

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

***Taxonomía y sistemática de Nostocales marinos bénticos
(Cyanophyta/Cyanobacteria/Cyanoprokaryota) en Playa
Muñecos, Veracruz, México***

TESIS

**QUE PARA OPTAR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS ÁREA DE BIOLOGÍA MARINA**

PRESENTA:

JOAQUÍN HERNÁNDEZ SÁNCHEZ

TUTOR PRINCIPAL:

DRA. HILDA PATRICIA LEÓN TEJERA, FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DRA. ROSALBA ALONSO RODRÍGUEZ, ICML, UNAM MAZATLÁN

DR. DAVID URIEL HERNÁNDEZ BECERRIL, ICML, UNAM

DRA. CLAUDIA ANDREA SEGAL KISCHINEVZKY, F CIENCIAS, UNAM

DRA. DENÍ CLAUDIA RODRÍGUEZ VARGAS, F CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, CD. MX., 8 DE ENERO 2019



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.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología por la confianza depositada en mí como alumno, a la Institución que me ha dado todo en mi vida, la UNAM, pero especialmente a la Facultad de Ciencias y por supuesto al CONACYT por haberme otorgado el apoyo para la realización de esta investigación de maestría. No tengo palabras para agradecer a mi directora de tesis la Dra. Hilda Patricia León Tejera por su apoyo oportuno e incondicional para la realización de este trabajo; al comité tutorial: Dra. Claudia Segal Kischinevzky por animarme en el entendimiento de las moléculas de la vida y a la Dra. Dení Claudia Rodríguez Vargas por sus sabios comentarios y tener una postura crítica en este estudio. A mi jurado: la Dra. Rosalba Alonso Rodríguez por recordarme constantemente la disciplina en el quehacer sistemático de la ciencia y al Dr. David Uriel Hernández Becerril por enseñarme que ser científico es también ejercer como ser humano. Un especial agradecimiento a la Química Viviana Escobar Sánchez quien me guió generosamente en los procesos del laboratorio de biología molecular . Gracias a la Dra. María Laura González Resendiz por su valiosa guía en la intrincada taxonomía de los cianoprocariontes, sin usted este documento no existiría.

Para mis padres, mi hermano Martín, pero de forma muy especial para mi pequeña hija Elizabeth, a mi amada esposa Miriam Arroyo y a su familia; gracias a Dios por todo el amor y apoyo incondicional durante este proceso que termina felizmente.

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN	6
OBJETIVOS	11
MÉTODO	14
RESULTADOS	19
DESCRIPCIONES TAXONÓMICAS	27
DISCUSIÓN	112
ANEXOS	122

Resumen

Se analizaron 32 muestras epilíticas de campo y algunas de cultivo de cianoprocariontes filamentosos heterocísticos (**Nostocales**) de la zona supramareal e intermareal rocosa de Playa Muñecos, Veracruz, México, principalmente mediante criterios morfológicos y tres mediante criterios moleculares. De las muestras se delimitaron taxonómicamente asignando el cf. 29 morfoespecies que se determinaron mediante el análisis comparativo morfológico. Se detectaron 3 especies nuevas (2 del género *Kyrtuthrix* y una del género *Nunduva*) mediante criterios morfológicos y se determinó su nueva posición en la más reciente clasificación (Komárek *et al.*, 2014) mediante el análisis filogenético de la secuencia del gen rRNA 16S. Es claro que las poblaciones de estudio de *Petalonema* cf. *incrustans* pertenecen a la nueva especie *Phyllonema ansata* (González-Resendiz *et al.*, 2018) soportado mediante la evidencia morfológica y del marcador rRNA 16S). A pesar de las diferencias morfológicas y ambientales con lo descrito anteriormente en la literatura, se sabe muy poco de la taxonomía de Nostocales en el Golfo de México (León-Tejera *et al.*, 2009). Este trabajo de investigación pretende demostrar que la diversidad taxonómica de las poblaciones de Nostocales de la zona supramareal e intermareal rocosa de Playa Muñecos, Veracruz, México, son nuevas entidades taxonómicas, i.e. diferentes a lo reportado anteriormente en la literatura. Se presentan las descripciones morfológicas detalladas de los taxa con láminas incluyendo el análisis filogenético.

Abstract

32 samples of environmental epilithic colonies and some cultures of heterocytous cyanoprokaryotes (**Nostocales**) from the supratidal and intertidal zones in Playa Muñecos, Veracruz, México were analyzed mainly through morphological and three samples by molecular criteria. 29 morphospecies were described taxonomically with morphological comparative analysis only. 3 new species (2 of *Kyrtuthrix* genera and 1 of *Nunduva* genera) were detected with morphological and phylogenetic analysis of the gene rRNA 16S. This approach was performed to decide the new taxonomical position of these taxa in the new classification (Komárek *et al.*, 2014). The morphological and molecular evidence of the rRNA 16S marker shows clearly that this populations of *Petalonema* cf. *incrustans* belongs to the new species *Phyllonema ansata* (González-Resendiz *et al.*, 2018) Despite the environmental and morphological differences within the previous literature, little is known about the taxonomy of **Nostocales** in the Gulf of México (León-Tejera *et al.*, 2009). The aim of these survey is to demonstrate that the taxonomic diversity of the populations of Nostocales in the supratidal and intertidal rocky shores of Playa Muñecos Veracruz are new taxonomical entities and different from the previous reports in the available literature. For these taxa we here present their detailed descriptions including illustrations and its phylogenetic analysis.

INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas el estudio de los cianoprocariontes ha tomado mayor importancia debido a la gran cantidad de información acerca de su relevancia evolutiva, ecológica y económica (Potts y Whitton, 1980; Schopf, 1993, 2006; McGregor *et al.*, 2011; Whitton y Potts, 2012; Soo *et al.*, 2017; Blankenship, 2017; Kremer *et al.*, 2018), por lo cual el interés en conocer su taxonomía y distribución se ha incrementado notablemente (Hoffmann *et al.*, 2005; Komárek *et al.*, 2015, 2016, 2017; Guiry y Guiry, 2008, 2016). Estos antiguos microorganismos oxifotosintéticos se encuentran distribuidos en todos los ambientes del planeta donde haya luz y humedad incluyendo aquellos considerados de alto estrés (López-Cortés *et al.*, 2001; Sciuto y Moro, 2015; Jungblut *et al.*, 2017; Zubia *et al.*, 2018). A pesar de su importancia, los cianoprocariontes que habitan las costas de los biomas en las zonas tropicales marinas no han sido atendidos con suficiencia dentro de los trabajos taxonómicos (León Tejera *et al.*, 2009; Nabout *et al.*, 2013).

Si bien este grupo es de naturaleza procarionte, ha sido estudiado con una aproximación tradicional botánica pero también desde una aproximación bacteriológica (Stanier y Van Niel, 1962; Stanier *et al.*, 1978; Lapage *et al.*, 1992; Castenholz, 2001), esta última, debido al uso de terminología no taxonómica es incompatible con el código de nomenclatura botánico y resulta problemática al asignar epítetos sin un tratamiento taxonómico tradicional (Friedmann y Borowitzka, 1982; Geitler, 1979; Golubic, 1979, Komárek y Golubic, 2005). Lo anterior sólo ha generado la descripción de muy pocos taxones, ya que el establecimiento, depósito y mantenimiento de cepas axénicas o unialgales es complejo para los grupos como los de este estudio, por lo tanto, ha sido dentro de la tradición ficológica, donde se han descrito la mayoría de los taxones conocidos mediante métodos morfológicos y por otra parte, una gran proporción de estos estudios publicados son para latitudes templadas de ambientes acuáticos epicontinentales (e.g. Thuret, 1875; Bornet y Flahault, 1886-1888; Gomont, 1892; Geitler, 1979; Setchell y Gardner, 1921; Frey, 1934; Umezaki, 1952, 1958, 1961; Komárek *et al.*, 2013).

Para los litorales tropicales, los trabajos de cianoprocariontes se han basado mayoritariamente en manuales europeos que describen la morfología de organismos principalmente de aguas epicontinentales como en Geitler (1932) y en Komárek *et al.* (2013) y en materia taxonómica para biomas béticos marinos de latitudes tropicales no se cuenta con manuales de identificación morfológica. La falta de información ha ocasionado que se subestime y hasta confunda la diversidad taxonómica en la plataforma intermareal rocosa tropical porque los elementos que la definen, además de su morfología, comprenden rasgos que no son necesariamente los mismos que en latitudes templadas (León-Tejera *et al.*, 2009; González-Resendiz *et al.*, 2015).

Para reconocer las familias, géneros y especies de cianoprocariontes se está implementando una aproximación polifásica que incluye técnicas moleculares, morfológicas y otras fuentes de datos (Nabout *et al.*, 2013; Hauer *et al.*, 2014; Komárek *et al.*, 2014, 2016; Chun *et al.*, 2014). Dicho tipo de análisis ha revelado las relaciones filogenéticas de géneros tradicionales que ahora son evidentemente polifiléticos y que se observan en otra posición taxonómica a la que tenían tradicionalmente (e.g. *Calothrix*, Berrendero *et al.*, 2011, 2016) y que estaban definidos por caracteres morfológicos muy similares (González-Resendiz *et al.*, 2018). Sin embargo, obtener la filogenia del rRNA 16S de organismos marinos béticos presenta dificultades metodológicas: la extracción de DNA y cultivos del material de campo es difícil de obtener debido al grueso de la vaina que es complicada de romper incluso con metodologías como el baño de EDTA, disruptor o sonicación (Mareš *et al.*, 2015). Por estas cuestiones una importante proporción son estudios tradicionales que no incorporan información molecular, aunque morfológicamente son análisis sumamente valiosos, no permiten hacer conclusiones sobre el parentesco de poblaciones muy parecidas entre sí. Adicionalmente, en algunos estudios sólo se ha interpretado la información molecular complementada con las descripciones morfológicas de las cepas en cultivo, esto a pesar de que se ha reportado que, bajo condiciones controladas, aunque los cultivos expresan parte de la morfología ambiental estable, también expresan una parte del morfoespacio que no se observa en la naturaleza (Casamatta y Johansen 2005; Baulina, 2012; Alvarenga *et al.*, 2016). Por lo anterior caracterizar y describir morfológicamente sólo cepas de cultivo puede causar confusión entre la comunidad ficológica (Komárek *et al.*, 2014).

Asimismo, los cultivos de Nostocales marinos bénticos se contaminan fácilmente debido a su crecimiento tridimensional que sostiene microorganismos epífitos que no son posibles de remover en su totalidad y que al crecer a una tasa mayor a la de los cultivos de interés, terminan muriendo en la placa de agar, por otro lado, de las muestras de campo en mal estado de conservación sólo se puede obtener información morfológica. Por lo anterior resulta complicado pero interesante realizar una delimitación taxonómica precisa de poblaciones parecidas entre sí y reportadas anteriormente solo morfológicamente, lo cual justifica que, para las poblaciones de latitudes tropicales descritas únicamente mediante su morfología, se utilice taxonómicamente el *cf.*, ya que no se cuenta con un análisis filogenético basado en evidencia molecular u otra información que permita ubicarlas en la nueva clasificación.

La caracterización y reconocimiento de la diversidad taxonómica de las zonas costeras tropicales está realizándose integrando a los estudios tradicionales el análisis filogenético basado en una serie de marcadores de la SSU dentro de los cuales el rRNA 16S es un estándar debido a la resolución que tiene para poder reorganizar familias y géneros tradicionales (Komárek y Golubic, 2005; Komárek *et al.*, 2008, 2014; Itean *et al.*, 2000; Rehakova *et al.*, 2014; Morales *et al.*, 2017; Aguilera *et al.*, 2018), esto ha dado lugar a que mediante otras técnicas moleculares como la estructura secundaria del ITS 16S-23S se describan nuevas entidades taxonómicas específicas (León-Tejera *et al.*, 2016; Johansen *et al.*, 2018; González-Resendiz *et al.*, 2018).

Recientemente las poblaciones de cianoprocariontes bénticos que se encuentran en la zona intermareal de los litorales mexicanos han sido estudiadas desde el punto de vista tradicional (González-Resendiz *et al.*, 2015; Gold-Morgan *et al.*, 2015; Martínez-Yerena, 2016) y también mediante su filogenia molecular (González-Resendiz *et al.*, 2013, 2018; León-Tejera *et al.*, 2016, 2017; Johansen *et al.*, 2017). Aunque se han realizado las investigaciones anteriores, el estado de conocimiento actual de los cianoprocariontes marinos bénticos en nuestros litorales rocosos es insuficiente (León-Tejera *et al.*, 2009, 2017).

Un elemento muy conspicuo en la plataforma intermareal rocosa tanto en la zona supramareal como en la intermareal de Playa Muñecos, Veracruz, son los

crecimientos de cianoprocariontes filamentosos del orden Nostocales. En la zona supramareal hay paredes verticales, oquedades y salientes en donde la humedad sólo es aportada en forma de aerosoles y hay poca radiación solar. En estos microambientes, los cianoprocariontes crecen tridimensionalmente muy enredados y en forma de cojinetes que retienen la humedad incluso para otros microorganismos que así toleran la desecación, cambios de salinidad y radiación solar. En la zona mesomareal formada de riolitas, granitos y roca sedimentaria, la insolación es directa y sólo en los cantos emergidos y salientes agudas, hay sombra. La humedad en esta zona es producto de los aerosoles y las corrientes que llegan con la energía del oleaje, aquí los crecimientos están adheridos a la roca en superficies lisas y sumergidos en los canales de corriente. En la zona alta y media de la mesomareal hay crecimientos en forma de domos solitarios o extendidos que están fuertemente adheridos a las rocas soportando a la energía del oleaje. Dentro de las pozas de marea en esta zona, los talos están sumergidos y adheridos a la roca, a los balanos y sobre las algas coralinas costrosas. Durante los cambios de marea en la plataforma intermareal estos filamentos están expuestos a cambios de temperatura, salinidad, disponibilidad de nutrientes y ramoneo (González-Resendiz *et al.*, 2014). Los elementos mencionados son de alto estrés y representan un enorme reto fisiológico para los organismos que sin embargo crecen abundantemente sobre la superficie disponible (Nagarkar *et al.*, 2005; Vondrášková *et al.*, 2017). Dichas poblaciones funcionan como estructuradores en estos microambientes, asociándose a otros grupos como los moluscos, cianoprocariontes epífitos, algas eucariontes y diatomeas. Los filamentos organizados paralelamente retienen mucha arcilla y arena que se acumulan sirviendo de sostén y alimento a otros microorganismos incluyendo pequeños invertebrados. Todos estos rasgos ambientales muy particulares son parte integral de la taxonomía de las poblaciones marinas bénticas tropicales.

Para contribuir en la resolución de la taxonomía del orden Nostocales, es necesario crear un referente confiable comenzando con el análisis comparativo de la morfología con la literatura actual y los manuales tradicionales, seguido de la comparación y el análisis de la morfología de los cultivos y su contraparte de las muestras de campo, lo cual podría permitir interpretaciones taxonómicas más precisas mediante la ratificación de caracteres morfológicos estables para familias, géneros y especies, lo

que puede dar paso -siempre que se cuente con DNA de calidad- a la evaluación de su posición taxonómica mediante el análisis filogenético de las secuencias de la SSU (rRNA 16S) de las poblaciones ambientales, las de cultivo ó idealmente ambas.

En el presente estudio se caracterizará una parte de la diversidad taxonómica de Nostocales marinos béticos de las poblaciones que habitan la plataforma intermareal rocosa en Playa Muñecos, Veracruz. Se describirá su morfología, composición y parte de su distribución espacial para realizar un análisis comparativo de algunos morfotipos de estudio y los de latitudes templadas que son similares a los reportados en la literatura y que viven en ambientes marinos o epicontinentales. Asimismo se observarán rasgos en cultivo que se integrarán al análisis comparativo morfológico y otros rasgos que no corresponden al morfoespacio de las poblaciones de campo. Los resultados del análisis debería situar estas poblaciones correctamente en la clasificación tradicional y mediante su cambio de posición taxonómica derivada del análisis filogenético situarlas en la clasificación más reciente (Komárek *et al.*, 2014).

OBJETIVO GENERAL

Caracterizar taxonómicamente las poblaciones del orden **Nostocales** en Playa Muñecos, Veracruz, México.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Caracterizar morfológicamente las poblaciones de Nostocales del material de campo e idealmente con su respectivo cultivo de las temporadas de lluvias y secas de los géneros *Rivularia*, *Calothrix*, *Isactis*, *Kyrtuthrix*, *Nunduva* y *Phyllonema*.
2. Comparar morfológicamente los caracteres estables mediante la literatura entre material de campo y su cultivo de aquellos taxones cuyas poblaciones puedan ser aisladas y mantenidas en cultivo.
3. Integrar en el análisis comparativo tradicional, la composición y distribución de Nostocales de las zonas supramareal e intermareal.
4. Caracterizar las poblaciones de campo o de cultivo, si se obtienen, mediante el análisis filogenético de las secuencias de los marcadores moleculares de la SSU rRNA 16S.
5. A partir del análisis filogenético de los marcadores moleculares del gen rRNA 16S obtenidos de las poblaciones que hayan podido secuenciarse, corroborar la posición taxonómica de las especies de Nostocales de Playa Muñecos dentro de la actual taxonomía de cianoprocariontes.

ÁREA DE ESTUDIO

Playa Muñecos Veracruz se localiza en el centro del estado en los $19^{\circ}44'55''\text{N}$ y $96^{\circ}34'23''\text{W}$ (Fig.1). Pertenece al Municipio de Alto Lucero de Gutiérrez Barrios y es cercana a las localidades de Palma Sola, Laguna Verde y Boca Andrea. Tiene un clima cálido con una época lluviosa que va de junio a febrero, y una temporada seca que abarca marzo, abril y mayo. En la época lluviosa hay una temporada de huracanes de junio a noviembre y de marzo a mayo una temporada de secas. En los meses de septiembre hasta mayo llegan grandes masas de aire polar seco y húmedo con vientos de muy fuertes a huracanados (Soto-Esparza, 1986).

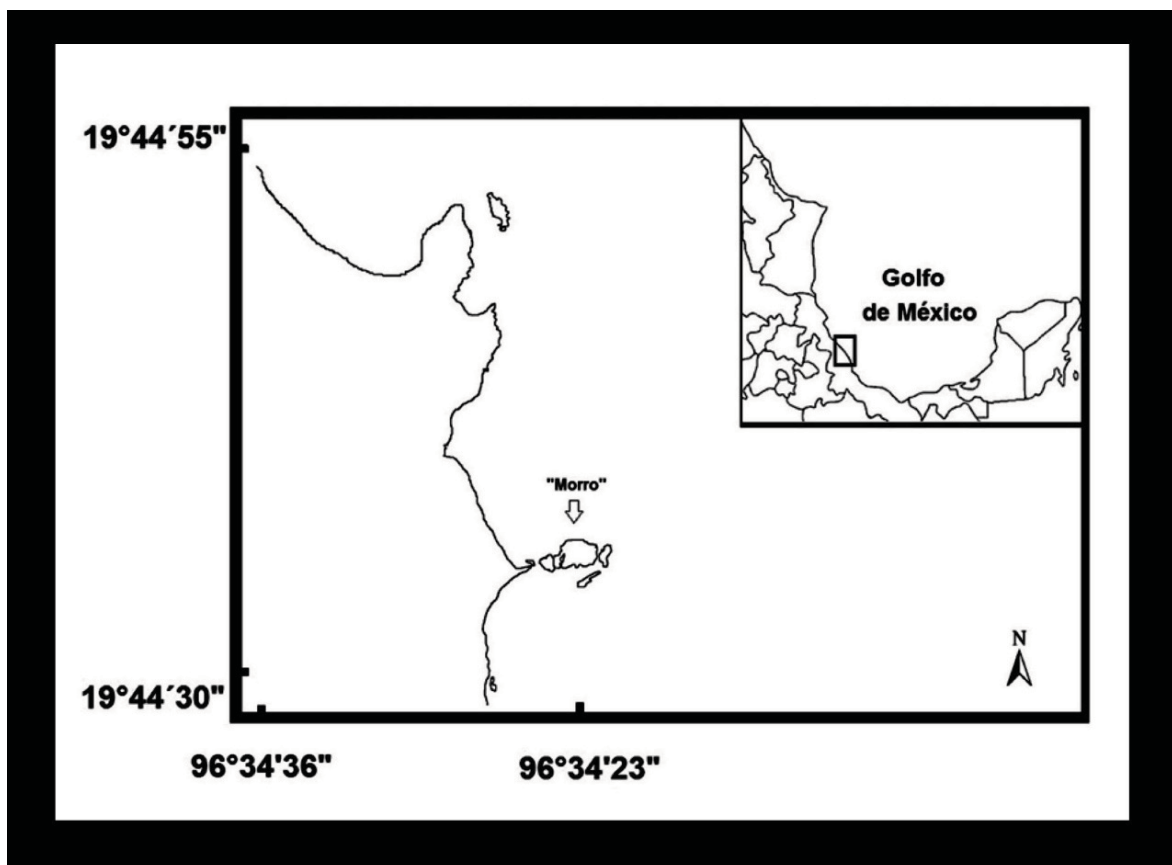


Figura 1. Localización de Playa Muñecos Veracruz (Modificado de González-Resendiz *et al.*, 2014)



Figura 2. Vista general de Playa Muñecos. Foto: Mónica Peralta.

MÉTODOS

Parte de las muestras procesadas se obtuvieron de la plataforma rocosa de las zonas supramareal e intermareal durante la temporada de secas de marzo de 2016. El resto de las muestras revisadas de la localidad son de las temporadas de secas y lluvias de 2012, 2013, 2014 y 2015 que se tomaron de la Colección de Cianoprocariontes de la Facultad de Ciencias de la UNAM (FCME). La muestra se separó de la roca colocando el cincel para cemento en diagonal, se golpeó con una maceta de 1 kg y al mismo tiempo se posicionó la mano para recibir la muestra. Los fragmentos de roca con los crecimientos se guardaron en bolsas de plástico con cierre adicionando papel absorbente, para mantenerlas secas se agregó sílica-gel de la marca Sigma-Aldrich, un rótulo que contiene el número de campo y datos ambientales de la localidad. Se realizó en el campo una primera identificación de las muestras utilizando un microscopio óptico Olympus CX31 y se capturaron los datos obtenidos de cada muestra en la base de datos de la colección (FCME). Los materiales se limpiaron removiendo de la roca invertebrados, macroalgas y otros organismos para su posterior secado y almacenaje en bolsas de papel. Para aislar las poblaciones a estudiar, se realizó observación directa mediante un microscopio estereoscópico Nikon SMZ800 1X corroborando que hubiera suficiente cantidad (\approx 300-500 mg) y viabilidad del material.

Las 35 poblaciones seleccionadas de aproximadamente 300-500 mg de peso seco se hidrataron por separado en un microtubo de polipropileno Eppendorf de 1.5 mL con agua marina de la localidad (35 ppm) estéril y filtrada mediante discos de membrana de nylon Micropore de 2.2 micras. Una vez hidratados, los filamentos y domos se aislaron separándolos nuevamente en microtubos de 1.5 mL. Los filamentos se volvieron a limpiar mediante 10 ciclos presionándolos con un pistilo estéril de plástico Axigen-PES15BSI para separar los contaminantes mediante el rompimiento de la vaina para después someterlos a 5 rondas de limpieza secuencial con gota. Los clastos de arcillas y arenas se retiraron mediante micromanipulación con pinzas de relojero (León-Tejera *et al.*, 2016; 2018). Para eliminar el sedimento más fino, se agitó la muestra hasta 10 veces con un equipo Vortex Genie durante un minuto y se centrifugó a 6000 rpm con un equipo Prism por 5 minutos eliminando el

sobrenadante. Para desprender los organismos epífitos del mucílago de los filamentos, se sometió la muestra a sonicación en un equipo Lenspia GLC-1000 por 5 rondas durante 3 minutos cada una. A partir de este material limpio, se elaboraron preparaciones frescas y semipermanentes de las cuales se tomaron micrografías con un microscopio óptico Olympus BX51 equipado con una cámara digital DP12 con los objetivos 10X, 20X, 40X y para los detalles celulares un objetivo de 100X. La pastilla de filamentos limpios de una misma población se dividió en 3 microtubos eppendorf de 1.5 mL: uno se cultivó con medio de cultivo SND rico en nitrógeno y micronutrientes, otro microtubo con aproximadamente 100 mg para la extracción de DNA y uno más con 100 mg ó menos se preservó como referencia seca en congelación a -20°C en un refrigerador convencional.

Los caracteres morfológicos utilizados para el estudio comparativo fueron: la forma, morfometría, textura, color de los talos y el diámetro de las colonias hemisféricas. La isopolaridad, heteropolaridad, forma, atenuación y ancho del filamento. La depositación, color y ancho de las vainas. El color, forma, morfometría y posición de los heterocitos. La forma, color y dimensiones celulares además de otras características importantes como la presencia o ausencia de ramificaciones falsas y hormogonios. (véase Komárek *et al.*, 2013, 2014, 2016). Los rasgos morfológicos de campo y de cultivo se registraron para su análisis mediante la observación y toma de aproximadamente 3500 micrografías de preparaciones frescas y semipermanentes en un microscopio óptico Olympus BX51 con contraste de interferencia diferencial DIC (Nomarski) equipado con una cámara digital DP12. Las medidas morfométricas se realizaron con el software de análisis de imágenes SigmaScan Pro (Jandel Scientific, Sausalito, California). El análisis morfológico y las descripciones taxonómicas del material de campo y cultivo se realizaron mediante su comparación con la literatura especializada (*e.g.* Komárek *et al.*, 2013, 2015; Geitler, 1932; Umezaki, 1958; León-Tejera *et al.*, 2016, 2017; Johansen *et al.*, 2017; González-Resendiz *et al.*, 2018). Las ilustraciones se elaboraron con el software Pixelmator (Kubiliaus, 08234 Vilnius, Lithuania).

ESTABLECIMIENTO DE CULTIVOS

Los cultivos del material de campo se realizaron siguiendo el protocolo de Jacinavicius *et al.* (2013) modificado en González-Reséndiz *et al.* (2015), León-Tejera *et al.* (2016) y modificado nuevamente para este trabajo. Para la obtención de las cepas se realizó la inoculación de filamentos limpios y activos metabólicamente en microtubos de polipropileno Eppendorf de 1.5 mL con medio de cultivo diluido en agar bacteriológico sólido BIOXON (Becton Dickinson México) rico en nitrógeno, cloruro de amonio (NH₄CL) y micronutrientes de la marca Baker Analyzed, Baker S.A. de C.V. Xalostoc Edo de Mex, de acuerdo a Waterbury *et al.* (1981, 1986, 1988). El crecimiento verde de filamentos u hormogonios sobre y dentro del agar se resembró en otro microtubo dejando suficiente material para seguir creciendo dentro del microtubo original. La pastilla de aproximadamente 1-2 mm se resembró nuevamente en microtubos evitando su contaminación por bacterias, hongos y cianoprocariontes cocoides. Si al menos una cuarta parte del medio de cultivo se observa con la cepa de interés (motas de unos 5 mm), entonces se resembró para aislarla y escalarla en cajas de petri o tubos de cultivo. Para inducir la expresión de los heterocitos se resembró material en medio de cultivo sólido sin nitrógeno SN-N. El crecimiento de todas las cepas se indujo colocando los microtubos en posición horizontal en una cámara de cultivo a 22-28°C con luces LED de 0.5W Bridgelux (Zetligth) con un fotoperiodo 12:12 luz-oscuridad. Las resiembras subsecuentes de los microtubos a tubos de cultivo y cajas de Petri en medio SN y SN-N (sin nitrógeno) se incubaron nuevamente pero ahora en una cámara de cultivo Lumistell ICP 30 con un fotoperiodo 12:12 horas luz-oscuridad a una temperatura constante de 23°C.

El seguimiento y registro de los cambios en la morfología se realizó fijando los filamentos cultivados en preparaciones semipermanentes utilizando gelatina glicerizada con formalina al 4%. La caracterización morfológica se obtuvo mediante el análisis comparativo de las micrografías con los manuales tradicionales y publicaciones especializadas. Para observar los cambios de los marcadores morfológicos y estructuras que no se observan en el material de campo, la descripción de cultivo se comparó con su contraparte ambiental comenzando por la

forma y dimensiones del crecimiento, la morfometría, color, forma, polarización, heteropolaridad e isopolaridad de los filamentos, la forma, dimensiones y color de las células, la forma, dimensiones y disposición de los heterocitos en el filamento además de la presencia de ramificaciones falsas y los hormogonios (Fig. 3)

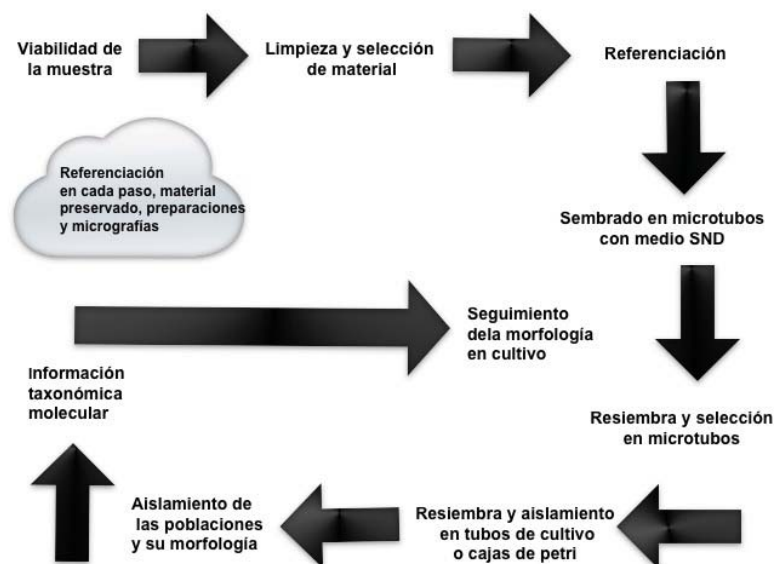


Figura 3. Protocolo de cultivo, obtención de datos morfológicos y moleculares para cianoprocariontes marinos béticos según Jacinavicius *et al.* (2013) modificado en González-Reséndiz *et al.* (2015), León-Tejera *et al.* (2016) y para este trabajo.

Caracterización molecular

Se extrajo DNA genómico de aproximadamente 100 mg de las muestras C1126, C1127, C1937 (campo), C1925 (cultivo), y C399 (cultivo) utilizando el estuche UltraClean Microbial DNA Isolation kit (MoBio Laboratories, Carlsbad, CA). El gen rRNA 16S y su región interespaciadora ITS 16S–23S fue amplificada mediante los *primers* 27F, Neilan *et al.* (1997) (5'-AGA GTT TGA TCC TGG CTC AG-3') y el VRF1, Wilmotte *et al.* (1993) (5'-CTC TGT GTG CCT AGG TAT CC-3'). Los productos de PCR se obtuvieron mediante las siguientes reacciones: PCR (mix) de 50 μ L conteniendo buffer de reacción 1x, 1.5 mM MgCl₂, 2.5U de Taq DNA polimerasa, el buffer de reacción 1x contenía 0.2 μ M de cada primer, 0.2 mM de dNTPs y aproximadamente 5 ng de DNA genómico. La reacción se llevó a cabo en un termociclador Eppendorf Mastercycler bajo condiciones estándar. Los productos de PCR de alrededor de 2 kb se recuperaron y purificaron mediante gel de agarosa con

el estuche Zymoclean® Gel DNA Recovery Kit (Zymo Research, Irvine, CA). Se cuantificó el DNA mediante un nanoespectrofotómetro, se llevó a cabo su clonación mediante plásmidos con el estuche CloneJET PCR Cloning Kit (ThermoFisher Scientific, Waltham, MA). La calidad y tamaño de los insertos en las clonas obtenidas se corroboró usando los pJET1.2 Forward and Reverse sequencing primers (ThermoFisher Scientific, Waltham, MA). Los productos de PCR fueron secuenciados en las instalaciones del IBt UNAM.

Análisis filogenético

El análisis molecular se realizó con las secuencias del gen rRNA 16S de aproximadamente 1500 pares de bases sin incluir la secuencia interespaciadora (ITS) de las muestras: C1937 M45 *Kyrtuthrix* JH(campo), C399 *Kyrtuthrix* sp 16S JH (cultivo), C1925MCL27 "*Scytonematopsis* cf. *crustacea*" 16S_JH (cultivo), C1126 *Phyllonema* Mu ecosLG y C1127_M56cl7_*Phyllonema*_Mu_ecos. Se recuperaron para este análisis 243 secuencias del orden Nostocales obtenidas de GenBank para el gen rRNA 16S de las familias: *Tolypothrichaceae*, *Rivulariaceae*, *Hapalosiphonaceae*, *Scytonemataceae*, *Stigonemataceae*, *Aphanizomenoaceae* y de los géneros *Calothrix*, *Spirirestris*, *Nostoc*, *Macrochaete* y como grupo externo se utilizó al género *Chroococidiopsis*. La matriz que incluye las secuencias del estudio se alineó mediante el paquete ClustalW (Thomson *et al.*, 2003) y se editó manualmente con el programa PhyDE (Müller *et al.*, 2005). Para inferir las relaciones filogenéticas se realizaron los análisis de máxima parsimonia (MP) y máxima verosimilitud (ML) mediante el programa Seaview (Gouy *et al.*, 2009) con 1000 iteraciones cada uno y los parámetros por omisión. El análisis bayesiano se realizó con el paquete MrBayes 3.2.2 (Ronquist *et al.*, 2012) mediante el portal de Internet CIPRES (Miller *et al.*, 2010) una sola vez con cuatro cadenas durante 10,000,000 de generaciones y los parámetros por omisión. La visualización y edición de los árboles resultantes se realizó mediante el programa Figtree (Rambaut, 2007) y la edición del árbol final se ejecutó con el programa vectorial Sketch© (2008, (KVK) 60360461 Hague NL; Bohemian Coding).

