

00381

27

2ef.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

TAXONOMÍA DE CYANOPROKARYOTA
(CYANOPHYTA/CYANOBACTERIA) EPÍFITOS DEL ORDEN
CHROOCOCCALES DE LA REGIÓN CENTRAL DE MÉXICO

TESIS
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)
PRESENTA
GUSTAVO ALBERTO MONTEJANO ZURITA

Director de Tesis: Dr. Jorge González González

268099

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

1998



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

PAGINACIÓN

DISCONTINUA

RESUMEN	3
ABSTRACT	4
1. INTRODUCCIÓN	5
1.1 Problemas actuales en la taxonomía de los cianoprocariotes	5
1.1.1 El sistema de Drouet y el sistema bacteriológico de clasificación de los cianoprocariotes.	6
2. ANTECEDENTES	11
2.1 El sistema de clasificación de Komárek & Anagnostidis para cianoprocariotes	11
2.2 Los estudios de cianoprocariotes en la región central de México.	12
2.3 Objetivos	13
3. METODOLOGIA	14
3.1 Consideraciones metodológicas sobre el estudio de los cianoprocariotes epífitos	14
4. RESULTADOS Y DISCUSION	16
4.1 Análisis y discusión de los caracteres taxonómicos supraespecíficos	16
4.1.1 Envolturas celulares	17
4.1.2 Reproducción	19
4.1.3 Movilidad de los nanocitos	22
4.1.4 Patrones de formación de nanocitos	23
4.1.5. Mecanismos de liberación de nanocitos	27
4.1.6 Polaridad. patrones de desarrollo y ciclos de vida	27
4.2 Clasificación de los cianoprocariotes cocoides.	34
4.3 Flora de cianoprocariotes epífitos de la región central de México	37
4.3.1 Familia Entophysalidaceae Geitler. 1925	37
4.3.2 Familia Dermocarpellaceae Gins- Ardré ex Crist. 1980	39
4.3.3 La Familia Xenococcaceae Erceg. 1932	42
4.3.4 La Familia Chamaesiphonaceae BORZI 1882	47
4.3.5 La familia Hydrococcaceae Kutzing 1843	56
4.4 Problemas en la taxonomía de géneros de cianoprocariotes cocoides epífitos	57
4.4.1 El complejo <i>Dermocarpa</i> , <i>Xenococcus</i> , <i>Cyanocystis</i> , <i>Dermocarpella</i>	57
4.5 Taxonomía de cianoprocariotes epífitos de la región central de México	65
4.5.1 Taxonomía de los géneros del complejo <i>Dermocarpa</i> , <i>Cyanocystis</i> , <i>Xenococcus</i> y <i>Dermocarpella</i> : conclusiones de los estudios de la región central de México.	65

5. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	69
FIGURAS	71
BIBLIOGRAFIA	85
APENDICE	89

- Montejano G , Gold-Morgan, M. & Komárek J. (1993) Freshwater Epiphytic Cyanoprokaryotes from Central Mexico. 1. Cyanocystis and *Xenococcus*. *Arch. Protistenk* **143**: 237-247.
- Gold-Morgan, M., G. Montejano & J. Komárek (1994): Freshwater epiphytic Cyanoprokaryotes from Central Mexico. 2. Heterogeneity of the genus *Xenococcus*. *Arch. Protistenk*. **144**: 383-405
- Gold-Morgan, M. Montejano, G, & Komarek, J (1996): Freshwater epiphytic Chamaesiphonaceae from central Mexico. *Algological Studies* **83** 257 - 271.
- Montejano, G., M. Gold-Morgan & J. Komárek. (1997) Freshwater epiphytic Cyanoprokaryotes from Central Mexico. 3. The genus *Stichosiphon* Geitler 1932. *Arch. Protistenkd* **148** (1/2): 3 - 16).
- León-Tejera, H & Montejano (En prensa). Marine epiphytic Cyanoprokaryotes from the pacific coast of México. *Cryptogame Algal*. En prensa

RESUMEN

La taxonomía de los Cyanoprokaryota presenta en la actualidad numerosos problemas relacionados con la dificultad de reconocer y describir la diversidad de este grupo en la naturaleza. En particular los cianoprocariotes cocoides son difíciles de identificar y describir por el escaso número de caracteres observables y la variabilidad que estos presentan. Sobre la base de estudios llevados a cabo de la flora epífita de la región central de México, en este trabajo se analizan y discuten los diferentes caracteres empleados en la taxonomía de los Cyanoprokaryota cocoides por arriba del nivel de especie; se plantea la necesidad de estudiar poblacionalmente los caracteres y la importancia de estudiar el patrón de desarrollo y el ciclo de vida; se aborda la problemática de varios géneros, en particular del llamado complejo *Dermocarpa*, *Dermocarpella*, *Xenococcus* y *Cyanocystis* y se incluyen nuestras conclusiones a partir de las especies estudiadas en la región central de México. Finalmente se presentan las diagnósis de géneros y especies de cianoprocariotes epífitos del Orden Chroococcales de la región central de México.

4

TAXONOMY OF EPIPHYTIC CYANOPROKARYOTA (CYANOPHYTA/
CYANOBACTERIA) OF THE ORDER CHROOCOCCALES, FROM CENTRAL MEXICO
REGION

ABSTRACT

Actually taxonomy of Cyanoprokaryota has many problems related with the difficulty for identify and describe their diversity. The coccoid Cyanoprokaryota are particularly problematical because they have very few observable characters and because they are frequently variable. Based on the floristic survey of epiphytic Cyanoprokaryota from central México, in this work we analise and discuss the characters that actually are used in taxonomy of coccoid Cyanoprokaryotes at the supraspecific level; we argue about the necessity to carry out taxonomic studies in whole populations and also the importance of studies of life cycles and development patterns; we abord the problems with the recognition and delimitation of several genus, mainly of the named *Dermocarpa*, *Dermocarpella*, *Xenococcus* y *Cyanocystis* complex, and we include our conclusions derived from the epiphytic species found in central México. Finally, we described the genus and species of epiphytic cocoid cyanoprokaryota from central México.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Problemas actuales en la taxonomía de los cianoprocaríotes

Los cianoprocaríotes (Cyanophyta/ Cyanobacteria) son un grupo de organismos muy antiguo que presentan las mismas características celulares que las eubacterias y en particular de las bacterias Gram negativas. Son únicos entre los procaríotes por llevar a cabo la fotosíntesis oxigénica. Difieren además de las bacterias por en el nivel de organización y sobre todo por su ecología. Los cianoprocaríotes más avanzados presentan niveles de organización comparables con los de otras algas eucariotes, por ejemplo la organización filamentosa con diferenciación celular (heterocitos y acinetos) y comunicación celular. Las formas más complicadas como los talos multiseriados con hábito heterótrico, son ejemplo del alto grado de complejidad alcanzado en la evolución de los procaríotes. Ecológicamente son más similares a las algas: viven en los mismos ambientes, juegan el mismo papel de productores primarios y compiten por los mismos recursos. Son los productores primarios más importantes en numerosos ambientes extremos, como manantiales termales, ambientes hipersalinos y desiertos extremos. A pesar de ser un grupo que está presente desde hace más de tres mil millones de años, aún sigue vigente como elemento importante e incluso dominante en las comunidades de numerosos ambientes tanto acuáticos como terrestres.

No se tienen datos muy confiables acerca de la diversidad de este grupo en la actualidad. En los manuales tradicionales de identificación se reconocen entre 1500 - 2000 especies en todo el mundo. Si embargo durante mucho tiempo se consideró que este número de especies era debido a una excesiva proliferación de nombres de especies, descritas sobre la base de un sólo carácter distinto. Por el contrario, los estudios de ambientes y regiones poco conocidos sugieren que la diversidad de este grupo debe ser mucho mayor y que el número de especies se incrementará sensiblemente en la medida en que sean estudiadas. Sin embargo existen actualmente muchos problemas para reconocer y describir la diversidad de estos organismos.

A pesar de que en los últimos 25 años los avances en el conocimiento de la biología de este grupo se ha incrementado considerablemente a raíz de la aplicación de técnicas de

microscopía electrónica y de técnicas avanzadas de bioquímica y biología molecular, su impacto en la taxonomía del grupo ha sido prácticamente nulo y en la actualidad el panorama es bastante confuso debido a la existencia de dos sistemas de clasificación, que en la práctica son incompatibles: el sistema de clasificación tradicional y el sistema de clasificación bacteriológico, cada uno regido por un código de nomenclatura propio.

1.1.1 El sistema de Drouet y el sistema bacteriológico de clasificación de los cianoprocariotes.

Uno de los hechos que más contribuyó a la problemática actual de la taxonomía de los cianoprocariotes fue la serie de modificaciones introducidas por Francis Drouet (sintetizado en Drouet 1981) quien llevó a cabo una serie de revisiones al sistema de clasificación de los cianoprocariotes, basadas en el estudio de un vasto material de herbario. Drouet llevó a cabo esta serie de revisiones con la idea de que la diversidad encontrada en las poblaciones naturales de cianoprocariotes sólo podía explicarse por una extraordinaria variabilidad morfológica de un mismo genotipo y a cuyas formas Drouet denominó "ecofenos". Como resultado de estas revisiones Drouet redujo de aproximadamente 2000 especies de 140 géneros reconocidos en los tratados clásicos, a sólo 62 especies y 24 géneros. El principal problema de las revisiones de Drouet fue que las decisiones de hacer sinónimos un número tan grande de especies las llevó a cabo sin un análisis o evaluación de los caracteres taxonómicos. Drouet sólo justificó estas acciones argumentando la existencia de formas intermedias entre taxa previamente establecidos, pero sin demostrarlo en casos particulares, y sus resultados se limitaron a las nuevas descripciones con una larga lista de sinónimos y de material consultado con fotografías, pero en ningún momento mencionó en qué caracteres se basó para reunir en un mismo taxón morfotipos tan diferentes.

A pesar de que la mayoría de los ficólogos no estuvo de acuerdo con el sistema de Drouet por la forma arbitraria en que llevó a cabo sus revisiones, un buen número de investigadores, principalmente experimentales, encontraron en este sistema una manera sencilla de asignar nombres al material que estudiaban. Varios inventarios fueron elaborados con este esquema

de clasificación, por lo que se perdió una gran cantidad de información generada en estos estudios. A pesar de que el sistema de Drouet no fue aceptado ampliamente por la comunidad de ficólogos, la idea de una enorme variabilidad del grupo sí permanece hasta la fecha.

En este contexto, en los años 70's, un grupo de bacteriólogos encabezados por R.Y. Stanier, desarrolló un esquema de clasificación para los cianoprocariotes basado en los métodos y técnicas de estudio bacteriológicos. El objetivo principal de este sistema fue el mismo que el de Drouet, evitar la proliferación excesiva de "nombres" y para esto basaron su sistema en el uso de cultivos axénicos, ya que de acuerdo con ellos, las observaciones al microscopio de poblaciones naturales son más arbitrarias y menos probables de reflejar relaciones verdaderas que las decisiones basadas en la manipulación de cepas clonales:

"... No matter how much material is examined, decisions of this type are of necessity, more arbitrary and less likely to reflect true relationship than decisions based on manipulations of clonal strains in culture" (Castenholz & Waterbury 1989 pag. 1711)¹

Para los impulsores del sistema bacteriológico no es posible, o al menos es muy difícil, llevar a cabo estudios taxonómicos de cianoprocariotes (al menos en las formas sésiles) a partir de estudios de campo, ya que según ellos hay al menos tres aspectos no se pueden estudiar (Waterbury & Stanier 1978): primero, el ciclo de vida, ya que tienen un crecimiento muy lento por lo que suponen que ninguna observación puede ser lo suficientemente prolongada para determinar el ciclo de desarrollo completo; segundo, ya que diferentes especies sésiles frecuentemente crecen cerca una de otra en un substrato común, no se puede reconocer especies por estar entremezcladas; y en tercer lugar consideran que no es posible observar, a partir de material de campo, la variación relacionada con factores ambientales.

Existen varias diferencias entre el sistema botánico y el bacteriológico relacionadas con las reglas de nomenclatura de los códigos de nomenclatura respectivos, pero las que más afectan la compatibilidad de estos sistemas son las siguientes:

¹ Esta afirmación tiene contiene un serio error epistemológico al considerar que sólo es posible conocer la "realidad" a partir de cultivo, pero sería motivo de otra tesis.

1. En el sistema bacteriológico la descripción de los taxa (ya sea morfológica, fisiológica o ultraestructural) debe llevarse a cabo exclusivamente sobre material en cultivo. Originalmente se consideró que los cultivos deberían ser axénicos, pero debido a las enormes dificultades en el desarrollo de cultivos libres de bacterias heterotróficas, se ha permitido la descripción de taxa en cultivos puros (Castenholtz & Waterbury 1989).

2. Hasta ahora no se ha empleado un equivalente de la especie botánica y todos los estudios se llevan a nivel de cepas, las cuales se asignan a un género cuya diagnosis se basa principalmente en características morfológicas visibles al microscopio óptico (excepto estructura tilacoidal), empleando las mismas características del sistema botánico, sólo que sobre observaciones de material de cultivo. Para asignar nombre genérico se ha empleado como base los mismos nombres empleados por Geitler (1932). Supuestamente se pretende que cuando se tengan suficientes cepas por género, será posible reconocer agrupamientos de estas lo que sería el equivalente de la "especie" botánica.

Estas diferencias se traducen en la práctica en una incompatibilidad de los dos sistemas, ya que no es posible relacionar características de poblaciones naturales con el de las cepas en cultivo, al mismo tiempo que no se pueden extrapolar propiedades de las cepas (fisiológicas, bioquímicas etc.) a las poblaciones naturales.

Originalmente Stanier *et al.* (1978) propusieron que los cianoprocarotes fueran colocados bajo las reglas del Código Internacional de Nomenclatura Bacteriológico (ICNB), removiéndolos de la jurisdicción del Código de Nomenclatura Botánico y propusieron como fecha para la aceptación de nombres aprobados enero 1° de 1985. Sin embargo la propuesta fue rechazada por la Unión Internacional de Sociedades Microbiológicas (IUMS) en Munich en 1978. La propuesta provocó numerosas objeciones de ficólogos y especialistas en este grupo (Bourrelly 1979, Geitler 1979, Golubič 1979). Entre los principales argumentos en contra de la propuesta de Stanier *et al.* (1978) están los relacionados con la pérdida de información que se generaría con la desaparición del viejo esquema de clasificación, ya que una gran cantidad de especies no cultivadas sería desconocida y la información relacionada

con ella, perdida. También fue cuestionado el hecho de que los cultivos fueran la única fuente de información, descartando la posibilidad de generar información a partir de material de campo así como información ecológica.

En la práctica ni el esquema de Drouet ni el bacteriológico han funcionado como se esperaba. Lo erróneo de muchas modificaciones llevadas a cabo por Drouet ha quedado evidenciado por varios medios, incluyendo la hibridación ADN/ADN y la comparación de la composición de bases del ADN (Herdmann *et al.* 1979; Stam & Venema, 1977; Stam 1981; Stulp & Stam 1984).

Dentro del sistema bacteriológico, después de más de 20 años, se han aislado un poco más de 460 cepas, asignadas a 37 géneros, que corresponden aproximadamente al 25% de géneros reconocidos por Geitler (1942). Además, sólo seis géneros contienen más del 60% de las cepas y más de la mitad de los géneros reconocidos tienen menos de 5 cepas ($x = 2.7$), en su mayoría de regiones templadas,.. En estas condiciones difícilmente se podría intentar hacer distinciones a nivel específico, e incluso en los géneros donde más cepas se han estudiado, como en el caso de los géneros *Nostoc* o *Synechococcus*, no existen aún intentos en este sentido.

Otro aspecto que ha quedado claro de los estudios en cultivo es el relativo a la diversidad del grupo. El estudio de cepas de cianoprocarotes en cultivo ha mostrado un panorama muy distinto de lo imaginado originalmente: en lugar de la drástica reducción en el número de taxa, ahora se reconoce que la diversidad encontrada en cultivo es incluso mayor que el número de morfotipos distintos reconocidos en el sistema "geitleriano"² y que en lugar de la gran plasticidad adaptativa esperada, ahora se reconocen intervalos adaptativos reducidos, lo cual contrasta con la idea bastante generalizada de un cosmopolitismo extremo (Castenholz 1992, Komárek 1994).

