. *Marine Biology* 1:291–308. doi.org/10.1007/BF00360780.
- Buzzini P., M.A. Lachance y A.M. Yurkov. 2017. *Yeasts in natural ecosystems: diversity*. Springer International Publishing. Heidelberg, Germany. 299 pp. doi: 10.1007/978-3-319-61575-2.
- Choudhary D.K. y B.N. Johri. 2009. *Basidiomycetous Yeasts: Current Status*. pp 19-43. En: Satyanarayana T. y Kunze G. (Eds.) *Yeast Biotechnology: Diversity and Applications*. Springer. Dordrecht, Netherlands. doi.org/10.1007/978-1-4020-8292-4\_2.
- Ejdys E., A. Biedunkiewicz, M. Dynowska y E. Sucharzewska. 2014. *Snow in the city as a spore bank of potentially pathogenic fungi*. *Science of the Total Environment* 470:646–650. doi: 10.1016/j.scitotenv.2013.10.045.
- Ekendahl S., A.H. O'Neill, E. Thomsson y K. Pedersen. 2003. *Characterization of Yeasts Isolated from Deep Igneous Rock Aquifers of the Fennoscandian Shield*. *Microbial Ecology* 46:416–428. doi: 10.1007/s00248-003-2008-5.
- Fell J.W. 1967. *Distribution of yeasts in the Indian Ocean*. *Bulletin of Marine Science* 17(2):454-470.
- Fell J.W. 2012. *Yeasts in marine environments*. pp 91–102. En: Jones E.B.G. y Pang K.L. (Eds.). *Marine fungi and fungal-like organisms*. Walter de Gruyter GmbH & Co KG, Berlin/Boston.
- Fell J.W., A. Statzell-Tallman y M.J. Lutz. 1992. *Partial rRNA sequences in marine yeast: a model for identification of marine eukaryotes*. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 1(3):175-186.
- Fell J.W. y C.P. Kurtzman. 1990. *Nucleotide sequence analysis of a variable region of the large subunit rRNA for identification of marine-occurring yeasts*. *Current Microbiology* 21:295–300. doi.org/10.1007/BF02092094.
- Fell J.W. y N. van Uden. 1963. *Yeast in marine environments*. pp 329-340. En: Oppenheimer C.H. (Ed.). *Symposium on Marine Microbiology*. Thomas Springfield. Illinois, United States.
- Gallone B., J. Steenseil, T. Prahl, L. Soriaga, V. Saels, B. Herrera-Malaver, A. Merlevede, M. Roncoroni, K. Voordeckers, L. Miraglia, C. Teiling, B. Steffy, M. Taylor, A. Schwartz, T. Richardson, Ch. White, G. Baele, S. Maere y K.J. Verstepen. 2016. *Domestication and divergence of *Saccharomyces cerevisiae* beer yeasts*. *Cell* 166:1397–1410. doi.org/10.1016/j.cell.2016.08.020.