RESULTADOS

Morfología

A partir de las muestras procesadas se pudieron delimitar 29 morfotipos de los que se realizaron sus descripciones detalladas. Para algunas poblaciones (Tabla 1, anexos I-V) desde el punto de vista taxonómico tradicional se delimitaron 4 especies de la familia *Rivulariaceae*: *Calothrix* cf. *confervicola* con dos morfotipos, *Isactis* cf. *plana* con un morfotipo, *Rivularia* cf. *atra* con 4 morfotipos y *Nunduva* cf. *biania* con 1 morfotipo. Estas poblaciones no se lograron cultivar debido a contaminación, por lo que tampoco se logró obtener DNA para su caracterización molecular.

Dentro del género *Kyrtuthrix* se delimitaron sólo con la morfología 2 morfotipos bajo el epíteto específico cf. *maculans* (C1423, C390). Se obtuvo el cultivo y seguimiento de la morfología de las muestras C399 y C1937 denominándose como *Kyrtuthrix* sp. De la muestra de campo C1937 se obtuvo la secuencia del gen rRNA 16S. Del cultivo de la muestra C399 se obtuvo la secuencia del gen rRNA 16S y el seguimiento de su morfología.

Para *Phyllonema* *ansata* se determinaron 8 morfotipos con la morfología tradicional dentro de la familia *Scytonemataceae* con el epíteto *Petalonema* cf. *incrustans* pero la evidencia molecular obtenida de las muestras C1126, C1127 más lo establecido por Alvarenga *et al.* (2016) cambió estos 8 morfotipos de familia, así como de género y quedan como *Phyllonema* *ansata* (González-Resendiz *et al.*, 2018).

Aunque inicialmente se determinaron 11 morfotipos como *Scytonematopsis* cf. *crustacea* dentro de la familia tradicional *Scytonemataceae*, de uno de ellos (C1925) se obtuvo una cepa con seguimiento de la morfología. De esta misma muestra se obtuvo la secuencia del rRNA 16S a partir del cultivo, donde su análisis filogenético dió como resultado su ubicación como parte de *Nunduva* (González-Resendiz *et al.*, 2018), y lejos de la familia *Scytonemataceae*. De la muestra C819 sólo mediante

marcadores morfológicos se determinó un morfotipo como *Nunduva* cf. *biania* (Tabla 1, Anexos). Todas estas secuencias quedaron incluidas dentro de la familia Rivulariaceae. La posición taxonómica se determinó siguiendo el nuevo sistema de clasificación propuesto por Komárek *et al.* (2014) (véase listado taxonómico: 26).

Tabla 1. Resultados resumidos de los análisis morfológicos y moleculares

Taxón	No de morfotipos	Hábitat	Morfología campo	Morfología cultivo	Filogenia
<i>Calothrix</i> cf. <i>confervicola</i> C. Agardh ex Bornet & Flahault 1886	2	mesomareal media-baja	si	no	no
<i>Isactis</i> cf. <i>plana</i> Thur. ex Bornet & Flahault, 1886	1	mesomarea media	si	no	no
<i>Rivularia</i> cf. <i>atra</i> Roth ex Bornet & Flahault, 1886	4	mesomareal media	si	no	no
<i>Kyrtuthrix</i> cf. <i>maculans</i> (Gomont) I. Umezaki 1958)	2	mesomareal media-baja	si	no	no
<i>Kyrtuthrix</i> sp.1	1	mesomareal media-baja	si	si	si(cultivo)
<i>Kyrtuthrix</i> sp. 2	1	mesomareal media-baja	si	si	si(campo)
<i>Phyllonema ansata</i> González-Resendiz, León-Tejera et Johansen 2018	8	supramareal	si	si	si
<i>Nunduva</i> cf. <i>blania</i>	1	mesomareal media-baja	si	no	no
<i>Scytonematopsis</i> cf. <i>crustacea</i> Thuret ex Bornet & Flahault) Koválik & Komárek 1988.	11	supramareal, mesomareal alta-media y baja	si	si	Si (cultivo C1925)

Cultivos

Se obtuvieron de los materiales de campo cepas no axénicas dando y su morfología de las siguientes muestras: C399 *Kyrtuthrix* sp., C1937 *Kyrtuthrix* sp., C386 *Phyllonema ansata*, C1926 *Phyllonema ansata* y C1925 *Scytonematopsis* cf. *crustacea*. Se elaboraron sus descripciones correspondientes y el análisis comparativo con su referencia de campo del mismo género así como el análisis filogenético de las muestras de cultivo C399 y de campo C1925.

En el análisis comparativo se encontraron similitudes con las poblaciones de campo, mostrando que algunos caracteres a nivel de género y especie son estables, como por ejemplo los filamentos heteropolares en *Kyrtuthrix*, *Calothrix* y *Rivularia* mientras que en otros se observaron diferencias notables con el material de campo durante el desarrollo y senescencia de los cultivos tales como células maduras incipientes, la presencia de filamentos con morfología anómala con respecto a lo normalmente observado y descrito o crecimiento de filamentos desorganizados sobre el agar.

Distribución

Zona supramareal

La distribución espacial de los organismos encontrados en la plataforma intermareal rocosa es heterogénea: *Phyllonema ansata* crece en las oquedades y grietas de la roca volcánica de la zona supramareal, raramente en la zona mesomareal alta asociada a *Scytonematopsis* cf. *crustacea*. En esta zona la humedad se presenta como aerosoles dentro de los refugios en la roca y la radiación solar es menor que en la mesomareal, sin embargo *Phyllonema ansata* tolera la desecación a través de su talo esponjoso y su vaina gruesa y pigmentada.

Zona mesomareal

En la mesomareal alta y media se encontraron 2 morfotipos de *Calothrix* cf. *confervicola* adheridos a las rocas volcánicas sumergidos y con sedimentos, otros crecimientos principalmente de *Scytonematopsis* cf. *crustacea* (11 morfotipos)

sumergidos en pozas de marea y canales de corriente mientras que *Rivularia* cf. *atra* (4 morfotipos) e *Isactis* cf. *plana* estaban fuertemente adheridas a rocas lisas emergidas y expuestas a lavados constantes. En estas zonas, aunque la radiación solar es directa, hay humedad constante, una salinidad más estable y temperaturas más bajas. Los talos pegajosos y costrosos de *Kyrtuthrix* cf. *maculans* (4 morfotipos) no son tan altos y su organización paralela muy junta lo que evita que la corriente los desprenda de la roca en donde no comparten espacio con otros filamentos. Los cianoprocariontes marinos bénticos del orden **Nostocales** comparten los microambientes con las algas eucariotas, microinvertebrados como los gasterópodos, cirrípedos, copépodos, anfípodos e isópodos. Estos factores ambientales físico-químicos y biológicos son características particulares de las poblaciones tropicales descritas en el presente estudio, con lo cual se distinguen de lo descrito anteriormente para ambientes acuáticos de aguas epicontinentales y ambientes marinos en latitudes templadas.

Análisis filogenético

Kyrtuthrix

Como resultado del análisis filogenético de las poblaciones de campo o cultivo, los siguientes taxa presentaron cambios en su taxonomía: para las secuencias **C1937M45CL12 Kyrtuthrix 16S JH (campo)**, **C399 M_CL7CL8CL10_cons_Kyrtuthrix sp_16S_JH (cultivo)**, cambiaron de la familia *Scytonemataceae* a *Rivulariaceae*, el análisis corroboró al género pero se comprobó que el epíteto *maculans* no es el correcto (veáse León-Tejera *et al.*, 2016).

Nunduva

La secuencia **C1925 CL2_7 _ Scytonematopsis cf crustacea_JH (cultivo)** que tiene su origen en la muestra de campo C1925, es un grupo hermano debajo del nuevo género *Nunduva* (González-Resendiz *et al.*, 2018) pero sin arrojar aún un resultado conclusivo que pudiera incluir a esta población en el género (Figura.4). Como consecuencia del análisis esta población cambió a la familia *Rivulariaceae*, y se sugiere realizar un análisis más amplio para definir su situación taxonómica.

Phyllonema

En el caso del taxón de las poblaciones determinadas de acuerdo a la morfología como *Petalonema* cf. *incrustans* la evidencia a nivel molecular del análisis de las secuencias **C1126_M54_Phyllonema_Mu_ecosLG** y **C1127_M56cl7_Phyllonema_Mu_ecos** las agrupa en la familia Rivulariaceae y en un nuevo género *Phyllonema* (Alvarenga *et al.*, 2016) y en la nueva especie *ansata* (González-Resendiz *et al.*, 2018). Todas las secuencias analizadas se observaron muy distantes filogenéticamente de la familia *Scytonemataceae* (Figura. 4).

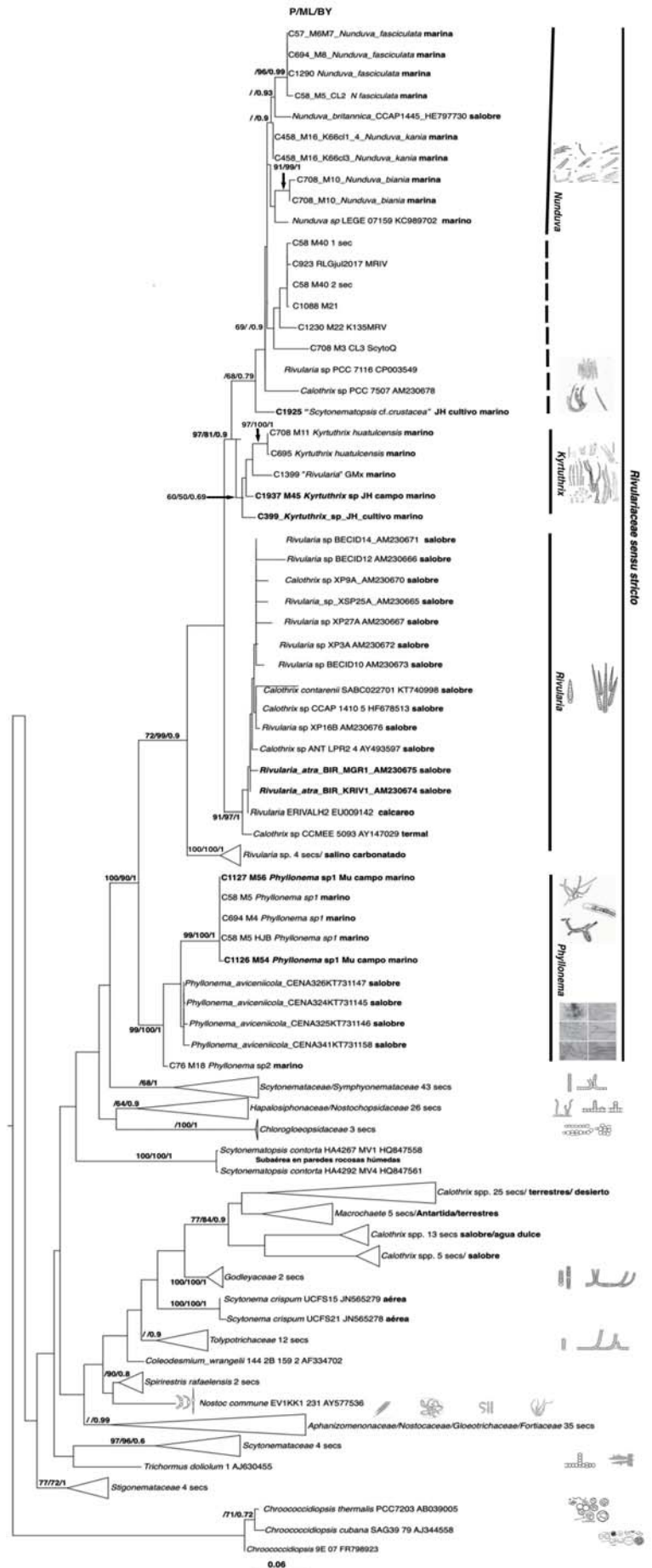


Figura 4. Relaciones filogenéticas (Parsimonia/Máxima verosimilitud/Bayesiano) y morfología de las secuencias: C1925 *Scytonematopsis cf. crustacea* JH cultivo marino, posiblemente una especie de *Nunduva*, C1937 M45 *Kyrthuthrix* sp JH campo marino, C399 *Kyrthuthrix* cultivo marino dos posibles especies de *Kyrthuthrix*, C1126, C1127 dos secuencias de *Phyllonema* ansata.

Listado taxonómico de acuerdo con Komárek *et al.* (2014).

Nostocales Borzi 1914

Rivulariaceae Kutzing. ex Bornet et Flahault 1886.

Calothrix Agardh ex Bornet et Flahault 1886.

Calothrix cf. *confervicola* C. Agardh ex Bornet & Flahault 1886

Isactis Thuret ex Bornet & Flahault, 1886.

Isactis cf. *plana* Thuret ex Bornet & Flahault, 1886.

Rivularia C. Agardh ex Bornet & Flahault, 1886.

Rivularia cf. *atra* Roth ex Bornet & Flahault, 1886

Kyrtuthrix Ercegovic, 1929.

Kyrtuthrix cf. *maculans* (Gomont) I. Umezaki 1958

Kyrtuthrix sp.1

Kyrtuthrix sp.2

Phyllonema D.O. Alvarenga, J. Rigonato, L.H.Z. Branco, I.S. Melo & M.F. Fiore
2016

Phyllonema ansata González-Resendiz, León-Tejera et Johansen 2018

Nunduva González-Resendiz, León-Tejera et Johansen 2018

Nunduva sp. (*Scytonematopsis* cf. *crustacea*)*

Nunduva cf. *biania* González-Resendiz, León-Tejera & J.R.Johansen 2018

DESCRIPCIONES TAXONÓMICAS

Calothrix cf. confervicola C. Agardh ex Bornet & Flahault 1886 (Figura 5)

Talos de color verde-azul grisáceo, epilíticos, erectos, cespitosos de 112–187 μm de alto (Fig. 5. A). Filamentos heteropolares rectos o ligeramente curvados de 4–7.6 μm de ancho y atenuados muy suavemente con un pelo formado de células hialinas (Fig. 5. E). Tricomas uniseriados y ligeramente constreñidos hacia los septos. Vaina individual firme de hialina a opaca, abierta en las atenuaciones y de 0.6–2.2 μm de ancho (Fig. 5. C). Células discoidales más anchas que largas de 1.3–6 μm de ancho por 0.9–3 μm de largo de color verde azul con tonalidades marrón rojizo (Fig. D). Hormogonios heteropolares creciendo en fila dentro de la vaina, algunos muy parecidos a los filamentos más maduros de 45 μm de largo (Fig. 5. E,F). Heterocitos basales hemisféricos de color marrón claro.

Hábitat: Epilítica en la mesomareal sobre la roca sedimentaria consolidada en la roca volcánica. Asociada con otros cianoprocariontes heterocistosos y algas eucariontes. Muestra C1925 de la temporada de secas de abril de 2016.

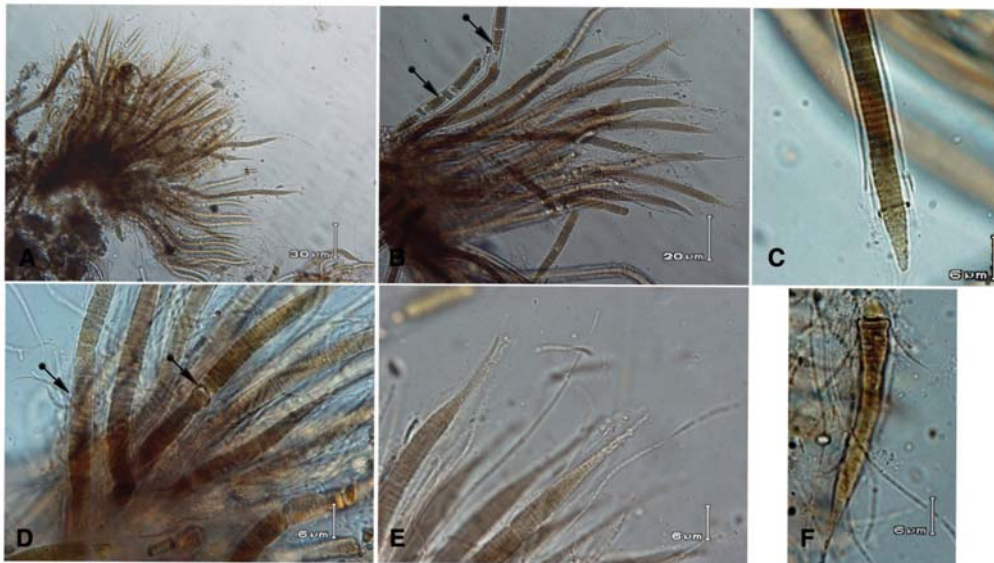


Figura 5. *Calothrix cf. confervicola*. A. Vista general del talo. B. Filamentos paralelos y hormogonios alineados dentro de la vaina. C. Filamento con atenuación y vaina abierta. D. Constricción celular y heterocito intercalar. E. Filamentos con atenuaciones y pelo hialino. F. Hormogonio ya atenuado.

Calothrix cf. confervicola Agardh ex Bornet & Flahault 1886 (Figura 6)

Talo erecto y cespitoso de color verde azul intenso de 100-150 μm de alto (Fig. 6. A). Filamentos heteropolares de 4.3-6 μm de ancho que son más anchos en la base y se atenúan suavemente con un pelo largo formado de células hialinas (Fig. 6. B-C). Tricomas uniseriados y ligeramente constreñidos hacia los septos. Vaina firme, hialina y abierta en las terminaciones. Células de color verde azul grisáceo más anchas que largas en forma cilíndrica de 2.3-5.5 μm de ancho y 1-2.5 μm de largo. Un heterocito basal de 2-3.5 μm de ancho y 1-2.5 μm de largo, hemisféricos y del mismo color que las células vegetativas (Fig.6 C). Hormogonios heteropolares creciendo alineados dentro de la vaina, atenuados y de 7-24 μm de largo y 2-4 μm de ancho (Fig. 6. E,F).

Hábitat: En la plataforma intermareal creciendo en la zona mesomareal con oleaje moderado, asociada otros cianoprocariontes, balanos y gasterópodos. Muestra C398 de la temporada de secas durante marzo de 2012.

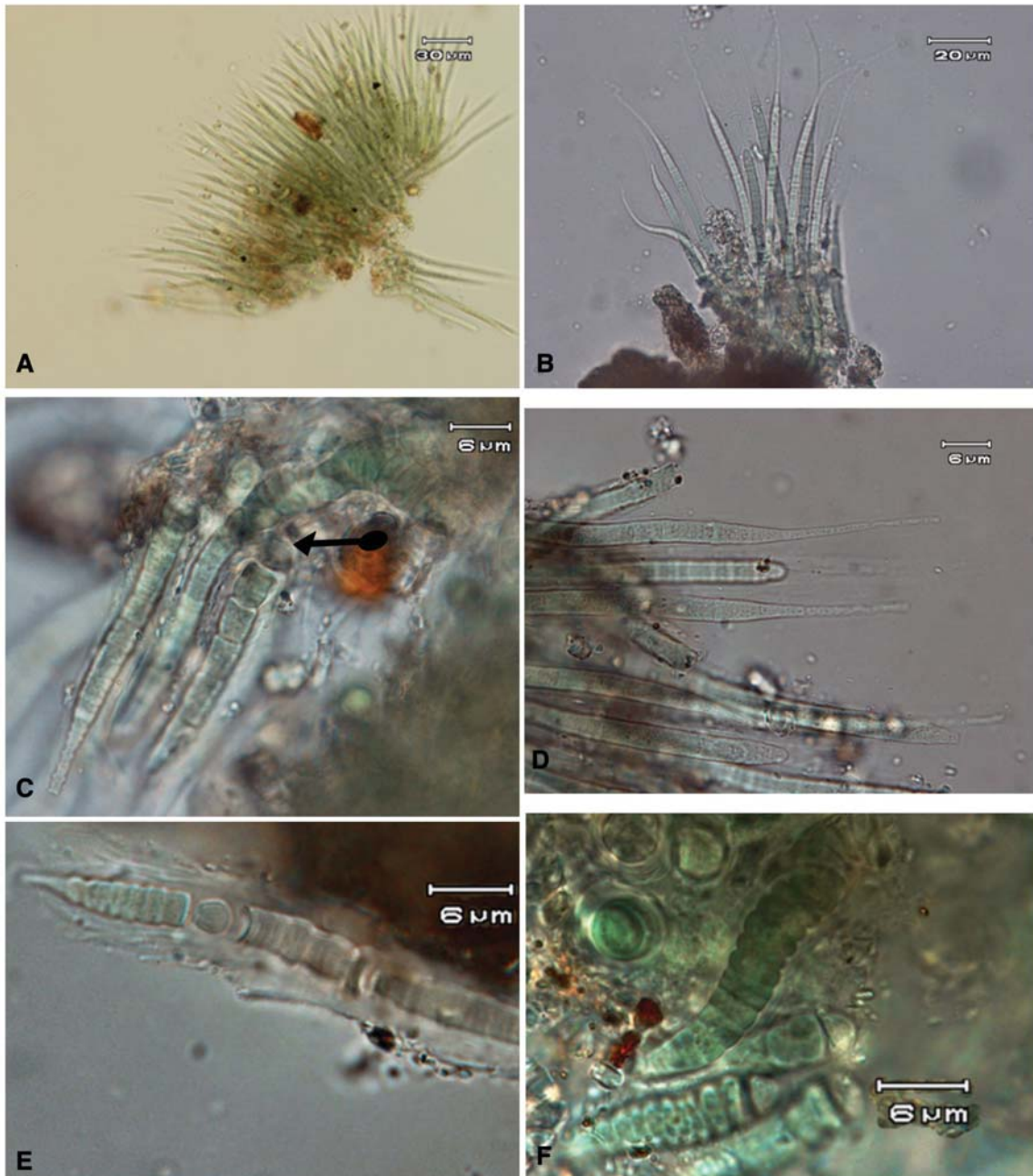


Figura 6. *Calothrix* cf. *confervicola*. A. Vista general del talo. B. Filamentos atenuados con pelo. C. Heterocitos en tricomas heteropolares. D. Detalle de filamentos filamentos atenuados con pelo. E. Hormogonios en fila F. Hormogonios y detalle de células.

Notas taxonómicas para *Calothrix cf. confervicola*

La morfología de estas poblaciones es parecida a lo descrito en Bornet, É. y Flahault, C. (1886:349) incluyendo el hecho de que los hormogonios se forman en fila dentro de la vaina. También el material analizado corresponde en lo general con la descripción de *Calothrix confervicola* en C. Agardh ex Bornet & Flahault (1886). Las células en este material se diferencian morfométricamente debido a que el largo es menor al reportado en Komárek *et al.* (2013:212) (12-25 μm). El largo y ancho de los filamentos es menor al tipo del género en Komárek *et al.* (2013:216,6a) por lo que nuestro material presenta en general dimensiones menores. El hábitat difiere de lo reportado, ya que el material estudiado es marino epilítico sobre rocas volcánicas y lo reportado anteriormente crece sobre roca caliza, detritus y sobre otras algas (Anexo I). Consideramos que es necesario realizar la caracterización molecular tanto de nuestras poblaciones como de la especie tipo del género para esclarecer su posición taxonómica. Es altamente probable que las poblaciones estudiadas designadas como *Calothrix cf. confervicola* constituyan una nueva entidad taxonómica en tanto que presentan diferencias morfométricas muy por debajo a lo reportado anteriormente y que a pesar de ser marinos difieran en ambiente.

Isactis cf. plana Thuret ex Bornet et Flahault 1886 (Figura 7)

Talo rastrero, verde azul oscuro en forma de costras planas y coriáceas sobre la roca con filamentos postrados y organizados paralelamente de 135-170 μm de alto (Fig. 7. A-C). Filamentos heteropolares de 5-7 μm de ancho (Fig. 7. B) con atenuación abrupta y una prolongación en forma de pelo (Fig. 7. F). Vaina común hialina a oscura. Vaina individual plana, hialina que se intercala en paralelo entre filamento y filamento (Fig. 7. F). Tricomas contreñidos, rectos o ligeramente flexuosos de color verde oliva. Células de 1.6 μm de ancho por 3 μm de largo de color verde azul opaco (Fig. 7. E). Heterocito basal de entre 5-3 μm de ancho a 4-2 μm de largo de color verde claro (Fig. 7. D).

Hábitat: Marino. crece en la zona mesomareal de la plataforma intermareal, epilítica sobre roca volcánica, adherida en costras lisas de roca sedimentaria. Muestra C388 de la temporada de secas en marzo de 2012.

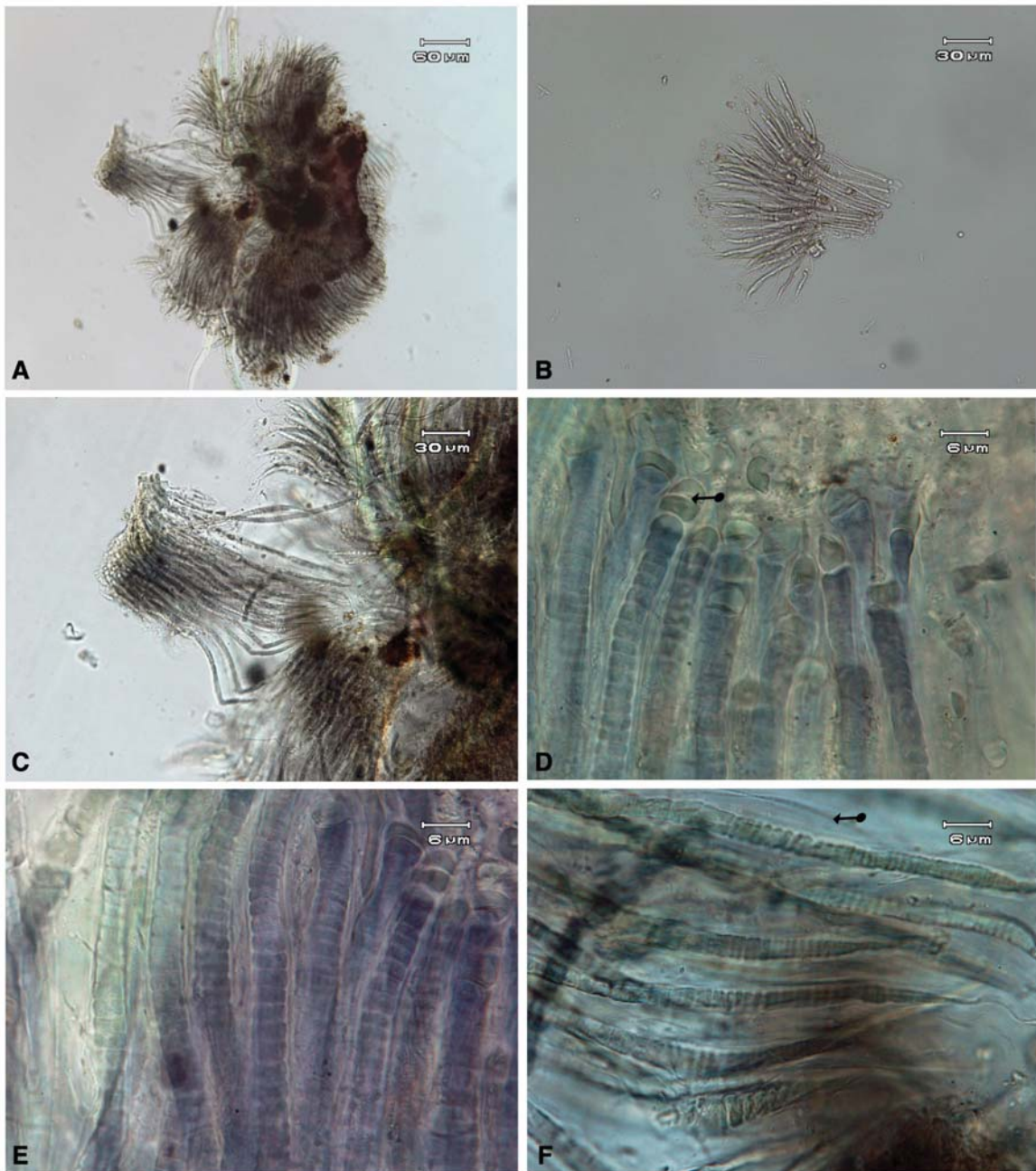


Figura 7. *Isactis cf. plana*. A-C. Vista general del talo con filamentos dispuestos en paralelo. D. Heterocitos basales. E. Células hacia la base de los tricomas. F. Atenuaciones y vaina plana.

Notas taxonómicas para *Isactis* cf. *plana*

El talo es muy parecido morfológicamente a lo descrito por Freymy (1934:151) y más afin a lo descrito por Setchel y Gardner (1918:104) y por Komárek *et al.* (2013). Las células son muy parecidas a lo reportado anteriormente, así como los tricomas, sin embargo la vaina común en nuestro material no es tan gelatinizada. Los heterocitos basales son parecidos a los reportado en los manuales de los autores aquí citados aquí. Este material presenta hormogonios que se liberan en la parte superior del talo como en *Rivularia* cf. *atra*. La vaina individual en este material es plana y se observa que los filamentos se sobrelapan en paralelo. Las diferencias mas importantes del material analizado con lo reportado en la bibliografía son: el talo que es mucho más pequeño y los filamentos de nuestro material que no tiene ramificaciones falsas como en Bornet & Thuret (1880:163). Los hormogonios se reportan en Bornet & Thuret (1880:163) formándose dentro de la vaina en fila, muy similar a lo descrito para *Calothrix cofervicola* (Anexo II). Por estas diferencias se le asigna el epíteto específico con un cf. pero con la recomendación de realizar los análisis moleculares con el rRNA 16S para validar o rechazar su estatus taxonómico. Consideramos que debido a las diferencias geográficas y morfológicas podría tratarse de una entidad taxonómica nueva. Ya había sido reportada anteriormente para Playa Hermosa, Ver. en el Golfo de México como *I.* cf. *plana* (Martinez-Yerena, 2016)

Rivularia cf. *atra* Roth ex Bornet & Flahault, 1886:353 (Figura 8)

Talo hemisférico de color verde azul oscuro de 80-125 μm de alto (Fig. 8. A-B). Filamentos heteropolares arreglados hemisférica y paralelamente dentro de un mucilago común hialino amarillento a dorado en la parte superior o externa y atenuados abruptamente de 2.8-6 μm de ancho (Fig. 8. C). Tricomas de color verde azul claro uniseriados y ligeramente constreñidos hacia los septos (Fig. 8. D). Vaina individual, firme, hialina y con una apertura donde los tricomas se atenuan (Fig. 8. D, F). Vaina común coriacea, gruesa y de color verde azul oscuro. Tricomas con un heterocito basal de 1.8-2.5 μm ancho y 1.5-2 μm de largo subesférico y de color marrón claro (Fig. 8. E). Células más anchas que largas verde azul claro de 1.2-3 μm de ancho por 1-2.2 μm de largo. Hormogonios heteropolares emergen de la parte superior por la apertura de la vaina individual del filamento y por aperturas en la superficie de la vaina común (Fig. 8. D).

Hábitat: Epilítica en la plataforma rocosa intermareal, sobre algas coralinas costrosas, balanos, cianoprocariontes filamentosos y algas eucariontes. Muestra C382 de la temporada de secas del 8 de marzo de 2012.