En resumen podemos decir que el sistema bacteriológico, ya que solamente se circunscribe a cultivos, y a que no es posible relacionar cepas con poblaciones naturales, no es una

² Waterbury & Stanier aislaron once cepas diferentes de una sola concha!

alternativa viable para inventariar y describir la diversidad natural, ni como base para nombrar especies en estudios ecológicos o de monitoreo, todas ellas funciones primordiales de cualquier sistema taxonómico. Por esta razón el sistema tradicional sigue siendo la única opción para inventariar la diversidad de este grupo, a pesar de las serias deficiencias que tiene actualmente.

En estas condiciones se hace necesario actualizar el esquema tradicional de clasificación de los cianoprocariotes, incorporando nuevos criterios de clasificación en adición a los meramente morfológicos, que puedan ser estudiados a partir de poblaciones naturales o bien de cultivos en los que exista una clara relación con las poblaciones de las cuales provienen. En el caso particular de los cianoprocariotes cocoides, no filamentosos, la problemática taxonómica es mayor que la de las formas con filamentos verdaderos por presentar pocas características morfológicas observables y requieren de especial atención.

2. ANTECEDENTES

2.1 El sistema de clasificación de Komárek & Anagnostidis para cianoprocariones

Los principales problemas del sistema tradicional están relacionados con el uso de los mismos criterios, casi exclusivamente morfológicos, empleados desde hace más de 50 años en la delimitación de taxa, los cuales prácticamente no han tenido cambios substanciales a pesar de que durante el período comprendido entre 1930 y 1970 varios tratados sobre la taxonomía del grupo fueron elaborados (v.gr. Geitler, 1932, 1942; Frey 1930, 1934; Elenkin 1934, Desikachary 1959, Smith 1950, Starmach 1966, Kondrateva, 1968; Bourrelly 1970).

Ante la falta de perspectivas del sistema bacteriológico y los problemas del sistema tradicional, Anagnostidis y Komárek (1985, 1988, 1990) y Komárek y Anagnostidis (1986; 1989) elaboraron un nuevo sistema de clasificación basado en el sistema botánico, al cual integraron información de fisiología, bioquímica, ultraestructura y de ciclos de vida. Para la elaboración de este sistema, llevaron a cabo una revisión monumental de los taxa previamente descritos (descripciones originales, iconotipos, material tipo etc.), evaluando los criterios utilizados tradicionalmente e incorporando otros nuevos, como microscopía electrónica y otras características estudiadas en cultivo, como el patrón de desarrollo y el ciclo de vida. En este nuevo sistema re-definieron muchos de los conceptos a nivel de género y de familia, analizando e interpretando las descripciones de los taxa previamente establecidos. Este sistema ha servido de base para la elaboración de la nueva edición de la flora de cianoprocariones dulceacuícolas de Europa central y también ha sido el punto de partida para la elaboración de la flora de cianoprocariones de la región central de México, de la que esta tesis es resultado.

A pesar del gran avance que significa el sistema de Komárek y Anagnostidis en la solución de muchos problemas, sobre todo a nivel genérico y de familia, se basa en la flora europea, por lo que persiste el problema de los criterios para describir taxa de regiones poco conocidas, como el caso de nuestro país.

2.2 Los estudios de cianoprocariotes en la región central de México.

La dificultad de inventariar la diversidad de cianoprocariotes ha sido evidente durante la elaboración de la ficoflora de la región central de México, que se desarrolla en el laboratorio de Ficología de la Facultad de Ciencias de la UNAM desde hace más de 20 años. Numerosas especies de cianoprocariotes bien descritas y documentadas gráficamente fueron imposibles de identificar con certeza, por lo que varias tesis y artículos aparecieron con numerosas designaciones sin epíteto específico. Un estudio reciente de Komárek *et al.* (1996), sintetiza la problemática con que nos encontramos durante el levantamiento de este inventario. En el estudio que incluyó muestras de diferentes ambientes de la región central de México como lagos, arroyos, cascadas, manantiales termales etc. se encontró un total de 130 especies, de las cuales 95 no pudieron ser identificadas con los manuales tradicionales, es decir más del 70%. En particular el grupo de los cianoprocariotes epífitos no filamentosos ha resultado problemático, por lo que ha requerido especial atención. Entre los múltiples problemas con que nos hemos encontrado al describir la diversidad de este grupo, podemos mencionar la falta de claves adecuadas, ya que las que se incluyen en los manuales clásicos, están basadas principalmente en especies templadas y sólo contienen algunas referencias a las formas tropicales, por lo que frecuentemente no corresponden con las especies presentes en el área de estudio. En otras ocasiones es difícil ubicar a nivel genérico las especies encontradas en la región central debido a que los límites entre géneros no es clara, o por que géneros antiguos, poco conocidos, generalmente descritos de regiones tropicales, han sido considerados dudosos y hechos sinónimos en diferentes épocas.

Dada la situación por la que atraviesa la taxonomía de los cianoprocariotes y a la dudosa validez de muchos caracteres, la descripción de nuevos taxa requiere de la evaluación de las características empleados tradicionalmente, así como la aplicación de nuevos criterios. En los casos de problemas de ubicación a nivel genérico, es necesario comparar las descripciones de las especies problemas, con la descripción de las especies tipo de varios géneros, y a la luz de nuevos criterios, analizar los caracteres empleados en su delimitación.

Los resultados de los estudios llevados a cabo sobre las especies de cianoprocariones epifitos de la región central de México, han sido publicado en varios artículos ((Montejano *et al.* 1993; Gold-Morgan *et al.* 1994; Komárek & Montejano 1994; Gold-Morgan *et al.* 1996, Montejano *et al.* 1997; León-Tejera & Montejano 1998). En dichos estudios se discuten los criterios de delimitación a nivel específico y se plantea la problemática a nivel genérico, misma que se aborda y desarrolla en esta tesis se presentan los problemas encontrados en la asignación genérica y a las conclusiones a las que hemos llegado a partir del estudio de las especies de la región central de México.

2.3 Objetivos

Los objetivos principales de este trabajo incluyen el análisis y evaluación de los caracteres empleados en la taxonomía de los cianoprocariones cocoides a nivel genérico, establecer criterios para describir taxa de cianoprocariones de regiones poco conocidas y resolver problemas taxonómicos de los cianoprocariones epifitos del orden Chroococcales encontrados en la región central de México.

3. METODOLOGIA

3.1 Consideraciones metodológicas sobre el estudio de los cianoprocariotes epífitos

La identificación de cianoprocariotes cocoides, al igual que otros grupos de algas unicelulares, no es sencilla y requiere de una atención particular debido al escaso número de características que es posible reconocer al microscopio óptico.

Por esta razón es necesario emplear caracteres que estén relacionados no sólo con la forma del talo, sino también con las modificaciones que se llevan a cabo en el ciclo de vida (por ejemplo el tipo de división celular, patrones de crecimiento, etc.) e información de tipo ecológico. Para reconocer estas características es necesario estudiar y caracterizar poblaciones enteras, lo que nos permite reconocer las variaciones que ocurren en el ciclo de vida y la variación de los caracteres morfológicos. El estudio de poblaciones de diferentes localidades, regiones y tiempos, nos permiten conocer mejor esta variación.

En el caso particular de las formas de vida epífitas, cuando las poblaciones son abundantes (como en el caso de la región Central de México), es posible encontrar cientos de talos sobre la misma planta, frecuentemente con diferentes fases de desarrollo, lo cual permite establecer el ciclo de vida.

Las formas de vida epífitas (y en general sésiles), presentan características diferentes de las formas de vida planctónicas que hacen necesaria formas de colecta y estudio distintos. Las formas planctónicas generalmente se colectan con una red de arrastre o manual, por lo que una muestra es un concentrado de un gran número de individuos y especies colectados en diferentes áreas. Las muestras de cianoprocariotes sésiles por otra parte, generalmente consisten de un fragmento del substrato, en el que los talos presentan un arreglo espacial. El problema con las formas epífitas es que no es posible observar directamente los crecimientos algales, sino que es necesario separarlos del substrato, ya sea raspando, cepillando, o cuando el tipo de roca lo permite, disolviéndola. Esto evidentemente resulta

en una mezcla de fragmentos de diferentes individuos y frecuentemente especies en la que difícilmente se puede reconocer que fases corresponden a cada especie.

En las formas de vida epífita existe la posibilidad de observar al microscopio, por transparencia, los crecimientos, sin necesidad de desprenderlos, lo que a su vez permite distinguir diferentes especies y establecer relaciones entre diferentes fases de desarrollo y el ciclo de vida.

4. RESULTADOS Y DISCUSION

Los resultados y la discusión están ubicados en cuatro diferentes secciones. En la primera se presentan los resultados del análisis de los caracteres empleados en la clasificación de los cianoprocariotes coccoides. En la segunda sección se presenta el análisis de diferentes esquemas de clasificación con base en los caracteres analizados. En la tercera se presenta las descripciones de los cianoprocariotes epifitos presentes en la región central de México y en el cuarto los resultados a los que hemos llegado sobre la problemática taxonómica de los géneros del complejo *Dermocarpa*, *Cyanocystis*, *Xenococcus* *Dermocarpella*, a partir de los estudios de la región central de México.

4.1 Análisis y discusión de los caracteres taxonómicos supraespecíficos

La concepción que se tiene actualmente de la célula procariote y particularmente de la célula de los cianoprocariotes ha cambiado considerablemente durante la última década. La idea muy difundida hace algunos años de una célula con poca diferenciación interna en la que las moléculas “flotaban” en el citoplasma y de que la segregación de los cromosomas se llevaba a cabo de manera pasiva como resultado del crecimiento de la membrana, ha cambiado radicalmente. Actualmente se considera que las células procariotes, incluso las que parecen más sencillas, presentan un alto grado de organización interna, y las proteínas que participan en los procesos relacionados con la fisión celular tienen una ubicación precisa dentro de la célula. Además, aunque todavía no se conoce el mecanismo, se considera que debe existir una estructura análoga al aparato mitótico eucariote, que ubique espacialmente a los cromosomas y que posibilite su segregación equitativa en las células hijas. Esta migración de los cromosomas ha sido observada en algunas eubacterias (Rothfield 1994; Mohl & Gober 1997; Rothfield *et al.* 1997; Wheeler & Shapiro 1997), y en el caso particular de los cianoprocariotes, aunque no existe información al respecto, es el único mecanismo que actualmente permite explicar la fisión múltiple, ya que frecuentemente previo a la formación de septos, se presentan numerosos nucleoides con

una ubicación exacta dentro de la célula (ver por ejemplo Hua *et al.* 1989, Fig. 5; Waterbury & Stanier 1978, Fig. 11).

En los cianoprocariones cocoides existen niveles de organización muy especializados en donde a pesar de no existir filamentos verdaderos (como en el caso de las de los órdenes Oscillatoriales, Nostocales o Stigonematales), existen casos sorprendentes de diferenciación celular (v.gr. *Hyella*, *Cyanosacus*, *Solentia* etc.) y complicados ciclos de vida. Por esta razón, el avance en el conocimiento de la estructura y funcionamiento de los procariones es muy importante para su empleo en la clasificación. A continuación se presenta un análisis de los principales caracteres empleados en la clasificación de los cianoprocariones cocoides.

4.1.1 Envolturas celulares

4.1.1.2 Pared celular

Las envolturas celulares comprenden dos estructuras diferentes tanto en composición química como en organización: la pared celular y la vaina. La pared celular se encuentra adyacente a la membrana plasmática y es una estructura análoga a la pared celular de otros grupos de algas que tiene como función mantener la presión osmótica del protoplasto. Es una estructura multiestratificada cuyo componente principal es un peptidoglucano (mureína), presente sólo en procariones (Brock 1993). Al microscopio electrónico la pared celular de los cianoprocariones aparece formada por cuatro capas, dos transparentes a las electrones y dos opacas (osmiofílicas)(fig. 1A). Las capas transparentes a los electrones corresponden a la primera y tercera (de la membrana hacia afuera) y existen diferentes opiniones respecto a si son o no artefactos de la preparación. (Drews & Weckesser 1982; Kunkel 1984, Waterbury & Stanier 1978). La segunda capa, la capa denominada LII o PG, tiene una apariencia homogénea y es la capa que contiene los peptidoglucanos. Es una lámina compuesta de dos derivados de carbohidratos, la N-acetil glucosamida y el ácido N-acetilmurámico, así como un pequeño grupo de aminoácidos que constan fundamentalmente de L-alanina, D-alanina, D-ácido glutámico y ya sea lisina o ácido

diaminopimérico (Brock 1993). Es la capa que proporciona rigidez a la pared y mantiene la presión osmótica del protoplasto.

La cuarta capa tiene la apariencia de una doble membrana y está constituida de lipopolisacáridos. Por su apariencia, que es la típica de una doble membrana, se le ha denominado membrana externa o también capa LIV, o LPS (de lipopolisacáridos). Esta capa es de hecho una segunda doble membrana lipídica, pero no solamente contiene fosfolípidos, como la membrana plasmática, sino que contiene además polisacáridos y proteínas (Brock, 1993).

El grosor de la pared generalmente va de 1 - 10 nm pero en algunos casos como en *Oscillatoria princeps*, puede llegar hasta 200 nm (Castenholtz & Waterbury, 1989).

4.1.1.2 Vaina o glicocalix

La mayor parte de los cianoprocariones presentan una envoltura externa a la pared celular, denominada vaina o glicocalix, que varía en consistencia y amplitud. Va desde difluente como la presente en muchas *Chroococcales*, hasta firme y de estructura fibrosa como la encontrada en especies del orden Oscillatoriales. La composición química de la vaina es principalmente de polisacáridos, aunque puede presentar cantidades importantes de polipéptidos (Drews & Weckesser 1982). En el caso de varias especies de cianoprocariones formadoras de nanocitos (*Pleurocapsales* sensu Waterbury & Stanier), esta estructura está íntimamente unida a la pared celular, por lo que Waterbury & Stanier (1978) la consideran parte integral de la pared (la capa F). Sin embargo Komárek & Anagnostidis (1986) consideran que no forma parte de la pared celular, ya que ésta estructura nunca participa en el proceso de división celular.

La vaina es particularmente evidente en la mayor parte de las especies que forman nanocitos o exocitos. En este caso generalmente presentan vainas firmes muy gruesas que están relacionadas con la contención y liberación de las células reproductoras. La vaina en

estos grupos juega el papel de la pared celular de los esporangios de otros grupos algales. Waterbury & Stanier (1978) han considerado la presencia de este tipo de vaina, junto con la formación de nanocitos (ver abajo), como los caracteres diagnósticos del orden Pleurocapsales sensu Waterbury & Stanier.

La vaina es una estructura muy importante en la apariencia del talo y en la contención y liberación de las estructuras reproductoras, por lo que se ha considerado de importancia taxonómica. Sin embargo existe una gradación en la consistencia de la vaina que es difícil de clasificar. Va desde muy difluente hasta muy firme y su amplitud puede variar durante el ciclo de vida. En la mayoría de las poblaciones de cianoprocariotes sésiles (el orden Pleurocapsales sensu Waterbury & Stanier) cuando se forman agrupaciones de células, la vaina comienza a ser confluyente, por lo que se pueden observar vainas muy gruesas entre las células a pesar de que la colonia no esté envuelta por una vaina común. Pero también hay poblaciones en las cuales la vainas permanecen durante el ciclo completo manteniendo a las células juntas, ya sea en un espacio reducido o creciendo junto con ellos, formando colonias delimitadas por vainas firmes muy amplias.

4.1.2 Reproducción

El mecanismo de reproducción más común en los cianoprocariotes cocoides es la fisión binaria. Esta es un tipo de división constrictiva en el que el resultado son dos células del mismo tamaño, las cuales crecen al tamaño de la célula madre antes de volver a dividirse. Además de la fisión binaria se han descrito varios mecanismos de producción de estructuras reproductoras especializadas que han recibido diferente nombre de acuerdo a su tamaño (macrogonidios microgonidios), apariencia (nanocitos, endosporas, exosporas) o movimiento (planococci, coccosporas). Los términos endospora y nanocito que actualmente se consideran sinónimos, originalmente fueron usados para describir estructuras con apariencia distinta. El término endospora se usó para designar a las células pequeñas contenidas en una pared o membrana (que actualmente se sabe que está formada

por la vaina) por lo que la apariencia es similar a los esporangios de otros grupos de algas. El término nanocito se empleó para designar células muy pequeñas, pero sin la apariencia de esporangio, por carecer de dicha “membrana”.