- Gadanhó, M. y J.P. Sampaio. 2005. *Occurrence and Diversity of Yeasts in the Mid-Atlantic Ridge Hydrothermal Fields Near the Azores Archipelago*. *Microbial Ecology* 50:408–417. doi: [10.1007/s00248-005-0195-y](https://doi.org/10.1007/s00248-005-0195-y).
- Ganter P.F. 2011. *Everything is not everywhere: the distribution of cactophilic yeasts*. pp. 130–174. En: Fontaneto D. (Ed.). *Biogeography of microscopic organisms: is everything small everywhere?* Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom.
- Hagler A.N. y D.G. Ahearn. 1987. *Ecology of aquatic yeasts*. pp. 181-205. En: Rose A.H. y J.S. Harrison (Eds.). *The Yeasts Vol. 1, 2nd Ed.* Academic Press. London, United Kingdom.
- Hagler A.N., L.C. Mendonça-Hagler y F.C. Pagnocca. 2017. *Yeasts in Aquatic Ecotone Habitats*. pp. 63–85 En: Buzzini P., Lachance M.A. y Yurkov A.M. (Eds). *Yeasts in natural ecosystems: diversity*. Springer International Publishing. Heidelberg, Germany. doi:10.1007/978-3-319-62683-3\_2.
- Hernández-Saavedra N.Y. 1990. *Levaduras marinas aisladas en la costa occidental de Baja California Sur, México*. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México-Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala. México. 107 pp. <https://repositorio.unam.mx/contenidos/143388>.
- Hernández-Saavedra N.Y. 1992. *Efecto de la salinidad en la composición y concentración de osmoreguladores en levaduras halotolerantes*. Tesis de Maestría en Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional-Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. México. 121 pp. <http://www.repositoriodigital.ipn.mx/handle/123456789/15298>.
- Hernández-Saavedra N.Y., D. Hernández-Saavedra y J.L. Ochoa. 1995b. *Factors affecting the distribution of the genus Candida (Berkhout) along the west coast of Baja California Sur*. *Systematic and Applied Microbiology* 18:109-112. doi: 10.1016/S0723-2020(11)80457-1.
- Hernández-Saavedra N.Y., D. Hernández y J.L. Ochoa. 1992. *Distribution of Sporobolomyces (Kluyver et van Niel) genus in the western coast of BCS, México*. *Systematic and Applied Microbiology* 15:319-322. doi: 10.1016/S0723-2020(11)80106-2.
- Hernández-Saavedra N.Y., J.L. Ochoa y R. Vázquez-Duhalt. 1995a. *Osmotic Adjustment on Marine Yeast*. *Journal of Plankton Research* 17(1):59-69. doi: 10.1093/plankt/17.1.59.
- Hernández-Saavedra N.Y., R. Vázquez-Duhalt y J.L. Ochoa. 1994. *Effect of salinity in the growth of the marine yeast Rhodotorula rubra*. *Microbios* 80:99-106.
- Hibbett, D.S., et al. 2007. *A higher-level phylogenetic classification of the Fungi*. *Mycological Research* 111(5):509–47. doi:10.1016/j.mycres.2007.03.004.

- Johnson S.A.J. 2016. *Agricultural Systems*. pp. 65-83. In: Johnson S.A.J. (Ed). Why Did Ancient Civilizations Fail? Taylor & Francis. London, United Kingdom. pp 80.
- Joly M., P. Amato, M. Sancelme, V. Vinatier, M. Abrantes, L. Deguillaume y A.M. Delort. 2015. *Survival of microbial isolates from clouds toward simulated atmospheric stress factors*. Atmospheric Environment 117:92–98. doi.org/10.1016/j.atmosenv.2015.07.009
- Kandasamy K., M.N. Alikunhi y M. Subramanian. 2012. *Yeasts in marine and estuarine environments*. Journal of Yeast and Fungal Research 3(6):74 –82. doi: 10.5897/JYFR12.003
- Kohlmeyer J., E. Kohlmeyer. 1979. *Yeast*. pp. 556-606. En: Kohlmeyer J. y Kohlmeyer E. (Eds.). Marine Mycology: The Higher Fungi. Academic Press. New York. United States.
- Krause E., A. Wichels, R. Erler y G. Gunar. 2013. *Study on the effects of near-future ocean acidification on marine yeasts: a microcosm approach*. Helgoland Marine Research 67:607–621. doi: 10.1007/s10152-013-0348-1
- Kurtzman C.P., J.W. Fell y T. Boekhout. 2011d. *Summary of species characteristics*. pp. 223-278. En: Kurtzman C.P., Fell J.W. y Boekhout T. (Eds). The yeast, a Taxonomic Study. Elsevier. Netherlands. Vol. I. Fifth Ed.
- Kurtzman C.P., J. W. Fell, T. Boekhout y V. Robert. 2011b. *Methods for Isolation, Phenotypic Characterization and Maintenance of Yeasts*. pp. 87-110. En: Kurtzman C.P., Fell J.W. y Boekhout T. (Eds). The yeast, a Taxonomic Study. Elsevier. Netherlands. doi:10.1016/b978-0-444-52149-1.00007-0.
- Kurtzman C.P., J. W. Fell, T. Boekhout. 2011a. *Definition, Classification and Nomenclature of the Yeasts*. pp. 3–5. En: Kurtzman C.P., Fell J.W. y Boekhout T. (Eds). The yeast, a Taxonomic Study. Elsevier. Netherlands. doi:10.1016/b978-0-444-52149-1.00001-x.
- Kurtzman C.P., J. W. Fell, T. Boekhout. 2011c. *Gene Sequence Analyses and other DNA-Based Methods for Yeast Species Recognition*. pp. 137–144. En: Kurtzman C.P., Fell J.W. y Boekhout T. (Eds). The yeast, a Taxonomic Study. Elsevier. Netherlands. doi.org/10.1016/B978-0-444-52149-1.00010-0.
- Kutty S.N. y P. Rosamma. 2008. *Marine yeast: a review*. Yeast 25:465–483. doi: 10.1002/yea.1599.
- Lachance M.A. y G.M. Walker. 2018. *Yeasts*. En: eLS (Encyclopedia of Life Sciences), John Wiley & Sons, Ltd (Ed.). doi:10.1002/9780470015902.a0000380.pub3.
- Libkind D., P. Buzzini, B. Turchetti y C.A. Rosa. 2017. *Yeasts in Continental and Seawater*. pp 1-61. En: Buzzini P., Lachance M.A. y Yurkov A.M. (Eds.). Yeasts in natural ecosystems:

- diversity. Springer International Publishing. Heidelberg, Germany. doi:10.1007/978-3-319-62683-3\_1.
- Lorenz, R. y H.P. Molitoris. 1997. *Cultivation of fungi under simulated deep-sea conditions*. *Mycological Research* 101(11):1355–1365. doi:10.1017/s095375629700405x.
- Morris E.O. 1975. *Yeasts from the Marine Environment*. *Journal of Applied Bacteriology* 38:211-223.
- Nagano Y, T. Nagahama y F. Abe. 2013. *Cold-Adapted Yeasts in Deep-Sea Environments*. pp. 149-172. En: Buzzini P. y Margesin R. (Eds.). *Cold-Adapted Yeasts: Biodiversity, Adaptation Strategies and Biotechnological Significance*. Springer. Heidelberg, Germany. doi. 10.1007/978-3-642-39681-6.
- Nagano, Y., T. Nagahama, Y. Hatada, T. Nunoura, H. Takami, J. Miyazaki, K. Takai y K. Horikoshi. 2010. *Fungal diversity in deep-sea sediments – the presence of novel fungal groups*. *Fungal Ecology* 3(4):316–325. doi:10.1016/j.funeco.2010.01.002.
- Payne R.W., C.P. Kurtzman, J.W. Fell y T. Boekhout. 2011. *Key to species* pp.175-222. En: Kurtzman C.P., Fell J.W., Boekhout T. (Eds.). *The yeast, a Taxonomic Study*. Elsevier. Netherlands. Vol. I. Fifth Ed.
- Péter G., M. Takashima y N. Čadež. 2017. *Yeast Habitats: Different but Global*. pp. 39-71. En: Buzzini P., M-A. Lachance, A. Yurkov (Eds.). *Yeasts in Natural Ecosystems: Ecology*. Springer. Heidelberg, Germany. doi: 10.1007/978-3-319-61575-2.
- Phaff, H. J. 2001. *Yeasts*. En: eLS (Encyclopedia of Life Sciences), John Wiley & Sons, Ltd (Ed). doi:10.1038/npg.els.0000380.
- Sarkar A. y K.V.B. Rao. 2016. *Marine yeast: a potential candidate for biotechnological applications- A review*. *Asian Journal of Microbiology, Biotechnology & Environmental Sciences* 18(3):627-634.
- Spatafora J.W, Y. Chang, G.L. Benny, K. Lazarus, M.E. Smith, M.L. Berbee, G. Bonito, N. Corradi, I. Grigoriev, A. Gryganskyi, T.Y. James, K. O'Donnell, R.W. Roberson, T.N. Taylor, J. Uehling, R. Vilgalys, White M.M. y J.E. Stajich. 2016. *A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data*. *Mycology* 108:5, 1028-1046, doi: 10.3852/16-042.
- Spencer J.F.T. y D.M. Spencer. 1997a. *Taxonomy: The Names of the Yeasts*. pp. 1-4. En: Spencer J.F.T., Spencer D.M. (Eds.). *Yeasts in Natural and Artificial Habitats*. Springer. Berlin, Heidelberg, Germany.