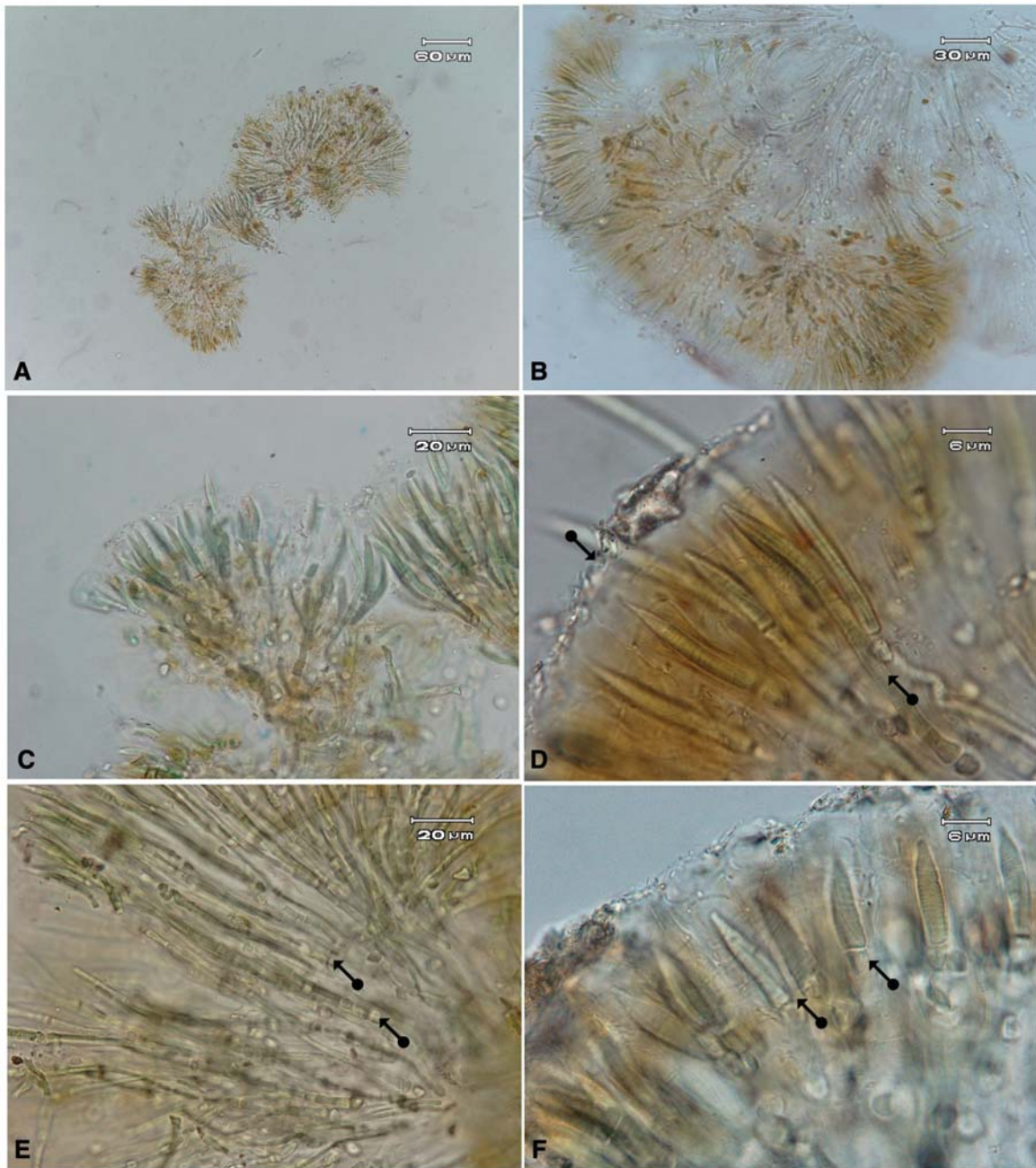


Figura 8. *Rivularia cf. atra*. A. Vista de un corte transversal del talo. B. Vista de filamentos radiales en paralelo. C-D . Vaina común y heterocito basal. E. Heterocitos. F. Vista de la vaina común, tricomas atenuados, detalles celulares y hormogonios

Rivularia cf. *atra* Roth ex Bornet & Flahault 1886:353 (Figura 9)

Talo hemisférico verde-azul de 241-485 μm de alto (Fig. 9. A-B). Filamentos heteropolares de 1-7.5 μm de ancho, arreglados en paralelo radialmente y atenuados abruptamente. Tricomas uniseriados y ligeramente constreñidos hacia los septos (Fig. 9. C-D). Vaina firme, hialina y abierta en las atenuaciones de 0.5-4 μm de ancho, vaina común coriacea, gruesa y de color verde oscuro. Un solo heterocito basal de 1.9-12.5 μm de ancho y 2-9 μm de largo con forma subsférica y de color marrón claro (Fig. 9. E). Células verde azul claro de 0.5-10 μm de ancho por 0.4-2.3 μm de largo. Hormogonios heteropolares de unos 24 μm de largo emergiendo de la parte superior de la colonia (Fig. 9. E-F).

Hábitat: Epilítica en la plataforma rocosa intermareal, sobre algas coralinas costrosas, balanos, cianoprocariontes filamentosos y algas eucariontes. Muestra C929 de la temporada de secas-lluvias del 18 de mayo de 2013.

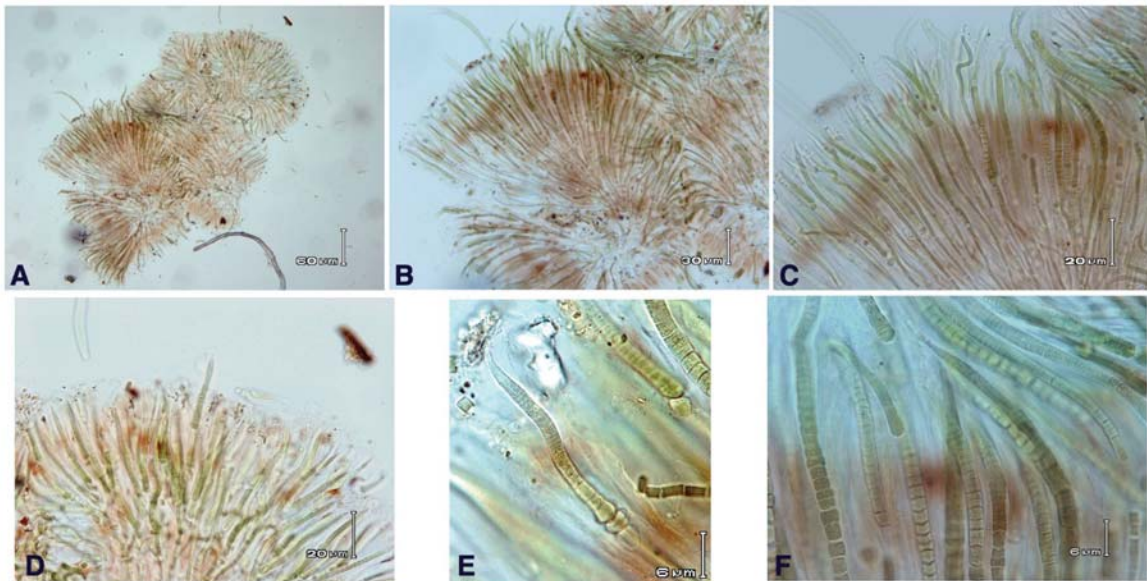


Figura 9. *Rivularia* cf. *atra*. A-B. Vista general del talo hemisférico. C-D. Filamentos radiales, paralelos entre sí. E. Detalle de células, heterocitos, vaina y hormogonios. E. Detalle de células constreñidas y atenuaciones terminales.

Rivularia cf. *atra* Roth ex Bornet & Flahault 1886:353 (Figura 10)

Talo hemisférico de color verde azul con la periferia marrón (Fig. 10. A), los talos más grandes están fusionados con otros talos de color azul verde oscuro formando una colonia irregular que mide unos 120–335 μm de alto. Filamentos heteropolares de color verde-azul de 0.5–5 μm de ancho y atenuados con un pelo terminal hialino. Tricomas uniseriados y ligeramente constreñidos hacia los septos celulares. Vaina individual firme, estratificada, hialina y abierta hacia las atenuaciones de color marrón dorado de 1-2.5 μm de ancho. Vaina común coriacea de color verde-azul oscuro al interior y más dorada al exterior (Fig. 10. C-D). Células verde-azul claro de 0.5–3.7 μm de ancho por 0.5–2.5 μm de largo, de forma cilíndrica en filamentos más maduros e isodiamétricas en las atenuaciones (Fig. 10. D-E). Heterocitos subesféricos de 3.3-2.5 μm . Hormogonio verde-azul claro de 0.8–4.3 μm de ancho por 16–26 μm de largo con vaina hialina, atenuado y con un heterocito basal (Fig. 10. F).

Hábitat: Epilítica en la zona mesomareal con oleaje moderado. Creciendo junto a otros cianoprocariontes, algas eucariontes y moluscos. Muestra 1423 de la temporada de secas del 8 de marzo de 2015.

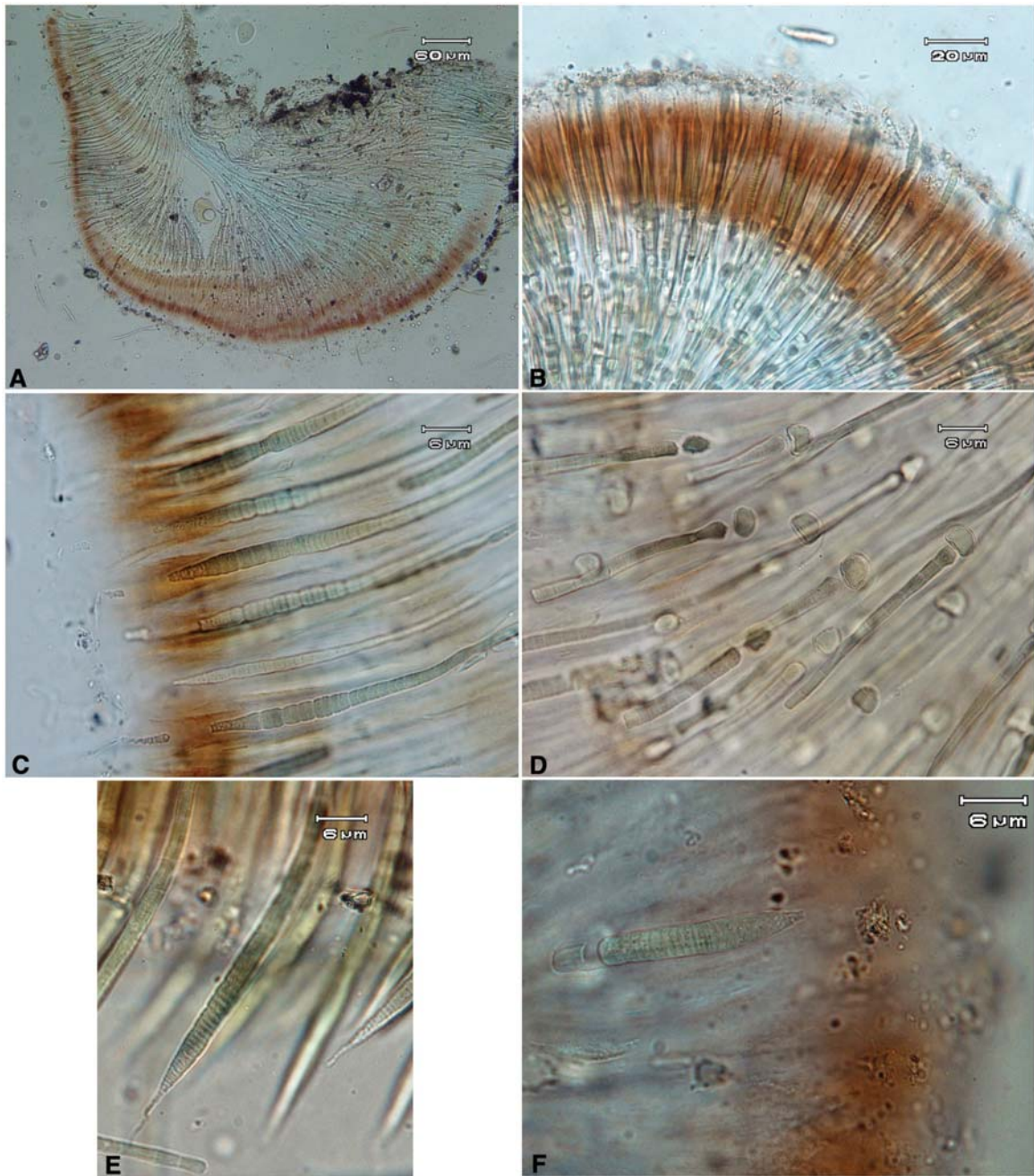


Figura 10. *Rivularia* cf. *atra*. A-B. Vista general del talo hemisférico. C-D. Filamentos, vaina y heterocitos. E. Detalle de atenuaciones, células y vaina. F. Heterocito y hormogonio.

Rivularia cf. atra Roth ex Bornet & Flahault, 1886:353 (Figura 11)

Talos verde azul oscuro, coriáceos, elásticos al tacto, hemisféricos a irregulares de 26–162 μm (Fig. 11. A). Filamentos heteropolares de color verde azul de 0.5- 7 μm de ancho, paralelos entre sí e intercalados a diferentes alturas radialmente en la colonia con atenuaciones suaves y curvadas. Tricomas uniseriados, ligeramente constreñidos, rectos y a veces curvados. Células verdeazuladas de 0.7–3 μm de ancho y de 0.5- 2.3 μm de largo con forma cilíndrica a isodiamétrica y más anchas que largas en la atenuación. Heterocitos basales de 1.4–4.6 μm de ancho por 1.6–5 μm de largo con una separación notoria con respecto a la célula basal y un nódulo polar largo. Hormogonios isopolares de 18.5-35 μm de largo que se ubican en la periferia del talo con color verde-azul y vaina dorada (Fig. 11. B-D). Aperturas en la superficie de la vaina común de 3-6.5 μm de diámetro en forma de celdas poligonales de donde emergen las atenuaciones de los filamentos y los hormogonios (Fig. 11. D).

Hábitat: Epilítica en la mesomareal con oleaje moderado. Creciendo sobre roca volcánica con costras de roca sedimentaria y algas coralinas costrosas. Muestra C1915b de la temporada de secas en abril de 2016.

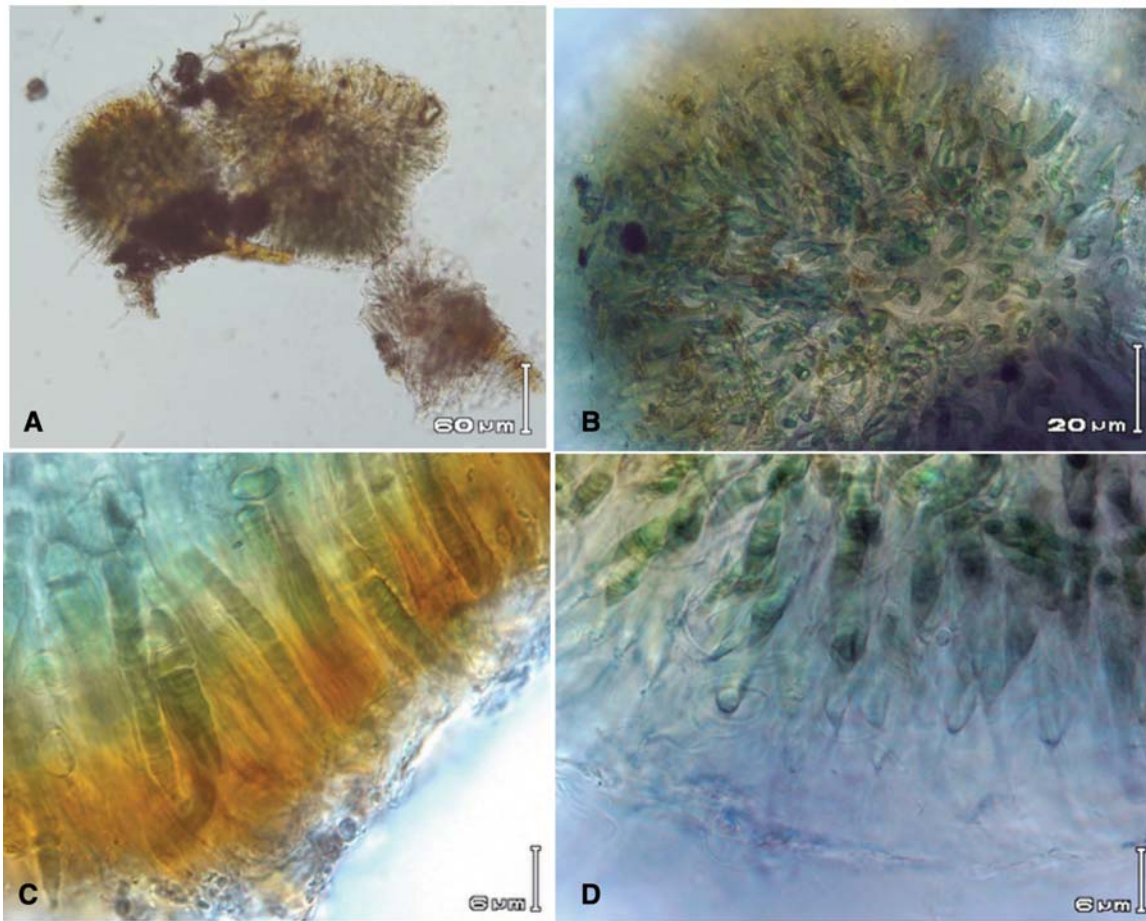


Figura 11. *Rivularia* cf. *atra*. A. Talo hemisférico, B. Superficie de la colonia con las vainas abiertas de donde salen los tricomas atenuados y hormogonios. C. Vaina y hormogonios. D. Aperturas de superficie de las vainas individuales dentro de la común.

Notas taxonómicas para *Rivularia* cf. *atra*

Estas morfoespecies coinciden con lo analizado por Komárek *et al.* (2013:353) también son consistentes con la morfología del talo, filamento y el hábitat marino en Bornet y Flahault (1886:353) (Anexo III). Se le considera de amplia distribución en los litorales rocosos del mundo incluyendo Europa como en Fremy (1972) y Japón en Umezaki (1958). Ya se había reportado algo parecido con un cf. en Martínez Yereña (2017) como *Rivullaria* cf. *bullata*. A esta especie se le asigna el epíteto específico correspondiente con un cf. ya que, aunque la especie tipo del género esta secuenciada y analizada filogenéticamente se trata de un organismo de aguas epicontinentales, por ello consideramos que esta población necesita ser revisada y reposicionada taxonómicamente con evidencia a nivel molecular.

Kyrtuthrix Ercegovic, 1929

Kyrtuthrix cf. *maculans* (Gomont) I. Umezaki 1958. (Figura 12)

Talo erecto de color verde-azul oscuro, costroso de 74-203 μm de alto, suave al tacto y creciendo perpendicular al sustrato (Fig. 12. A). Filamentos de (3) 6-9 μm de ancho isopolares, doblados en su parte basal formando una horquilla (Fig. 12. B) y atenuados en la parte superior (Fig. 12. C-D). Tricomas uniseriados y muy constreñidos hacia los septos, atenuados más o menos abruptamente y con células apicales más pequeñas pero del mismo color que el resto del tricoma (Fig. 12. D). Células de color verde azul brillante de 1-2.6 μm de ancho por 1.6-2.7 μm de largo, en forma cilíndrica, discoidal y frecuentemente con forma de cono truncado (Fig. 12. F). Heterocitos intercalares en forma cilíndrica de 5 μm de ancho por 3.5 μm de largo (Fig. 12. C). Vaina de 1-2.3 μm de ancho firme, hialina, estratificada y de color marrón-dorado hacia la parte apical (Fig. 12. D). Hormogonios de color verde a dorado de 6-18 μm de largo (Fig. 12. E-G).

Hábitat: Epilítica en la zona mesomareal, adherida fuertemente a la roca y sólo ligeramente enterrada dentro del sustrato arenoso hacia la parte basal de los filamentos. Creciendo sobre roca sedimentaria acrecentada por conchas de moluscos y material orgánico calcáreo. Alberga entre sus filamentos cianoprocariontes cocoides epífitos. Muestra C390 de marzo de 2012.

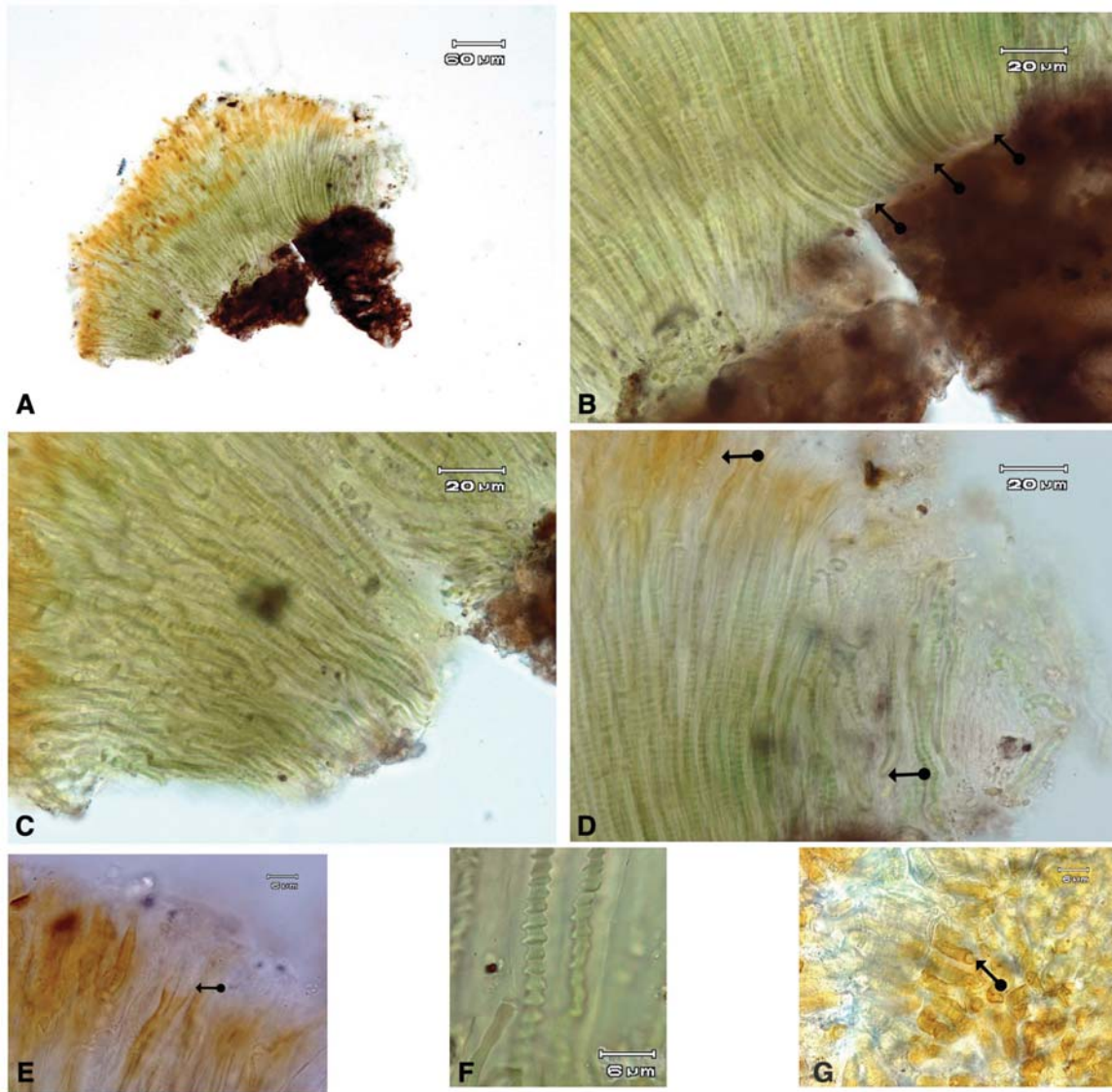


Figura 12. *Kyrtothrix* cf. *maculans*. A. Vista general del talo. B. Filamentos con dobleces en la base. C. Horquillas (“loops”) en los filamentos. D. Atenuaciones con vaina dorada. E. Atenuaciones, F. Células en forma de cono truncado. G. Hormogonios heteropolares.

Kyrtuthrix sp.1 (Figura 13)

Talo costroso, suave y erecto de 57–98 μm de alto de color verde-azul oscuro con la parte superior dorada (Fig. 13. A-B). Filamentos isopolares de 1–7.9 μm de ancho, doblados en forma de horquilla en la base y atenuados en la parte superior (Fig. 13. C-D). Tricomas uniseriados y muy constreñidos hacia los septos celulares. Células de color verde-azul brillante con formas variadas de cilíndricas a cono truncado de 1–3.8 μm de ancho y 1–2.9 μm de largo (Fig. 13.. F-G). Vaina de color verdoso, hialino y dorado en las atenuaciones de 1–3 μm de ancho (Fig. 13. E). Heterocitos intercalares en forma de cono o cilíndricos de 3–4 μm de ancho y 3–5 μm de largo (Fig. 13. D). Hormogonios heteroporales de color dorado (Fig. 13. H-I).

Hábitat: En la mesomareal con oleaje moderado formando costras de color verde oscuro sobre roca sedimentaria. Muestra C399 de la temporada de secas de marzo de 2012.

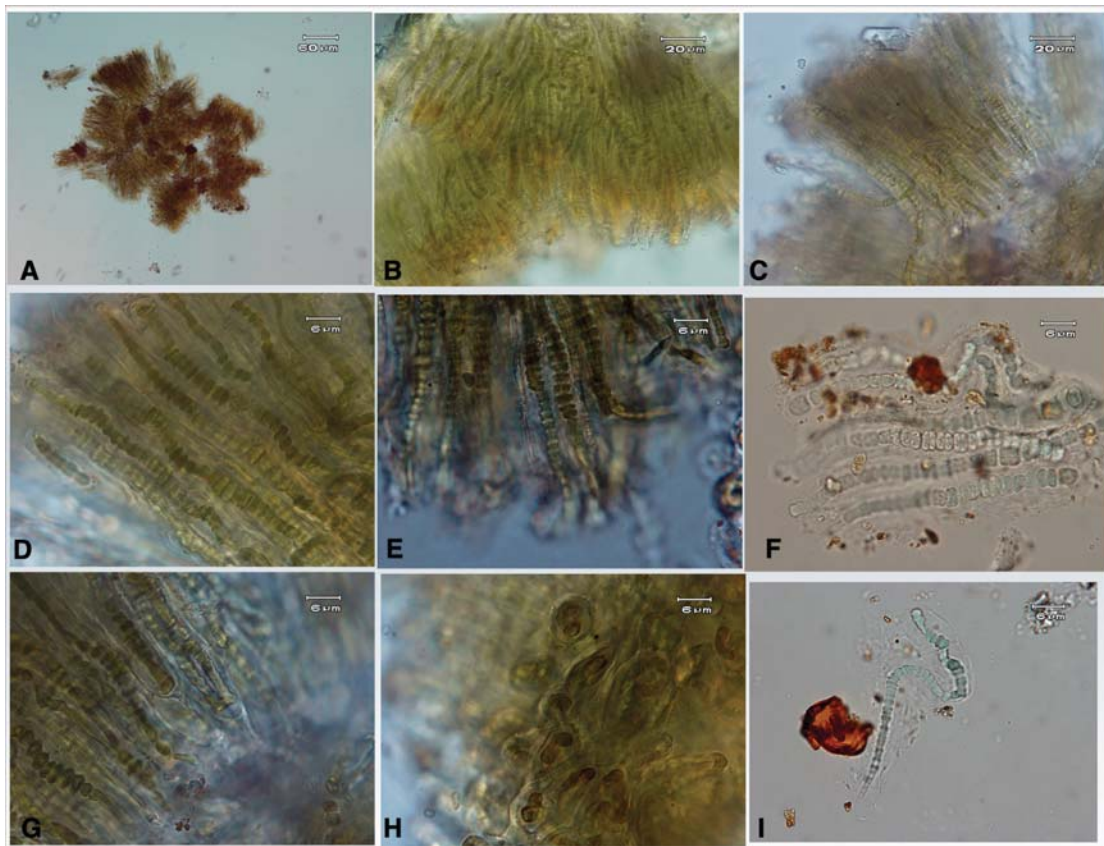


Figura 13. *Kyrtuthrix* sp.1. A-C. Vista general del talo costroso. C-E. Filamentos doblados atenuados F-G. Células, vaina y heterocitos. I. Hormogonio plegándose.

Kyrtuthrix sp.1

C399. Observación de cultivo del 7 de marzo de 2017. (Figura 14-15)

Talo esponjoso no polarizado con respecto al agar de color verde brillante de 1.5-2 mm de diámetro (Fig. 14), otros crecimientos se observan redondos y más o menos hemisféricos sobre el agar de 10-140 μm de diámetro. Filamentos heteropolares, atenuados de unos 0.5-9 μm de ancho enredados, al principio algunos son heteropolares y más o menos organizados paralelamente (Fig. 15. A-C) y después más desarrollados son isopolares, enredados y conforme se van doblando presentan numerosos dobleces laterales en forma de horquilla (Fig. 15. D). Tricomas muy constreñidos hacia los septos. Vaina individual hialina más o menos gelatinizada y estratificada de 2-3 μm de ancho (Fig.15. E). Células verde azul brillante de 0.8-5 μm de ancho y 1.3-3 μm de largo de forma cilíndrica, subesférica y cono truncado muy parecidas al material de campo (Fig. 15. C-D). Heterocitos intercalares cilíndricos a subesféricos de 1.5-2 μm de ancho por 2-3.4 μm de largo. Hormogonios heteropolares de entre (1) 3.8- 18.7 μm de largo que se van doblando conforme van creciendo (Fig. 15. E).

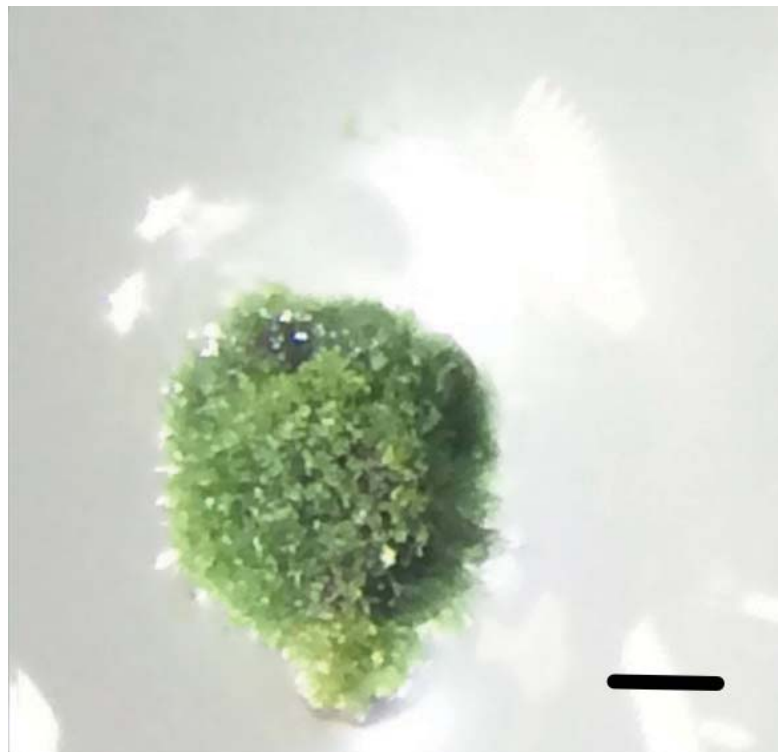


Figura 14. *Kyrtuthrix* sp.1. Talo creciendo sobre el agar escala 1 mm

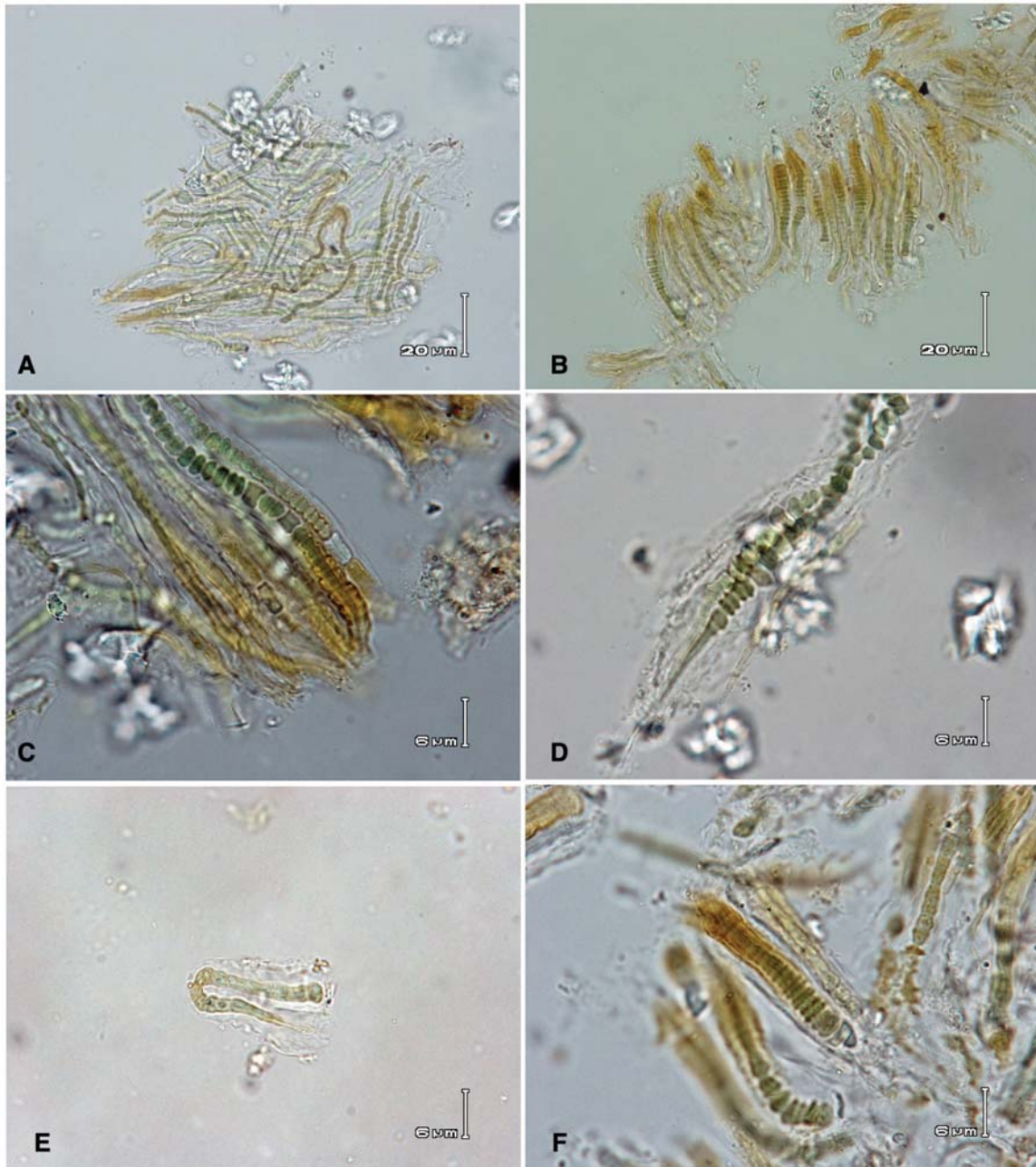


Figura 15. *Kyrtothrix* sp.1. Observación del 7/3/2017. A. Talo postrado sobre el agar. B. Filamentos heteropolares paralelos. C. Células y heterocitos. D. Atenuación y vaina. E. Filamento doblándose F. Hormogonios y vaina abierta.