Actualmente la mayoría de los autores reconoce sólo dos tipos de estructuras especializadas, para los cianoprocariotes cocoides, los nanocitos o baeocitos, resultado de la fisión múltiple en tres planos de una célula y los exocitos (exosporas) resultado de la división asimétrica en un sólo plano. Estas estructuras reproductoras tienen muy poca diferenciación morfológica y en general la diferencia entre una célula reproductora y una célula vegetativa adulta es el tamaño menor de la primera.

4.1.2.1. Mecanismo de la fisión binaria

El mecanismo de división celular es básicamente el mismo en todos los cianoprocariotes y sólo existen algunas variantes sobre el esquema básico. La fisión binaria se inicia con la invaginación de la membrana plasmática y la capa L1 de la pared, seguidas casi inmediatamente por las capas externas L3 y L4 y este proceso es acompañado una constricción pronunciada de la célula. La membrana y la pared crecen juntas de manera centrípeta hasta que se encuentran y se fusionan en el centro de la célula, siguiendo la separación de las células hijas y la síntesis de la vaina en cada una de ellas (fig.1A). Este tipo de fisión binaria constrictiva es el más ampliamente distribuido en los cianoprocariotes cocoides.

Una modificación de la fisión binaria constrictiva es la denominada fisión binaria septada (Kunkel 1984). En este caso la diferencia principal es que las capas externas de la pared, L3 y L4 no se invaginan inmediatamente, sino que existe una fase larga de síntesis y deposición de mureína de la capa L2 que resulta en la formación de un septo grueso que continúa creciendo centripetamente hasta que se fusiona en el centro de la célula (fig. 1C). Eventualmente las capas externas de la pared celular (L3 y L4) crecen a través del septo, para finalmente fusionarse y separar a las dos células hijas. Finalmente, cada célula sintetiza de nuevo la vaina. En este caso no se observa una constricción celular o ésta es

muy ligera. en comparación con la fisión binaria constrictiva. La fisión binaria septada es el tipo de fisión binaria más frecuente en los cianoprocariones sésiles.

Otra modificación de la fisión binaria está relacionada con la velocidad de división y la tasa de crecimiento celular. Generalmente el inicio de la fisión binaria se lleva a cabo cuando una célula hija alcanza el tamaño de la célula madre (adulto), por lo que hay una fase de crecimiento entre división y división. Sin embargo, en ocasiones una célula puede sufrir divisiones sucesivas sin crecimiento, al menos evidente, entre división y división, por lo que resultan células más chicas que la célula madre. A este proceso de divisiones sucesivas rápidas se le ha denominado fisión múltiple y a las células resultantes nanocitos. En ocasiones las divisiones pueden sobrelaparse debido a que una división se inicia antes de que concluya la precedente o incluso iniciar la fisión simultáneamente

4.1.2.2 Mecanismo de la fisión múltiple

En el sentido más amplio la fisión múltiple es una serie de divisiones celulares en diferentes planos. que resultan en la formación de varias células, más pequeñas que la célula madre. Sin embargo existen varios tipos que difieren en la secuencia y velocidad de las divisiones en relación con el crecimiento. También existen diferencias en cuanto al número y tamaño de los nanocitos que se producen.

Los tipos más diferentes de fisión múltiple difieren principalmente en si las divisiones son secuenciales o simultáneas . Por un lado se presenta la formación de nanocitos resultado de fisiones celulares (que pueden llamarse fisiones binarias) claramente sucesivas, donde una división celular no se inicia hasta que no concluye la precedente, como en el caso de *Asterocapsa* y *Chamaecalyx*. En el otro extremo, encontramos la fisión múltiple simultánea, en donde una célula forma septaciones celulares de manera simultánea o casi simultánea como en *Stanieria* y *Cyanocystis*.

Desde hace muchos años varios autores reconocieron la existencia de la formación de nanocitos por fisiones simultáneas, para distinguirlas de los procesos sucesivos de formación de nanocitos (Gardner, 1918 a, b; Setchell & Gardner 1919). Sin embargo, la

simultaneidad en la formación de los nanocitos ha sido cuestionada por algunos investigadores (Waterbury & Stanier 1978) y actualmente existen diferencias de opinión a este respecto (Hua *et al.* 1989). Esta diferencia de opiniones debe en parte a una diferente interpretación del mecanismo de este tipo de fisión múltiple, por lo que es necesario explicarlo. Este tipo de fisión ha sido estudiado por Kunkel (1984) en *Cyanocystis violacea*, empleando técnicas de microcinefotografía y de microscopía electrónica.

Según Kunkel (*op. cit.*), la fisión múltiple se inicia con la invaginación radial de la membrana plasmática y de las capas L1 y L2 en varios puntos de la célula (Fig. 1D). La síntesis y deposición centrípeta de la mureina produce varios septos cortos que eventualmente se fusionan cerca del centro de la célula. Poco después de iniciada la división las capas externas de la pared (L3 y L4) comienzan la constricción a través del septo, lo que produce una primera partición del protoplasto; a medida que las primeras divisiones radiales se completan, se inicia la formación de septos tangenciales que proceden de manera similar a las radiales. Esto resulta en la división completa del protoplasto en nanocitos.

Kunkel (*op. cit.*) considera que hay fisiones simultáneas iniciales en la formación de nanocitos, pero considera que el proceso es secuencial por considerar que la fisión completa del protoplasto se lleva en dos o tres etapas.

Nosotros empleamos el término fisión simultánea para distinguir este tipo de formación de nanocitos, en el que existe una invaginación múltiple simultánea de la membrana de aquel que se desarrolla por una clara sucesión de divisiones.

Existen entre estos extremos de formación de nanocitos formas intermedias en las que, si bien las divisiones no son simultáneas, varias divisiones sucesivas se sobrelapan. Sin embargo existe poca información sobre estas variantes y han sido observados sólo por microscopía de luz. Algunas de estas variantes han sido encontradas en las epífitas estudiadas en la región central de México y más adelante se describen brevemente.

4.1.3 Movilidad de los nanocitos

Waterbury & Stanier (1978) encontraron que en algunos géneros los nanocitos inician la síntesis de la vaina inmediatamente después de terminada la división, por lo que al ser liberados están rodeados tanto por la pared como por la vaina, es decir muy similar a lo que ocurre en las células vegetativas. Sin embargo en otros géneros la síntesis de la vaina en los nanocitos es completamente suprimida a través de toda la fisión múltiple, por lo que al finalizar esta, cada nanocito sólo está rodeado por las capas PG y LPS de la pared y la vaina sólo se desarrolla varias horas después de ser liberados. Waterbury & Stanier (1978) encontraron que las cepas que producen nanocitos que no presentan vaina son móviles después de la liberación. También observaron que los nanocitos móviles presentan fototactismo positivo o negativo, dependiendo de la intensidad de la luz. Este tipo de movimiento no fue observado en las cepas en las cuales los nanocitos presentan vaina, por lo que sugieren que el movimiento de los nanocitos está relacionado con la síntesis de la vaina y consideran que esta característica como criterio taxonómico para la delimitación genérica.

4.1.4 Patrones de formación de nanocitos

En el material estudiado de la región central de México hemos encontrado una considerable variación en los patrones de formación de nanocitos que está relacionada con la secuencia o simultaneidad de las divisiones, la relación entre velocidad de división y crecimiento, la presencia de vaina etc. Estas modificaciones son en la mayoría de los casos poco conocidas y han sido descritos basados en observaciones al microscopio de luz (Gold-Morgan *et al.* 1994).

4.1.4.1. Fisión múltiple simultánea (fig. 2B)

En este patrón la célula completa se divide rápidamente en nanocitos esféricos, de manera casi simultánea (o simultánea), por lo que es muy difícil encontrar fases que no sean las

iniciales (células completas) o terminales (sólo nanocitos). El único estado común en nuestro material con este material son las células madre y las fases con los nanocitos formados. Este patrón es el más frecuentemente encontrado en la literatura y es muy común en nuestro material. Este patrón corresponde con el descrito por Waterbury & Stanier (1978) para *Dermocarpa* (7437) y por Hua *et al.* (1989) para *Cyanocystis violacea*. En el material de la región central se presenta en *Cyanocystis mexicana* y en varias especies de *Xenococcus* y *Xenotholos*.

4.1.4.2. Fisión binaria repetida (Fig. 2C)

En este patrón consiste de divisiones celulares sucesivas en las cuales las células no crecen o crecen muy poco, y al final las células tienen el tamaño de nanocitos. Los nanocitos pueden presentar una vaina común aunque frecuentemente no la presentan o en ocasiones la presentan al inicio y posteriormente se gelatiniza. En este tipo no existe una liberación de nanocitos. Una diferencia con el patrón anterior es que las células hijas se separan, posiblemente por la ausencia o la consistencia de la vaina, por lo cual su apariencia no es la típica de un "esporangio". Se ha encontrado en algunas especies de *Xenococcus*.

4.1.4.3. Combinación de Fisión múltiple y fisión binaria (Fig. 2D).

Este tipo de formación de nanocitos, es similar al anterior en que existe una serie de divisiones sucesivas en las que las células reducen considerablemente su tamaño. Sin embargo en este caso la vaina materna permanece común por varias generaciones y dentro de ella se observa una marcada desincronización en la división de las células.

4.1.4 4 Tipo gilkaeye (Fig. 2A)

En este tipo de formación de nanocitos comienza con una división asimétrica paralela al substrato, seguida de una segunda división perpendicular a la anterior, la cual sólo corta la parte superior. Esta última continúa dividiéndose hasta formar nanocitos, mientras que la porción basal permanece completa. Una vez formados los nanocitos la célula basal se divide por fisión binaria perpendicular al substrato una o dos veces resultando en 2 - 4 células. Cuando los nanocitos son liberados las células basales permanecen dentro de la vaina, donde empiezan a crecer. Hemos nombrado tipo *gilkaeye*, porque este tipo de formación de nanocitos fue descrito por Setchell & Gardner (1919) para *X. gilkaeye*. Lo hemos encontrado en *X. willei* y en *Xenotholos* c.f *kernerii*. Esta es el patrón de nanocitos que presenta la cepa denominada *Dermocarpella* 7326 por Waterbury & Stanier.

4.1.4.5. Tipo "dermocarpella" (fig. 5E)

La formación de nanocitos en *Dermocarpella* es muy peculiar, ya que al parecer participan los dos tipos de divisiones. Inicialmente se llevan a cabo 2 divisiones secuenciales paralelas al substrato (fisión binaria), originando una pila de 2 - 3 células. Posteriormente, las células se dividen radialmente en sentido perpendicular al substrato, cortando todas las células. de numerosas divisiones radiales y verticales, que llevan a la formación de nanocitos. Estos últimos son liberados por la abertura apical. Esta última serie de divisiones radiales parece llevarse a cabo de manera simultánea.

4.1.4.6. Exocitos

El término exocito (= exospora) se ha empleado para describir a las estructuras producto de divisiones transversales asimétricas que ocurren en la parte superior de células polarizadas (Komárek & Ludvic 1982, Komárek & Anagnostidis 1986). Waterbury & Stanier (1978) consideran a los exocitos como resultado de una simple fisión binaria asimétrica (gemación) por lo que excluyen a *Chamaesiphon* y otros taxa relacionados de su orden Pleurocapsales. Sin embargo, al igual que en el caso de los nanocitos, existen formas de división intermedias entre fisión binaria y la fisión múltiple que hacen difícil distinguir

entre ambos tipos de estructura. En algunas especies de *Chamaesiphon* el tipo de división que se presenta se asemeja más a una fisión múltiple que a una fisión binaria, a pesar de llevarse a cabo en un sólo plano. En muchas especies de *Chamaesiphon* como *C. amethystinus*, la célula madre se divide en el extremo distal, formando una célula pequeña, esférica, que eventualmente se libera (fig. 2-11 de Gold-Morgan *et al.* 1996). La célula madre, que permanece unida al substrato crece hasta alcanzar de nuevo el tamaño original antes de volver a dividirse, por lo que puede considerarse una fisión binaria. Sin embargo, en otras especies como en *C. confervicolus*, las divisiones subsecuentes se inician antes de que la precedente concluya, es decir se sobrelapan, por lo que es posible encontrar varios nanocitos simultáneamente mientras que hay una reducción considerable en el tamaño de la célula madre (fig. 1, 4-6 de Gold-Morgan *et al.* 1996). En este caso, ya que hay una serie de fisiones consecutivas entre las cuales no hay crecimiento, es más similar a la fisión múltiple, aunque las divisiones son en un sólo plano. El caso más claro de la dificultad de separar nanocitos de exocitos, lo encontramos en *Stichosiphon* y *Chamaecalyx*. *Stichosiphon* presenta, al igual que todos los miembros de la familia Chamaesiphonaceae, una célula basal que permanece unida al substrato durante todo el ciclo de vida. Al igual que *Chamaesiphon*, se divide en la porción distal originando un exocito. La diferencia entre estos dos géneros está en que el exocito formado en *Stichosiphon*, permanece dentro de la vaina, donde crece y se divide, al igual que la célula basal, originando un pseudofilamento (fig. 4, 1-7 de Montejano *et al.* 1997). *Chamaecalyx* inicia su desarrollo de la misma manera que el resto de las Chamaesiphonaceae, con dos o tres divisiones secuenciales, paralelas al substrato. Es similar a *Stichosiphon* en que los exocitos también se dividen, pero en este caso, a diferencia de *Stichosiphon*, en sentido perpendicularmente a las divisiones anteriores (fig. 3, 1-5 de Gold-Morgan *et al.* 1996), por lo que los exocitos están arreglados en tres dimensiones, es decir tienen apariencia de nanocitos. Las células reproductoras de *Chamaecalyx* son más similares a los exocitos de otras Chamaesiphonaceae, que a los nanocitos de *Cyanocystis*. En *Chamaecalyx* se forman pocos exocitos, 8 - 12, por divisiones claramente secuenciales, mientras que en *Cyanocystis* se forman cientos de nanocitos, por fisiones simultáneas.

Originalmente la diferencia entre “endosporas” y “exosporas” se basó en que las endosporas aparentemente se formaban por la división interna (dentro de la pared) de una célula, mientras las exosporas se formaban por la división completa (externa) de la célula. Ya que como hemos visto, esta diferencia no existe y que los planos de división pueden variar en la fisión múltiple, no hay razón por la cual hacer esta distinción, excepto por el plano de división. En este trabajo sólo empleo el término exocito para referirme a las estructuras que se forman por división en un sólo plano, sin ninguna connotación taxonómica.

4.1.5. Mecanismos de liberación de nanocitos

La liberación de nanocitos ha sido atribuida a varios mecanismos como ruptura mecánica de la vaina o la denominada “gelatinización”, que sugiere la existencia de un mecanismo enzimático. Sin embargo, algunos autores han dudado de este último y sugieren que la liberación se debe a la ruptura por incremento en la presión por los nanocitos Waterbury & Stanier (1978). León-Tejera & Montejano (1998, fig. 6-11), han mostrado que la liberación de nanocitos en el género *Dermocarpella*, se lleva a cabo por medio de un poro apical, cuyo desarrollo sólo puede ser explicado por acción enzimática. Si esta interpretación es correcta, la vaina, en este caso puede ser considerada una estructura especializada análoga a la pared de los esporángios de otros grupos de algas.

4.1.6 Polaridad, patrones de desarrollo y ciclos de vida

4.1.6.1 Polaridad

La polaridad es una de las características que presentan en común los cianoprocarotes sésiles y se manifiesta de diferentes maneras dependiendo del nivel de organización. En las formas unicelulares existen varias líneas de desarrollo de la polaridad que están relacionadas con la forma de la célula, la presencia de mecanismos de fijación al substrato y/o la orientación y simetría de la división celular. En el caso de las formas

pseudofilamentosas y pseudoparenquimatosas la polaridad esta relacionada con el patrón de desarrollo del talo, como veremos más adelante.

No todas las células sésiles presentan una polaridad evidente y un ejemplo de este hecho es el género de *Stanieria* (fig. 3). Las especies de *Stanieria* son esféricas, carecen de una estructura evidente de fijación al substrato y se reproduce solamente por nanocitos formados por fisiones simultáneas, por lo que tampoco hay una polaridad relacionada con secuencia de divisiones.

En otro extremo encontramos células con polaridad muy marcada como el caso de *Democarpella* (fig. 3, fig. 5E). Las especies de este género presentan una forma hemisférica característica, con una base ampliamente redondeada que presenta una vaina muy gruesa por la que se fija al substrato. También en la división celular se manifiesta la polaridad, ya que las primeras divisiones celulares son paralelas al substrato. También la presencia de un poro apical por donde se liberan los nanocitos son evidencia de la polaridad en *Dermocarpella*.