- Spencer J.F.T. y D.M. Spencer. 1997b. *Ecology: Where Yeasts Live*. pp. 33-58. En: Spencer J.F.T., Spencer D.M. (Eds.). *Yeasts in Natural and Artificial Habitats*. Springer. Berlin, Heidelberg, Germany.
- Starmer W.T. y M.A. Lachance. 2011. *Yeast Ecology*. pp. 65-83. En: Kurtzman C.P., Fell J.W., Boekhout T. (Eds.). *The yeast, a Taxonomic Study*. Elsevier. Netherlands. Vol. I. Fifth Ed. doi:10.1016/b978-0-444-52149-1.00006-9.
- Starmer, W.T., J.W. Fell, C.M. Catranis, V. Aberdeen, L. Ma, S. Zhou y S.O. Rogers. 2005. *Yeasts in the genus Rhodotorula recovered from the Greenland ice sheet*. pp.181-195. En: Rogers S.O., Castello J.D. (Eds) *Life in Ancient Ice*. Princeton University Press. New Jersey, United States.
- Urano N., Yamazaki M. y R. Ueno. 2001. *Distribution of halotolerant yeast from various aquatic environments*. *Journal of Tokio University Fisheries* 87:23-29.
- Vaca I., C. Faúndez, F. Maza, B. Paillavil, V. Hernández, F. Acosta, G. Levicán, C. Martínez y R. Chávez. 2012. *Cultivable psychrotolerant yeasts associated with Antarctic marine sponges*. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 29(1):183-189. doi: 10.1007/s11274-012-1159-2.
- Vaitilingom M., E. Attard, N. Gaiani, M. Sancelme, L. Deguillaume, A.I. Flossmann, P. Amato y A.M. Delort. 2012. *Long-term features of cloud microbiology at the puy de Dome (France)*. *Atmospheric Environment* 56:88–100. doi.org/10.1016/j.atmosenv.2012.03.072.
- van Uden, N. y J.W. Fell. 1968. *Marine yeasts*. pp. 167–201. En: *Advances in Microbiology of the Sea*. Droop M.R. y Wood E.J.F. (Eds.). Vol. 1. Academic Press. London, United Kingdom.
- Vishniac H.S. 2006. *Yeast Biodiversity in the Antarctic*. p.p. 419-440. En: Péter G. y Rosa C. (Eds.). *Biodiversity and Ecophysiology of Yeasts*. *The Yeast Handbook*. Springer. Berlin, Heidelberg, Germany. doi:10.1007/3-540-30985-3.
- Zajc J., P. Zalar y N. Gunde-Cimerman. 2017. *Yeasts in Hypersaline Habitats*. pp. 293–329. En: Buzzini P., Lachance M.A. y Yurkov A.M. (Eds.). *Yeasts in natural ecosystems: diversity*. Springer International Publishing. Heidelberg, Germany. doi:10.1007/978-3-319-62683-3\_10.
- Zaky A.S., D. Greetham, E.J. Louis, G.A. Tucker y Ch. Du. 2016. *A New Isolation and Evaluation Method for Marine-Derived Yeast spp. with Potential Applications in Industrial Biotechnology*. *Journal of Microbiology and Biotechnology* 26(11):1891–1907. doi: 10.4014/jmb.1605.05074.

Zaky A.S., G.A. Tucker, Z.Y. Daw, Ch, Du. 2014. *Marine yeast isolation and industrial application*. FEMS Yeast Research 14:813–825. doi: 10.1111/1567-1364.12158.

Zalar, P., N. Gunde-Cimerman. 2014. *Cold-Adapted Yeasts in Arctic Habitats*. pp. 49–74. En: Buzzini P. y Margesin R. (Eds.). *Cold-Adapted Yeasts: Adaptation Strategies and Biotechnological Significance*. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg, Germany. doi: 10.1007/978-3-642-39681-6\_3.

#### **CITA DE ARTICULO:**

Hernández-Saavedra, N.Y. 2021. Las levaduras y su ecología: ¿existen las levaduras marinas?. *Recursos Naturales y Sociedad*, 2021. Vol. 7 (1): 59-86. <https://doi.org/10.18846/renaysoc.2021.07.07.01.0004>

---

*Sometido: 03 de noviembre de 2020*

*Revisado: 14 de diciembre de 2020*

*Aceptado: 17 de febrero de 2021*

*Editor asociado: Dr. Eduardo Balart Páez*

*Diseño gráfico editorial: Lic. Gerardo Hernández*