Kyrtuthrix sp.1

C399. Observación de cultivo del 7 de marzo de 2017b (Figura 16)

Crecimientos no polarizados con respecto al agar, asimétricos, postrados, enredados y de color verde brillante (Fig. 16. A). Filamentos heteropolares de 0.8-9 μm de ancho y presentando numerosas horquillas laterales (Fig. 16. B-C). Tricomas muy constreñidos hacia los septos celulares (Fig. 16. B). Vaina hialina y estratificada de 0.7-2.2 μm de ancho albergando un filamento doblado (Fig. 16. D, E). Células de entre 0.3-2 μm de ancho y 0.7-3 μm de largo de forma cilíndrica, subesférica, en cono truncado y muy parecidas al material de campo (Fig. 16. D). Heterocitos cilíndricos intercalares de 1-2.1 μm de ancho por 0.9-1.5 μm de largo (Fig. 16. D). Hormogonios de entre 7- 8.7 μm de largo que se van doblando conforme van creciendo (Fig. 16. E). Observación del 7 de marzo de 2017b.



Figura 16. *Kyrtothrix* sp.1. Observación del 7/13/2017b A. Talo postrado y enredado. B. "Loops" con diferente orientación espacial. C. Atenuaciones y terminaciones romas. D. Células y vaina. E. Vaina del filamento doblado y detalle de vaina con las dos partes del tricoma. F. Atenuación del tricoma.

Kyrtuthrix sp.1

C399. Observación y fotografías de cultivo del 4 de abril de 2017. (Figura 17)

Crecimientos postrados verde azul brillante con tendencia costrosa pero los filamentos no crecen polarizados con respecto al agar (Fig. 17. A). Filamentos verde azul brillante de 1.3-5.5 μm de ancho, heteropolares, más tarde isopolares doblados en forma de horquilla y atenuados en cada terminación (Fig. 17. C-D). Tricomas uniseriados y ligeramente constreñidos hacia los septos. Vaina estratificada y hialina de 0.3-1.1 μm de ancho (Fig. 17. D). Células verde-azul brillante de entre 1-4-5 μm de ancho y 0.5-2.8 μm de largo de forma irregular. Hormogonios de entre 1-18.7 μm de largo que se van doblando conforme van creciendo (Fig. 17. C).

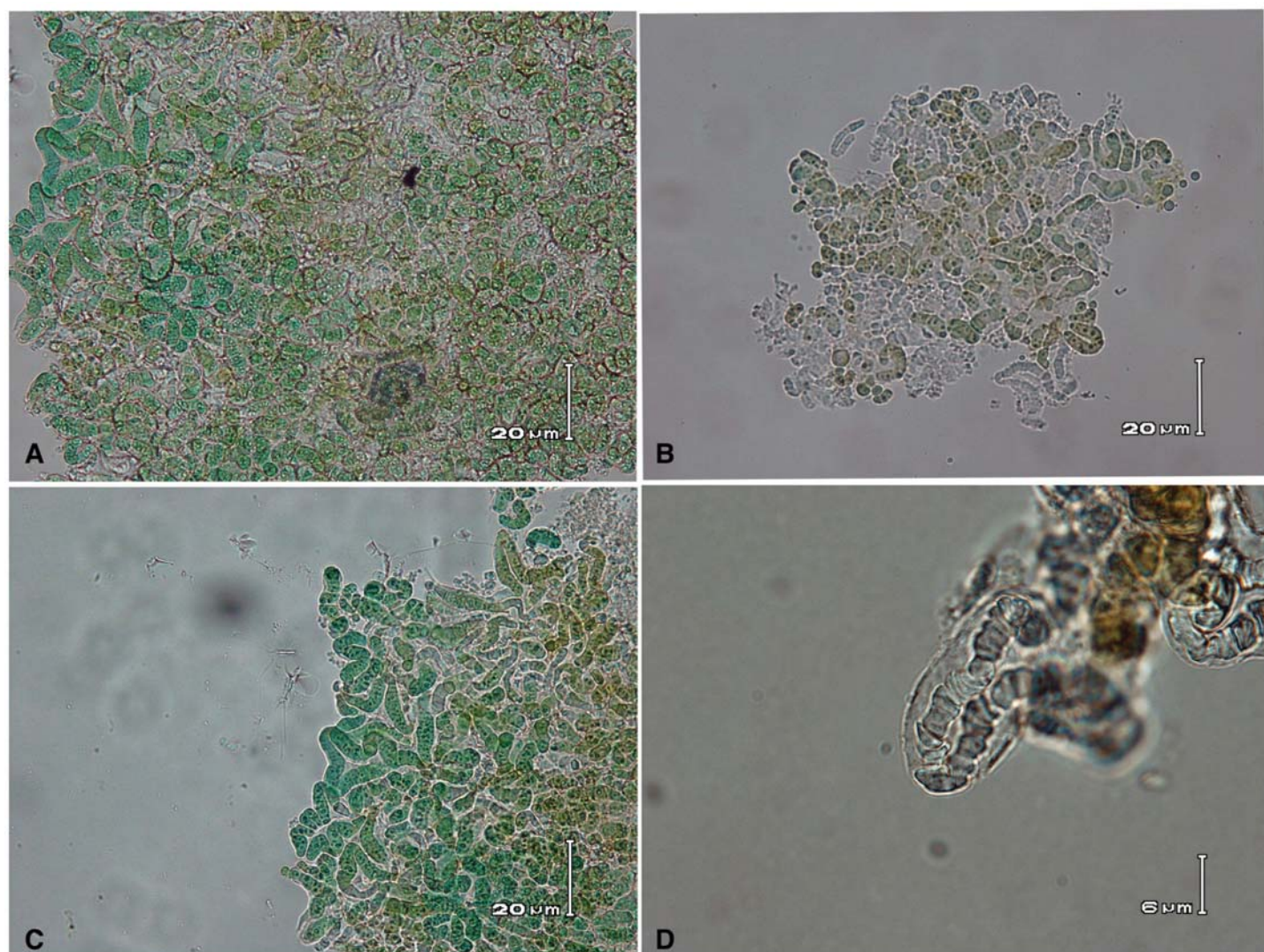


Figura 17. *Kyrtuthrix* sp.1. Observación del 4 de abril de 2017. A. Vista general del talo enredado y postrado. B. Hormogonios. C. Detalle de los dobleces o plegamientos. D. Doblés del filamento con vaina hialina.

Tabla 2. Resumen de la comparación morfológica de cultivos de *Kyrtuthrix*

Taxón	K. maculans. C399 campo	C399 cultivo. 7/3/2017	C399 cultivo. 7/3/2017b	C399 cultivo. 4/4/2017
Temporada	secas 2012			
Talo	Costroso, erecto y polarizado	Esponjoso no polarizado con respecto al agar y otros pequeños y redondos sobre el agar	enredados, asimétricos postrados de color verde brillante no polarizado con respecto al agar	Crecimientos postrados con tendencia costrosa con los filamentos no polarizados con respecto al agar
Color	verde-azul oscuro	verde-azul brillante	verde-azul brillante	verde-azul brillante
Dimensiones del talo	57–98 μm	1.5-2 mm \varnothing -10-140 μm \varnothing		
Forma del filamento	forma de horquilla en la base, atenuados de	Heteropolares, organizados paralelamente y después isopolares enredados al doblarse, numerosos loops laterales	heteropolares, enredados presentando numerosos "loops" laterales	heteropolares y más tarde isopolares en forma de horquilla, atenuados en cada terminación
Ancho del filamento	1-7.9 μm	0.5-9 μm	0.8-9 μm	1.3-5.5 μm
Tricomas	uniseriados y muy constreñidos	muy constreñidos hacia los septos	muy constreñidos hacia los septos	uniseriados constreñidos hacia los septos
Forma celular	variable, cilíndricas, cono truncado	cilíndrica, subesférica y en cono truncado muy parecidas al material de campo	cilíndrica, subesférica y en cono truncado muy parecidas al material de campo	forma irregular
Dimensiones celulares(ancho-largo)	1–3.8 μm X 1–2.9 μm	0-8-5 μm X 1.3-3 μm	0-3-2 μm - 0.7-3 μm	1-4-5 μm X 0.5-2.8 μm
Vaina	verdosa a hialina y dorada en las atenuaciones de 1–3 μm de ancho	hialina mas o menos gelatinizada y estratificada de 2-3 μm de ancho	Hialina y estratificada conteniendo un filamento doblado	estratificada y hialina de 0.3-1.1 μm de ancho
Heterocitos	intercalares en forma de cono o cilíndricos de 3–4 μm X 3–5 μm	intercalares cilíndricos a ovoides de 1.5-2 μm de ancho por 2-3.4 μm	cilíndricos intercalares de 1-2.1 μm de ancho por 0-9-1.5 μm de largo	-
Hormogonios	heteropolares de color dorado	Heteropolares de entre (1) 3.8- 18.7 μm de largo que se van doblando conforme van creciendo	Isopolares de 7- 8.7 μm de largo que se van doblando conforme van creciendo	Isopolares y heteropolares de 1- 18.7 μm de largo que se van doblando conforme van creciendo

Hábitat	Epilítica en la mesomareal con oleaje moderado formando costras de color verde oscuro sobre roca sedimentaria	-	-	
Contaminación	-	Chroococcales	-	-
Localidad	Playa Muñecos, Veracruz	cultivo	cultivo-	cultivo-

***Kyrtuthrix cf. maculans* (Gomont) I. Umezaki 1958 (Figura 18)**

Talos erectos, costrosos de consistencia suave en color verde-azul oscuro, marrón dorado en la parte superior y de 45-90 μm de alto (Fig. 18. A). Filamentos isopolares de 7-10.3 μm de ancho, doblados con forma de horquilla en la parte inferior, atenuados en la parte superior y arreglados paralelamente. Tricomas muy constreñidos hacia los septos. Heterocitos cilíndricos de color marrón claro a veces más largos 2-4.5 μm que anchos 3.3-5.5 μm (Fig. 18. B). Células de 2.3-3.5 μm de ancho por 2.5-3.4 μm de largo de color verde-azul brillante, con formas cilíndrica, cono truncado o doble cono truncado (Fig. 18. B). Vaina de 1.5-2-3 μm de ancho conteniendo al filamento isopolar doblado, hialina y estratificada, de color marrón dorado hacia la atenuación (Figs. 18. B-C). Hormogonio isopolar doblado y atenuado (Fig. 18. D).

Hábitat: Plataforma intermareal en la zona mesomareal, creciendo en superficies lisas de la roca volcánica con oleaje moderado. Muestra C1393 de la temporada de secas de marzo de 2016.

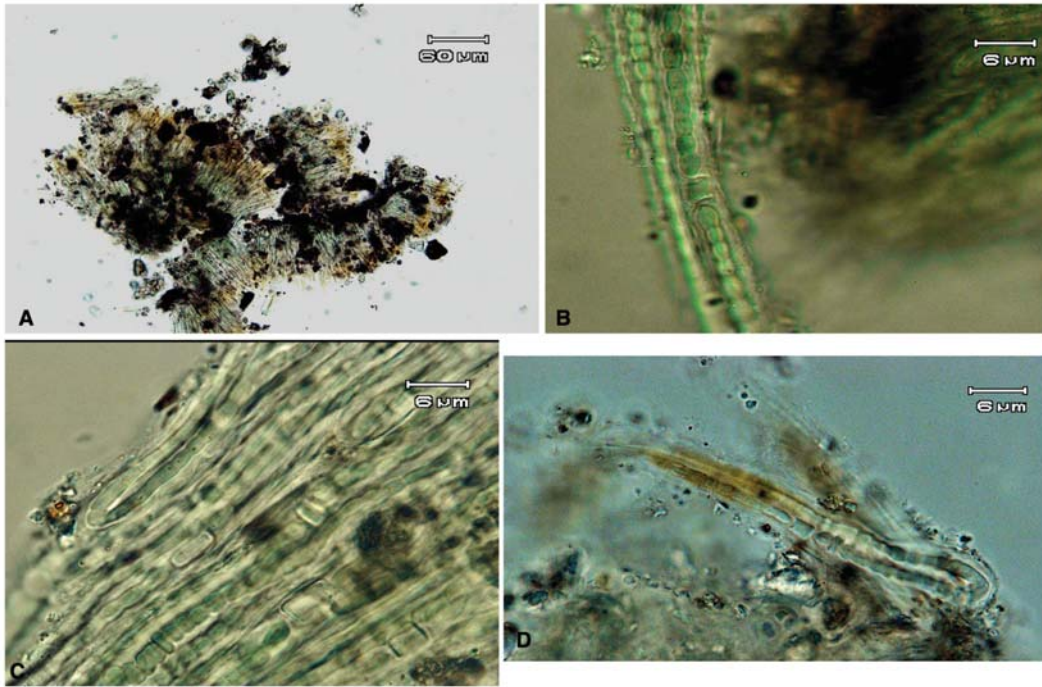


Figura 18. *Kytuthrix cf. maculans*. A. Vista general del talo. B. Filamento, células y vaina. C. Heterocitos y filamentos. D. Tricoma plegado, atenuado, con hormogonio.

Kyrtuthrix sp. 2 (Figura 19)

Talos erectos de 69-123 μm de alto con los filamentos muy juntos, organizados paralelamente y formando una costra suave verde-azul oscura sobre la superficie lisa de la roca. (Fig. 19. A-B). Filamentos isopolares de 1.2-6.5 μm de ancho creciendo en forma de horquilla hacia la base, atenuados en la parte superior y que rara vez presentan dobleces laterales. Tricomas muy constreñidos hacia los septos (Fig. 19. C). Vaina hialina de 2.5-4 μm de ancho abierta en las terminaciones con forma de penacho dorado (Fig. 19. C). Heterocitos intercalares de forma cilíndrica a subesférica de color marrón claro de 2.2-3.5 μm de ancho por 1.8-4.3 μm de largo (Fig. 19. D). Células de 1.2-4 μm de ancho por μm de largo con forma de cono truncado, cilíndricas y de color verde azul con contenido celular granuloso de tonos claros a verde azules muy definidos incluso en los heterocitos (Fig. 19. C-D). Hormogonios heteropolares de color verde azul intenso con una célula terminal cónica.

Hábitat: Epilítica sobre la plataforma intermareal con oleaje moderado, sobre costra lisa de roca sedimentaria, alberga en la vaina cianoprocariontes cocoides epífitos. Muestra C1937 de la temporada de secas de marzo de 2016.

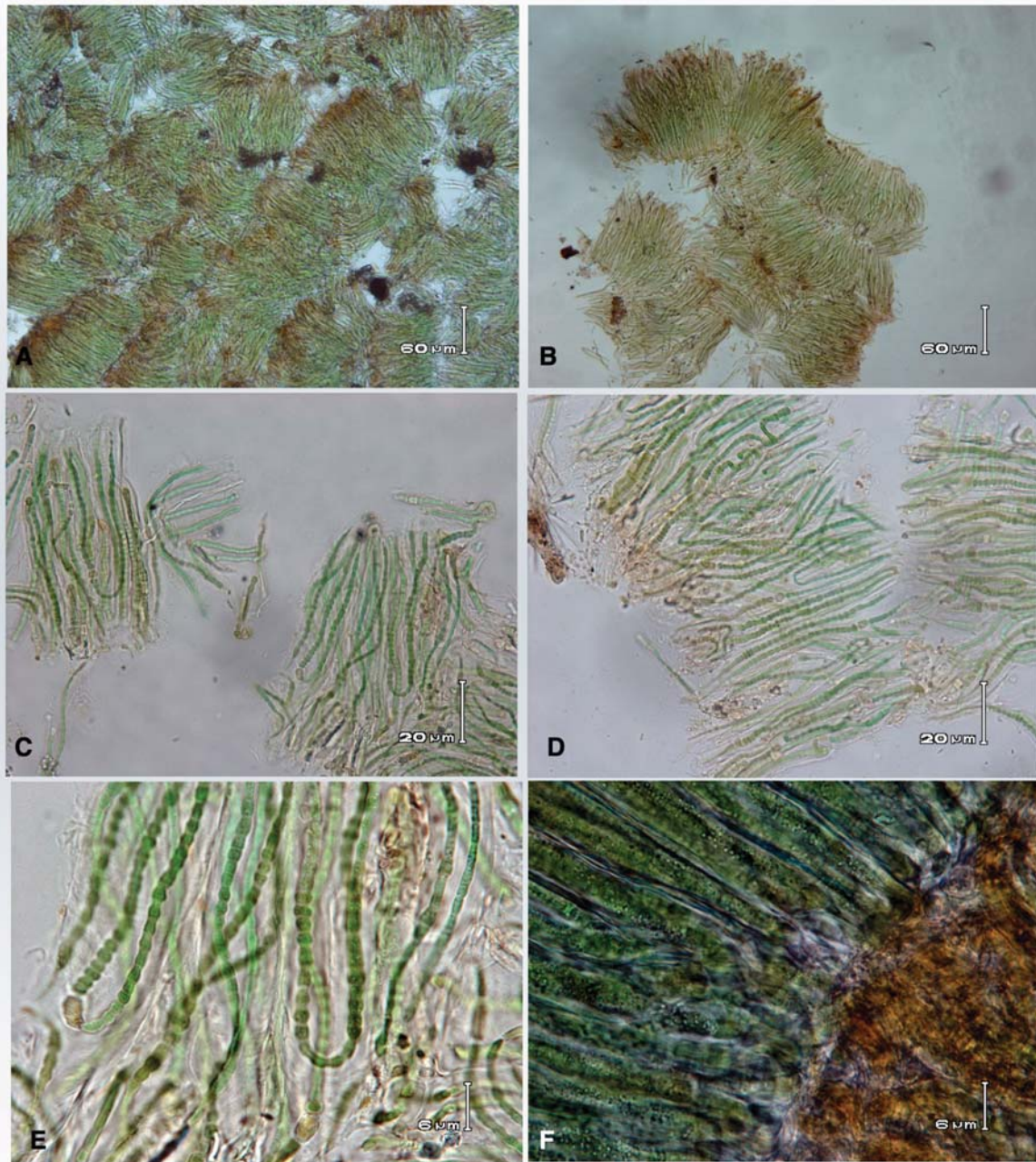


Figura 19. *Kyrtothrix* sp. 2. A-B. Vista general del talo. C. Filamentos en paralelo, plegamientos, células y vaina. D. Filamentos en paralelo con atenuaciones. E. Detalle de filamentos plegados en parte basal con detalle de heterocitos y células constreñidas. F. Detalle de filamentos plegados adheridos al sustrato.

Kyrtuthrix sp. 2 cultivo (Figura 20)

Talos organizados paralelamente de color verde azul pálido, filamentos heteropolares primero organizados paralelamente (Fig. 20. A-E) para después doblarse y formar una horquilla atenuada en ambos extremos (Fig. 20. C-D,F). Vaina hialina conteniendo al filamento doblado. Heterocitos intercalares de color marrón claro, cilíndricos, subesféricos y basales en los hormogonios (Fig. 20. B,C). Células verde azul cilíndricas, subesféricas y en forma de cono truncado (Fig. 20. B). Hormogonios heteropolares con un heterocito basal y saliendo de la vaina que cubre al filamento (Fig. 20. C-D). Cultivo de la muestra C1937.

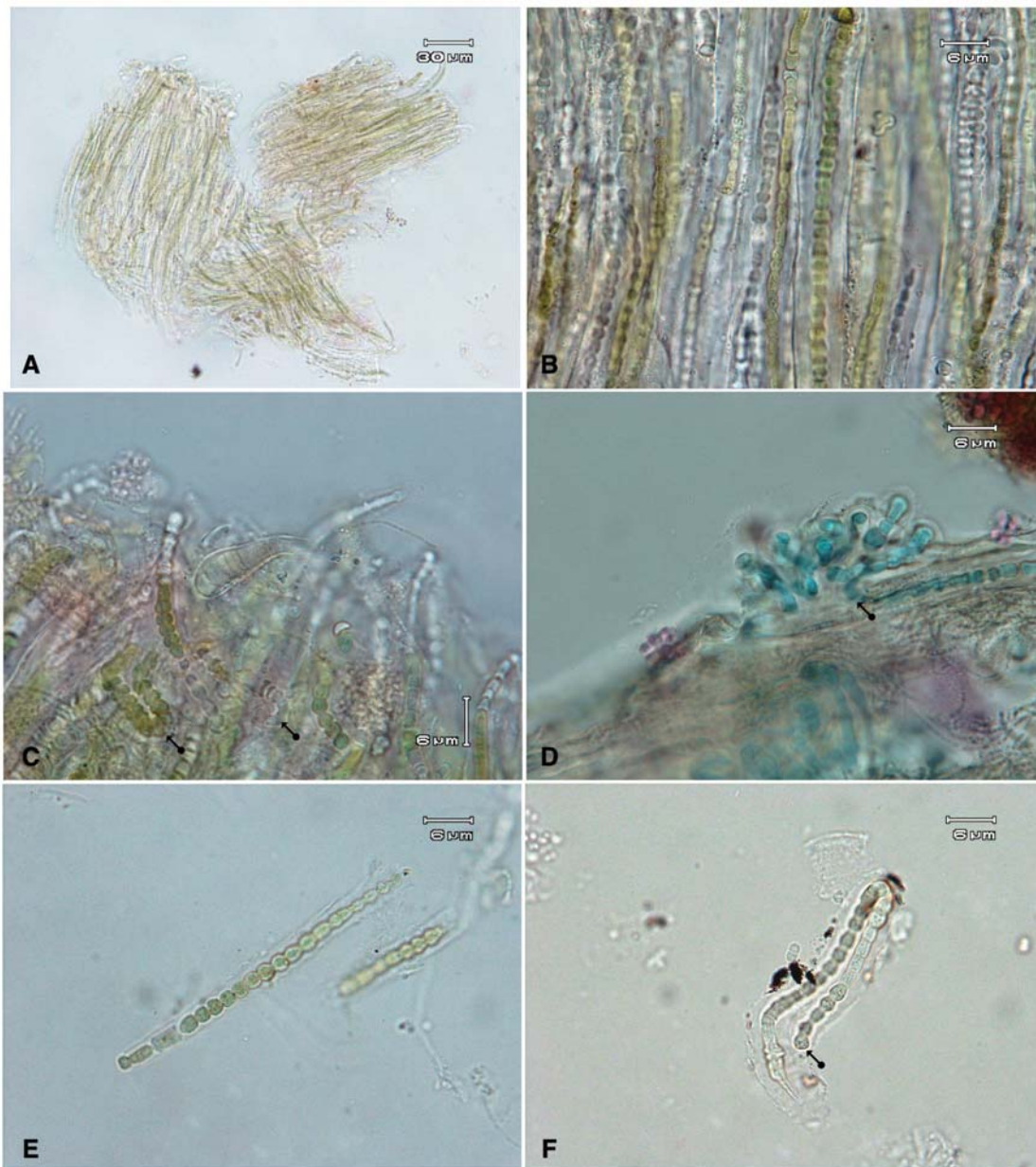


Figura 20. A. *Kyrtothrix* sp. 2. Cultivo. Talo postrado paralelamente. B. Células de diferentes formas. C. Hormogonios y dobles de las horquillas. D. Hormogonios saliendo de la vaina. E. Filamento heteropolar. F. Detalle de filamento doblando.

Notas taxonómicas del material de campo de *Kyrtuthrix* cf. *maculans*

Los morfotipos aquí descritos difieren de *K. maculans* reportado en Umezaki (1958:85) en la morfometría, ya que en este material es en general de menores dimensiones. Difieren también enormemente en proporciones de *K. dalmatica* de Ercegovic (1929:173) que es de mucho mayor tamaño que los morfotipos descritos en este estudio, además, *K. dalmatica* es un organismo endolítico y el materia de interés es epilítico. Las poblaciones de este estudio son más parecidas morfológicamente a *K. huatulcensis* aunque de menor tamaño en el ancho del filamento. El hábitat de *K. huatulcensis* en el Pacífico es más extremo debido a las paredes rocosas a 6m snm, lo que es muy distinto a Playa Muñecos en el Golfo de México, en donde crece en una plataforma intermareal que solo tiene 1m, aunque también recibe insolación directa con la fluctuación de temperatura, humedad y salinidad. Se encontraron similitudes en todos los caracteres morfológicos del género en particular los dobleces en forma de horquilla, las formas celulares variadas como la forma de cono truncado y los heterocitos intercalares de forma cilíndrica. No se observó en ningún caso ramificaciones ni acinetos. Por las características morfológicas de estas poblaciones y lo descrito en Komárek *et al.* (2013:181), estos morfotipos se posicionan cerca de *K. maculans*, pero, considerando también la similitud morfológica con *K. huatulcensis* y la reevaluación actual del género dentro de la familia *Rivulariaceae* (León-Tejera *et al.*, 2016), es altamente probable que este material pertenezca a una entidad específica diferente por lo cual provisionalmente estas poblaciones se designaron como *Kyrtuthrix* cf. *maculans* (Anexo V).

Notas taxonómicas del material de cultivo *Kyrtuthrix* sp. (Muestras C399, C1937)

Los caracteres que definen al género en la especie tipo *Kyrtuthrix dalmatica*. Ercegovic (1929:173, Fig.3) y en León-Tejera *et al.*(2016) se expresaron en los cultivos durante todas las observaciones realizadas. Se conserva la coloración verde-azul brillante y las inclusiones celulares. Los filamentos al principio son heteropolares con un heterocito basal (característica de la familia *Rivulariaceae*) y más tarde son isopolares, atenuados y doblados en forma de horquilla. Estos filamentos cultivados fueron menores en dimensiones del ancho y largo con respecto de material de

campo. Los heterocitos se expresaron en el material cultivado sin nitrógeno y aún en el cultivado con nitrógeno son cilíndricos, intercalares y de color marrón claro . La vaina firme y estratificada se observó mejor en cultivo, aunque también se desarrolló gelatinizada y amorfa en los cultivos más viejos. Las células crecieron conservando su forma y organización: tricomas uniseriados, forma cilíndrica, subesférica y en forma de cono truncado. En el final de la atenuación del tricoma se observó una célula cónica que no se había observado en el material de campo (Fig. 17F). Los hormogonios en cultivo se observan en muchas etapas de su desarrollo con unas tres células o más, algunos son heteropolares previos a doblarse y otros son isopolares desde un inicio ya adoptando la forma de horquilla. Una de las diferencias importantes en contraste con el material de campo es la forma del talo que en vez de formar una costra organizada de filamentos paralelos forma un cojinete esférico de filamentos enredados (Tabla 2, Anexo V). Desde el inicio los filamentos nunca penetran el agar, no crecen erectos sobre el agar ni se polarizan con la horquilla hacia el sustrato. Las atenuaciones no se orientan hacia arriba, más bien estos filamentos crecen entramados presentando horquillas en muchas direcciones. Por lo anterior mencionado sobre las variaciones en la morfología observada, no se recomienda utilizar para la determinación taxonómica de especies de este género, solamente cepas en cultivo.

Phyllonema ansata González-Resendiz, León-Tejera et Johansen 2018 (Figura 21)

Talo enmarañado con forma de cojinete aplanado, grueso y esponjoso de color verde azul brillante (Fig. 21. A). Filamentos isopolares de 17-21 μm de ancho muy largos y curvados que presentan dobleces en forma de horquilla desarrollados a partir de la sección de un solo filamento (Fig. 21. B). Tricomas uniseriados y muy constreñidos hacia los septos. Ramificaciones falsas en pares y con terminaciones romas (Fig. 21. C). Heterocitos marrón claro intercalares, cilíndricos y de 8-10 μm de ancho por 3-6 μm largo (Fig. 21. E). Células cilíndricas en color verde brillante de 7-9 μm de ancho y 1.5-4 μm de largo (Fig. 21. D,E). Vaina estratificada en forma de túnel de 2.5-8 μm de ancho en color marrón dorado y hialina en filamentos jóvenes. Hormogonios isopolares formándose en los filamentos maduros de 20-36 μm de largo (Fig. 21- F).

Hábitat: En la zona supramareal creciendo con baja humedad en recovecos y grietas de la roca volcánica. *Phyllonema* alberga en su vaina cianoprocariontes cocoides, filamentosos, hongos, bacterias y diatomeas. Muestra C385 de la temporada de secas de marzo de 2012.

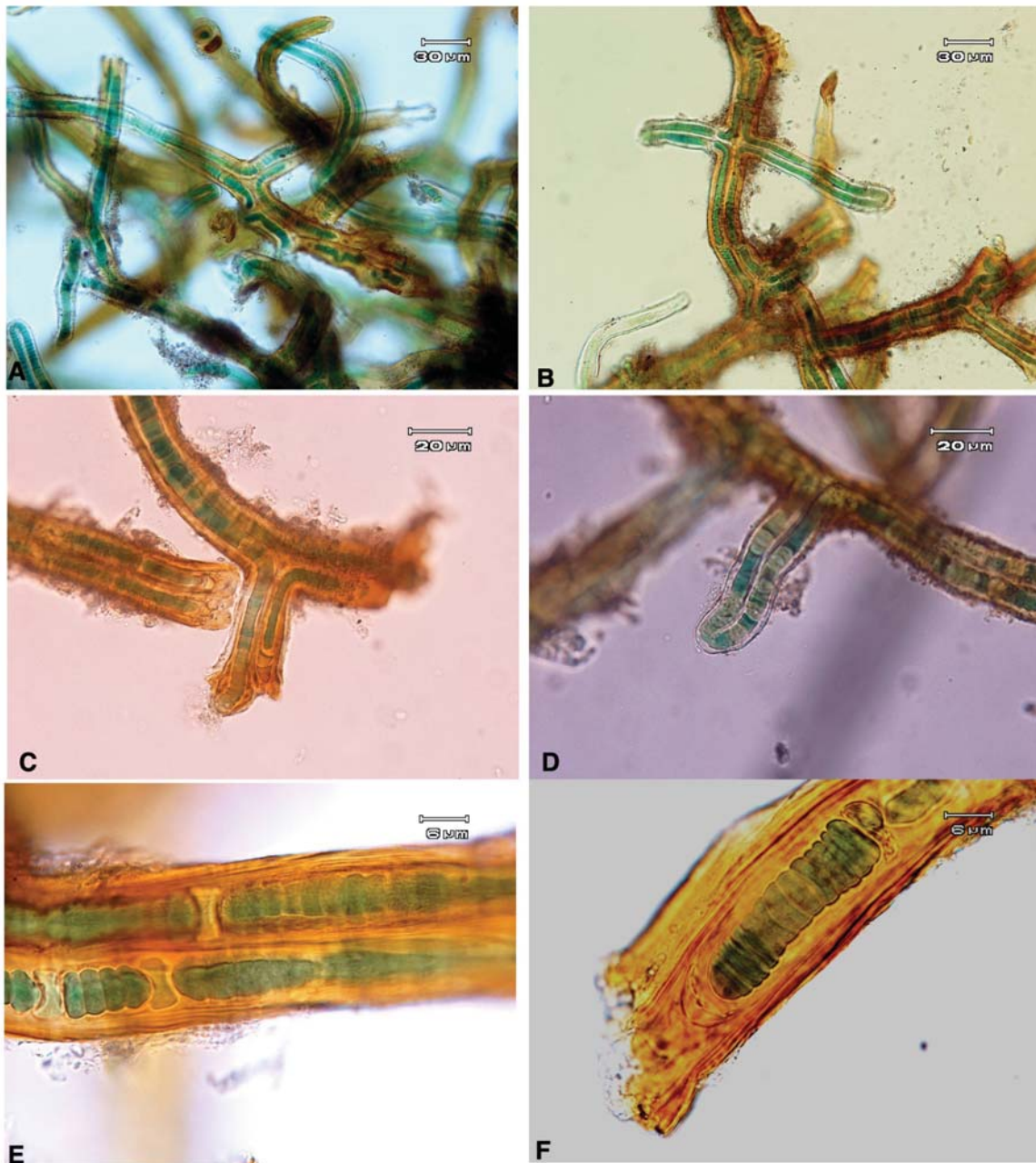


Figura 21. *Phyllonema ansata*. A. Vista de parte del talo con filamentos enmarañados con tricomas azul-verde. B. Filamentos plegados formando horquillas o "Loops". C. Ramificación falsa en pares. D. Detalle de células en división en una horquilla o "loop". E. Detalle de vaina estratificada, heterocitos intercalares y formación de hormogonios. F. Hormogonio y vaina estratificada color ambar.

Phyllonema ansata, González-Resendiz, León-Tejera et Johansen 2018 (Figura 22)

Talo rastrero de color verde opaco en forma de cojinete plano, esponjoso y enredado sobre el sustrato. Filamentos isopolares, enmarañados, de 7.5–23 μm de ancho muy largos y curvados que presentan dobleces en forma de horquilla que se desarrollan a partir de un solo filamento y flanqueados por dos heterocitos (Fig. 22. A-B). Tricomas uniseriados y muy constreñidos hacia los septos. Heterocitos intercalares cilíndricos a subesféricos de 3–4 μm de ancho por 4–5 μm largo y con dos nódulos polares. Células en color verde-azul brillante cilíndricas de 2.6–7.5 μm de ancho y 1–4.6 μm de largo (Fig. 22. C) Vaina estratificada en forma de túnel de 2.2–9 μm de ancho en color marrón dorado y hialina en filamentos jóvenes (Fig. 22. D). Hormogonios isopolares que se van formando a lo largo del filamento a partir de células necridiales.