En la familia Chamaesiphonaceae la polaridad también es evidente. Las células cilíndricas o en forma de mazo se fijan al substrato por un disco formado por la vaina. Las células se dividen asimétricamente en la parte distal, desarrollando exocitos. Los exocitos eventualmente se liberan, pero la célula basal permanece adherida al substrato, donde crece hasta alcanzar el tamaño original y repite el ciclo (fig. 3). En *Xenococcus* (fig. 5B) la polaridad se expresa, además de la forma y mecanismo de fijación al substrato, por la orientación de la división celular ya que la fisión binaria ocurre siempre de manera perpendicular al substrato. En otros casos como *Cyanocystis* (fig. 5A), que se divide por fisión múltiple, la forma de la célula y la fijación al substrato son muestras claras de polaridad, además de que en algunas ocasiones esporádicamente se lleva cabo fisión binaria, esta es perpendicular al substrato.

4.1.6.2. Niveles de organización

En los cianoprocariotes sésiles se presenta una gama de niveles de organización que van desde unicelulares heteropolares hasta formas pseudofilamentosas y pseudoparenquimatosas en las que se presenta diferenciación celular. Sin embargo en este caso no se presenta comunicación celular como en el caso de los cianoprocariotes multicelulares de los ordenes Nostocales y Stigonematales, aunque es posible encontrar talos en donde las células presentan una gran cohesión. En este caso la vaina que se sintetiza después de la división celular, empuja las células aparte y funciona como un integumento semielástico, que cementa firmemente las células vegetativas producidas a través de divisiones sucesivas y las mantiene fijas (fig.14b-c, de Gold-Morgan *et al.* 1994; Waterbury & Stanier 1978). El nivel de organización junto con la polaridad han sido considerados como de importancia taxonómica a nivel de familia y orden

4.1.6.3. Patrones de desarrollo y ciclos de vida

Un ciclo de vida se puede definir como las diferentes fases por las que pasa un organismo durante su vida y que se repite de manera mas o menos regular. Estas fases están conectadas por procesos reproductivos y de crecimiento. En las formas unicelulares cada división celular forma nuevos individuos, mientras que en las formas multicelulares algunas divisiones celulares sólo incrementan el número de las células del individuo. En el caso de los cianoprocariotes sésiles encontramos toda una gradación entre ambos tipos y en los cuales a menudo es difícil distinguir entre estos procesos. En el caso de *Chamaesiphon* la fisión binaria es reproductiva ya que los exocitos resultantes originan nuevos individuos. Por el contrario en *Hyella* (fig.4B) se puede considerar que la fisión binaria es parte del proceso de crecimiento y la reproducción se lleva a cabo por nanocitos. Existen otros casos, sin embargo, donde la diferencia entre crecimiento y reproducción no es clara. En el género *Xenococcus* (fig. 5B), cuyas especies son unicelulares o forman agregados, se considera que la reproducción puede llevarse a cabo tanto por fisión binaria como por nanocitos, ya que con cualquiera de estos mecanismos se incrementa el número de individuos (Komárek & Anagnostidis 1986). *Xenotholos* (fig. 5C) también presenta ambos tipos de división, pero en este caso las células del talo generalmente presentan una alta cohesión y están

envueltas por una vaina común que le confiere una apariencia compacta. En este caso, puede considerarse un caso similar al de *Hyella*, donde la fisión binaria es parte del crecimiento, mientras que la reproducción se lleva a cabo por fisión múltiple. Sin embargo la diferencia entre *Xenotholos* y *Xenococcus* en este sentido depende de la cohesión celular, la cual a su vez depende de la consistencia de la vaina.

En otras palabras, el que se considere reproductivo o de crecimiento depende de si consideramos el talo multicelular o no. Como veremos mas adelante la interpretación de este hecho puede llevar a ubicar o a estos géneros en la misma familia o en diferentes.

4.1.6.4. Patrones desarrollo

Mientras en las formas unicelulares el crecimiento esta relacionado con el incremento del volumen celular previo a la reproducción, en el caso de los talos más complejos pseudofilamentosos o pseudoparenquimatosos existen patrones de crecimiento relacionados con la polaridad de las células, la orientación y la secuencia de los planos de división durante el crecimiento.

La formas con talos mas complejos como *Hydrococcus* y *Cyanodermatium* presentan un crecimiento heterótrico similar al que presentan las especies del género *Hildenbrandia*, una rodofita costrosa. En *Hydrococcus* (fig. 4A) el talo inicialmente se desarrolla de manera radial a partir de una célula, originando una colonia pseudofilamentosa mas o menos circular, monostromática; posteriormente las células más antiguas, las centrales, comienzan a dividirse paralelamente al substrato, prosiguiendo esta forma de división en las células adyacentes, de manera centrifuga, por lo que se desarrolla un talo en forma de domo o hemisférico. En corte transversal los talos adultos presentan una estructura pseudoparenquimatosa constituida por pseudofilamentos muy cercanos entre sí.

En el caso de *Cyanodermatium* el desarrollo es diferente ya que el talo tiene la misma altura, por lo que parece que los pseudofilamentos se desarrollan de manera simultánea a partir de un estrato basal. Sin embargo muy poco es conocido de la forma como se desarrolla el talo en las especies de este género.

Los talos de *Hyella* (fig.4B) están constituidos por pseudofilamentos endolíticos por lo que presentan una polaridad negativa. Los pseudofilamentos se originan a partir de una sola célula que se divide por fisiones binarias en un sólo plano, el cual cambia ocasionalmente formando ramas. Las células apicales, que a su vez son las células de crecimiento, disuelven la roca de carbonato de calcio y conforme van creciendo, se van dividiendo por lo que las células más recientes se encuentran a más profundidad y las células formadoras de nanocitos se encuentran en contacto con la superficie (Golubić *et al.* 1985; LeCampion-Alsumard 1985; Al-Tukair & Golubić 1991). Esta adaptación de las especies de *Hyella*, les permite desarrollarse en ambientes con insolaciones muy altas y posiblemente refleje adaptaciones antiguas previas a la existencia de una capa de ozono..

4.1.6.5. Ciclos de vida

El ciclo de vida de los cianoprocarotes sésiles está relacionado con la forma del desarrollo del talo y por el tipo de reproducción y varios géneros presentan ciclos de vida característicos. *Cyanocystis* presenta un hábito colonial que esta relacionado con la forma de reproducción, ya que sólo se reproduce sólo por nanocitos. Una célula adulta de *Cyanocystis* (fig. 5A) se divide por fisión múltiple para formar numerosos nanocitos pequeños: estos al ser liberados se mantienen unidos por un mucílago común y así se adhieren al substrato. Cada uno de los nanocitos permanecen muy cercanos entre sí - por lo cual posiblemente sean inmóviles - y se fijan al substrato por medio de un cojín de mucílago. En las primeras fases de desarrollo el crecimiento es mas o menos sincrónico, por lo que la apariencia de la colonia es muy característica, pero esta sincronía se va perdiendo gradualmente hasta que se desarrolla una colonia monostromática formada por células piriformes. En su fase adulta puede confundirse con *Xenococcus*, pero si se reconocen las fases juveniles y la formación de nanocitos la diferencia es clara.

En *Xenococcus* (fig. 5B), que presenta células de forma similar a las de *Cyanocystis*, se presenta un ciclo de vida y una morfología de la colonia muy distintos a *Cyanocystis*. Las especies de *Xenococcus* se dividen por fisión binaria en un solo plano, siempre orientados

perpendicularmente al substrato. por lo que forman colonias monostromáticas, que pueden ser muy extensas. Ocasionalmente algunas células de la colonia sufren fisión múltiple. Las repetidas fisiones binarias y la formación de nanocitos provoca que exista una variación en el tamaño de las células que va desde muy pequeñas (nanocitos) hasta las células adultas. Conforme la células se dividen y crecen, también se deposita una vaina entre las células, lo cual aumenta la presión entre la células por lo cual las colonias adquieren una apariencia densa y globosa.

El género *Xenotholos* (fig. 5C) es similar a *Xenococcus* en el tipo de división celular, ya que presenta en el ciclo de vida fisión binaria y fisión múltiple. Difiere de *Xenococcus* en el patrón de desarrollo, ya que en *Xenotholos*, además de divisiones perpendiculares, también presenta divisiones paralelas al substrato. por lo que el talo es tridimensional. Debido a la secuencia de divisiones celulares se puede observar un arreglo pseudofilamentoso de las células que aunado con la presencia de una vaina común, le confiere una apariencia diferente del de *Xenococcus*.

Dermocarpella (fig. 5E) presenta un ciclo de vida muy peculiar. La célula adulta desarrolla una papila apical muy distintiva casi al mismo tiempo que se divide 1 - 2 veces de manera paralela al substrato. La papila se divide del resto de la célula madre formando una célula relativamente grande, la cual es liberada a través de un poro apical en la vaina. Posteriormente (o alternativamente) el contenido completo se transforma en nanocitos por el desarrollo de divisiones radiales perpendiculares al substrato.

En los miembros de la familia Chamaesiphonaceae la célula basal permanece adherida al substrato durante todo el ciclo de vida, con fases de crecimiento entre las etapas de formación de exocitos.

Geutleribactron (fig. 3) presenta el ciclo más sencillo, ya que la célula basal cilíndrica se divide cerca de la mitad de la célula, formando un exocito cilíndrico. Ya que en este género

sólo presenta vaina en la base. el exocito es liberado inmediatamente después de la división.

En el caso de *Chamaesiphon* (fig.3). las células se dividen en un sólo plano en el extremo para formar uno o varios exocitos esféricos, los cuales son por lo general liberados casi inmediatamente. para fijarse al substrato y desarrollar una nueva célula. La célula madre por su parte vuelve a crecer hasta su tamaño original y repite el ciclo.

En *Stichosiphon* el patrón de desarrollo es similar al de *Chamaesiphon*, ya que la formación de exocitos ocurre por divisiones en un sólo plano. Sin embargo en este caso los exocitos permanecen unidos dentro de la vaina desarrollando un talo pseudofilamentoso (fig. 2 de Montejano *et al.* 1997), en el cual sólo los exocitos apicales son liberados. Otra diferencia con *Chamaesiphon*, es que en *Stichosiphon* los exocitos pueden dividirse.

El desarrollo de *Chamaecalyx* (fig. 5D, fig. 3 de Gold-Morgan *et al.* 1994) es similar al de *Stichosiphon* en las primeras etapas, ya que las primeras 2 -3 divisiones proceden de manera paralela al substrato. Sin embargo en *Chamaecalyx*, las siguientes dos divisiones, son perpendiculares al substrato, pero sin cortar la célula basal. El resultado es una estructura con una célula basal y 8-12 nanocitos envueltos por una vaina. Posteriormente esta última se rompe y los nanocitos son liberados, fijándose de nuevo al substrato para repetir el ciclo. La célula basal permanece unida al substrato y crece hasta el tamaño original antes de dividirse de nuevo.

4.2 Clasificación de los cianoprocariotes cocoides.

Los cianoprocariotes generalmente son separados en dos grandes grupos, las formas cocoides y las formas filamentosas. Este último grupo se caracteriza por presentar filamentos verdaderos, que se reproducen por estructuras especializadas denominadas hormogonios, que son fragmentos cortos del tricoma. El detalle de la clasificación varía de acuerdo con diferentes autores y también de un autor en diferentes tiempos.

Para la separación de órdenes, Desikachary (1959) y Geitler (1942) emplean el nivel de organización y la polaridad como los criterios de importancia taxonómica (cuadro 1). Incluyen todas las formas unicelulares o coloniales (que no forman pseudofilamentos o pseudoparenquimas) sin polaridad en el Orden Chroococcales, mientras que las formas unicelulares con polaridad y que se reproducen por células especializadas (exocitos o nanocitos), las incluyen en el Orden Dermocarpales o Chamaesiphonales. Las formas con niveles de organización más avanzados, con estructura pseudofilamentosa o pseudoparenquimatosa son incluidas en el orden Pleurocapsales, independientemente que presenten o no estructuras especializadas.

Para Waterbury (1989), la presencia de nanocitos es la característica diagnóstica más importante para separar en dos grupos a los cianoprocariotes cocoides: el orden Chroococcales y el orden Pleurocapsales. El excluye de las Pleurocapsales las formas que se reproducen por exocitos, ya que considera que esta es una simple modificación de la fisión binaria. Sin embargo, ya que no incluyen formas que no se hayan estudiado en cultivo, no discuten acerca de formas como *Pasherinema Asterocapsa*, o formas claramente cocoides que presentan nanocitos.

Komárek & Anagnostidis (1986) consideran la existencia de un sólo orden para los cianoprocariotes, que ya que de acuerdo con ellos no existen diferencias de fondo entre el mecanismo en que se lleva a cabo en la fisión binaria y el de la fisión múltiple y a la existencia de tipos intermedios entre ellas.

A nivel familia Geitler (1942) empleó el nivel de organización como criterio principal, y en el caso de la familia Scopulonemataceae incluye formas con organización pseudofilamentosa, sin considerar de importancia el tipo de reproducción.

En el orden Dermocarpales la separación en familias basada en en la polaridad y en la forma de reproducción: la Cyanidaceae no presenta polaridad y la reproducción sólo por nanocitos. En la Chamaesiphonaceae se presenta polaridad, diferenciación basal apical; reproducción por exosporas

Dermocarpaceae: polaridad, reproducción por nanocitos.

En el orden Pleurocapsales la separación en familias esta basada en el grado de organización pseudofilamentosa. En la familia Pleurocapsaceae incluyen las formas que forman agregados celulares (colonias) sin una organización pseudofilamentosa clara y que se reproducen por nanocitos.

En la familia Hyellaceae y Scopulonemataceae, Desikachary y Geitler, respectivamente, incluyen las formas con una organización claramente filamentosa o pseudoparenquimatosa, sin importar la forma de reproducción.

Komárek & Anagnostidis reconocen 7 familias, basados en el tipo de división celular (fisión binaria, fisión múltiple), planos de división, polaridad celular, forma de la colonia y el ciclo de vida.

Las formas cocoides simples sin polaridad son divididas en dos familias con base en la secuencia en los planos de división celular.

La familia Microcystaceae se caracteriza por presentar división celular en un sólo plano perpendicular al eje longitudinal de la célula en generaciones sucesivas y que las células se dividen cuando alcanzan el tamaño original.

La familia Chroococcaceae se caracteriza por que las células se dividen , al menos en las tres primeras generaciones, en tres planos perpendiculares y las células se dividen antes de alcanzar el tamaño original.

La familia Entophysalidaceae presenta un modo de división celular similar a la de la familia Chroococcaceae, pero tiende a formar colonias con células arregladas radialmente, es decir colonias polarizadas.

La familia Entophysalidaceae presenta un modo de división celular similar a la de la familia Chroococaceae, pero tiende a formar colonias con células arregladas radialmente, es decir colonias polarizadas.

La familia Dermocarpelaceae incluye formas unicelulares con polaridad, las cuales se dividen únicamente por fisión múltiple

La familia Xenococaceae incluye formas unicelulares o coloniales división celular por fisión binaria y fisión múltiple

Familia Chamaesiphonaceae, incluye formas unicelulares, o pseudofilamentosas con diferenciación basal apical y reproducción por exocitos.

Finalmente la familia Hydrococaceae incluye las formas más elaboradas de los cianoprocarotes cocoides con crecimientos pseudofilamentosos o pseudoparenquimatosos.

Indudablemente la reproducción, el nivel de organización y la polaridad son caracteres estables que representan líneas de evolución características en los cianoprocarotes y que deben ser empleados en su taxonomía. Sin embargo seguramente la formación de nanocitos y de los niveles de organización más elaborados como el pseudofilamentosos y pseudoparenquimatoso, se han originado más de una vez en la evolución de los cianoprocarotes. Esta es la razón por la que no es posible encontrar una clara relación entre ellos: talos con morfologías complejas presentan formas de reproducción simple o complejas, mientras que talos unicelulares o coloniales pueden reproducirse por nanocitos. Así varias especies cocoides simples sin polaridad, como *Aphanothece* o *Asterocapsa*, que ocasionalmente forman nanocitos con el tipo de división celular característico de la familia Chroococaceae, resultan difícil de ubicar en los esquemas donde el criterio principal es la formación de nanocitos, como en el de Waterbury (1989). Otro ejemplo similar es el género *Chamaechalyx*, que presenta una marcada polaridad basal apical característica de la familia Chamaesiphonaceae y también forma "nanocitos", aunque como se mencionó anteriormente, son más similares a los exocitos. En el esquema de Waterbury se ubica dentro del orden Pleurocapsales, (como Dermocarpella), y en el de Geitler y Desikachary en Dermocarpacae.

Finalmente existen diferencias importantes entre dos grupos con niveles de organización pseudofilamentosas y pseudoparenquimatosas. que difieren en el patrón de desarrollo y en la presencia o no uno de nanocitos. Por esta razón Komárek en la enciclopedia de géneros de algas (no publicada), Montejano et al. (1993) y Komárek y Anagnostidis (1998) reconocen una familia distinta de la *Hydrococcaceae*, la familia *Hyellaceae* para incluir las formas que presentan organización pseudofilamentosa o pseudoparenquimatosa que se reproducen por nanocitos.

4.3 Flora de cianoprocariones epífitos de la región central de México

La flora de cianoprocariones de la región central ha resultado muy rica y diversa y en el caso de las formas cocoides epífitas hemos reportado un total de 25 especies de cianoprocariones cocoides ((Montejano et al 1993; Gold-Morgan et al. 1994; Komárek & Montejano 1994; Gold-Morgan et al 1996, Montejano et al 1997; León-Tejera & Montejano (en prensa). De estas, 9 fueron descritas como nuevas especies y sólo han sido encontradas en el área de estudio, 6 presentan una distribución tropical y las nueve restantes tienen una distribución cosmopolita. De los 11 géneros de cianoprocariones cocoides para los que se han reportado formas epífitas, 9 están representados en el área de estudio.

La diversidad que aquí presentamos representa sólo una parte menor de la presente en la región. ya que la diversidad en lo ambientes marinos colectados es considerablemente mayor que los que encontramos en agua dulce y apenas hemos iniciado el estudio de las especies en estos ambientes.

A continuación se presenta la descripción de las familias, géneros y especies encontrados en la región central de México. El esquema de clasificación seguido es el de Komárek y Anagnostidis (1986).

4.3.1 Familia Entophysalidaceae Geitler. 1925

En la familia Entophysalidaceae se incluyen formas coloniales mucilaginosas, esféricas, estratificadas o irregulares con polaridad. Las células distantes, arregladas en hileras mas o

menos radiales sobre todo en la periferia. Las células se dividen sucesivamente en tres planos o en ocasiones en sólo un plano perpendicular al arreglo radial de las células.

Chlorogloea Wille, 1900 Nytt Mag. Naturvidensk. 38: 5.

Colonias irregulares, gelatinosas más o menos esféricas, hemisféricas o aplanadas, adheridas al substrato o de vida libre. Células arregladas en el mucilago común generalmente en hileras radiales o paralelas, generalmente sin vaina individual. Células esféricas, elipsoidales o irregulares. Las células se dividen en tres planos en generaciones sucesivas. Las células crecen a su tamaño original antes de volver a dividirse. Reproducción por la fragmentación de la colonia. Dos especies descritas de la región central de México, una epífita y otra epilítica.

Chlorogloea epiphytica Komárek et Montejano 1996

Colonias gelatinosas, microscópicas hasta macroscópicas, inicialmente epifitas de algas y musgos acuáticos, después pueden crecer en otros substratos adyacentes. Colonias hemisféricas, irregularmente hemisféricas o compuestas de subcolonias, envueltas por una vaina mucilaginoso firme, incolora y en ocasiones ligeramente lamelada. Células esféricas u ovals creciendo densamente, sin vainas individuales, de (2.2) - 3.2 - (3.6) μm de diámetro. En la periferia de las colonias jóvenes es posible reconocer hileras radiales de células, resultado de divisiones en un sólo plano. Contenido celular azul-verde claro o grisáceo, al igual que el color de la colonia. Los talos epifitos pueden alcanzar dimensiones de 600 - 1000 μm de diámetro, pero las colonias más viejas, firmemente limitadas por el mucilago, pueden alcanzar 2 cm o más y adquirir coloración verde oliva. La reproducción de las colonias viejas comienza con la "disolución" de la vaina en la periferia de la cual se liberan células solitarias o comienzan a dividirse en tres o más planos formando pequeños paquetes de células, de las cuales se desarrollan nuevas colonias. Ecología: Epífita de otras algas como *Cladophora* y *Blennothrix* y también en musgos acuáticos. Epífita sobre

Cladophora. En ríos y arroyos. T = 24 - 27 °C. PH = 7.5 - 8.5. Distribución. Río La Garita y el nacimiento del Río el Salto, San Luis Potosí.

4.3.2 Familia Dermocarpellaceae Gins- André ex Crist. 1980

Los miembros de la familia Dermocarpellaceae son unicelulares y la forma de la célula puede ser esférica, oval o piriforme. Las células se dividen de manera simultánea o en una secuencia muy rápida en diferentes planos (fisión múltiple) originando numerosos nanocitos, los cuales son liberados de la vaina firme que los contiene por diferentes mecanismos.

De los tres géneros reconocidos por Komárek y Anagnostidis (1986) para la familia, *Cyanocystis*, *Dermocarpella* y *Stanieria*, los dos primeros han sido encontrados en la región central de México.

Cyanocystis Borzi 1882 Giorn. Bot. Ital. 14: 314 (= *Dermocarpa* Crouan & Crouan, = *Sphaenosiphon* Reinsch)

Tipo: *Cyanocystis versicolor* Borzi 1882

Principales referencias: Bourrelly (1970, 1985), Komárek & Anagnostidis (1986), Hua *et al* (1989)

Células ovoide o piriformes en grupos, más raramente solitarias, unidas al substrato por el extremo basal, que generalmente es más estrecho que el apical. Contenido celular azul verde, verde olivo o rojizo; finamente granular, siempre sin aerotopos. Las células con ápices ampliamente redondeados presentan una vaina firme y amplia, en ocasiones estratificada. La reproducción es únicamente por la división simultánea del contenido celular en numerosos nanocitos inmóviles. Nunca se presenta fisión binaria. Al momento de su liberación los nanocitos están envueltos en un mucílago común por lo que son transportados en conjunto hasta el nuevo substrato, donde inician su desarrollo de manera sincrónica, aunque esta se va perdiendo conforme avanza su desarrollo. Todas las especies

viven en ambientes acuáticos unidas a diferentes plantas como musgos u otras algas. Alrededor de 16 especies reportadas. la mitad de las cuales son dulceacuícolas.

El género incluye alrededor de 15 especies, una de las cuales fue descrita para la región central de México:

Cyanocystis mexicana Montejano, Gold-Morgan et Komárek 1993

Células sésiles, solitarias o en grupos, heteropolares, piriformes o en forma de mazo con el ápice ampliamente redondeado en el ápice, estrechándose hacia la base ; contenido celular azul - verde claro, finamente granuloso. Vaina gruesa, incolora, claramente visible. Reproducción sólo por nanocitos.. Células hasta 45 (50) X - 32 (40) μm . Nanocitos 2.5 - 3.5 (4.5) μm de diámetro. Ecología : Epífita de algas filamentosas (*Compsopogon*, *Rhizoclonium*, *Chladophora*) y musgos acuáticos. En corrientes calcáreas. Epífita sobre *Rizoclonium*. En ríos y arroyos calcáreos. T = 24 - 27 °C. PH = 7 - 7.5 Distribución: Río Santa Anita, San Luis Potosí.

Dermocarpella Lemmermann, 1907 Bot. Jahrb. Syst. 38: 349

Tipo: *Dermocarpella hemisphaerica* Lemm. 1907

Principales referencias: Geitler (1932), Setchell & Gardner (1919), Komárek & Anagnostidis (1986), León -Tejera & Montejano 1998, en prensa).

Células solitarias polarizadas unidas al sustrato por una base ampliamente redondeada . Células hemisféricas u ovoides con una vaina firme y gruesa algunas veces lamelada. Las células frecuentemente desarrollan una papila apical. Contenido celular finamente granuloso de color azul-verde, violáceo o rojizo.

Reproducción por nanocitos, aunque también por la liberación de células resultado de fisión binaria. Normalmente las células se dividen una o dos veces de manera paralela al sustrato, formando dos o tres células apiladas y posteriormente una serie de divisiones radiales perpendiculares al sustrato. Los nanocitos formados son liberados por un poro o

abertura apical en la vaina. Sin embargo, en ocasiones previo a la formación de nanocitos, una de las células apicales puede ser liberada. Estas células y los nanocitos crecen hasta alcanzar el tamaño original.

Género poco conocido. encontrado de sólo muy pocas localidades. Tres especies conocidas, todas ellas epífitas, principalmente de otras algas. Dos especies marinas y una dulceacuícola, una de ellas descritas de la región central de México.

Especies:

Dermocarpella gardneri (Setch. & Gardn. 1918) León-Tejera & Montejano (= *Cyanocystis hemisphaerica* (Setch. et Gardner 1918) Kom. et Anag. 1986; (= *Sphaenosiphon hemisphaericus* (Setchel & Gardner) P. Siva)

Células hemisféricas en vista lateral, esféricas en vista superior, azul-verde violeta o púrpura.

Contenido celular homogéneo. Previo a la división celular se desarrolla una papila en la parte superior de la célula. La división celular se inicia con 1-2 divisiones paralelas al substrato y posteriormente radiales perpendiculares al substrato, transformando todo el contenido celular en nanocitos. Ocasionalmente, antes de las divisiones radiales, las células apicales son liberadas sin dividirse. La vaina firme, hialina y muy amplia forma un poro a través del cual son liberados los nanocitos. Dimensiones celulares: 17- 24 μm de diámetro; 7.4-12.7 μm de altura. Diámetro de la vaina conteniendo los nanocitos: 21 - 31 μm de diámetro.

Ecología: Epífita sobre algas marinas como *Jania*, *Chaetomorpha*, *Cladophora*, *Lyngbya* desde la zona submareal a intermareal. T= 20 - 25 C. Salinidad 34 - 35

Distribución en México: Ampliamente distribuida en las costas de Oaxaca: Corralero, Santa Elena. Zipolite. San Agustín.

Dermocarpella stellata León-Tejera et Montejano

Células hemisféricas. solitarias, unidas por su parte plana al sustrato. Contenido celular homogéneo. azul - verde. Dimensiones celulares: 8.5 - 11.5 μm de diámetro con vaina, 6.4 - 10 μm sin vaina; altura de la célula con vaina 5.5 - 7.5 μm , 3.6 - 5 μm sin vaina. Previo a la división celular se desarrolla una papila apical. Reproducción por divisiones sucesivas, primero paralelas al sustrato y posteriormente radiales, perpendiculares al sustrato, formando nanocitos. Nanocitos 1.3 - 1.7 μm de diámetro. Poro apical 2 - 3 μm .

4.3.3 La Familia Xenococcaceae Erceg. 1932

La familia Xenococcaceae incluye organismos unicelulares, solitarios o coloniales con células esféricas, piriformes o irregulares. Presentan división celular por fisión binaria en varios planos y ocasionalmente las células se dividen por fisión múltiple (forman nanocitos). Presentan vaina gelatinosa o firme, a veces lamelada.

La mayoría de los géneros de la familia están representados por especies epilíticas; sólo se conocen especies epífitas para los géneros *Xenococcus* y *Xenotholos*

Xenococcus Thuret in Bornet et Thuret 1875. Notes Algol. 2: 74 (= *Dermocarpa* Crouan emend Ginsburg-Ardré)

Tipo: *Xenococcus shoesboei* Thuret 1875.

Principales referencias: Geitler (1932), Komárek & Anagnostidis (1986), Montejano *et al.* (1993). Gold-Morgan *et al.* (1994)

Unicelulares o coloniales; células unidas al sustrato en una sola capa, formando crecimientos planos, en ocasiones en densas aglomeraciones las colonias formadas por células de diferentes tamaños y formas variadas: mas o menos esféricas, subesféricas, ovales. piriformes o poligonales con las esquinas redondeadas; rodeadas por una vaina hialina firme o difluente, algunas veces ligeramente estratificadas. Contenido celular azul-verde. grisáceo o rojizo. La fisión binaria siempre es perpendicular al sustrato; algunas células ocasionalmente sufren fisión múltiple, formando nanocitos (tipo gilkaeye, casi

simultánea o fisión binaria rep. da). Unido a diferentes substratos (rocas, algas plantas acuáticas). Se conocen alrededor de 15 especies, la mayoría de las cuales requiere revisión. En la región central de México, hemos encontrado tres especies, una de las cuales fue descrita de esta área.

En el género *Xenococcus*, el crecimiento es colonial aunque frecuentemente se pueden encontrar células solitarias. Las colonias monostromáticas están formadas por células de tamaños muy diferente debido a la presencia tanto de fisión binaria como de fisión múltiple en el ciclo de vida. Debido a la deposición de material de la vaina entre las células, se incrementa la presión entre las células por lo que la colonia tiene una apariencia muy compacta y las células frecuentemente adquieren formas poligonales. Debido al crecimiento masivo a la formación de nanocitos, las colonias pueden adquirir apariencia globosa, pero no se observan divisiones paralelas al substrato y nunca presentan tendencia filamentosa. La presencia común de numerosas células solitarias puede ser indicio de movilidad de los nanocitos, pero esto queda por confirmar.

Xenococcus bicudo Montejano *et al.* 1993

Células hemisféricas o ligeramente aplanadas en vista superior, circular o irregular en vista lateral agregadas o solitarias, en ocasiones cubriendo el substrato en una capa más o menos continua. Contenido celular azul - verde claro homogéneo o finamente granulado. Vaina delgada, hialina sólo claramente visible durante la formación de nanocitos. División celular por fisión binaria, ocasionalmente por nanocitos. Células 4.5 - 12.5µm de diámetro ; nanocitos 3 - 3.5 µm de diámetro. Ecología : Epífita sobre *Cladophora* En ríos y arroyos. T = 24 - 27 °C. PH = 7.5 - 8.5. Distribución: Puente de Dios, San Luis Potosí, Rio Itzamatitlán, Morelos.

Xenococcus lamellosus Gold-Morgan *et al.* 1994

Células solitarias o en agrupaciones laxas de pocas células; forma celular predominantemente redondeada; contenido celular homogéneo, violeta; vaina celular distintivamente lamelada, amplia y más o menos firme. Fisión binaria no muy frecuente; las células recuperan su tamaño original antes de la siguiente división. El único patrón de formación de nanocitos fue "tipo *gilkeyae*" y fue muy frecuente. A menudo 2 ó 4 células a menudo permanecen en la vaina después de la liberación de nanocitos e inician allí su crecimiento. También se encontraron células madre de los nanocitos completamente divididas. Dimensiones: Células vegetativas con vaina 8.0-10µm, sin vaina 7.5-8-5µm; células madre con vaina 8.0-15.5µm; nanocitos 3.0-4-5µm de diámetro. Ecología: Epífita sobre *Hydrocoleum* en arroyo de manantial, T=30 °C, pH=7 Distribución: Las Huertas, Morelos.

Xenococcus willei Gardner 1927

Células sésiles, heteropolares, solitarias o en grupos, irregularmente redondeadas cuando jóvenes, posteriormente esféricas, hemisféricas o piriformes. Contenido celular verde-azul homogéneo, a veces con gránulos grandes solitarios de color café oscuro. Vaina firme, hialina. División celular por fisión binaria y ocasionalmente por fisión múltiple. Células hasta 20 µm de diámetro. Nanocitos 2.5 - 3.5 µm de diámetro. Ecología. Epífita sobre *Cladophora* y *Blennothrix*. En agua corriente. T= 24 - 27 °C, pH=7 - 8; Distribución: Puente de Dios, Nacimiento del Salto, San Luis Potosí, La Fundición, Morelos.

Xenotholos Gold-Morgan, Montejano et Komárek, 1994. Arch. Protistenk. 144: 383 - 405.

Tipo: *Xenotholos huastecanus*, Gold-Morgan, Montejano et Komárek, 1994.

Principales referencias: Gold-Morgan, Montejano & Komárek (1994)

Colonial: células densamente arregladas en colonias unidas al sustrato, pseudoparenquimatoso, posteriormente globoso, esférico o en forma de domo,

multiestratificados envueltas en una vaina común. Tendencia filamentosa. Células subesféricas, mas o menos poligonales con los bordes redondeados o ligeramente alargados en las porciones marginales. Vaina firme . Contenido celular azul-verde , verde oliva, rojizo.