Hábitat: Creciendo en la supramareal y mesomareal de la plataforma rocosa con mucha acumulación de sedimentos y albergando otros cianoprocariontes epífitos. Muestra C386 de la época de secas en marzo de 2012.

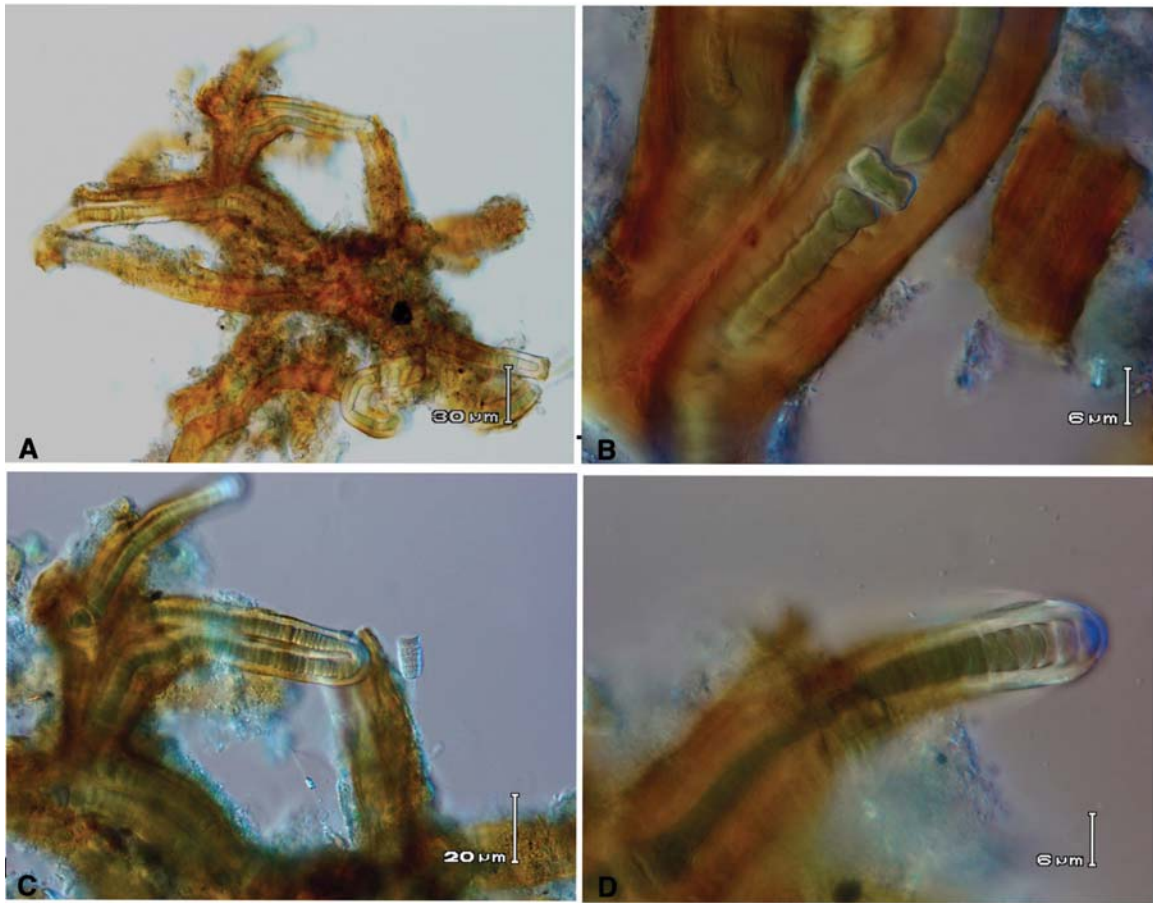


Figura 22. *Phyllonema ansata*. A. Vista general del talo. B. Detalle de homogonio y heterocito intercalar. C. horquilla y ramificación falsa. D. ápice redondeado y vaina en forma de tunel

C386. Observación de cultivo y fotografías del 20 de marzo de 2017. (Figura 23)

Crecimiento enredado de hialino a marrón claro de aproximadamente 1 mm de extensión sobre el agar. Filamentos aislados de color verde-azul pálido entre las vainas vacías del material ambiental de 7.5-20 μm de ancho en casi toda su extensión, con dobleces en forma de horquilla que se originan en un solo filamento (Fig. 23. A). Vaina estratificada hialina a marrón de 1-6.4 μm de ancho. Tricomos de forma irregular, uniseriados y constreñidos hacia los septos celulares. Ramificaciones falsas en pares (Fig. 23. D). Células verde azul pálido de forma irregular a cilíndrica de 5-9.8 μm de ancho por 1.2-8 μm de largo. Heterocitos intercalares, hemisféricos, fusiformes a cilíndricos de 4.2-6.2 μm de ancho por 2.5-3.4 μm de largo. Hormogónios de 20-34 μm de largo que se forman a lo largo del filamento (Fig. 23 A-B, D). Horquillas formadas de un solo filamentos (Fig. 23. A). Cultivo de la muestra C386 sembrada en microtubo con medio de cultivo SND el 20 de octubre de 2016, revisada y fotografiada creciendo el 20 de marzo de 2017.

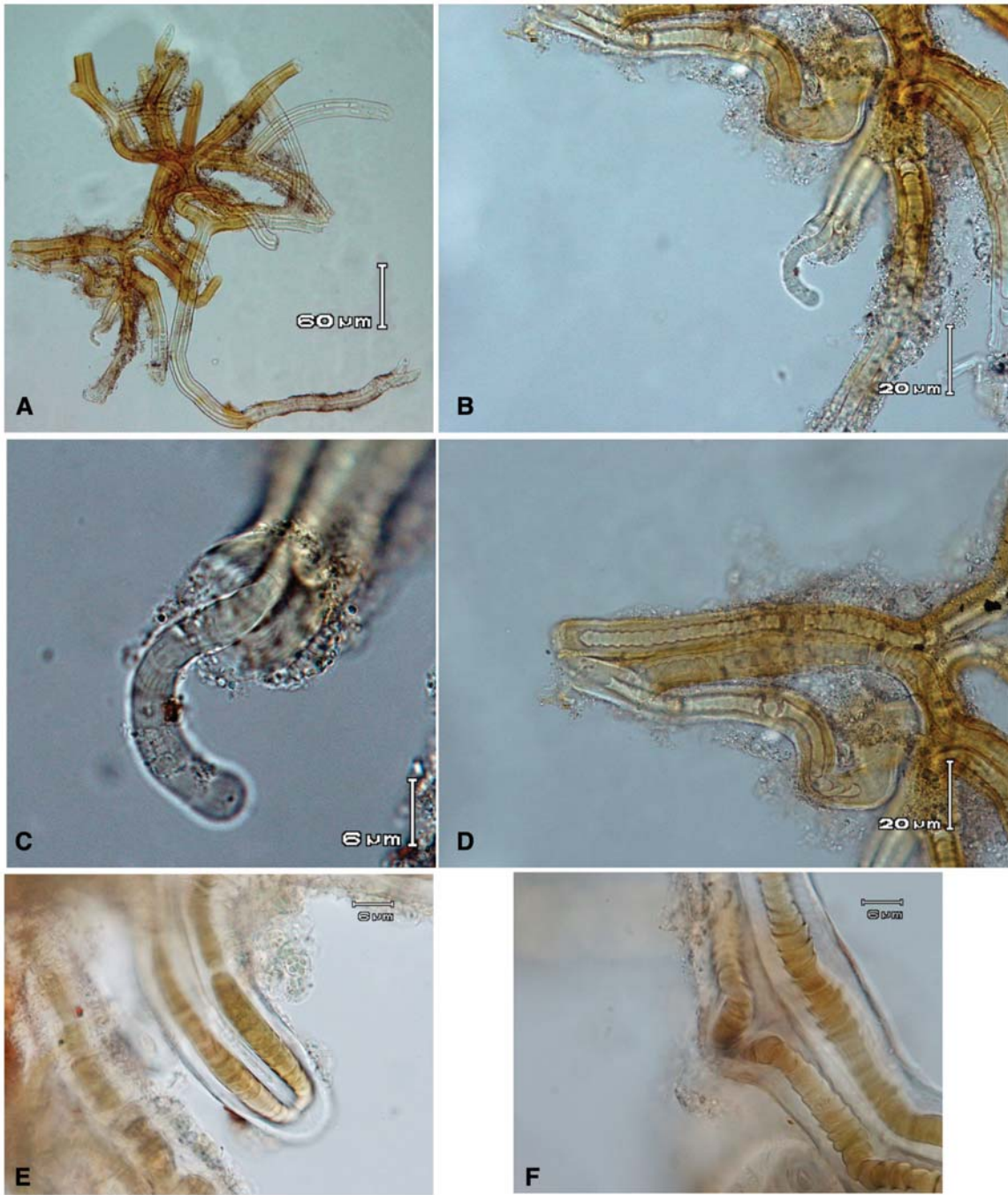


Figura 23. *Phyllonema ansata*. Material de cultivo. A. Vista del talo sobre el agar. B. Tricoma incoloro saliendo de la vaina en una ramificación. C. Vaina hialina. D. Células y formación de homogonios. E-F. E-F. Células de constreñidas o nó de formas variadas, horquillas o "loops".

Phyllonema ansata, González-Resendiz, León-Tejera et Johansen 2018 (Figura 24)

Talo enredado en forma de cojinete plano, grueso y de color verde-azul opaco a brillante (Fig. 24. A). Filamentos isopolares largos de 8-14 μm de ancho y formando un doblés en forma de horquilla que parte de un solo filamento (Figs. D-E). Ramificaciones falsas en pares con terminaciones romas (Fig. 24. C). Tricomas uniseriados, curvados y muy constreñidos hacia los septos. Vaina estratificada de color marrón dorado en forma de túnel divergente y de 2-3 μm de ancho. Células cilíndricas de color verde-azul brillante de 4-7 μm de ancho y 2-4 μm de largo. Heterocitos intercalares de forma cilíndrica de 6-19 μm de ancho y 3-6.5 μm de largo. Hormogonios isopolares que se generan a partir de las células necridiales en secciones del tricoma (Figs. 24. E-F).

Hábitat: Creciendo en la zona supramareal en grietas y oquedades de la roca volcánica. Alberga sobre la vaina cianoprocariotas cocoides, filamentosos, algas eucariontes, hongos y bacterias. Muestra C393 de la temporada de secas en marzo de 2012.

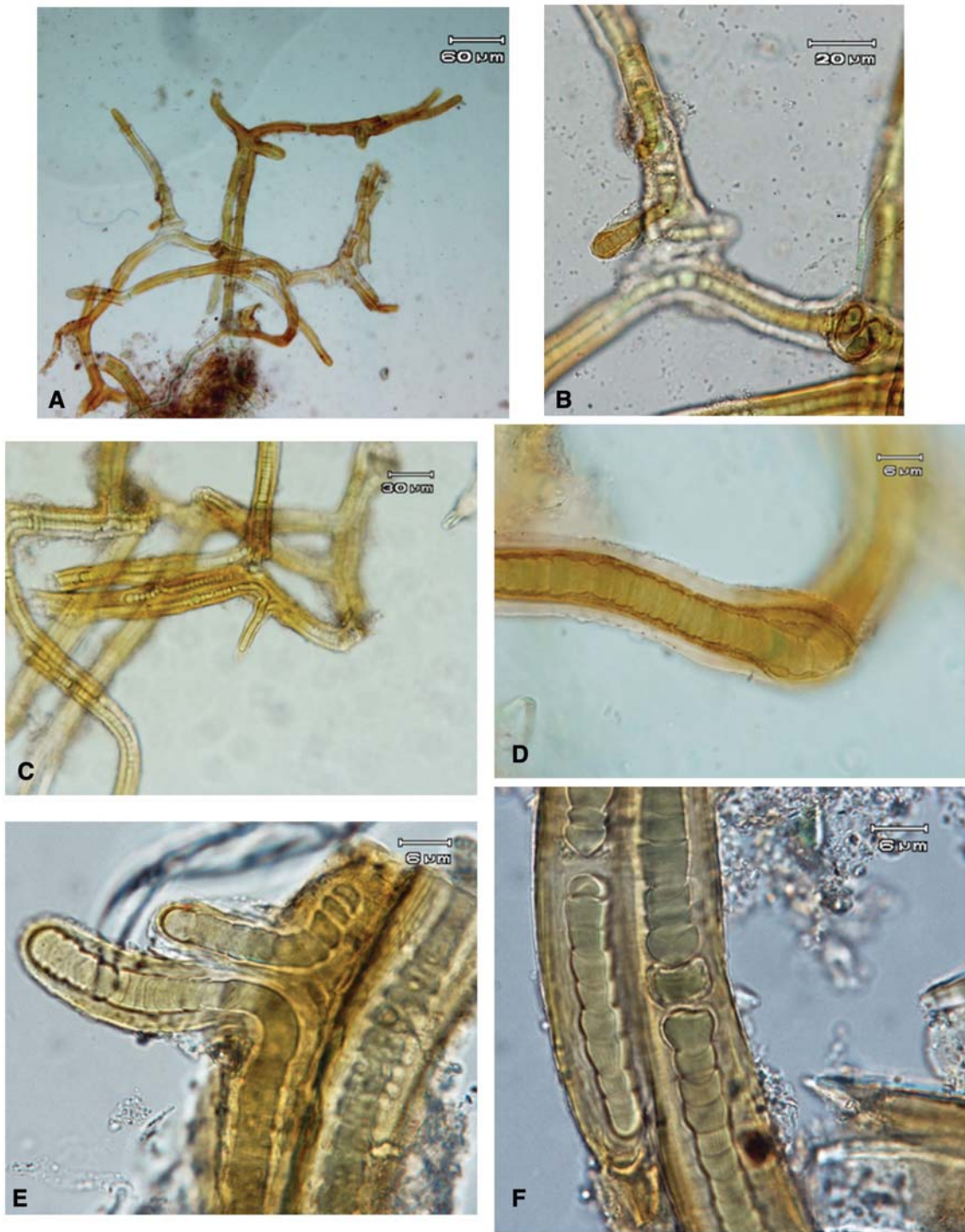


Figura 24. *Phyllonema ansata*. A. Vista del talo. B-C. Ramificaciones falsas pareadas. D. Vaina hialina. E. Ramificaciones falsas geminadas. F. Detalle de heterocito, células constreñidas y hormogonios.

Phyllonema ansata, González-Resendiz, León-Tejera et Johansen 2018 (Figura 25)

Talo en forma de cojinete grueso enredado, aplanado y de diferentes tonos verde azul brillante formado por filamentos enredados (Fig. 25. A). Filamentos isopolares de color verde brillante de 8–22 μm de ancho, formando numerosas horquillas que se generan de un solo tricoma y casi siempre flanqueadas por un heterocito en cada extremo (Fig. 25. C-D). Ramificaciones falsas con terminación roma (Fig. 25. D). Vaina individual estratificada gruesa en forma de túnel divergente, muy firme y hialina a marrón suave o dorado intenso de 1.7–5 μm de ancho (Fig. 25. G). Heterocitos intercalares cilíndricos a subesféricos de color marrón claro de 5.5–12 μm de ancho y de 3–8.5 μm de largo (Fig. 25. F). Tricomas isopolares con células cilíndricas a discoidales de 5–12.7 μm de ancho y 1–4.2 μm de largo de color verde azulado fuerte con contenido celular granuloso (Fig. 25. E-F).

Hábitat: Creciendo en la supramareal entre grietas y oquedades recibiendo humedad del aerosol marino. Asociada a otros cianoprocariontes. Muestra C1922 de la temporada de secas de marzo de 2016.

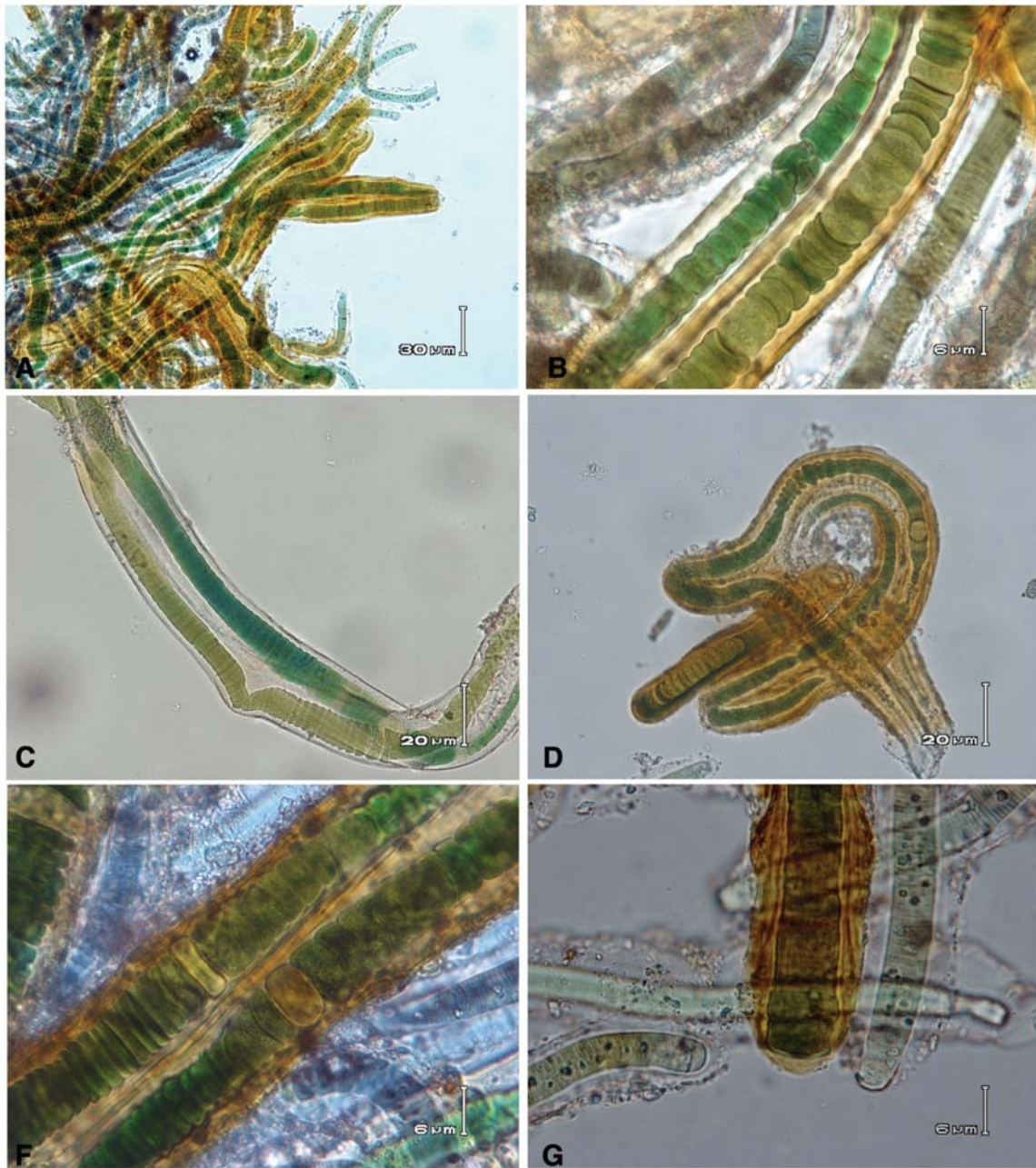


Figura 25. *Phyllonema ansata*. A. Talo con filamentos enmarañados. B-C. Filamentos. D. vaina y ramificación falsa. E. Detalle de células, heterocitos y vaina. F. Ápice y vaina en forma de túnel.

Phyllonema ansata, González-Resendiz, León-Tejera et Johansen 2018 (Figura 26)

Crecimiento de color verde-azul brillante en forma de cojinete esponjoso y enredado con dobleces de los filamentos en forma de horquillas (Fig. 26. A). Filamentos isopolares largos de 10-13 μm de ancho y doblados en forma de horquilla que parte de un solo filamento (Fig. 26 B). Tricomas uniseriados muy constreñidos en los septos, formando ramas falsas en pares con terminaciones romas (Fig. 26. C). Vaina firme, gruesa y estratificada de 3.3-4.5 μm de ancho de color marrón dorado (Fig. 26. D). Células cilíndricas de color verde brillante más o menos isodiamétricas de 3.4-6.5 μm de ancho por 2.5-4 μm de largo (Fig. 26. E). Heterocitos intercalares de 5.2-6 μm de ancho por 3-4.5 μm de largo (Fig. 26. C). Hormogonios isopolares verde brillante de 20-24 μm de largo (Fig. 26. E).

Hábitat: Creciendo en recovecos y grietas en la supramareal recibiendo aerosol marino y radiación solar de intensa a sombreada. En la vaina alberga otros cianoprocariontes, hongos y bacterias. Muestra C400 de marzo de 2012.

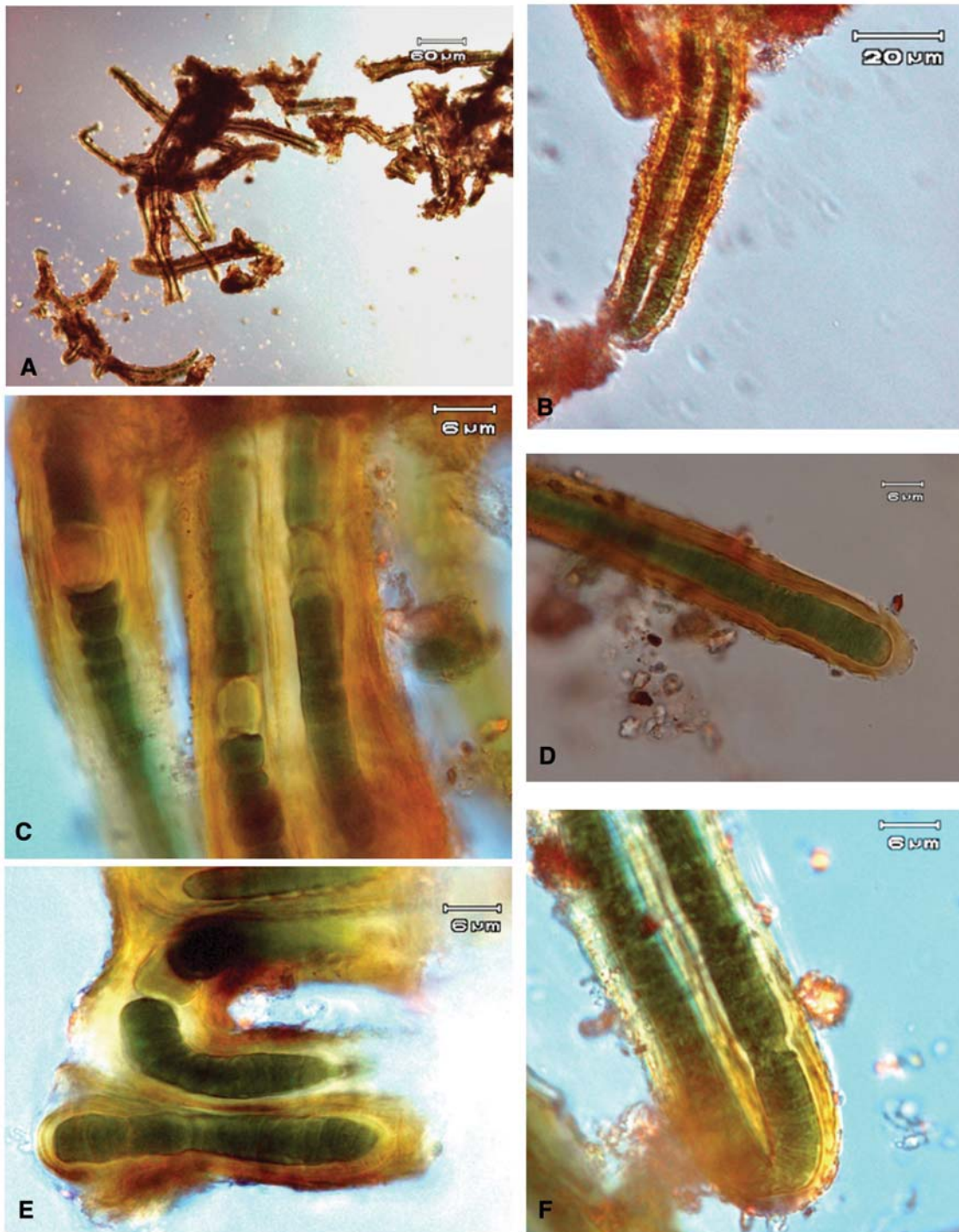


Figura 26. *Phyllonema ansata*. A. Secciones del talo. B. Horquilla "Loop" C. Detalle de células, heterocitos y vaina. D. Terminación roma. E. Hormogonios en formación. F. Detalle de una horquilla.

Phyllonema ansata, González-Resendiz, León-Tejera et Johansen 2018 (Figura 27)

Talo de color verde azul enredado en forma de cojínete esponjoso de aproximadamente 400-460 μm de diámetro (Fig. 27. A). Filamentos isopolares de unos 12-18 μm de ancho que presentan dobleces en forma de horquilla con ramificación falsa en pares y terminaciones romas (Fig. 27. B). Tricomas muy constreñidos hacia los septos, uniseriados y más o menos del mismo ancho a lo largo del filamento. Vaina marrón dorado gruesa, estratificada y en forma de túnel divergente en las terminaciones (Fig. 27. D). Células cilíndricas de 5-10 μm de ancho por 2-3 μm de largo (Fig. 27. C). Heterocitos cilíndricos intercalares de 7-11 μm de ancho por 6-10 μm de largo siempre flanqueando los dobleces de las horquillas (Fig. 27. C). No se observaron hormogonios.

Hábitat: Epilítica en la supramareal bajo condiciones de baja humedad; creciendo en grietas y oquedades, enredada con *Nunduva* sp. y con otros cianoprocariontes cocoides epífitos. Muestra C401 de la temporada de secas en marzo de 2012.



Figura 27. *Phyllonema ansata*. A. Talo con filamentos enmarañados. B. Ramificación falsa en pares. C. Detalle de hormogonio, células constreñidas y heterocito. D. Tricoma con terminación roma y vaina con forma de tunel.

Phyllonema ansata González-Resendiz, León-Tejera et Johansen 2018 (Figura 28)

Talo verde-azul brillante en forma de cojinete enredado de aproximadamente 450-600 μm de diámetro (Fig. 28. A). Filamentos isopolares muy largos de 1.5-18 μm de ancho con dobleces en forma de horquilla y ramificaciones falsas en pares con terminaciones romas (Fig. 28. B-D). Tricomas uniseriados muy constreñidos hacia los septos y más o menos del mismo ancho a lo largo del filamento (Fig. 28. E). Vaina gruesa marrón dorado de 0.8-4.2 μm de ancho, estratificada y en forma de túnel en las terminaciones (Fig. 28. E). Células verde azul brillante cilíndricas a discoidales de 2-9.1 μm de ancho por 1-3.3 μm de largo (Fig. 28. C). Heterocitos subsféricos intercalares de 5-3.8 μm de ancho por 3.3-7.2 μm de largo siempre flanqueando a los dobleces de las horquillas (Fig. 28. E). Hormogonio de 41.5 μm de largo por 3.5-8.5 μm de ancho con una vaina delgada de 0.5 μm de ancho (Fig. 28. F). Este material es parte de la caracterización morfológica y molecular que describe a esta nueva especie (González-Resendiz *et al.*, 2018).

Hábitat: Epilítica en la zona supramareal creciendo en grietas y oquedades con estrés hídrico, asociada con otros cianoprocariontes epífitos. Muestra C1126 de la temporada de secas del 1 de marzo de 2014.

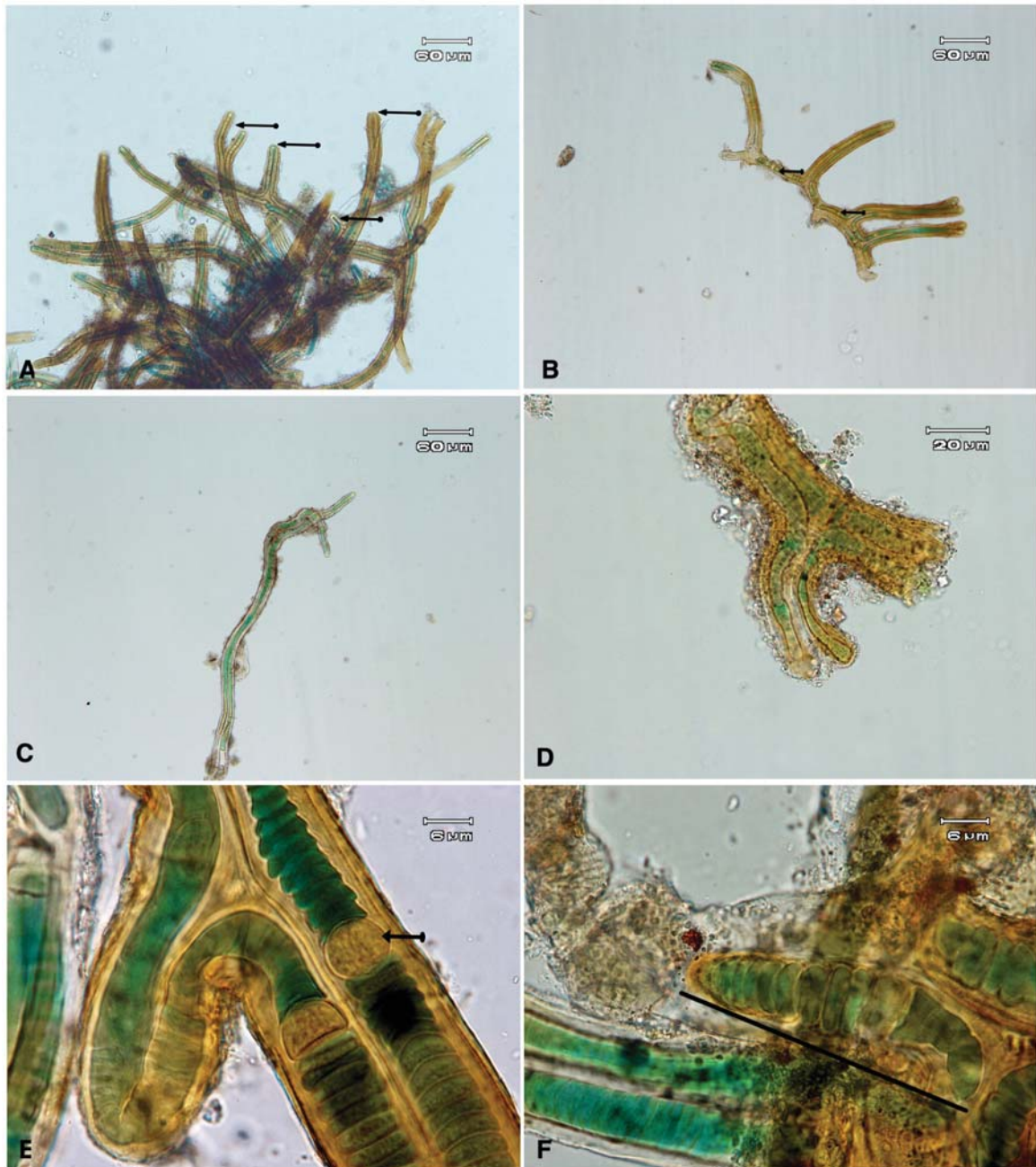


Figura 28. *Phyllonema ansata*. A. Talo con filamentos largos. B-D. Ramificaciones falsas en pares. E. Tricoma formando un plegamiento o “loop”, con células, heterocitos y vaina estratificada. F. Tricoma con parte terminal ligeramente atenuada.

Phyllonema ansata González-Resendiz, León-Tejera et Johansen 2018 (Figura 29)

Talo rastrero, enredado en forma de cojinete plano y esponjoso de color verde-azul de aproximadamente 500-760 μm de extensión (Fig. 29. A-B). Filamentos isopolares verde azul brillante de 7-16 μm de ancho presentando ramificaciones falsas en pares con terminaciones romas (Fig. 29. F). Presenta dobleces en forma de horquilla flanqueados por heterocitos en el mismo filamento (Fig. 29. C). Tricomas uniseriados muy constreñidos hacia los septos (Fig. 29. B). Vaina de 1.5-4 μm de ancho hialina a marrón dorado, gruesa, estratificada y en forma de túnel en las terminaciones (Fig. 29. F) Células verde azules cilíndricas de 3-5 μm de ancho por 0.9-3 μm de largo (Fig. 29. C-D). Heterocitos intercalares subesféricos de 4.5-11 μm de ancho por 3.5-6 μm de largo (Fig. 29. D). Hormogonios de 20-27 μm de largo por 4.5-6 μm de ancho (Fig. 29. E).

Hábitat: Epilítica creciendo en grietas y oquedades bajo condiciones de baja humedad en la supramareal e intermareal, sosteniendo en su vaina a otros cianoprocariontes epífitos. Muestra C1926 de marzo de 2016.

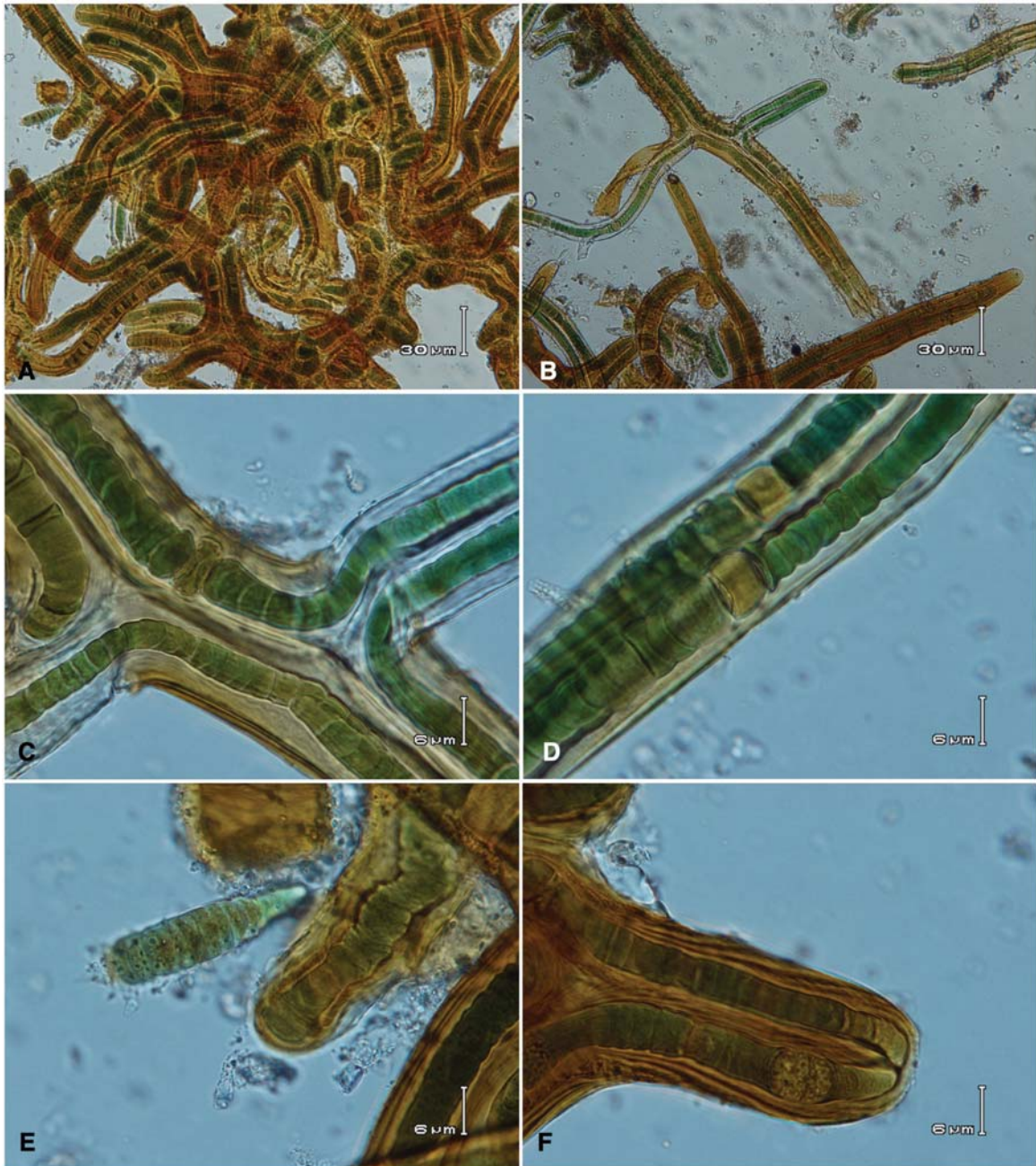


Fig. 29. *Phyllonema ansata*. A. Talo con filamentos enmarañados B. Vista del arreglo de los filamentos, formando pliegues o "loops". C-D. Detalles de células, heterocitos y "loops". E. Hormogonio F. Plegamiento adelgazado en su parte extrema o terminal, con apariencia de ramificación falsa y detalle de la vaina.

Crecimiento verde-azul brillante postrado y aislado sobre el agar de 0.8-1 mm de extensión (Fig. 30. A). Filamentos verde-azul brillante de 120-180 μm de largo y 7.5-20 μm de ancho. Vaina hialina y estratificada de 1-6.4 μm de ancho (Fig. 30. B-C). Tricomas uniseriados y constreñidos hacia los septos. Células de forma muy irregular a cilíndrica de 5-9.8 μm de ancho por 1.2-8 μm de largo. No se observaron claramente heterocitos. Hormogonios de 20-34 μm de largo que emergen perpendicularmente de las vainas vacías del material ambiental (Fig. 30. A-B). Dobleces en forma de horquillas formadas de un solo filamentos (Fig. 30. E). Cultivo de la muestra C1926 de la temporada de secas en marzo de 2016.

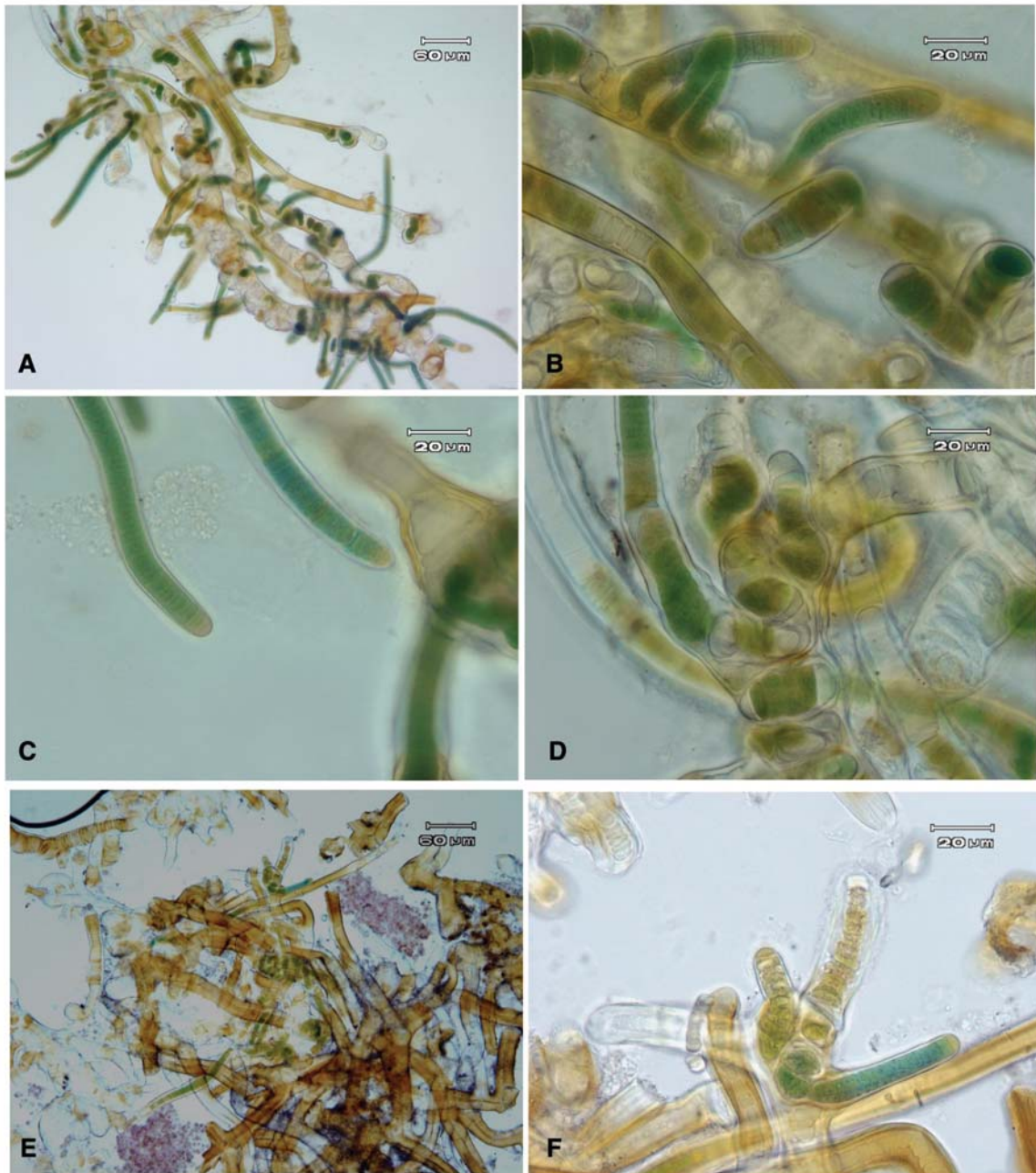


Figura 30. *Phyllonema ansata*. Detalles de C1926 de cultivo. A. Vista general del crecimiento con “loops” menos pronunciados y ramas geminadas comunes. B. Detalle de “loops” y ramas falsas. C. Filamentos con ápices redondeados. D. Hormogonios. E. Talo de filamentos enmarañados. F. Hormogonios.

Phyllonema ansata González-Resendiz, León-Tejera et Johansen 2018
Cultivo revisado el 17 de agosto de 2017 (Figura 31)

Filamentos isopolares verde-azul brillante de 5.7-18.6 μm de ancho enredados sobre y dentro el agar (Fig. 31. A). Primordios de dobleces en forma de horquilla con las células que los forman muy cortas en algunas secciones de los filamentos (Fig. 31. E,G). Vaina estratificada y firme de color marrón claro de 1.5-4.2 μm de ancho. Ramificación falsa solitaria (Fig. 31. F). Células verde azules cilíndricas a discoidales de 4-9.4 μm de ancho por 1-4.2 μm de largo (Fig. 31. D,H J). No se observaron heterocitos. Hormogonios verde azul claro de 4.2-7 μm de largo por 1.6-4.2 μm de ancho (Fig. 31. I). Muestra C1926, sembrado el 10 de octubre de 2016; revisado y fotografiado el 17 de agosto de 2017.

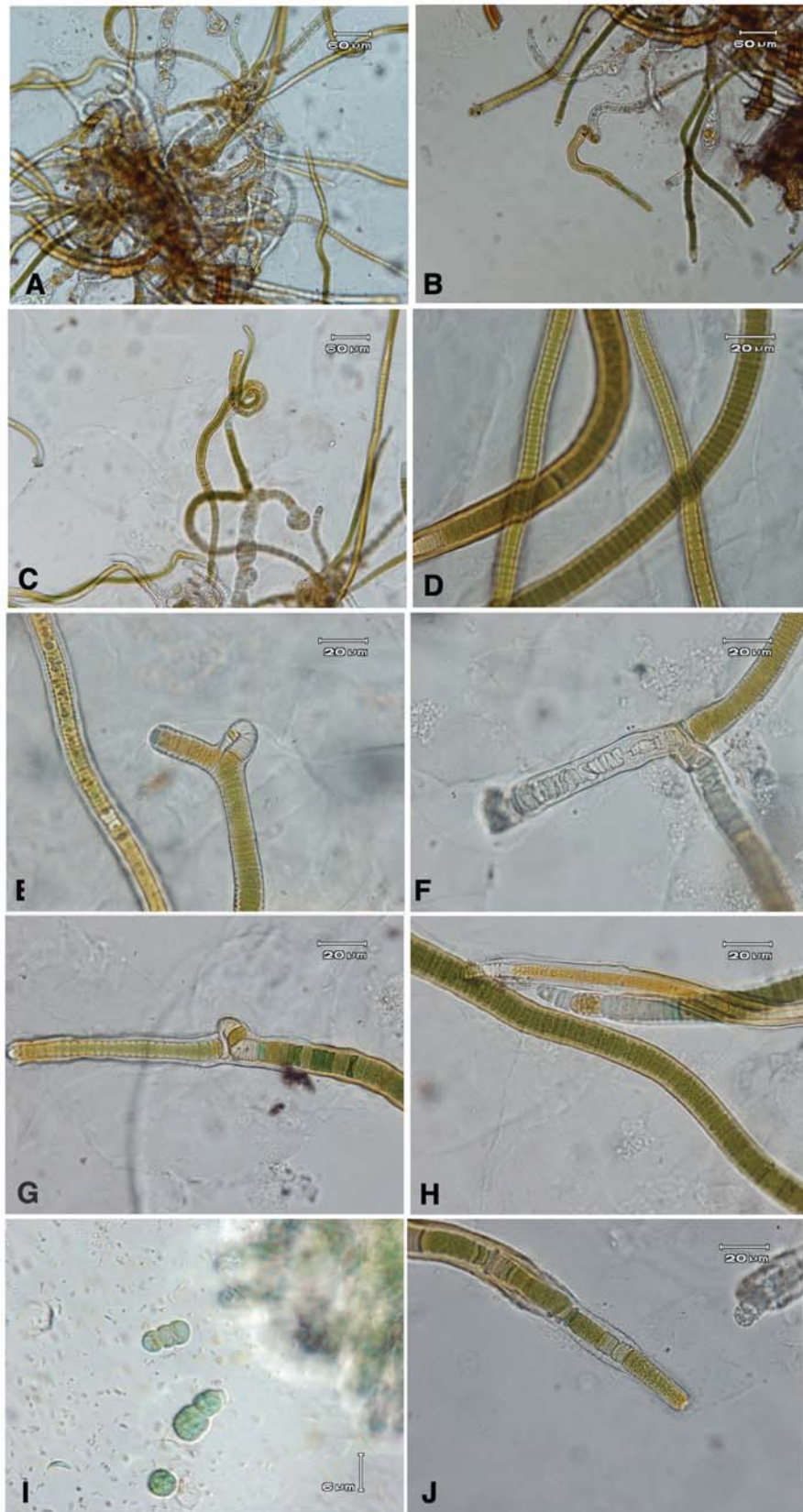


Fig. 31. *Phyllonema ansata*. Material de cultivo de C1926. A-C. Filamentos enredados, no atenuados. D, H, J. Detalle de células constreñidas y vaina delgada. E, G. Lazos o “loops” iniciales cortos. I. Hormogonios. J. Hormogonios y terminaciones redondeadas.

Phyllonema ansata González-Resendiz, León-Tejera et Johansen 2018 Cultivo de marzo de 2016. del seguimiento y revisión del cultivo el 11 de enero de 2018. (Figura 32)

Crecimiento verde-azul grisáceo aislado sobre el agar de 360 μm de extensión (Fig. A). Filamentos color verde-azul brillante a gris o hialino (Fig. 32. B, D). Vaina muy delgada, estratificada y de color marrón. Tricomas uniseriados de forma muy irregular y constreñidos. Células creciendo de forma muy irregular (Fig. 32. D-E). No se observaron claramente los heterocitos. (Fig. 32. A-B). Dobleces en forma de horquillas formados de un solo filamento, pero las células se observan muy deformadas en su interior (Fig. 32. C). Cultivo de la muestra C1926.

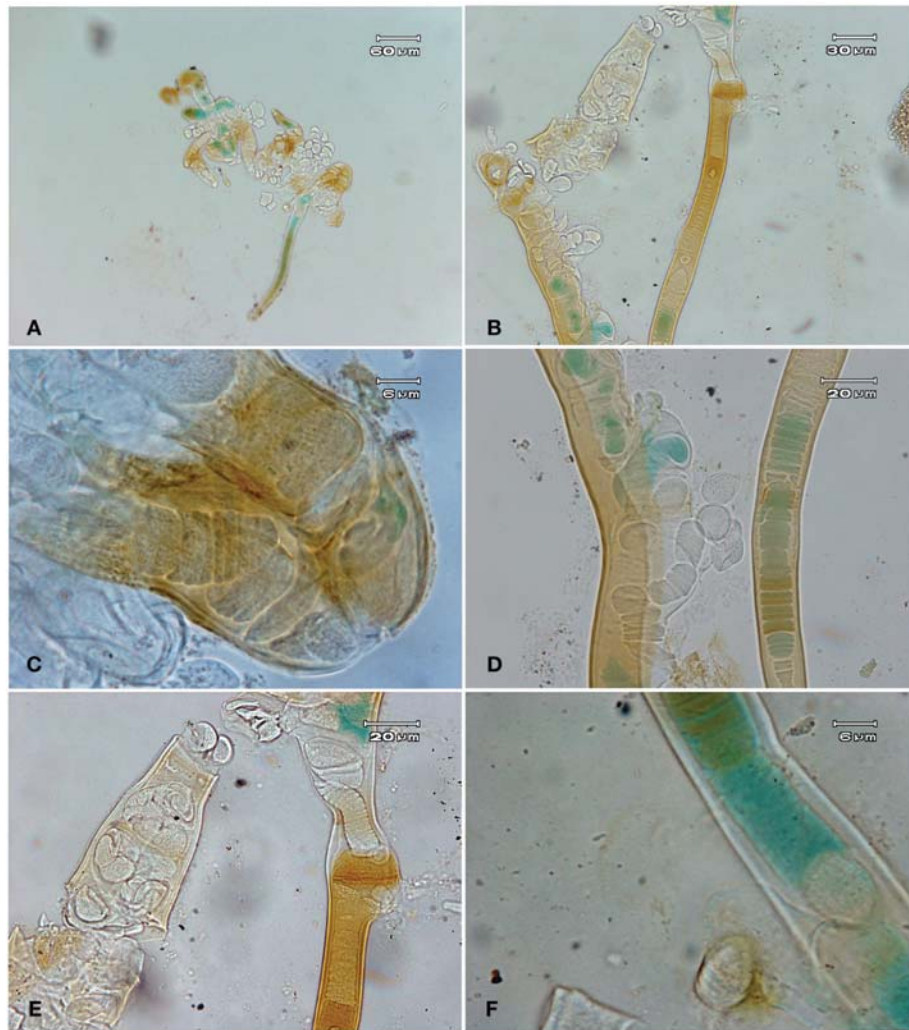


Figura 32. *Phyllonema ansata*. Cultivo de la muestra C1926. A. Vista de crecimiento sobre el agar. B. Filamento. C. punta del lazo o "loop". D. Células constreñidas dentro de la vaina. E. Células amorfas en mal estado. F. Detalle de heterocito.

Notas taxonómicas del material de campo de *Phyllonema ansata*

Los morfotipos descritos en este estudio no son parecidos morfológicamente con el tipo de *Scytonema hofmannii* de Bornet y Thuret (1876) pero son más afines a lo descrito para *Petalonema incrustans* en Komárek *et al.* (2013:152) tanto en la forma de los talos, filamentos, células y particularmente en los característicos dobleces en forma de horquilla o “*loops*”. Los filamentos son muy similares a lo descrito anteriormente en su forma isopolar con horquillas muy largas o en formación a lo largo de los filamentos. La vaina es muy parecida a *Petalonema incrustans*, siendo estratificada y divergente lo cual se observa también en González-Resendiz *et al.* (2015). Las células son muy parecidas morfológicamente a lo referido en los autores mencionados pero inferiores en medidas del ancho del filamento reportado por Komárek *et al.* (2013). La disposición y forma de los heterocitos es muy similar morfológicamente a los descrito por Komárek *et al.* (2013) para *P. incrustans* y muy afín a lo descrito por González-Resendiz *et al.* (2018) para *Phyllonema ansata* (Anexo VI) En cuanto al hábitat el caso de *Petalonema incrustans*, que ha sido el organismo de referencia con el cual se han descritos estas poblaciones, es una de las diferencias mas marcadas con respecto de este material, *P. incrustans* pertenece a ambientes acuáticos terrestres de Europa mientras que *Phyllonema ansata* es un organismo epilítico marino tropical de la zona intermareal rocosa del Pacífico y Golfo de México. Debido a la evidencia de hábitat, diferencias morfológicas, morfométricas y particularmente la caracterización molecular de González-Resendiz *et al.* (2018) y de este trabajo; se posicionan estas poblaciones como *Phyllonema ansata* en vez de *Petalonema cf. incrustans*.

Notas taxonómicas de cultivo de *Phyllonema ansata*

Los filamentos en cultivo, a pesar de haber pasado 10 meses y hasta un año en los microtubos con agar y crecer de forma lenta e incipiente, han conservado la morfología característica de su contraparte de campo: filamentos isopolares con tricomas uniseriados; vaina estratificada en forma de túnel; terminaciones romas, heterocitos intercalares; hormogonios isopolares; dobleces en forma de horquillas y

otros rasgos importantes. Sin embargo las horquillas se forman muy incipientemente, son muy cortas y no se observan los heterocitos que las flanquean normalmente en su base. Las células no corresponden con la forma isodiamétrica o cilíndrica típica y pueden ser irregulares, amorfas y más anchas que largas. El mismo caso ocurre para los heterocitos, que sólo conservaron su posición intercalar a lo largo de los filamentos o no se estuvieron presentes. La vaina aunque conserva su patrón de depositación del mucílago es incipiente y no se observó como en los organismos en campo. Se observó la formación de hormogonios desde una a tres células lo cual no se había observado en las muestras de campo. Por todo esto, no consideramos que el material de cultivo sea suficiente para describir una especie si no se compara con su contraparte de campo.

Scytonematopsis cf. crustacea (Figura 33)

Colonias filamentosas verde-azul brillante, cespitosas, erectas a rastreras de 309–800 μm de alto (Fig. 33. A). Filamentos isopolares y atenuados suavemente de 1.6–22.5 μm de ancho (Fig. 33. B-C,E). Vaina estratificada y abierta en los ápices de color marrón claro a hialina en los filamentos más jóvenes de 1.7–3.5 μm de ancho (Fig. 33. D). Tricomas uniseriados y constreñidos hacia los septos. Heterocitos intercalares de color marrón claro con forma cilíndrica a subesférica de 4–9 μm de ancho por 3.9–7 μm de largo. Nódulos polares oscuros y prominentes. Células cilíndricas más anchas 1–13 μm que largas 0.8–3.5 μm presentando contenido celular con gránulos de reserva de color verde azulado (Fig. 33. D).

Hábitat: Mesomareal alta y media, creciendo sobre roca volcánica con gasterópodos y otros cianoprocariontes como *Kyrthutrix*. Muestra C390 de la temporada de secas de 2012.

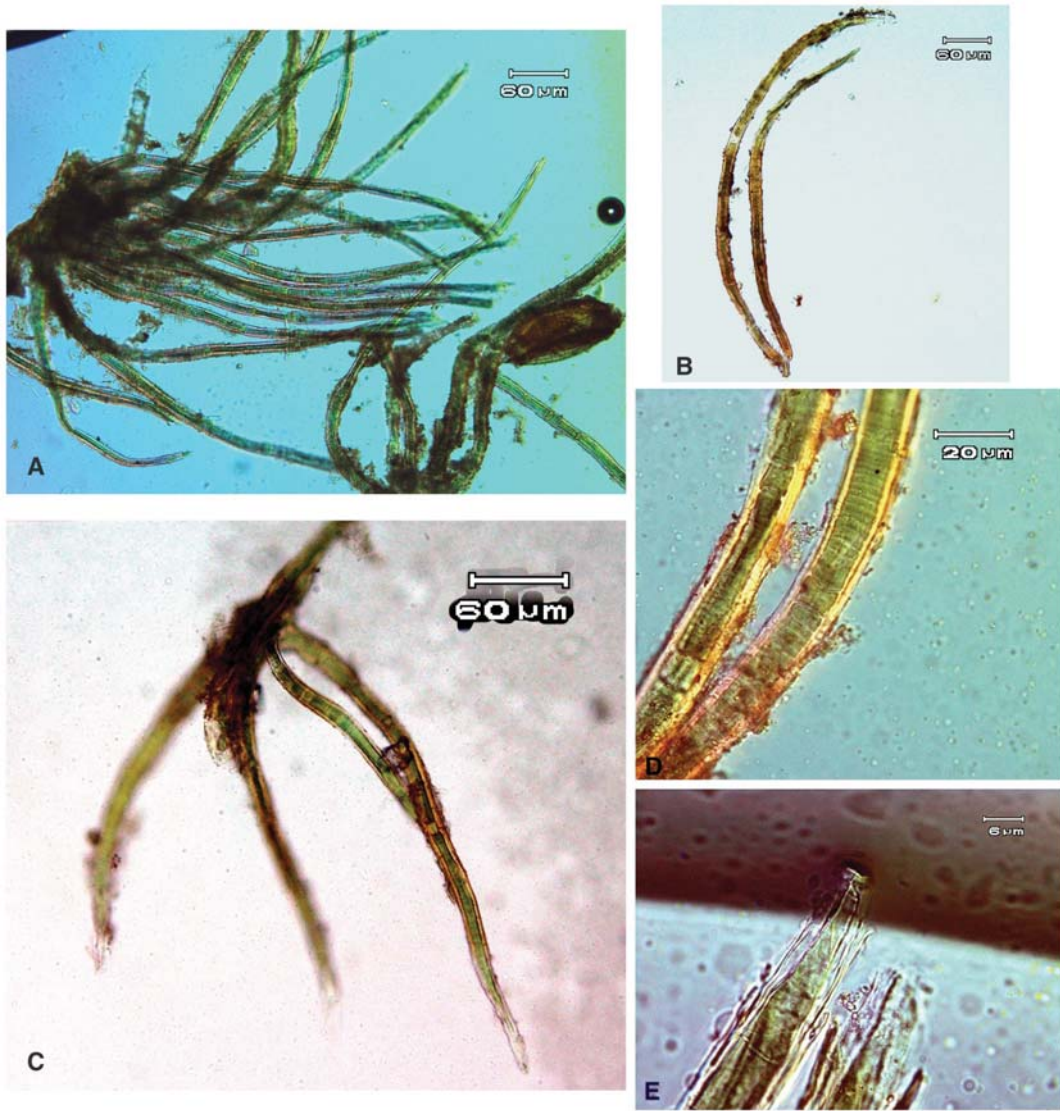


Figura 33. *Scytonematopsis cf. crustacea*. Material de campo C390. A. Vista de un manojito de filamentos atenuados. B-C. Filamentos atenuados. D. Células, vaina y heterocitos. E. Apices de tricomas atenuados.

Scytonematopsis cf. crustacea (Figura 34)

Talo filamentososo verde-azul brillante, cespitoso, erecto a veces postrado de 400-480 μm de alto (Fig. 34. A). Filamentos isopolares muy largos, atenuados de 15-20 μm de ancho, ligeramente curvados y con un pelo de células hialinas (Fig. 34. D,F). Tricomatos uniseriados y ligeramente constreñidos hacia los septos celulares (Fig. 34. C). Vaina hialina a marrón claro firme y estratificada de 2-4 μm de ancho y abierta en las atenuaciones (Fig. 34. E). Células verde-azul brillante de cilíndricas a discoidales de 3-9 μm de ancho por 2-3 μm de largo (Fig. 34. E). Heterocitos intercalares marrón claro con forma cilíndrica de 10-12 μm de ancho por 2-4 μm de largo (Fig. 34. C) distribuidos incluso cerca de las atenuaciones.

Hábitat: Epilítica en la plataforma intermareal rocosa en la zona mesomareal, sobre roca sedimentaria de color rojizo, creciendo junto a gasterópodos y algas eucariotas. Muestra C382 de la temporada de secas de 2012.

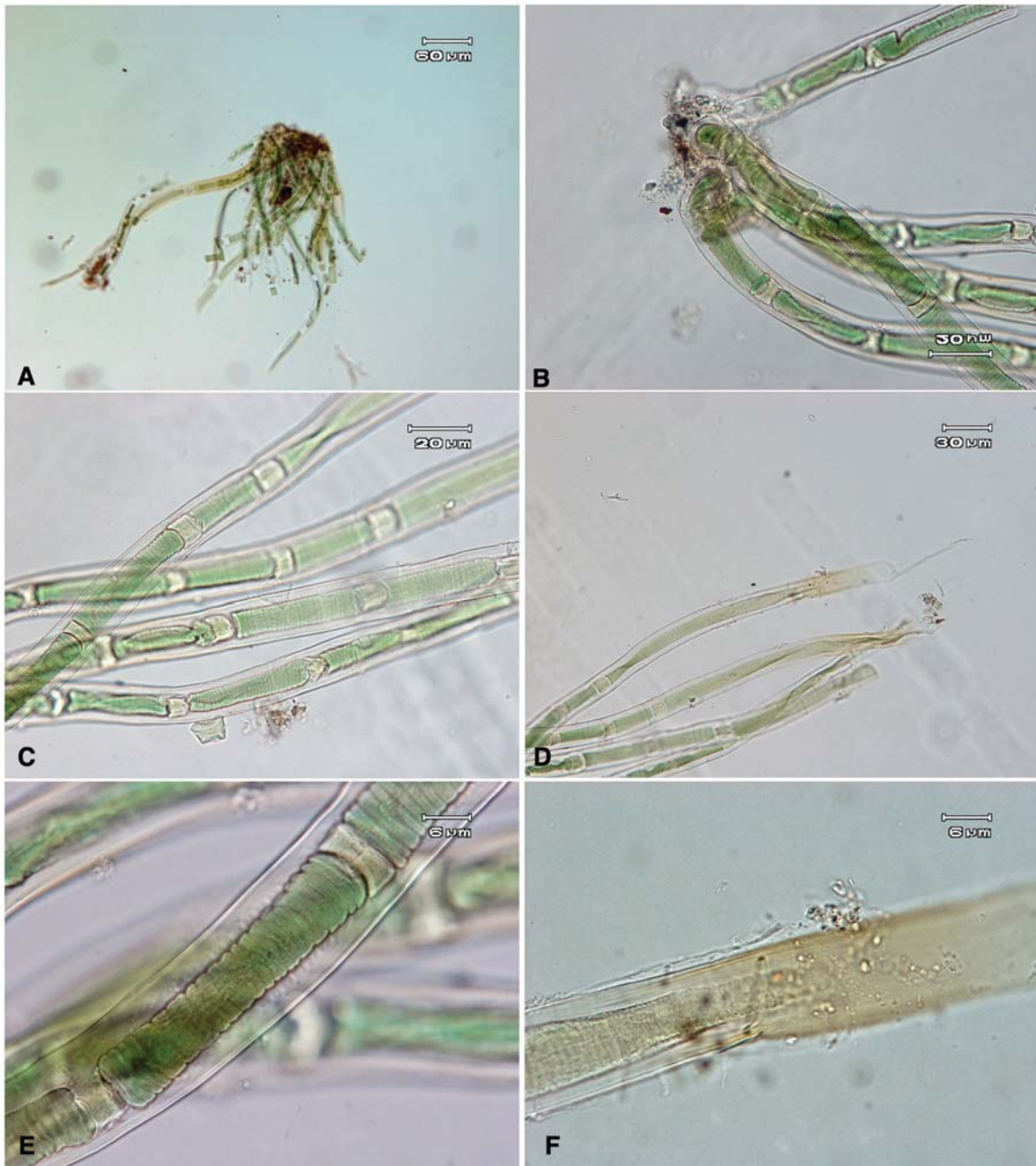


Figura 34. *Scytonematopsis* cf. *crustacea*. Material de campo de C382. A. Vista general del talo con filamentos atenuados. B. Filamentos en paralelo con heterocitos intercalares. C. Filamentos y disposición intercalar de los heterocitos. D. Tricomas atenuados. E. Detalle de células constreñidas, vaina y formación de hormogonio. F. Detalle de tricoma atenuado.

Scytonematopsis cf. crustacea (Figura 35)

Talo verde azul brillante de postrado a erecto de 400-660 μm de alto (Fig. 35. A). Filamentos isopolares largos de 4-10 μm de ancho con un doblés en la base, atenuados y con un pelo hialino (Fig. 35. B, F). Tricomas uniseriados y ligeramente constreñidos hacia los septos (Fig. 35. C-D). Vaina firme hialina a marrón de 1.5-4.8 μm de ancho. Ramificación falsa (Fig. 35. E). Células verde-azul brillante cilíndricas a discoidales de 9-10.5 μm de ancho por 1.5-2 μm de largo. Heterocitos intercalares de color marrón en forma cilíndrica de 7-10 μm ancho por 6-8 μm de largo (Fig. 35. C-D). No se observaron hormogonios.

Hábitat: En la mesomareal media y baja con oleaje moderado, sobre sustrato volcánico, asociada con balanos y gasterópodos. Muestra C1925. De la temporada de secas de marzo de 2016.