División celular irregular, en tres planos primero perpendicular al sustrato y posteriormente paralelo u oblicuo. Células creciendo o no al tamaño original antes de la siguiente división. De algunas células, generalmente marginales se lleva a cabo fisión múltiple casi simultánea con la subsecuente formación de nanocitos.

En el caso de las especies del género *Xenotholos* debido a las divisiones secuenciales en tres planos, se desarrollan talos esféricos o hemisféricos en los que se observa una clara tendencia filamentosa, en los que algunas células se reproducen por nanocitos. La presencia de una vaina que envuelven la colonia y el desarrollo de una vaina firme entre las células da a las colonias una apariencia pseudoparenquimatoso. Al igual que en *Xenococcus* las nuevas colonias parecen iniciarse a partir de células individuales por lo que probablemente los nanocitos es este caso también sean móviles.

Xenotholos amplus Gold-Morgan et al. 1994

Células en agrupaciones laxas rodeadas de una vaina amplia y difluente en colonias jóvenes: las colonias viejas son multiestratificadas; las células están separadas unas de otras en colonias jóvenes, pero están densamente agrupadas en colonia viejas. Contenido celular verde claro-oscuro, homogéneo a granuloso. Es frecuente la fisión binaria ya sea paralela o perpendicular al sustrato, pero el proceso de formación de nanocitos predominante es la división después de granulación del protoplasto. En pocas ocasiones se ha visto fisión múltiple casi simultanea. No se ha observado la liberación clara de nanocitos: es relativamente común encontrar células con nanocitos (formados después de granulación del protoplasto) con una protuberancia papilar y con un nanocito aparentemente a punto de ser liberado, pero los nanocitos no se han encontrado afuera en las inmediaciones de estas células. Las células solitarias son comunes y muchas de éstas

son las que se granulan y después producen nanocitos: generalmente son esféricas pero a menudo presentan una papila durante el proceso de granulación: siempre están rodeadas por una vaina difluente amplia. Dimensiones: Células vegetativas con vaina angosta 4.5-14-5 (22.0) μm de diámetro; células madre de los nanocitos formadas después de granulación del protoplasto con vaina 7.0->24.5 μm , sin vaina 6.0-24.5 μm ; nanocitos dentro de la célula madre 1.8-1.9 μm ; células madre originadas por fisión múltiple con vaina 25-30 μm de diámetro. Ecología: Epífita sobre *Cladophora* y *Blennothrix* en pozas aisladas de río, 3 cms de profundidad: río con poca corriente lenta; T=24.5-27.5 °C, pH=7 Distribución: Río del Orejón, Michoacán.

Xenotholos caeruleus Gold-Morgan et al. 1994

Colonia multiestratificada con hileras de células arregladas más o menos radialmente, con aspecto pseudoparenquimatoso, rodeada por una vaina angosta. Células azules, redondeadas, contenido celular homogéneo. Son comunes las hileras verticales de 2-5 células. La formación de nanocitos generalmente es por fisión binaria repetida, pero también se observaron algunas células madre de los nanocitos con fisión múltiple casi simultánea. Dimensiones: Células vegetativas con vaina 7.5-11.5 μm (esféricas), 9.0-9.5- \times 7.0-8.0 μm (piriformes), sin vaina 7.0-10.5 μm (esféricas), 8.5-9.0 \times 7.0-7.5 μm (piriformes u ovals). Ecología: Epífita sobre *Blennothrix* y *Cladophora* Distribución: arroyo Quila Mula, Morelos, Morelos.

Xenotholos huastecanus Gold-Morgan et al. 1994

Talo en forma de domo, multiestratificado, rodeado por una vaina común firme. Células verde-azules a violeta claro, de tamaño muy variable. Forma celular muy variable también y relacionada con el tamaño celular, siendo angulares las células pequeñas y esféricas o subesféricas las grandes. Células madre de los nanocitos esféricas o piriformes. Formación de nanocitos por fisión múltiple casi simultánea. Dimensiones: Células vegetativas con vaina hasta 16.0 μm , sin vaina hasta 14.0 μm de diámetro; células madre 11-17 μm de

diámetro: nanocitos 1.5-2.5 μ m de diámetro. Ecología: Epífita sobre *Rhizoclonium* en arroyos con alto contenido de carbonatos. T=25 °C, pH=7; El Nacimiento, río Coy, San Luis Potosí.

Xenotholos cf. *kernerii* (Hansg.) Gold-Morgan et al. 1994

Colonias discoidales, pseudoparenquimatosas, compuestas de 2-3 capas de células, rodeadas por una vaina común, hialina y firme. Crecimiento centrípeto del talo, por lo menos en las etapas juveniles, formando hileras de células; células predominantemente poligonales con ángulos agudos, verde-azules. Las células madre de los nanocitos esféricas se desarrollan en los márgenes de la colonia. La formación de nanocitos ocurre por fisión binaria repetida o por división "tipo gilkeyae". El material mexicano es similar al *Xenotholos* (descrito originalmente como *Xenococcus kernerii* Hansg.), en varios caracteres. Pero, aunque la descripción original fue extensa, no hay mención del tamaño de las células madre ni de la formación de nanocitos, que en nuestro material son muy característicos y participan en un ciclo de vida muy distintivo. Dimensiones: Células vegetativas sin vaina (1.5)2.0-4.0(5.5) μ m de diámetro; células madre 11-18 μ m; nanocitos 1.5-3.0 μ m de diámetro. Ecología: Epífita sobre *Basicladia* En arroyos con bajo contenido de carbonatos. T=21 °C, pH=7, C=270 μ S/cm; Distribución: Xilitla, San Luis Potosí.

4.3.4 La Familia Chamaesiphonaceae BORZI 1882

La familia Chamaesiphonaceae incluye organismos unicelulares o coloniales, sésiles y con una marcada polaridad. En la parte superior de las célula sufren fisión binaria secuencial, inicialmente perpendicular al eje longitudinal de la célula y en algunos casos finaliza con divisiones en tres planos, formando exocitos que son liberados repetida y continuamente. En algunos casos los células permanecen dentro de la vaina formando pseudofilamentos. La célula basal permanece unida al substrato una vez que los nanocitos son liberados.

Vaina firme en ocasiones estratificada, aunque en ocasiones puede estar reducida a un cojín basal.

En la región central de México hemos encontrado especies de cuatro de los seis géneros de la familia, los cuales se describen a continuación.

Chamaecalyx Kom. et Anag. 1986. *Algol. Stud.* 38 - 39: 199.

Tipo: *Chamaecalyx swirenkoy* (Širšov) Komárek et Anagnostidis 1986

Principales referencias: Komárek & Anagnostidis 1986; Hällfors, G. & Munsterhjelm, R. (1982). Gold-Morgan *et al.* 1996

Células distintamente polarizadas, unidos al substrato por un extremo, generalmente por un disco o colchón basal y con el extremo libre ampliamente redondeado, en forma de mazo. La reproducción por la división asimétrica y sucesiva de la célula madre, inicialmente perpendicular al eje longitudinal de la célula (paralela al substrato); posteriormente las células superiores se dividen de manera perpendicular a las divisiones anteriores, sin cortar a la célula basal. originando exocitos. Estos son liberados por rompimiento o gelatinización de la vaina. La célula madre permanece unida al substrato una vez que los nanocitos son liberados. Vaina firme. en ocasiones estratificada.

Dos especies presentes en la región central de México:

Chamaecalyx swirenkoi (Širšov) Kom. et Anag. 1986

Células en forma de mazo, con el ápice ampliamente redondeado, de color azul - verde. Vainas firmes y amplias, claramente visibles. Producción de exocitos por fisiones binarias sucesivas en la parte superior de la célula madre, comenzando con dos divisiones perpendiculares al eje vertical de la célula madre. la segunda de ellas en la parte apical. Las siguientes divisiones son paralelas al eje principal de la célula, formando 8 - (16) exocitos. Diámetro de las células en el ápice (diámetro máximo) antes de la división, 10µm; largo, hasta 22µm. Vaina (en el ápice) 9-11µm en diámetro, y 25-30µm de largo.

Exocitos 3-5 μ m in diámetro. Ecología: En manantiales y arroyos. T=17-27 °C. pH=7-8.5 C= 800-1200 μ S/cm. Epifitas sobre *Audouinella*, *Cladophora*, *Basycladia*, *Blennothrix* y musgos acuáticos. Distribución: Las Huertas, Las Estacas, Parácuaro, Río del Orejón, Los Amates, Morelos; Puente de Dios, Nacimiento del Salto, río Coy, río Choy, San Luis Potosí.

Chamaecalyx calyculatus Gold-Morgan et al. 1996

Células en forma de mazo con el ápice ampliamente redondeado antes de la primera división, azul - verde. Vaina firme, amplia claramente visible en la base donde forma un engrosamiento distintivo. La formación de exocitos comienza con una división perpendicular aproximadamente a la mitad de la célula ; una segunda división se lleva a cabo entre el ápice y la división previa, en el mismo plano de división. Las dos células hijas resultantes se dividen en un plano de división paralelo al eje de la célula, formando hasta 8 exocitos. . Diámetro de las células 4-5 μ m, largo 15-16 μ m; diámetro máximo de la vaina (ápice), 7 μ m; largo de la vaina 20 μ m. Diámetro de exocitos, 3-4 μ m. Ecología : En un manantial calcáreo , 12 m de profundidad.. T= 30 °C, pH= 7.2 C=1800 μ S/cm. Epífita sobre *Audouinella*. Distribución: Media Luna S.L.P. Mexico.

Chamaesiphon A. Braun et Grunow 1865

Principales referencias: Geitler (1932) Kann (1972)

Células polarizadas, adheridas por un extremo al substrato por un disco basal. Células desde cilíndricas hasta en forma de mazo, con una vaina firme. La división celular siempre en el plano perpendicular al eje longitudinal de la célula, completamente asimétrica, en el extremo apical de la célula, formando exocitos que pueden ser liberados inmediatamente o permanecer durante algún tiempo dentro de la vaina dando la apariencia de un pseudofilamento en el que solo se divide la célula basal.

Es uno de los géneros de cianofitas epífitas más común en regiones templadas. Se conocen alrededor de 25 especies. En la región central de México el género está representado por 5 especies y una variedad las cuales se presentan con baja frecuencia, por lo que no es de los géneros más comunes en la flora epífita de la región central.

Chamaesiphon amethystinus (Rostaf.) Lemm. 1910 var. *amethystinus*

Células cilíndricas, creciendo solitarias o en colonias densas. Vaina hialina, firme, amplia o estrecha. Fijas al sustrato por un disco circular distintivo en vista superior. Contenido celular azul verde pálido, finamente granuloso. Células madre con preexocitos o exocitos frecuentes en la población: generalmente un exocito o preexocito o exocito a la vez, raramente dos preexocitos juntos, nunca dos exocitos completamente desarrollados al mismo tiempo; exocitos esféricos. Células madre aproximadamente de la misma longitud en la población: 2.5 - 4 μm en diámetro, 8 - 10 μm de longitud. Ecología: En una poza de río. T = 27 °C; pH = 7. Epífita sobre *Blennothrix*. Distribución: Río del Orejón, Michoacán.

Chamaesiphon amethystinus var. *africanus* (Schmidle) Kom. et Anagn. 1986

Células gregarias o solitarias; cuando gregarias, crecen densamente y casi paralelas al sustrato. Células claviformes. Vaina hialina, firme estrecha, claramente visible sólo cerca de la base. Contenido celular azul verde, finamente granuloso. Células madre con exocitos o preexocitos infrecuentes en la población: sólo se produce un exocito a la vez; exocitos esféricos. Células madre de aproximadamente la misma longitud: 4 - 5 μm en diámetro, 10 - 15 μm de largo. Ecología: En manatiales y arroyos calcáreos. T = 26 °C; pH = 7.5 °C, $\mu = 940 \mu\text{S/cm}$. Epífita sobre filamentos de *Cladophora*. Distribución: Micos, San Luis Potosí.

Chamaesiphon cf. fallax Geitl. 1933

Células creciendo densamente y formando agregados en una colonia mucilaginosa, ovoide o casi esférica. Vaina firme y amplia, de color café amarillento en las partes más viejas de la colonia. Contenido celular gris homogéneo. Células madre con exocitos frecuentes en la población : sólo un exocito a la vez, exocitos esféricos. Células madre de 4.5 - 5.0 μm de diámetro, 6 - 8 μm de longitud. Ecología : En una fuente sobre sustrato artificial. T=20 - 21 °C; pH=7. Distribución: Chapultepec.

Chamaesiphon confervicolus A. Brown 1865 ex Rabenh.

Células solitarias o creciendo agregadas, de forma cilíndrica hasta en forma de mazo, atenuadas hacia la base; ápice ampliamente redondeado. Vaina hialina, firme, estrecha, claramente visible desde la base. Contenido celular desde azul verde hasta ligeramente violeta, finamente granuloso. Células madre con preexocitos o exocitos infrecuentes en la población: de 1-5 preexocitos producidos simultáneamente. Raramente un exocito es encontrado al final de una hilera de preexocitos; exocitos esféricos. Presenta una variación considerable en la longitud de la célula madre: diámetro de 5 - 6.5 μm ; largo (28) - 34 - 54 - (80 μm). Ecología : En arroyos y ríos calcáreos. T = 21 - 27 C ; pH = 7.2 - 7.5; C = 300 - 1600 S/cm. Epífita sobre *Audouinella* y musgos acuáticos. Distribución: Huichihuayan y Río Coy, San Luis Potosí.

Chamaesiphon incrustans Grun. ex Rabenh. 1865

Células gregarias o solitarias, desde cilíndricas hasta en forma de mazo. Vainas incoloras, firme, amplia o estrecha. Contenido celular verde-azul. Células madres frecuentemente con 1 - 2 exocitos esféricos; preexocitos infrecuentes. Células madre de aproximadamente la misma longitud en la población : 3 - 5.2 μm en diámetro, 14 - 21 μm de largo. Ecología : En manantiales ríos y arroyos. T = 19 - 25 °C ; pH = 7 - 8.7. Epífita de *Cladophora*, *Phormidium* y *Scytonema*. Distribución: Huautla, Morelos.

Chamaesiphon minutus (Rostaf.) Lemm. 1910

Células gregarias, desde esféricas hasta ovoides. Vaina hialina, firme, muy estrecha. Contenido celular verde pálido homogéneo. Células madre con preexocitos o exocitos infrecuentes en la población: sólo un exocito formado a la vez; exocitos esféricos. Células madre aproximadamente de la misma longitud en la población: 2 - 3 μm en diámetro, 3 - 4.5 μm de largo. Ecología: En una poza de río. T = 28.5 C, pH = 7. Epífita de *Rhizoclonium*. Distribución: Río Chalma, edo. México.

Geitleribactron Komárek 1975 Plant. Syst. Evol. 123: 276.

Tipo: *Geitleribactron periphyticum* Komárek 1975

Principales referencias: Komárek (1975), Geitler (1970) Komárek & Anagnostidis (1986) Gold-Morgan *et al.* (1996)

Células polarizadas adheridas por un extremo al substrato, con ayuda de un pequeño colchón mucilaginoso apenas perceptible, vaina ausente en el resto de la célula. Forma de las células son cilíndrica, recta o ligeramente curvadas. La división celular perpendicular al eje longitudinal de la célula, asimétrico aunque en ocasiones muy cercano a la mitad. La célula superior (exocito) se libera de la parte sésil y se une por un extremo al substrato.

Dos especies previamente reportadas sólo para la zona templada de Europa (Austria, Checoslovaquia, Finlandia y Alemania). Para la región central de México se ha descrito una especie, *G. crassum*.

Geitleribactron crassum Gold-Morgan *et al.* 1996

Células cilíndricas, a menudo con un polo curvado (o ambos polos curvados en direcciones opuestas), ampliamente redondeadas, ligeramente atenuadas hacia la base. Células sin vaina excepto por un pequeño colchón mucilaginoso en la base. Contenido celular azul - verde claro homogéneo o con algunos gránulos grandes. Sólo un exocito, de forma desde cilíndrica hasta en forma de domo. La pared celular para la formación del exocito se forma de la mitad hasta un tercio del ápice de la célula madre. La longitud de la célula es completamente variable dentro de la población, debido a la liberación no

sincronizada del exocito. Diámetro de las células , 3.5 - 6.0 μm , largo de las células con exocito 14.5 - 22- (30) μm . Ecología : En arroyos. T=25 °C, pH=8.5. Epífita sobre *Cladophora* y *Oedogonium*. Distribución: Huautla, Morelos.