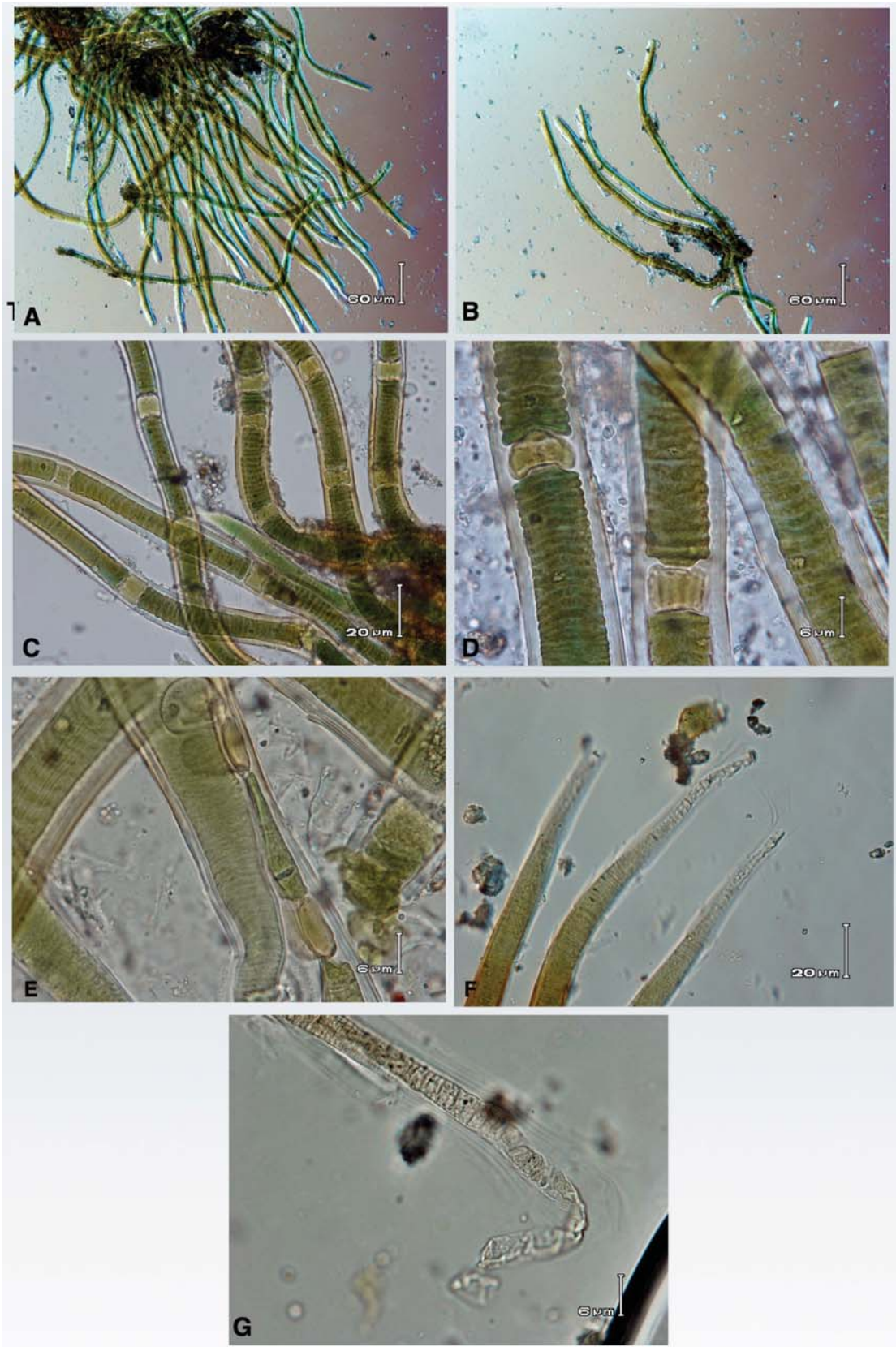


Figura 35. *Scytonematopsis* cf. *crustacea*. Material de campo C1925. A. Vista general del talo. B. Filamento isopolar doblado. C. Tricomas con heterocitos intercalares. D. Detalle de células constreñidas y heterocitos intercalares. E. Rama falsa. F. Atenuaciones apicales. G. Pelo hialino de las atenuaciones

Scytonematopsis cf. crustacea. Cultivo revisado el 10 de marzo de 2017 (Figura 36)

Filamentos heteropolares dispersos sobre el agar postrados raramente isopolares de color verde-azul brillante de 33-65 μm de largo, curvados, atenuados suavemente y de 0.7-6.3 μm de ancho (Fig. 36. A). Tricomas moderadamente constreñidos hacia los septos (Fig. 36. C). Ramificación falsa en donde se forman las atenuaciones de los nuevos filamentos (Fig. 36. E). Vaina firme, estratificada y hialina de 0.4-1.5 μm de ancho. Células verde azul brillante de cilíndricas a discoidales de 0.5-4.1 μm de ancho por 0.3-2 μm de largo, en esta etapa, el filamento presenta una célula terminal de hemisférica a cónica. Ramificaciones falsas que se convierten en las atenuaciones de los filamentos nuevos (Fig. 36. E). No se observan heterocitos en esta etapa de crecimiento aunque se observaron unas células de color verde amarillo que podrían estar formándolos. Hormogonios heteropolares e isopolares de 2.5-16 μm de largo y 0.4-3.3 μm de ancho (Fig. 36. F). Observación y toma de fotografías de la resiembra de la muestra C1925 del 10 de marzo de 2017.



Figura 36. *Scytonematopsis cf. crustacea*. Material de cultivo C1925 10/3/2017. A. Filamentos heteropolares. B. Hormogonio joven. E. ramificación geminada y formación de filamento isopolar. B-D, F Formación y liberación de hormogonios.

Scytonematopsis cf. crustacea. Cultivo revisado el 10 de abril de 2017 (Figura 37)

Crecimiento con tendencia fasciculada, abundante, disperso sobre el agar y no polarizado con respecto al sustrato (Fig. 37. A). Filamentos heteropolares e isopolares verde-azul brillante postrados sobre el agar 0.5-9.2 μm de ancho y de 17-55.8 μm de largo curvados a veces con un heterocito a cada extremo y atenuados con un pelo largo hialino (Fig. 37. B-C). Tricomas constreñidos hacia los septos. Ramificación falsa en donde se forman las atenuaciones de los filamentos y se forman hormogonios (Fig. 37. D). Vaina hialina firme, estratificada de 0.5-2.3 μm de ancho (Fig. 37. D-E). Células verde azul brillante de cilíndricas a discoidales de 3-6.2 μm de ancho por 0.8-2.4 μm de largo (Fig. 37. E). Heterocitos marrón claro, hemisféricos, terminales o al centro de los filamentos de 0.8-2.8 μm de ancho por 0.9-1.9 μm de largo (Fig. 37. B,D). Hormogonios heteropolares e isopolares de 1.5-3.1 μm de ancho y 2-23 μm de largo. Observación y toma de fotografías de la resiembra el 17 de abril de 2017.

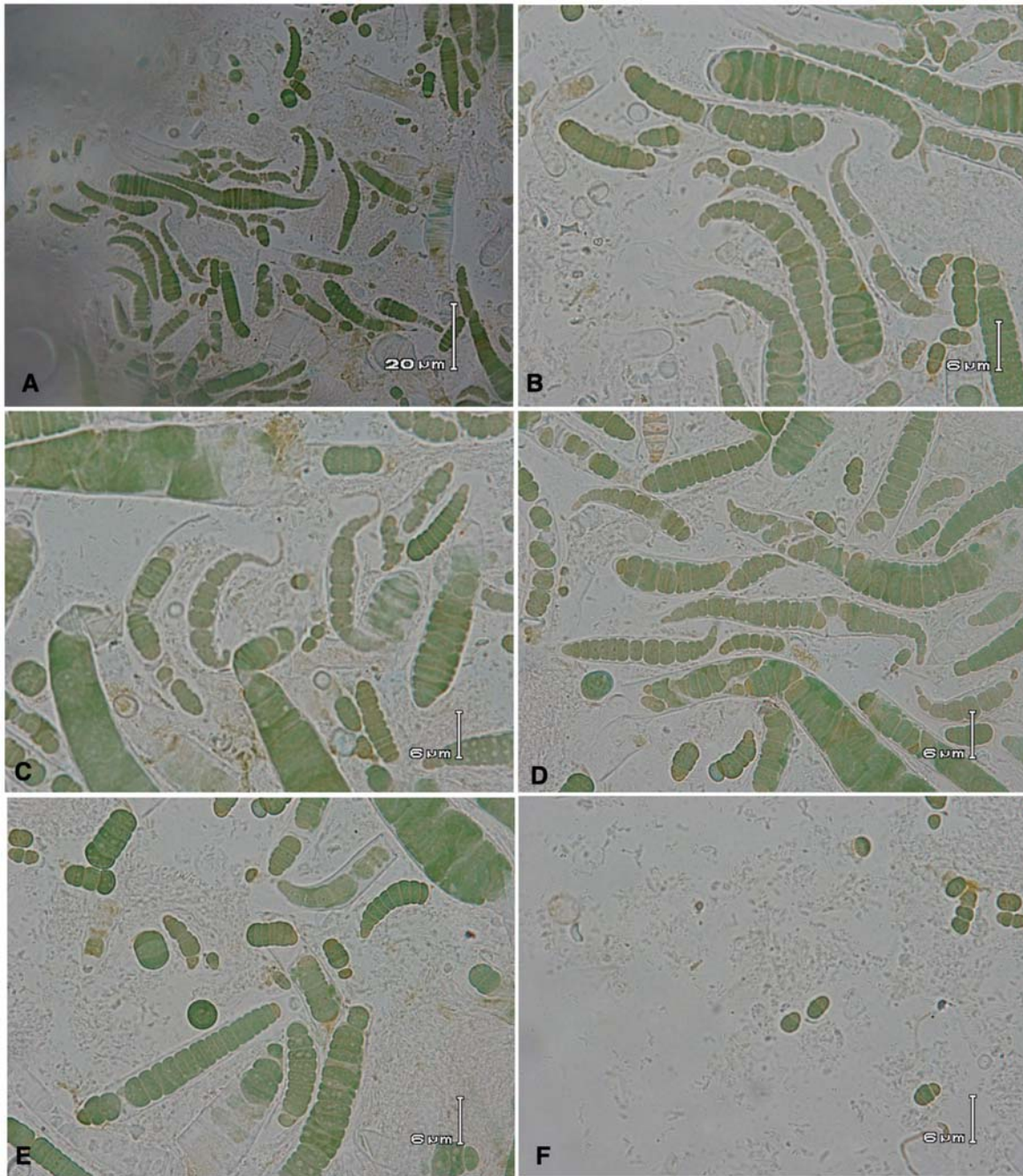


Figura. 37. *Scytonematopsis* cf. *crustacea*. Material de cultivo, observación del 17/4/2017. A. Filamentos postrados sobre el agar. B-E Filamentos heteropolares, formación de hormogonios y formación de filamentos isopolares. F. Hormogonios.

Scytonematopsis cf. crustacea. Cultivo revisado el 7 de Julio de 2017 (Figura 38)

Crecimientos verde azul brillante que se observan organizados con tendencia fasciculada. Filamentos verde-azul brillante de 0.6-6.5 μm de ancho y 21-270 μm de largo postrados sobre y dentro del agar, muy curvados, maduros, ya totalmente isopolares en esta etapa del crecimiento, raramente heteropolares y atenuados por ambos extremos con un pelo largo hialino (Fig. 38. A-B). Tricomas uniseriados y constreñidos hacia los septos celulares (Fig. 38. E). Vaina firme, estratificada y hialina 0.4-1.5 μm de ancho. Células verde azul brillante de forma cilíndrica a discoidal de 0.6-4.7 μm de ancho por 0.5-2.4 μm de largo (Fig. 38. E-F). Hormogonios raros en esta etapa y sólo observamos filamentos maduros sobre el agar. Observación y toma de fotografías de la resiembra el 7 de Julio de 2017.

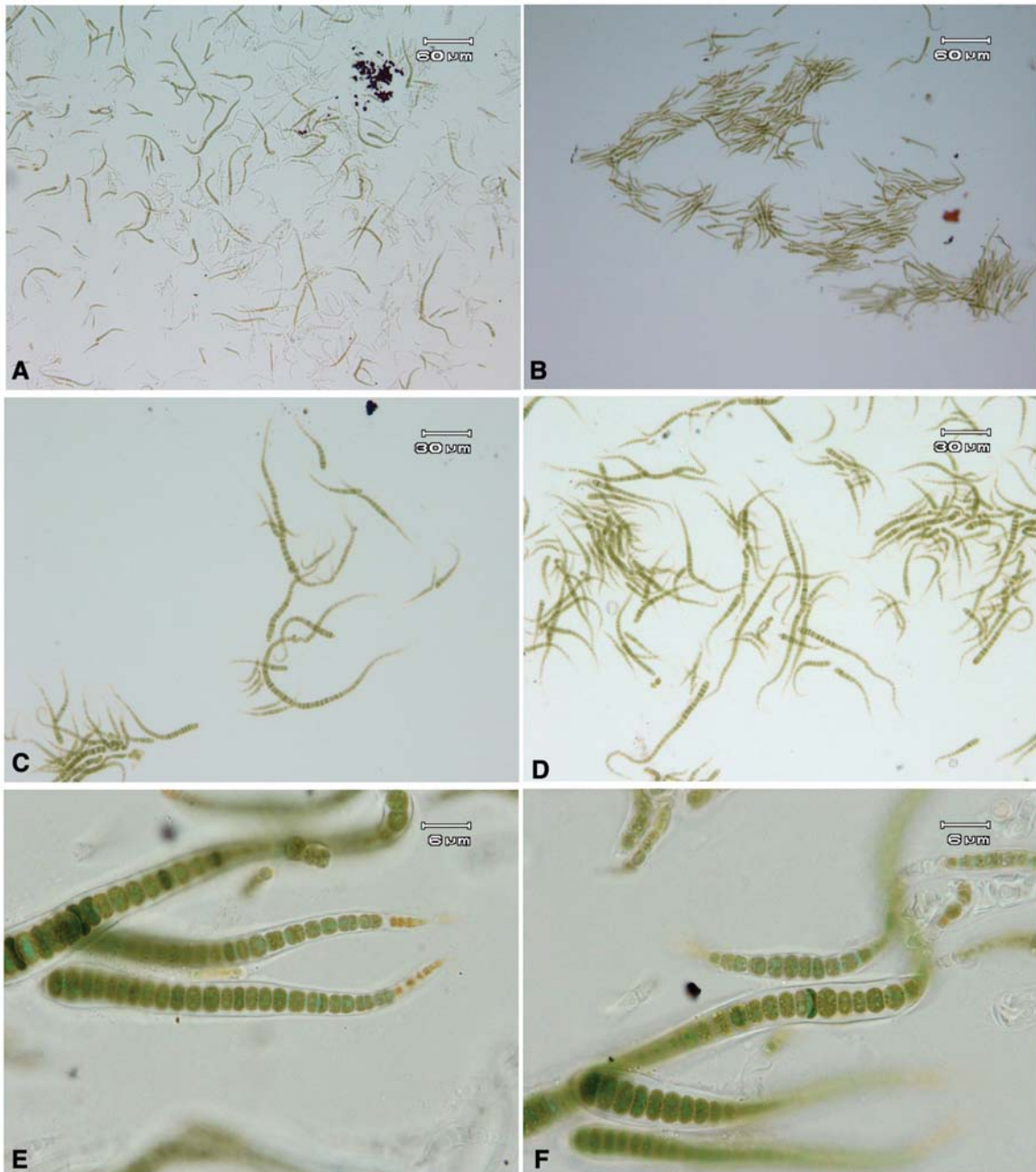


Figura 38. *Scytonematopsis* cf. *crustacea*. Observación de cultivo de 7/7/2017. A-D. Vista de filamentos postrados con tendencia fasciculada, muy atenuados e isopolares. E-F. Detalle de las células y vaina.

Scytonematopsis cf. crustacea. Cultivo revisado el 13 de septiembre de 2017
(Figura 39)

Filamentos entramados isopolares de 0.7-9 μm de ancho y 24-210 μm de largo verde azul brillante, postrados, raramente heteropolares, creciendo densamente sobre y dentro del agar con un pelo hialino largo en cada extremo (Fig.39. A-C). Tricomas uniseriados y constreñidos hacia los septos. Vaina firme, hialina, estratificada y de 0.3-1.5 μm de ancho (Fig. 39. D,F). Atenuación que se sale de la vaina en donde antes había la base de un filamento heteropolar (Fig. 39. F). Células discoidales más anchas que largas de 0.4-6.8 μm de ancho por 0.5-1.2 μm de largo (Fig. 39. C-D). Heterocitos intercalares y basales de color marrón claro (Fig. 39. C). Hormogonios isopolares y heteropolares de 10.3-27 μm de largo. Observación de cultivo y toma de fotografías de la resiembra el 13 de septiembre de 2017.

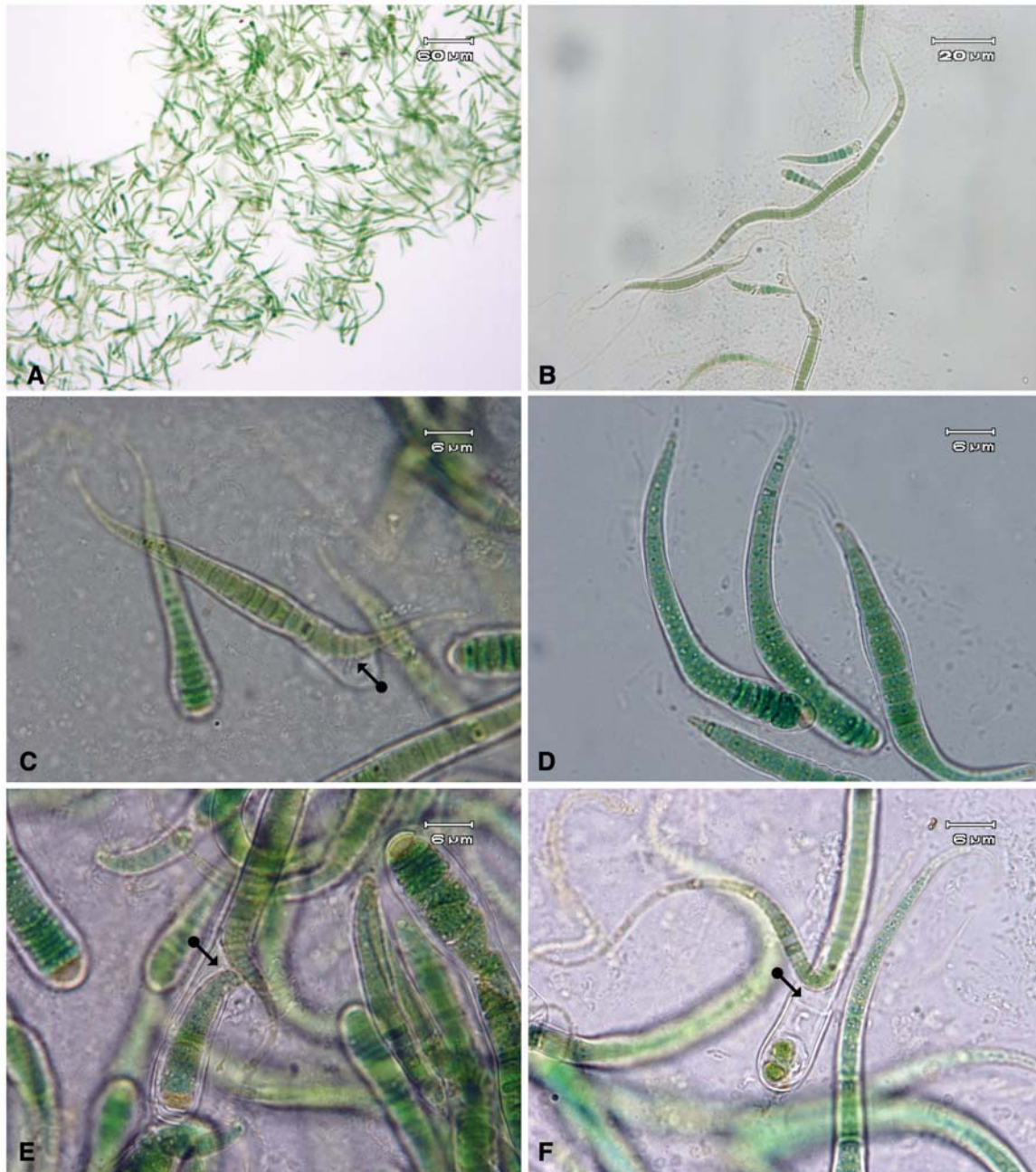


Figura 39. *Scytonematopsis cf. crustacea*. A. Vista de filamentos postrados y mas o menos fasciculados, enredados sobre y dentro del agar B-C Filamentos con formación de la atenuación de la parte basal del filamento heteropolar. C. Liberación de hormogonio. E-F. Atenuaciones con pelo terminal de células hialinas, formación de hormogonio.

Scytonematopsis cf. crustacea (Figura 40)

Talos erectos a postrados verde-azul brillante de 400-540 μm de alto (Fig. 40. A). Filamentos isopolares, atenuados abrupta o suavemente de 15-18 μm de ancho (Fig. 40. B). Tricomas uniseriados y ligeramente constreñidos hacia los septos. Células cilíndricas a discoidales más anchas que largas de 10-12 μm ancho por 1-2.5 μm de largo (Fig. 40. C). Heterocitos intercalares cilíndricos de 8-13 μm de ancho por 5-7 μm de largo y con dos nódulos polares. Vaina firme, estratificada, hialina o color marrón de 3-4.5 μm de ancho (Fig. 40. C-D). No se observaron hormogonios.

Hábitat: En la mesomareal media de la plataforma rocosa, creciendo con gasterópodos. Muestra C388 de la temporada de secas de marzo de 2012.

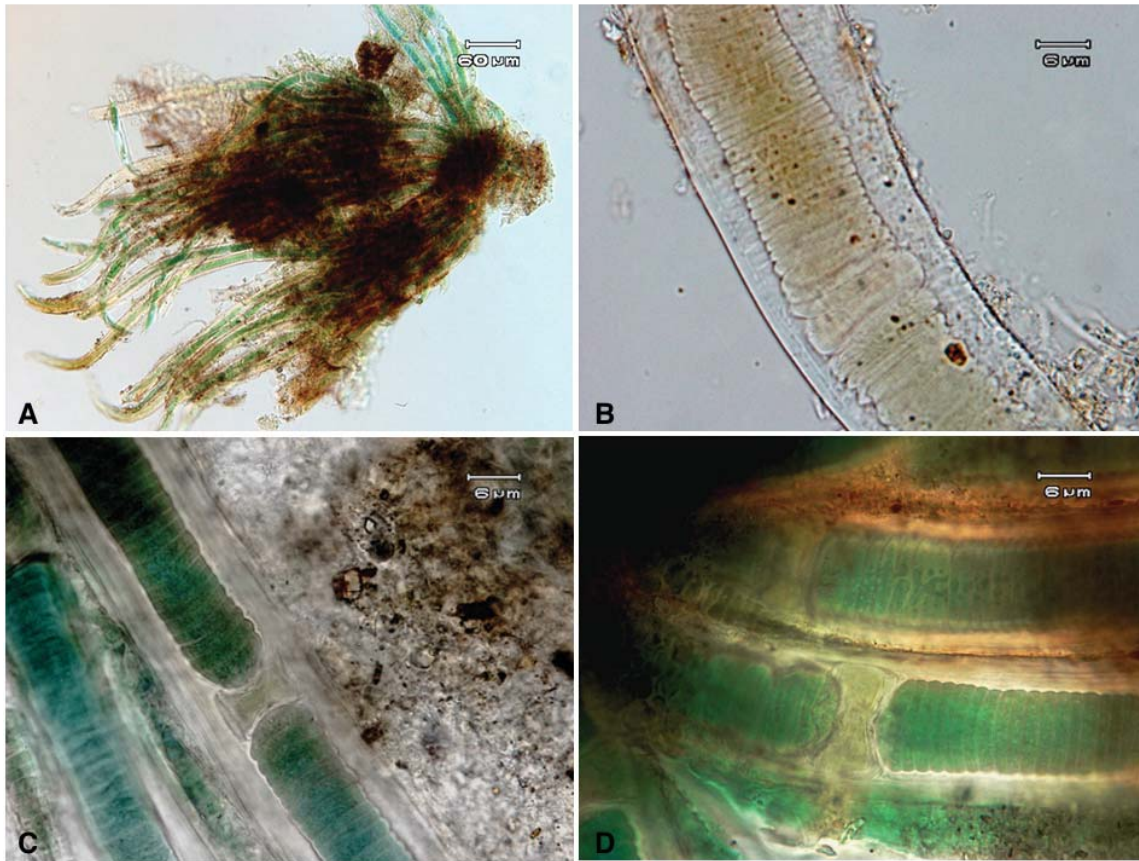


Figura 40. *Scytonematopsis cf. crustacea*. A-B. Vista del talo fasciculado. C-E. Detalle de vaina, células y heterocitos.

Scytonematopsis cf. crustacea (Figura 41)

Talo erecto a postrado de color verde-azul brillante de 450-720 μm (Fig. 41. A). Filamentos isopolares de 9-15 μm de ancho, atenuados, curvados ligeramente en las terminaciones; un poco más anchos en sus partes basales y con un pelo hialino (Fig. 41. B-C). Tricomas uniseriados y constreñidos hacia los septos (Fig. 41. D). Vaina hialina a marrón de 2-3.5 μm de ancho, estratificada y abierta en las atenuaciones (Fig. 41. F). Células verde azul brillante con forma cilíndrica a discoidal más anchas que largas de 6-8.5 μm de ancho por 1-3 μm de largo (Fig. 41. D). Numerosos heterocitos intercalares con forma cilíndrica de color marrón y con un par de nódulos polares. Hormogonios isopolares de 43 μm de largo (Fig. 41. E).

Hábitat: Epilítica en la mesomareal sobre la plataforma rocosa, creciendo con *Phyllonema ansata* en la mesomareal junto con algas eucariontes y gasterópodos. Muestra C389 de la temporada de secas de 2012.



Figura 41. *Scytonematopsis cf. crustacea*. A-B. Vista del talo fasciculado. C. Vista del filamento isopolar. D. Formación de hormogonios, vaina y heterocito. E. Hormogonio isopolar. F. Atenuación con vaina abierta.

Scytonematopsis cf. crustacea (Figura 42)

Talos de color verde azul brillante, erecto a postrado y adherido débilmente al sustrato de 300-594 μm de alto (Fig. 42. A). Filamentos isopolares de 10-14 μm de ancho, gruesos, atenuados más o menos abruptamente y con una prolongación en forma de pelo hialino aplanado (Fig. 42. B.C). Tricomas uniseriados y ligeramente constreñidos hacia los septos. Vaina marrón, firme y estratificada. Células cilíndricas a discoidales de 6-9 μm ancho por 0.5-2 μm de largo. Heterocitos intercalares cilíndricos a subesféricos de 5-16 μm ancho por 3-13 μm de largo.

Hábitat: Epilítica sobre roca volcánica en la mesomareal media y baja con oleaje moderado, asociada con otros cianoprocariontes, algas eucariontes y moluscos. Muestra C391 de la temporada de secas en marzo de 2012.

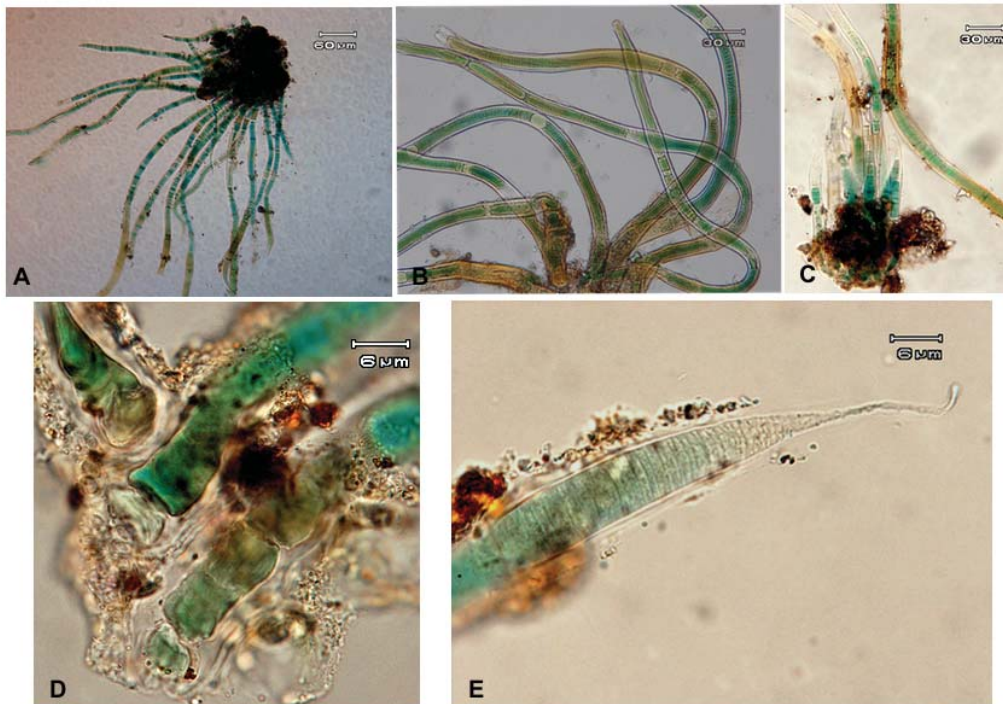


Figura 42. *Scytonematopsis cf. crustacea*. A. Vista del talo con el fascículo de filamentos. B. Filamentos con heterocitos. C. Vaina, heterocitos y células. D. Tricoma con su atenuación y pelo hialino.

Scytonematopsis cf. crustacea (Figura 43)

Talos verde azul brillante, postrados a erectos de 70–632 μm de alto (Fig. 43. A-B). Filamentos isopolares de 4–18 μm de ancho con atenuación suave. Tricomas uniseriados y ligeramente constreñidos hacia los septos (Fig. 43. B-C). Vaina hialina a marrón, firme, estratificada y de 2–6 μm de ancho. Heterocitos intercalares cilíndricos a subesféricos color marrón claro brillante de 5–11 μm de ancho por 3–8.9 μm de largo. Células discoidales a cilíndricas más anchas que largas de 1.4–1.4 μm de ancho y 0.7–2.3 μm de largo con contenido celular granuloso verde azul claro a oscuro (Fig. 43. C-E). Heterocitos intercalares cilíndricos a subesféricos de color marrón claro.

Hábitat: Mesomareal media o baja en la plataforma rocosa, creciendo con otros cianoprocariontes y microinvertebrados. Muestra C1916. de la temporada de secas de 2016.

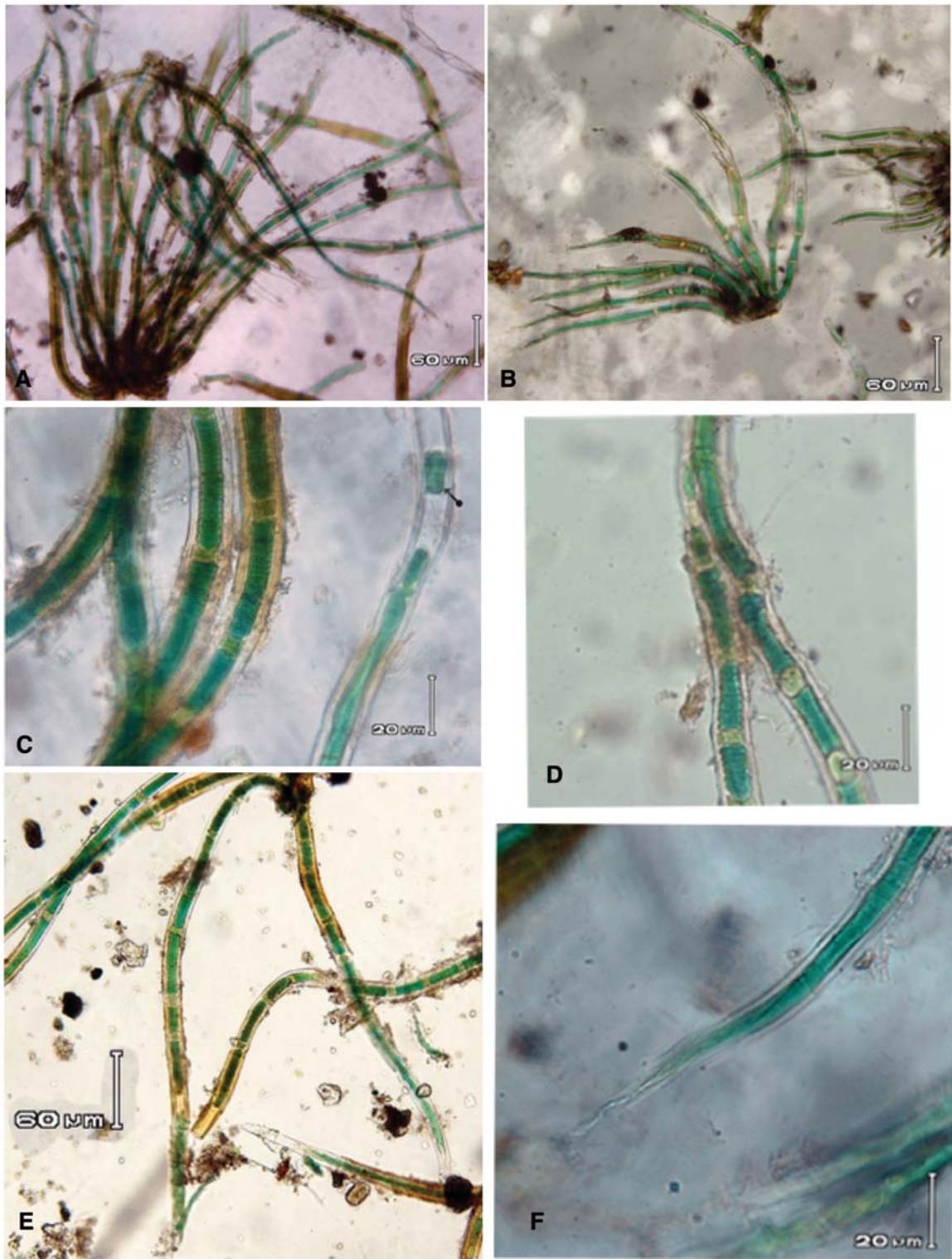


Figura 43. *Scytonematopsis cf. crustacea*. A-B. Talo fasciculado con filamentos isopolares. C. Filamentos, heterocitos y formación de hormogonios. D. Filamentos con detalles de células, vaina y heterocitos. E. Filamento isopolar. F. Tricoma con su atenuación.

Scytonematopsis cf. crustacea (Figura 44)

Talo verde azul brillante cespitoso, erecto a postrado de 16–594 μm de alto (Fig 44. A). Filamentos isopolares largos de 10–14 μm de ancho, ligeramente curvados y atenuados suavemente con un pelo de células hialinas (Fig. 44. B). Células discoidales verdeazules más anchas que largas de 2–9.7 μm de ancho y 0.5–2.2 μm de largo (Fig. 44. A-B). Heterocitos intercalares de color marrón claro, cilíndricos a subesféricos de 5–16 μm de ancho y 1.1–13 μm de largo. Vaina de 1.1–2.8 μm de ancho, estratificada, delgada, firme, hialina en filamentos jóvenes y marrón en filamentos maduros. Hormogonios heteropolares (Fig. 44. D).

Hábitat: Epilítica y epizóica sobre la plataforma rocosa en la mesomareal con oleaje moderado, radiación solar alta. Creciendo con otros cianoprocariontes, algas eucariontes y microinvertebrados. Muestra C391 de la temporada de secas en marzo de 2012.