Stichosiphon Geitler 1932 Rabenhorst's Kriptogamen - Fl. de. 2. 14: 411

Tipo: *Stichosiphon regularis* Geitler 1932

Principales referencias: Geitler (1932, 1942), Komárek & Anagnostidis (1986), Komárek (1989), Montejano *et al.* (1997)

Pseudofilamentos polarizados, adheridos al substrato por una modificación de la vaina en forma de disco. La vaina es generalmente firme y a veces multiestratificada. La célula basal está claramente diferenciada de los exocitos. La división celular ocurre siempre en el eje perpendicular al eje longitudinal de la célula, es asimétrica y puede llevarse a cabo tanto en la célula basal como en los exocitos; es decir que crecen y se dividen dentro de la vaina madre en la que permanecen durante un tiempo originando un pseudofilamento. Posteriormente los exocitos son liberados por el rompimiento o gelatinización de la vaina en el extremo apical.

Actualmente se conocen alrededor de 10 especies, la mayoría descritas para regiones tropicales donde crecen como epífitas de otras algas y plantas acuáticas. En la región central de México hemos encontrado seis especies de *Stichosiphon*, una de las cuales, *S. exiguus*, fue descrita originalmente para esta región.

Stichosiphon exiguus Motejano, Gold-Morgan et Komárek 1997

Pseudofilamentos alineados, flexuosos, cortos, hasta de 4 células; diámetro de los exocitos constante a lo largo del pseudofilamento, forma de crecimiento solitaria. Célula basal y exocitos intercalares oblongos, con espacio considerable entre exocitos; exocitos terminales a menudo esféricos. Contenido celular homogéneo, violeta. Vaina hialina, difluente, apenas visible. Disco basal no evidente. Dimensiones: largo del pseudofilamento

hasta 20 μm : célula basal 5.0-8.0x3.0-4.0 μm ; exocitos intercalares y terminales 5.0-8.0 μm x3.5-4.5 μm ; diámetro de los exocitos al liberarse: no se encontraron. Ecología: Epífita sobre *Audouinella* y *Homoeothrix* de en manantial calcareo; T=30 °C, pH=7.2, C=1800 $\mu\text{S/cm}$. profundidad 12 mts. Distribución: Media Luna, San Luis Potosí.

Stichosiphon regularis Geitler 1932

Pseudofilamentos no alineados, rígidos, cortos, hasta de 7 células; diámetro de los exocitos se incrementa ligeramente hacia el ápice, forma de crecimiento en grupos. Célula basal ampliamente obovada; exocitos intercalares y terminales muy ampliamente ovados a ampliamente ovados comprimidos, sin espacio entre exocitos.. Contenido celular finamente granulado. verde-azul claro. Vaina hialina. firme y amplia. Disco basal conspicuo. Dimensiones: largo del pseudofilamento 7.5 -15.5 - (35) μm ; célula basal : 4.5-9 x 4.5 -5 μm ; exocitos intercalares en división: 6.5-11 x 4-5 μm ; exocito terminal 8.0-9.0 x 4.5-6.0 μm ; - Ecología: Epífita sobre *Scytonema coactile*, *Plectonema tomasinianum*, *Rhizoclonium*, *Cladophora* y *Terpsinoe musica*. En manantiales arroyos. T= 27.5 - 30 °C; pH= 7; depth 0-60cms. - Distribución: Las Huertas, Morelos, Río del Orejón Michoacán .

Stichosiphon sansibaricus (Hieronymus) Drouet et Daily 1952

Pseudofilamentos alineados, rígidos cuando cortos, flexuosos cuando largos, hasta de 35 células; diámetro de los exocitos se incrementa gradualmente hacia el ápice, hasta 45% del ancho inicial, y generalmente comienza a ensancharse desde el segundo exocito, forma de crecimiento talos solitarios o en grupos laxos o densos. Célula basal de obovada hasta forma de embudo con una larga prolongación hacia el sustrato; exocitos intercalares oblongos antes de la división celular y cuadrados a ampliamente ovados a ampliamente ovados comprimidos después de ella; puede o no haber espacio entre exocitos; exocitos terminales oblongos antes de la división y subsféricos a esféricos después. Contenido celular finamente granulado o con varios gránulos en el protoplasto, . verde-azul o violeta claro. Vaina hialina, firme y amplia. a veces lamelada. Disco basal conspicuo. Dimensiones: Largo del pseudofilamento:

hasta 380 μm ; célula basal : 5.5-8 x 3.5-5.5 μm ; exocitos intercalares en división : 5-8 x 4-8 μm ; exocitos terminales: 5.5-10 x 4.5 -7.5 μm . - Ecología: Epífita sobre *Rhizoclonium*, *Cladophora* y *Oedogonium*. En manantiales y arroyos; T = 22 - 35 °C; pH = 7 - 8.5; C = 900 - 1800 μS ; profundidad 0 - 50 cm. - Distribución : Río Salado, Huautla y Las Huertas, Morelos; Parácuaro, y Río del Orejón Michoacán; Micos, Choy y Media Luna, San Luis Potosí.

Stichosiphon filamentosus (Ghose) Geitler 1932 (fig. 5: 1 - 3; fig. 6)

Pseudofilamentos flexuosos, largos, hasta de 17 células; diámetro de los exocitos constante a lo largo del pseudofilamento, excepto en el exocito terminal que es ligeramente más ancho; forma de crecimiento en grupos laxos. Célula basal oblanceolada; exocitos intercalares oblongos, hasta casi más del doble de largo que de ancho. Exocitos comprimidos, con espacio entre exocitos.. Contenido celular homogéneo, finamente granuloso, en algunas poblaciones con 2-3 grandes gránulos por exocito, verde-azul. Vaina hialina, difluente y moderadamente amplia. Disco basal conspicuo. Dimensiones: largo del pseudofilamento hasta 60 μm ; célula basal : 8-12.5 x 3.5-5.5 μm ; exocitos intercalares en división: 5.5-12.5 x 3.5-5.5 μm ; exocitos terminales : 6.5-13.7 x 4-6 μm ; diámetro de gránulos: 1.5 - 2 μm . - Ecología: Epífita sobre *Rhizoclonium*, *Cladophora* y *Pithophora*, en aguas corrientes; T = 25 - 27.5 °C; pH = 7; C = 1000 μS ; profundidad 40 - 60cms. - Distribución : Río del Orejón Michoacán Río Choy, San Luis Potosí.

Stichosiphon cf. *gardneri* Komárek 1989 (fig. 5: 4 - 7)

Pseudofilamentos alineados, ampliamente curvados o con dobleces en ángulos agudos, hasta de 40 células; diámetro de los exocitos constante a lo largo del pseudofilamento, forma de crecimiento solitaria o en grupos laxos. Célula basal y exocitos cilíndricos o angostamente oblongos, con espacio constante entre exocitos.. Contenido celular homogéneo, verde-azul claro. Vaina hialina, firme y muy angosta. Célula basal y disco difíciles de observar. Dimensiones: exocitos intercalares en división 4.5-9.0 x 1.5-2.5 μm ; exocitos en liberación:

no se encontraron. - Ecología: Epífita sobre *Cladophora*, en arroyos ; T = 27 °C; pH = 7; profundidad 2 - 20cms. - Distribución: Río del Orejón, Michoacán

Stichosiphon cf. himalayensis Jao et Zhu 1974

Pseudofilamentos laxamente alineados, flexuosos, de 30-80 células, pero a veces hasta 280; puede haber angostamiento del diámetro de los exocitos en la región apical, y siempre hay acortamiento de la longitud de los exocitos terminales, forma de crecimiento solitaria o en grupos laxos. Célula basal obovada; exocitos intercalares oblongos antes de la división celular, cuadrados después; exocitos terminales subesféricos a esféricos, a veces permanecen en la vaina gelatinizada, formando una masa amorfa en el ápice del pseudofilamento antes de la liberación. Ocasionalmente el pseudofilamento puede tener partes biseriadas con células poligonales. También ocasionalmente se puede presentar falsa ramificación (1-2 falsas ramas por pseudofilamento); con poco espacio entre exocitos.. Contenido celular homogéneo, verde-azul claro. Vaina hialina, firme y angosta excepto cerca del ápice donde se gelatiniza. Célula basal y disco difíciles de observar. Dimensiones: Célula basal : 2.5 x 4.0 µm; exocitos intercalares en división: 2.5-4 x 1.5-3.0 µm; exocitos terminales: 2.0 - 2.5 x 2.0 - 2.5 µm; diámetro de exocitos liberados: 1.5 - 3 µm. - Ecology: Epífita sobre *Cladophora*, en arroyos; T = 32 °C., pH = 7.5; profundidad 20 cms. - Distribución: Huautla , Morelos.

4.3.5 La familia Hydrococcaceae Kutzing 1843

La familia Hydrococcaceae está caracterizada por presentar células esféricas o irregulares arregladas en colonias pseudofilamentosas o parenquimatosas. Las células se dividen en varios planos pero en diferentes fases de desarrollo predomina un solo plano resultando en la apariencia pseudofilamentosa. División celular exclusivamente por fisión binaria simple, sin nanocitos. Reproducción por el desprendimiento de células o grupos de células. Seis géneros muy poco conocidos, de los cuales sólo se conocen especies epífitas para *Hydrococcus* y *Onconema*, aunque esta última no ha sido encontrada en nuestro país.

Hydrococcus Kutzing 1833 nom. cons. Linnaea 8: 380

Principales referencias: Geitler (1932, 1942)

Colonias esféricas o hemisféricas envueltas por una vaina, con organización pseudofilamentosa. Creciendo inicialmente en una sola capa de células, de manera radial, cubriendo el substrato. Posteriormente, las células comienzan a dividirse de manera paralela al substrato, originando pseudofilamentos erectos que son claramente visibles en las colonias adultas. La especie tipo *H. rivularis* ha sido reportada para corrientes frías, principalmente de montaña. Otras tres especies son muy poco conocidas (algunas en una sola localidad).

Hydrococcus c.f. *rivularis* Kützing 1833

Talos pseudoparenquimatoso o blastoparenquimatoso mas o menos circular; inicialmente creciendo radialmente y de una sola capa de células extendida sobre el substrato. En las colonias adultas se desarrollan pseudofilamentos erectos. Los pseudofilamentos situados paralelamente, rodeados por una vaina hialina, delgada y confluyente. Células poligonales o irregulares 2-4 μm de diámetro. Ecología: Epífita sobre musgos acuáticos. *Cladophora*. En arroyos. T = 19 °C; pH = 5.5 - 6.0. Distribución: Tlalchinol, Hgo.

4.4 Problemas en la taxonomía de géneros de cianoprocarotes cocoides epífitos

Durantes los estudios de la flora de cianoprocarotes epífita de la región central, encontramos varias especies difíciles de ubicar a nivel genérico. En particular, fueron comunes varias especies del denominado complejo *Dermocarpa*, *Xenococcus*, *Cyanocystis*, *Dermocarpella* y a continuación se presenta una breve reseña de esta problemática.

4.4.1 El complejo *Dermocarpa*, *Xenococcus*, *Cyanocystis*, *Dermocarpella*

Un buen ejemplo de la problemática taxonómica de los cianoprocariones sésiles es el denominado complejo *Dermocarpa*, *Xenococcus*, *Cyanocystis* *Dermocarpella*. Los géneros pertenecientes a este complejo tienen una larga historia de confusiones y mal interpretaciones taxonómicas y nomenclaturales

Existe una gran problemática en la taxonomía y nomenclatura de varios géneros de cianoprocariones sésiles y frecuentemente se encuentran en la literatura diferentes conceptos para un mismo género o diferentes nombres para un mismo concepto. En particular los géneros pertenecientes al denominado complejo *Dermocarpa*, *Xenococcus*, *Cyanocystis*, *Dermocarpella*, que están bien representados en la flora de cianoprocariones epífitos de la región central de México, tienen una larga historia de confusiones y mal interpretaciones, tanto taxonómicas como nomenclaturales, que parten desde el siglo pasado hasta nuestros días. En esta historia han influido numerosos factores como el escaso conocimiento de las especies involucradas, la dificultad de reconocer distintas especies que conviven en el mismo substrato y hasta las diferentes concepciones por la que ha pasado la taxonomía de los cianoprocariones. En este capítulo se presenta la problemática taxonómica del complejo y en el siguiente las conclusiones a las que hemos llegado en el estudio de las epífitas de la región central de México, así como la descripción de los géneros y familias de cianoprocariones epífitos de la región central.

4.4.1.1 El género *Dermocarpa* P. Crouan & H. Crouan 1858

(Nota: en la figura 6, se presenta de manera sinóptica los cambios en los nombres que han tenido las diferentes morfologías y formas de reproducción de los géneros del complejo).

El género *Dermocarpa* Crouan & Crouan fue descrito con *Dermocarpa violacea* como tipo (fig. 7A). Fue considerada por los hermanos Crouan como una rodofita y posteriormente reconocida como cianofita por Bornet & Thuret (1876, cit. Hua et al. 1989).

Las principales características distintivas descritas a nivel genérico fueron la polaridad celular y la transformación completa de la célula en nanocitos como única forma de reproducción. En 1874 Reinsch erigió el género *Sphaenosiphon*, con características similares a *Dermocarpa* Crouan. Bornet y Thuret en 1880, revisaron y describieron adecuadamente las especies del género *Sphaenosiphon*, al cual hicieron sinónimo de *Dermocarpa* Crouan. En particular dos especies fueron descritas detalladamente: *Dermocarpa prasina* (Reinsch) Born. et Thuret y *D. leiblie* (Reinsch) Born. et Thuret.

En 1889 Bornet y Thuret, ampliaron el concepto de *Dermocarpa* al hacer sinónimo al género *Xenococcus* Thur., para incluir, además de las formas que se reproducen por nanocitos, formas con fisión binaria además de nanocitos (ver *Xenococcus* más adelante). Geitler (1932, 1942), aunque reconoció como géneros separados a *Dermocarpa* y *Xenococcus* amplió el concepto original al hacer sinónimo de *Dermocarpa* Crouan a *Dermocarpella* Lemm. Con esta inclusión, *Dermocarpa* incluyó además de las formas con las características originales, formas que no se dividen completamente en nanocitos, sino que permanece una porción basal sin dividirse y sólo desarrollan nanocitos en la porción superior (ver fig. y mas adelante *Dermocarpella*).

En 1953 J. Feldmann & G. Feldmann al estudiar la exsiccata del tipo de *D. violacea*, encontraron fisión binaria en talos que supusieron idénticos con el tipo de *D. violacea*. Ante este hecho, quedaron dos opciones, nombrar un nuevo tipo para el género *Dermocarpa* en lugar de *D. violacea*, o bien cambiar el concepto del género para estar acorde con *D. violacea*. Feldmann & Feldmann (1953) propusieron a *D. prasina* para sustituir a *D. violacea* pero también resulto ser un *Xenococcus*, por lo Gingsburg-Ardre (1966) optó por enmendar el género *Dermocarpa* con el concepto de *Xenococcus*, pero excluyó las formas en que la porción basal de las células no se transforman en nanocitos, a las que incluyó en *Dermocarpella*. Bourrelly (1970), que también revisó el material tipo de *D. violacea*, reconoció el género *Dermocarpa* como fue enmendado por Ginsburg-Ardre (1966), es decir con el concepto de *Xenococcus* y además hizo sinónimo de este a *Dermocarpella*. También revivió el género *Cyanocystis* Borzi, para incluir las formas unicelulares que se reproducen únicamente por nanocitos.

Algunos años después Waterbury & Stanier (1978) encontraron en cultivo que existen cepas que sólo se reproducen por fisión múltiple (es decir la característica de *Dermocarpa* Crouan), mientras que otras presentan tanto fisión binaria como múltiple (característica de *Xenococcus* Thuret) y después de analizar los esquemas de los Feldmman, sugieren que lo que estos investigadores observaron fue una mezcla de diferentes especies, entre las cuales se encontraron especies de *Dermocarpa* y también de *Xenococcus*.

En el caso del género *Dermocarpa*, como la cepa estudiada no presentó polaridad, llegaron a la conclusión de que la presencia de esta característica en poblaciones naturales de *Dermocarpa* se debía a efectos de condiciones ambientales, por lo que modificaron el concepto al eliminar de la diagnosis este carácter. Las características diagnosticas de *Dermocarpa* sensu Waterbury & Stanier incluyen la ausencia de polaridad celular y la reproducción exclusivamente por nanocitos móviles.

Sin embargo posteriormente fue demostrado que la identidad de la cepa estudiada por Waterbury & Stanier (1978) no correspondía con *Dermocarpa*, sino con otro cianoprocariote que no presenta polaridad en condiciones naturales y que se divide solamente por fisión múltiple. Esta especie, originalmente identificada como *Chroococciopsis cyanosphaera* Komárek et Hindak 1975, fue posteriormente ubicada en otro género, el actual género *Stanieria* Kom. et Anag. (Komarek & Anagnostidis 1986).

La polaridad en cultivo de *Dermocarpa*, así como la presencia de fisión múltiple como única forma de reproducción, fue demostrada por Hua et. al (1989), quienes al estudiar *Cyanocystis violacea* (=D. *violacea*) también encontraron que los nanocitos en esta especie no son móviles, a diferencia de la cepa estudiada por Waterbury & Stanier (1978).

4.4.1.2 El género *Xenococcus* Thuret 1880

El género *Xenococcus* fue erigido por Thuret (en Bornet & Thuret 1880, cit. por Setchell & Gardner 1919) seleccionando como especie tipo a *Xenococcus schousboei* (fig. 7C), una especie marina. Sin embargo, Thuret no estableció características diagnosticas a nivel genérico y sólo se limitó a la descripción de la especie tipo. Entre las características que

enfaticó para *X. schoesboei*, fue la de presentar división vegetativa (fisión binaria) sólo en dos planos, siempre perpendiculares al substrato. Pero la principal razón por la que elevó a *Xenococcus* a nivel de género, fue porque no encontró nanocitos, lo cual permitía separarlo del género más parecido, el género *Dermocarpa* Crouan 1858. Posteriormente Batters (1890, cit. Silva et. al 1996) encontró que *X. schoesboei* también formaba nanocitos, lo que llevó a Bornet (1889 cit. Setchell & Gardner 1919) a considerar a *Xenococcus* sinónimo de *Dermocarpa*. Sin embargo, poco tiempo después Kirchner (1898 cit. Setchell & Gardner 1919) lo restituyó a nivel genérico, argumentando el hecho de que *Xenococcus schoesboei* se dividía también por fisión binaria, lo cual no ocurría en *Dermocarpa*.

En 1893, Hansguirg describió una nueva especie de *Xenococcus*, a la cual denominó *X. kernerii* (fig. 7B), que además de fisión binaria y nanocitos, formaba colonias tridimensionales con organización pseufofilamentosa, en lo cual difería de la especie tipo *X. schoesboei*.

Geitler (1932, 1942), incluyó en *Xenococcus* estas dos morfologías, una con crecimientos unicelulares o coloniales monostromáticos y otra con talos pluriestromáticos y organización pseudofilamentosa, correspondiendo a *X. schoesboei* y *X. kernerii*, respectivamente.

Después de los cambios realizados por Ginsburg-Ardre (1966) y Bourrelly (1970) y ya mencionados en el caso de *Dermocarpa*, Waterbury & Stanier (1978) consideraron válido el género *Xenococcus*, aunque con un concepto muy diferente del original. Ya que la cepa que originalmente identificaron como *Xenococcus* en cultivo sólo presento fisión múltiple y los nanocitos no presentaron movimiento, decidieron enmendar al género con estas nuevas características, por lo que su diagnosis incluye la fisión múltiple como única forma de reproducción y la inmovilidad de los nanocitos, es decir el concepto original de *Dermocarpa*.

4.4.1.3 El género *Dermocarpella* Lemm 1907

El género *Dermocarpella* fue fundado por Lemmermann en 1907, empleando como tipo a *D. hemisphaerica* Lemm (fig. 7D). Las principales características que Lemmermann señaló para esta especie fueron la forma hemisférica, la manera peculiar de división paralela al

substrato, la formación de nanocitos y la presencia de una abertura apical (poro) en la vaina a través de la cual los nanocitos se liberan. De acuerdo con el iconotipo la célula se divide hasta dos veces por fisión binaria, siempre paralelas al substrato, resultando en 2 - 3, células alineadas verticalmente. Lemmermann menciona que todo el contenido se puede transformar en “microgonidios”(nanocitos), pero que en ocasiones células completas, a las que llama “macrogonidios”, son liberadas. Junto con la especie tipo, Lemmermann. describió otra especie de *Dermocarpella*, *D. incrassata*. Esta especie es similar a *D. hemisphaerica* sólo en el hecho de que inicialmente se divide de manera paralela al substrato. Sin embargo, a diferencia de *D. hemisphaerica*, en que todo el contenido celular se transforma en nanocitos, en *D. incrassata*, sólo la parte superior se transforma en nanocitos, mientras que la porción basal permanece adherida, para posteriormente crecer y repetir el ciclo.

Gardner (1918), seguramente sin conocer la descripción de *D. hemisphaerica*, describió una especie a la que denominó *Dermocarpa hemisphaerica* (fig. 7E). Esta especie resulto parecida a *Dermocarpella hemisphaerica* en varios aspectos: en la forma de la célula característica, el mismo patrón de división paralela al substrato y una apertura apical en la vaina. Sin embargo en este caso los nanocitos se forman por una serie de divisiones radiales secuenciales perpendiculares al substrato, razón por la cual fue ubicada en el género *Dermocarpa*.

Posteriormente Geitler (1942) consideró a *Dermocarpella* Lemm. sinónimo de *Dermocarpa*, por lo cual renombró de *Dermocarpella hemisphaerica* Lemm a *Dermocarpa lemmermanni* (Lemm) Geitler. Es interesante mencionar que tanto Setchel & Gardner (1919) como (Geitler, 1942) consideran a esta especie como una forma un tanto “aberrante” de *Dermocarpa*.

Posteriormente Feldmann & Feldmann (1953) y Ginsburg-Ardre (1966) reconocieron como válido el género *Dermocarpella*, pero ellos consideraron como características principales la diferenciación entre una célula basal y una apical y la formación de nanocitos solamente en esta última, es decir las características de *D. incrassata* Lemm. Ya que ellos no observaron formación de nanocitos en *D. hemisphaerica*, consideraron que la liberación

de las células apicales completas en *Dermocarpella hemisphaerica* (es decir sin dividir; posiblemente los “macrogonidios” de Lemmermann), podía ser explicada como una fase previa en la evolución de formas como *D. incrassata*.

Waterbury & Stanier (1978), estudiaron una cepa con células que presentan una marcada polaridad y con una manera peculiar de formación de nanocitos (ver tipo gilkaeye fig. 2A, fig. 4 de Gold-Morgan et al. 1994) en la que la primera división es asimétrica y paralela al substrato, desarrollando una célula basal y una apical. Debido a que esta última sufre fisión múltiple y forma nanocitos, Waterbury & Stanier (1978) pensaron que esta cepa correspondía con el concepto de *Dermocarpella* de Ginsburg-Ardre (1966). Sin embargo, en el caso de la cepa que estudiaron, la célula basal se divide una o dos veces de manera perpendicular al substrato, por lo que se desarrollan 2 o 4 células que permanecen unidas al substrato mientras que los nanocitos son liberados. Esta división de la célula basal no se presenta en *D. incrassata* ni en otras especies relacionadas. Las características diagnósticas de *Dermocarpella* sensu Waterbury & Stanier 1978 incluyen: células ovales que se dividen por fisión binaria desarrollando una célula apical grande y de una a tres (!) células basales pequeñas y la formación de nanocitos móviles por fisión múltiple de la célula apical. Este patrón de formación de nanocitos ha sido encontrado en algunas especies de *Xenococcus* (Montejano et al. 1993, Gold-Morgan et al. 1994) y también de forma esporádica en *Cyanocystis* (Hua et al. 1989).

4.4.1.4 Los géneros *Chamaecalyx* y *Stanieria*

En su propuesta de clasificación para los cianoprocarotes cocoides, Komárek & Anagnostidis (1986) propusieron una serie de modificaciones para resolver la gran confusión generada en la taxonomía de los géneros de este complejo estas incluyeron:

- la desaparición del género *Dermocarpa*, por la gran confusión generada y por haber cambiado demasiadas veces de concepto; proponen emplear el género *Cyanocystis* Borzi para las formas unicelulares que se dividen completamente sólo por fisión múltiple;

- crean el género *Chamaecalyx* para incluir a las formas en que persiste una porción basal estéril, y reconocen los géneros *Xenococcus* Thuret y *Dermocarpella* Lemm., básicamente en sus conceptos originales
- crean el género *Stanieria*, para ubicar las formas que se dividen sólo por fisión múltiple, pero que no presentan polaridad, es decir el género *Dermocarpa* sensu Waterbury & Stanier

4.4.1.5 El género *Sphaenosiphon*

Silva et al.(1996), en su catálogo de algas bentónicas del Océano Indico, retoma las consideraciones hechas por Feldmann & Feldmann (1953) acerca de *Dermocarpa*, en cuyo tipo encontraron fisión binaria, por lo que consideran que no existe diferencia entre *Dermocarpa* y *Xenococcus* y aceptan la propuesta de Bourrelly (1970) de emplear el nombre de *Dermocarpa* en lugar de *Xenococcus*. Además consideran que existe un nombre que tiene prioridad sobre *Cyanocystis* Borzi, y es el de *Sphaenosiphon* Reinsch.

4.5 Taxonomía de cianoprocariotes epífitos de la región central de México

4.5.1 Taxonomía de los géneros del complejo *Dermocarpa*, *Cyanocystis*, *Xenococcus* y *Dermocarpella*: conclusiones de los estudios de la región central de México.

4.5.1.1 *Cyanocystis* y *Xenococcus*

En el material de cianoprocariotes epífitos de la región central hemos encontrado representado las diferentes forma de talo, reproducción y ciclos de vida descritas para los géneros del complejo. En cuanto a las especies asignables a los géneros *Dermocarpa* Crouan y *Xenococcus* Thur., fue posible reconocer que existe constancia en la forma de reproducción de las poblaciones asignables a cada uno de los géneros y que esto se puede relacionar con la forma de la colonia, el patrón de desarrollo y el ciclo de vida. Las especie de *Dermocarpa* siempre se reproducen por fisión múltiple produciendo nanocitos que son liberados simultáneamente. Ya que al momento de su liberación los nanocitos están envueltos en un mucílago común, y a que posiblemente son inmóviles, son transportados en conjunto hasta el nuevo substrato, donde forman una capa monostromática y las células inician su desarrollo de manera sincrónica, aunque esta se va perdiendo conforme van creciendo.

Por el contrario en las especies del género *Xenococcus* el tamaño de las células es muy variable debido a la presencia de fisión binaria y de fisión múltiple, de tal forma que encontramos mezcladas células del tamaño de nanocitos resultando en una apariencia de las colonias de *Xenococcus* muy diferentes de la encontrada en *Dermocarpa*. Ya que nuestras observaciones concuerdan con esas de Waterbury & Stanier (1978) y las de Hua et al. (1989), en cuanto a que existen especies que sólo presentan fisión múltiple, mientras que otras presentan ambos tipos de división, consideramos que estos dos géneros deben ser reconocidos con sus conceptos originales. Sin embargo debido a la confusión generada por los diferentes conceptos atribuidos a este género por varios autores como Burrelly (1970),

Waterbury & Stanier 1978) y Silva et. al (1996), consideramos adecuada la propuesta de Komárek & Anagnostidis (1986) de desaparecer el género *Dermocarpa*, e incluir a las formas que sólo se reproducen por fisión múltiple en el género *Cyanocystis* Borzi. El empleo de *Sphaenosiphon* Reinsch como ha sido propuesto por Silva et. al(1996) en lugar de *Cyanocystis* resulta inadecuado, ya que la mayoría de las especies estudiadas por Reinsch fueron pobremente descritas y de las que fueron adecuadamente documentadas por Bornet & Thuret (1889), una *S. prasina* presenta, de acuerdo con Ardré (1960), fisión binaria, por lo cual habría que asignarla al género *Xenococcus*, mientras que la otra especie, *S. leibleine* corresponde de acuerdo con Komárek & Anagnostidis (1986) a un especie de *Chamaecalyx*. El uso de *Sphaenosiphon* en lugar de *Cyanocystis* crearía una mayor confusión.

El crecimiento sincrónico de *Cyanocystis* ha resultado un excelente carácter para distinguir las especies de éste de género de las especies de *Xenococcus* y ha sido probado exitosamente en estudios recientes de especies marinas (fig. 8).

4.5.1.2 El género *Xenotholos*

El género *Xenococcus* fue ubicado tanto por Geitler (1942) como por Desikachary (1959) en las familias más complejas del orden Pleurocapsales (*Scopulonemataceae* y *Hyellaceae*, respectivamente). Evidentemente ambos autores emplearon como base a especies como *X. kernerii* (fig. 7B), en cuyos talos se puede reconocer una tendencia filamentosa. Gold-Morgan et. al (1994) encontraron en las poblaciones de la región central de México asignables a éste género, que es posible reconocer claramente dos grupos de especies, uno que coincide con las características de la especie tipo, *X. shoesboei*, en la que las células sólo se dividen de manera perpendicular al substrato, por lo que los talos son monostromáticos (fig. 7C); y otro en el que también se llevan a cabo divisiones paralelas al substrato, resultando en colonias tridimensionales donde se puede reconocer una tendencia filamentosa. Para incluir a este último grupo erigieron un nuevo género, *Xenotholos*, que se describe más adelante. La ubicación de *Xenotholos* a nivel de familia no es clara, toda vez

que existen en el mismo género una considerable variación en cuanto al grado de formación de pseudofilamentos. Hemos preferido dejar provisionalmente a *Xenotholos* en la familia Xenococcaeae, aunque posiblemente deba ser ubicado en la familia Hyellaceae.

4.5.1.3 El género *Chamaecalyx*

Existen varias diferencias entre las especies asignadas al género *Chamaecalyx* y las del género *Cyanocystis*. En este último género el contenido completo de la célula se transforma en nanocitos, tiene un hábito colonial y un patrón de desarrollo característico que difiere completamente de *Chamaecalyx*. En este último caso los talos son siempre unicelulares, aunque pueden crecer cerca unos de otros, presentan una diferenciación en una porción basal y una apical, en que sólo la porción superior se transforma en nanocitos por divisiones secuenciales. La porción basal permanece adherida al substrato durante todo el ciclo de vida, y crece y repite el ciclo. El patrón de desarrollo y el ciclo de vida es más similar al de otros miembros de la familia Chamaesiphonaceae, como *Chamaesiphon* y *Stichosiphon* y claramente distinto de las especies de los géneros con los que ha sido relacionado, *Cyanocystis* y *Dermocarpella*.

4.5.1.4 El género *Dermocarpella*

El género *Dermocarpella* puede ser distinguido de otros géneros similares por su patrón de división y ciclo de vida característicos. Difiere de *Chamaecalyx* en que la célula basal de este género nunca se divide perpendicularmente, y lo que es más importante permanece adherida al substrato después de que los nanocitos son liberados Fig.

Dermocarpella y *Cyanocystis* difieren en el patrón de división y en la liberación de nanocitos. En *Cyanocystis* la célula se divide por fisiones simultáneas y la liberación de nanocitos se lleva a cabo por gelatinización de la vaina; en *Dermocarpella*, previo a la fisión múltiple se llevan a cabo 1 - 2 divisiones paralelas al substrato y los nanocitos son liberados por un poro apical.

Una de las fuentes de confusión en la taxonomía del género fue que junto con la descripción original de la especie tipo *D. hemisphaerica*, Lemmermann (1907) describió otra especie *D. incrassata*, con las características del actual género *Chamaecalyx*. Varios autores (Feldmann & Feldmann (1953), Ginburg-Ardre 1960) basaron el concepto de *Dermocarpella* en las características de *D. incrassata* y no en la especie tipo. Sin embargo el género *Dermocarpella*, tal como fue descrito por Lemmermann es válido y las formas con las características de *D. incrassata* deben ser transferidas al género *Chamaecalyx*. Evidentemente el género *Dermocarpella* sensu Waterbury & Stanier no tiene relación con el género *Dermocarpella* Lemm. y debe ser modificado. Sin embargo la ubicación de *Dermocarpella* (7326) no es clara, ya que si bien presenta el patrón de formación de nanocitos del tipo gilkaeye encontrado en algunas especies de *Xenococcus* (Gold-Morgan et al. 1994) y *Cyanocystis* (Hua et al. 1989), no desarrolla un talo similar a las especies de estos géneros.