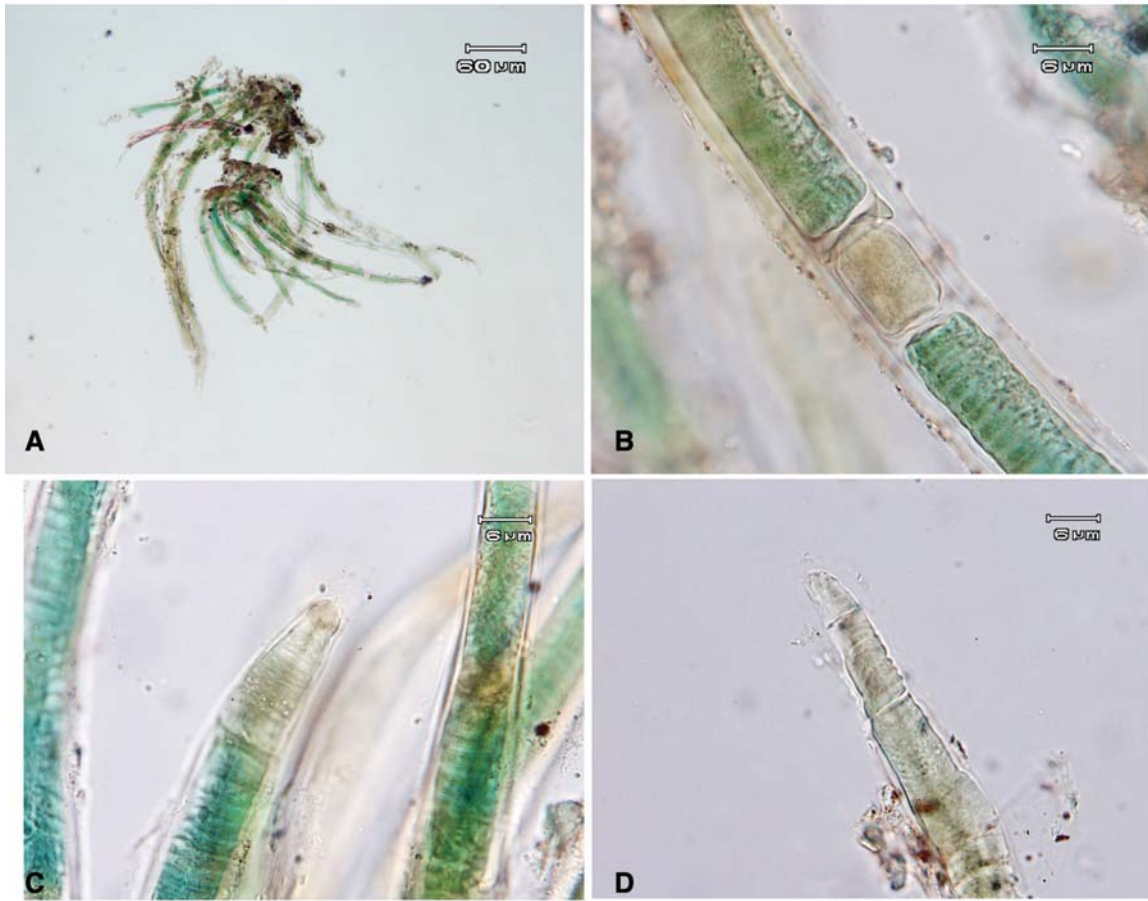


Figura 44. *Scytonematopsis* cf. *crustacea*. A. Talo fasciculado. B. Detalle del heterocito, células y vaina C. Tricoma con su atenuación. D. Detalle de la atenuación.

Scytonematopsis cf. crustacea (Figura 45)

Talo de 324–591 μm de alto, cespitoso, postrado a erecto de color verde azul brillante (Fig. 45. A-B). Filamentos isopolares de 1–19 μm de ancho, atenuados suavemente y de color verde azul brillante (Fig. 45. B-C,D). Células verdeazuladas de forma cilíndrica a discoidal de 3–9 μm de ancho y 1–2.8 μm de largo. Heterocitos de forma subesférica a cilíndrica de 1.3–10 μm de ancho y 4.8–8.5 μm de largo en color marrón claro (Fig. 45. D-E). Vaina hialina a marrón de 0.1–2.7 μm de ancho, estratificada y abierta en las atenuaciones (Fig. 45. F).

Hábitat: Epilítica en la mesomareal media de la plataforma rocosa intermareal, creciendo con otros cianoprocariontes, algas eucariontes y microinvertebrados. Muestra C830 de la temporada de lluvias del 18 de octubre de 2012.

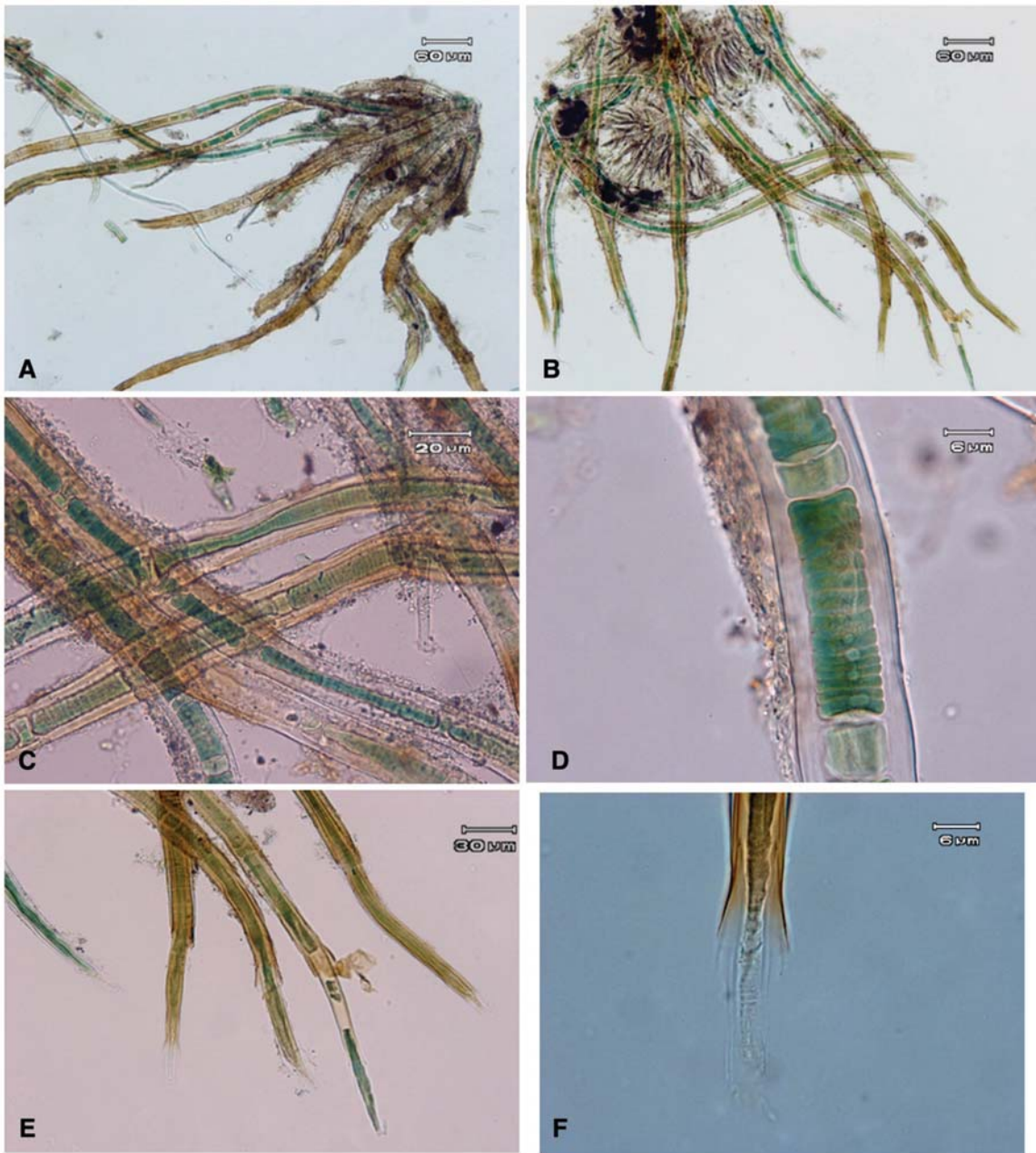


Figura 45. *Scytonematopsis cf. crustacea*. A-B. Vista del talo con filamentos epífitos. C. Detalle del tricoma, vaina, y células. D. Detalle de la vaina, heterocitos y células. E. Atenuaciones del tricoma. F. Vaina abierta en la atenuación.

Scytonematopsis cf. crustacea (Figura 46)

Talo verde azul filamentoso cespitoso, postrado a erecto de 265–485 μm de alto (Fig. 46. A). Filamentos verdeazulados, atenuados e isopolares de 1–17.6 μm de ancho. Vaina estratificada de color marrón dorado de 0.5–5.7 μm de ancho (Fig. 46. B, F). Heterocitos intercalares marrón claro con forma subesférica a cilíndrica de 1.9–12 μm de ancho por 1–12 μm de largo (Fig. 46. C). Células de forma cilíndrica más anchas 0.5–10 μm que largas 0.5–2.2 μm con contenido celular granuloso de color verde azulado (Fig. 46. D). Ramificación falsa emergiendo de la vaina (Fig. 46. E).

Hábitat: Epilítica en la mesomareal de la plataforma rocosa, asociada con otros cianoprocariontes, algas eucariontes y microinvertebrados. Muestra C929 de la temporada de secas del 18 de mayo de 2013.

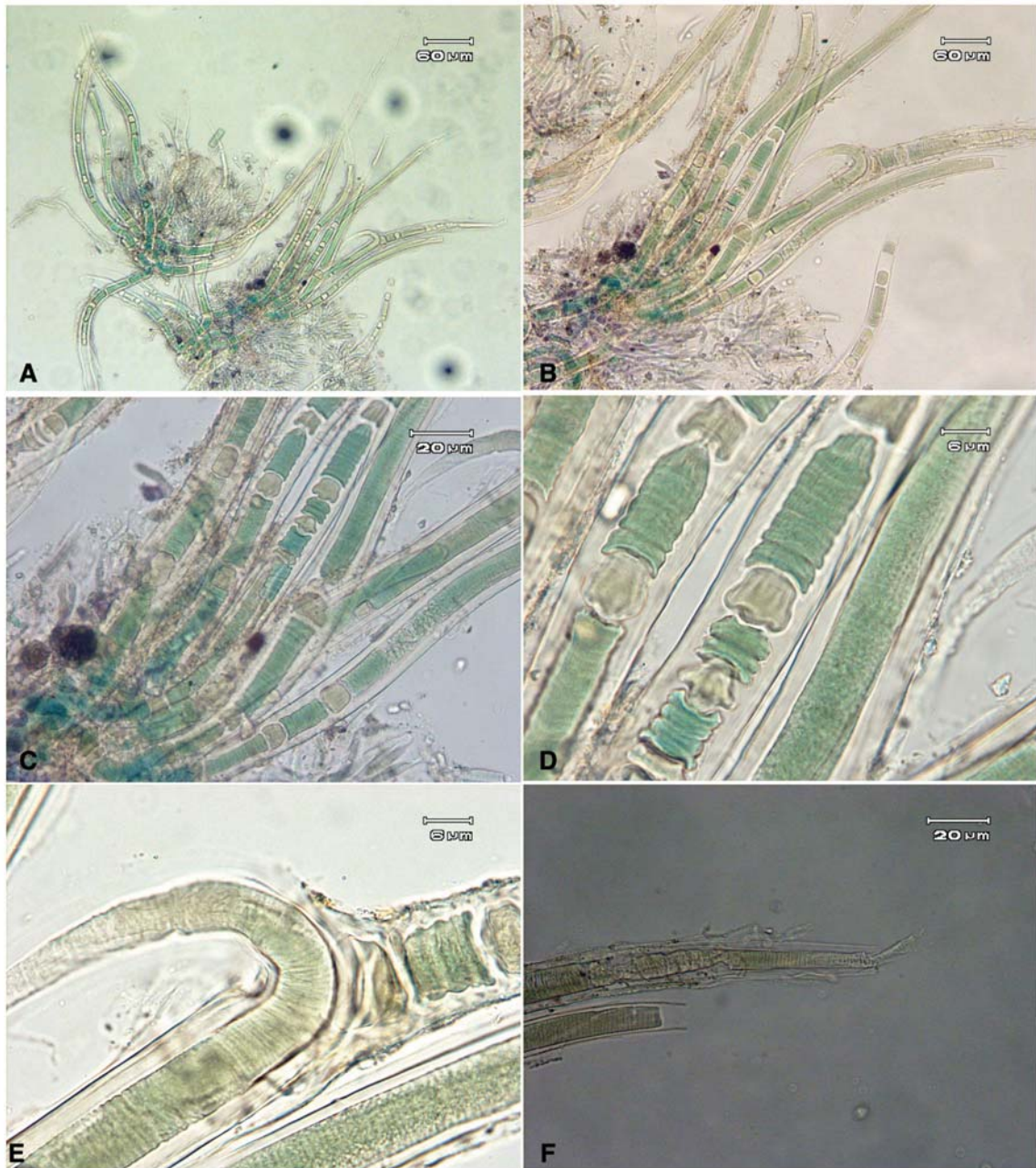


Fig. 46. *Scytonematopsis* cf. *crustacea*. A. Vista del talo y filamentos isopolares. B-C Detalle del fascículo de filamentos y heterocitos intercalares. D. Formación de hormogónios en el tricoma. E. Detalle de la ramificación falsa. F. Detalle de la atenuación.

Notas taxonómicas del material de campo de *Scytonematopsis* cf. *crustacea*

Las poblaciones de interés presentan similitudes morfológicas muy marcadas entre sí y los ejemplares descritos anteriormente en la literatura se les describe como céspedes extendidos sobre la roca, este material es epilítico y forma parches y céspedes sobre la roca; tiene filamentos isopolares, atenuados con un pelo hialino como lo descrito por Setchell y Gardner (1918:99) pero la diferencia en su morfometría no corresponde a lo anteriormente reportado, en particular el alto de los filamentos que en nuestras poblaciones es muy inferior (Anexo IV). Los morfotipos estudiados también son parecidos morfológicamente a lo descrito para *Calothrix crustacea* en Setchell y Gardner (1939); en Kiseleva (1930:174); en Komárek *et al.*(2013:166) y en González-Resendiz *et al.*(2015) en ésta última coincide con el hábitat intermareal rocoso marino (Anexo IV). Aunque las poblaciones analizadas son morfológicamente aparentemente muy parecidas a lo descrito anteriormente, debido a las diferencias como una morfometría inferior y al hábitat marino, se les asignó el epíteto *crustacea* con un cf. debido a que con el análisis a nivel molecular (Fig. 4) queda claro que éstas poblaciones distan de estar emparentadas con *Scytonemataceae* y que se trata de una nueva entidad taxonómica para México.

***Nunduva* cf. *biania* León–Tejera, González–Resendiz et Johansen (Figura 47)**

Talo verde azul claro con filamentos creciendo en paralelo de 70 a 90 μm de alto (Fig. 47. A). Filamentos heteropolares de 3.3-6.5 μm de ancho, atenuados y terminando con una célula apical cónica de 1.2-1.3 μm de diámetro (Fig. 47. C). Tricomas uniseriados ligeramente curvados y constreñidos hacia los septos. Vaina de 1.5-2.5 μm de ancho firme, hialina y en el ápice ensanchada en forma de “flama” de 3-4 (6) μm de ancho (Fig. 47. C). Células de color verde azul claro de 1.5-5.3 μm de ancho y de 0.5-1.7 μm de largo. Heterocitos hemisféricos basales de color verde azul grisáceo de 3-4.5 μm de ancho por 2.5-3 μm de largo (Fig. 47. B). Hormogonios heteropolares de 10-36 μm de largo (Fig. 47. D-E).

Hábitat: en la mesomareal de la plataforma intermareal creciendo con *Scytonematopsis* y *Rivularia*. Muestra C819 de la temporada de secas del 14 de abril de 2013.

Notas taxonómicas para *Nunduva* cf. *biania*

Este material es parecido a lo descrito para la costa de Oaxaca por González-Resendiz *et al.* (2018:89) particularmente en la forma de flama de la vaina que es abierta en la atenuación, sin embargo, el material analizado difiere en que es más pequeño ya que *Nunduva biania* que tiene 3-8 μm de ancho de filamento y los filamentos de estas muestras tienen 3.3-6.5 μm de ancho. A diferencia del material descrito anteriormente; no encontramos evidencia de heterocitos intercalares, solamente basales solitarios. Otro dato es que sólo observamos hormogonios heteropolares y no isopolares como se apunta en la descripción original. Por lo anterior y hasta no tener más evidencia morfológica y molecular le asignamos la figura taxonómica del cf.

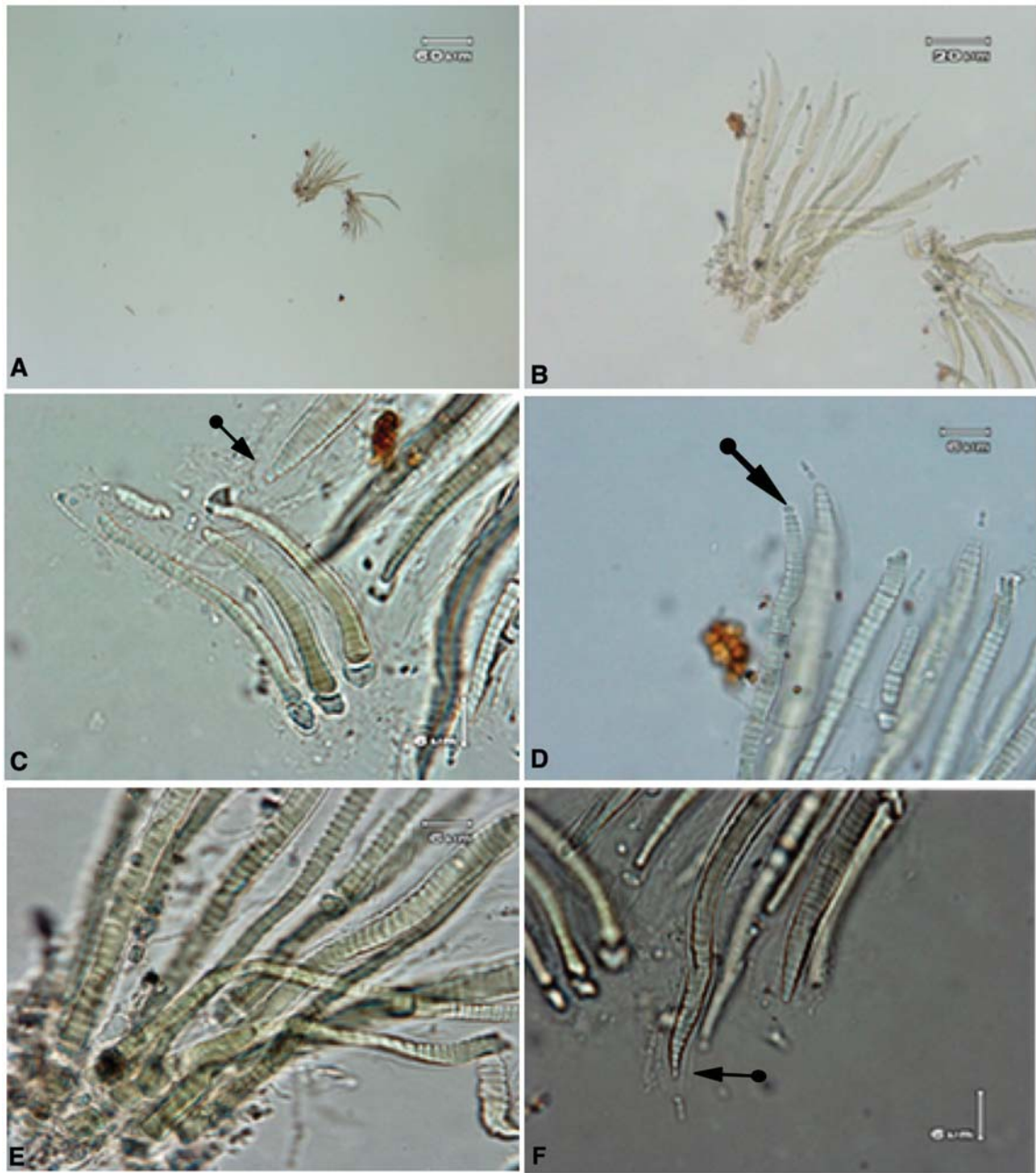


Figura 47. *Nunduva* cf. *biania*. A. Vista de una sección del talo. B. Filamento con heterocito basal y formacion de hormogonios. C. Filamentos con su vaina en forma de vela o flama. D. Célula terminal caliptrada E. Detalle de células. F. Detalle de la vaina y atenuaciones.

DISCUSIÓN

Morfología

Una proporción importante de la diversidad morfológica caracterizada en este trabajo ratifica el análisis comparativo morfológico como el más importantes para reconocer las poblaciones del presente estudio con respecto de las reportadas en la literatura y manuales tradicionales. Las morfoespecies determinadas en este sentido son las siguientes:

Calothrix cf. confervicola, que tiene parecido a lo descrito para ambientes marinos en Komárek *et al.* (2013:239) en la forma de los talos y filamentos heteropolares pero se diferencia en la talla del talo que es de 2-3 mm, las poblaciones sólo alcanzan un máximo de 187 μm . En cuanto al ancho de filamento, lo anterior registra 12-25 μm contrastado con el material aquí reportado que solo mide 4-7.6 μm . No se cuenta con evidencia molecular que nos permita delimitar a esta especie en algún nivel taxonómico actual por lo cual consideramos adecuado utilizar el cf.

Isactis cf. plana, aunque las poblaciones analizadas presentan las características morfológicas generales de reportes previos de la especie en otras regiones geográficas, tienen dimensiones menores; en nuestro caso, la altura del talo es de 135-17 μm , mucho menor a lo reportado por Freymy (1934:151) de hasta 5 mm o el ancho de los filamentos es menor al reportado por Setchel y Gardner (1918:104) de 7-9 μm contra 5-7 μm en esta población. Adicionalmente en Komárek y Hauer (1992) se reportan ramificaciones falsas que no se observaron en este material. *Isactis plana* no ha podido ser secuenciada pero por las diferencias en la evidencia morfológica y la falta de estudios moleculares que certifiquen su determinación taxonómica, se le asignó como *Isactis cf. plana* (Anexo II).

Rivularia atra, reportó anterior a este estudio en Bornet & Flahault. (1886:353) y en Komárek *et al.* (2013:284) un talo de 4-5 mm de diámetro, células de entre 7.5-18 (33) μm y ramificaciones falsas. El material de interés con respecto a lo anteriormente

reportado presenta tallas muy pequeñas con domos de 26-485 μm de diámetro y dimensiones celulares de 0.5-10 μm . Aunque el material tiene parecido morfológico con lo descrito como *Rivularia atra* para ambientes epicontinentales, sin embargo dadas las diferencias morfológicas y de ambiente, designamos a este organismo como *Rivularia cf. atra*. Considerando que la incorporación de información molecular está generando modificaciones importantes en la ubicación taxonómica de muchos géneros y especies, y aunque *Rivularia atra* ya ha sido secuenciada, afirmamos que se requiere del análisis filogenético de estas poblaciones para corroborar su determinación.

Nunduva biana es una especie del Pacífico mexicano que presenta filamentos de 3-8 μm de ancho según lo reportado en González-Resendiz *et al.* (2018) mientras que este morfotipo aquí presentado tiene 3.3-6.5 μm de ancho. No se encontró en nuestra población heterocitos intercalares ni hormogonios isopolares. Este material es parecido a lo anterior en la vaina abierta en forma de flama, la célula terminal caliptrada, su ambiente costero marino tropical en el Golfo de México y aunque los rangos morfométricos son cercanos se deja este organismo como *Nunduva cf. biana*. por haberse descrito para la costa de Oaxaca. Se recomienda realizar su análisis filogenético y ampliar el análisis morfológico para poder esclarecer su estatus taxonómico.

Kyrtuthrix maculans ya se ha reportado para zonas costeras templadas y tropicales del mundo como Japón, Perú y recientemente en el Pacífico y Golfo de México (Umezaki, 1958; Montoya, 2003; León-Tejera *et al.*, 2009; González-Resendiz *et al.*, 2014). Estas muestras reportadas anteriormente difieren de nuestro material en el tamaño del talo que mide 14-203 μm de alto. *Kyrtuthrix huatulcensis*, por ejemplo, tiene entre 68-80 μm de alto mientras que el material en Komárek *et al.* (2013) tiene hasta 400 μm de alto. El ancho de los filamentos de las poblaciones analizadas es inferior (6-9 μm) al de *K. huatulcensis* (15-20 μm), o a las poblaciones de Mozambique reportadas en Silva, (1999 15-22 μm) y las de Tailandia (Umezaki, 1958, con 10-20 μm de ancho). Aunque las dimensiones celulares de las poblaciones (1-2.6 μm de

ancho y 1.6-2.7 μm de largo; 2.3-3.5 μm de ancho por 2.5-3.4 μm de largo) caben en el rango de medidas de *K huatulcensis* (León-Tejera *et al.* 2016) y son ligeramente mas pequeñas que las registradas ((1) 1.5 X 3(6) μm) en Komárek *et al.* (2013) y en el material de Umezaki (1958, 3-10 μm de largo). Al analizar todas las diferencias morfológicas, morfométricas y geográficas reportadas previamente a este trabajo, se decidió que para las muestras C390, C1393 que han sido caracterizadas morfológicamente y de las cuales se carece de un análisis filogenético designarlas como *K. cf maculans* (Anexo V). Al material analizado tanto por su morfología como filogenéticamente (*Kyrtuthrix* sp.1 y 2 de las secuencias rRNA 16S de C399 y C1973) se designaron como *Kyrtuthrix. sp.*, dada su posición con respecto al clado de *K. huatulcensis* (Fig.6). Lo anterior indica que el epíteto específico *maculans* podría no ser el correcto para las poblaciones descritas únicamente por su morfología, pero el género se ratifica y la evidencia molecular apunta a que se podrían describir hasta dos especies nuevas para el Golfo de México para el caso de aquellas poblaciones con las que se cuenta con información morfológica y filogenética.

Los 11 morfotipos de *Scytonematopsis cf. crustacea* tienen una morfometría variable (hasta 800 μm de alto de talo, filamentos de 1.6 a 22.5 μm de ancho y células de 1-13 μm x 0.8 a 5.5 μm de ancho x largo) y tienen dimensiones superiores al ancho de filamento y células a lo reportado por González-Resendiz *et al.* (2015, con 5.1-14.1 μm y 8.3 μm de ancho de filamentos y células) Las poblaciones aquí analizadas son sin embargo mas pequeñas que las reportadas por Komárek *et al.* (2013, 2 mm de alto, filamentos de 10-40 μm de ancho y células 7-25 μm x 0.5 μm de ancho x largo). Lo reportado anteriormente comparte con este material el ambiente marino pero debido a las diferencias morfológicas antes mencionadas con lo reportado por González-Resendiz *et al.* (2015) y Komárek *et al.* (2013), se designa a estos morfotipos básicamente con datos morfológicos y sin estudios moleculares concluyentes, como *Scytonematopsis cf. crustacea* (Anexo IV).

La morfometría y ambiente de *Petalonema incrustans* en Komárek *et al.* (2013, aéreo de agua dulce, filamentos de 13-27 μm de ancho y células de 7-10 μm de ancho)

difiere del material marino descrito como *Petalonema cf. incrustans*, además las poblaciones de *Petalonema cf. incrustans* analizadas para el Pacífico y Golfo de México por González-Resendiz *et al.* (2015) y después colocadas en *Phyllonema ansata* con evidencia molecular por González-Resendiz *et al.* (2018) y en este estudio (ancho de filamentos de 11.7 a 21.35 μm). son de dimensiones menores a lo reportado como *P. incrustans*. Por lo anterior se había decidido describir a las poblaciones de Playa Muñecos en Veracruz mediante evidencia morfológica (Anexo VI) como *Petalonema cf. incrustans* ya que difieren en menores dimensiones y ambiente a lo reportado para Europa como *P. incrustans* por Komárek *et al.* (2013, 1.5 a 18 μm de ancho y células de 2.9 μm de ancho por 1-3.3 μm de largo). pero la adición y resultados del análisis filogenético y la uniformidad morfológica de estas poblaciones (Fig. 6) coloca a estos morfotipos con el epíteto *Phyllonema ansata*.

Las morfoespecies descritas e identificadas en este estudio cumplen dentro del análisis morfológico con requisitos suficientes para delimitarlas con un cf. dentro de las categorías taxonómicas existentes hasta antes de este estudio, pero también es claro que las diferencias morfológicas, geográficas y de ambiente de estas poblaciones que son bénticas marinas, mientras que aquellas reportadas en la literatura que son de ambientes distintos ya sea continentales, o marinos subtropicales o templados. Esto permite sugerir que para algunas de las poblaciones que han sido determinadas taxonómicamente en este estudio, se trata posiblemente de entidades taxonómicamente diferentes en el contexto de la clasificación más reciente y que seguramente podrán ser de acuerdo al caso, identificadas, o ya sea rectificadas o ratificadas en su determinación taxonómica al incorporarse información de marcadores moleculares y su análisis filogenético en trabajos posteriores.

Morfología de cultivos

La morfología de las cepas de cultivo en este estudio (C399, C1937 *Kyrtuthrix* sp. y C1925 *Scytonematopsis cf. crustacea*, C386, C1926 *Phyllonema ansata*) robustece y ratifica la delimitación de las familias y géneros tradicionales. Aunque las poblaciones de latitudes templadas difieren geográficamente y ambientalmente con

las poblaciones de este trabajo comparten los caracteres morfológicos diacríticos observados en los cultivos con las cuales fueron descritas originalmente a nivel de familia, género y especie. Los caracteres estables que se ratifican en los cultivos de los géneros estudiados en este trabajo son: la morfología de los filamentos, presencia de ramificaciones falsas, la presencia de heterocitos en todas las poblaciones, la vaina, la forma de las células y estructuras de propagación (hormogonios). Por otro lado no se detectaron ramas verdaderas, acinetos ni en material campo ni en los de cultivo.

Para las poblaciones de *Scytonematopsis*, las diferencias del cultivo con respecto al material de campo más marcadas fueron: el talo, que en el material de cultivo no se organiza erecto pero sí crece más o menos fasciculado; los filamentos pueden crecer heteropolares y después isopolares; además presentan ramificaciones falsas que generan un surco diagonal en el tricoma que se atenúa. Otra peculiaridad fueron los heterocitos a ambos extremos de los hormogonios o su ausencia total. También las células en cultivo tienen una forma cilíndrica en contraste con las células más anchas que largas del material de campo.

Las diferencias más notorias de los cultivos de *Kyrtuthrix* con respecto del material de campo son: la orientación del crecimiento que pierde su organización paralela y polarizada con respecto al sustrato que forma un cojinete subesférico sobre el agar en vez de una costra organizada; los filamentos presentan heteropolaridad como en *Rivulariaceae* que después van doblándose hasta configurarse isopolares en forma de horquillas, incluso laterales, lo cual es muy raro de observar en el material de campo. Además se observó una célula cónica al final de las atenuaciones que no se pudo registrar en el material de campo; los hormogonios se presentaron en varias etapas de desarrollo desde tres células hasta algunos que ya adoptaban su forma doblada característica. En los cultivos más viejos de *Kyrtuthrix* (C399, C1937) la morfología es completamente atípica: los tricomas casi no presentan constricción celular y no tienen una forma definida, no se expresaron heterocitos; las horquillas de

los dobleces son gruesas; los filamentos no se atenúan y los crecimientos son densos y costrosos.

Aunque no se logró el cultivo de las poblaciones de campo de *Phyllonema ansata* secuenciadas (C1126, C1127) se registró la morfología de cultivo de las poblaciones C386 y C1936 de la misma localidad y género que presentan diferencias muy marcadas con el material de campo: filamentos con vaina muy gruesa pero con células de tamaño muy pequeño; tricomas muy delgados y de formas variadas e irregulares. Algunas horquillas no están flanqueadas por heterocitos y se observaron células amorfas e incipientes. Tampoco se observaron heterocitos ni hormogonios en esta etapa del cultivo.

Las observaciones de la morfología en los cultivos por una parte indican que los caracteres morfológicos más importantes considerados dentro de la taxonomía tradicional están bien conservados en las poblaciones de campo y por otra parte permiten observar parte de los rasgos que son difíciles de registrar en las muestras de campo como la formación de ramas falsas y nuevos filamentos, hormogonios desde dos células, células apicales y otros rasgos. Con esta evidencia proporcionada por los cultivos e integrada al análisis morfológico del material de campo, es plausible determinar estos morfotipos tradicionalmente como especies ya descritas o como nuevas especies sólo con caracteres morfológicos (e.g. González-Resendiz *et al.*, 2015). En este sentido las formas de crecimiento en cultivo que no corresponden con el morfoespacio que se observaron en campo, no deberían tomarse como punto de partida para cualquier estudio taxonómico debido a que sería un despropósito sin compararlos con su contraparte de campo.

Distribución, ambiente y riqueza

De acuerdo con estos resultados, en Playa Muñecos, Ver, se presenta menor riqueza de especies de cianoprocariontes en la zona supramareal que en la mesomareal, posiblemente relacionado con que las poblaciones están sujetas a

condiciones de mayor estrés hídrico y alta radiación solar. En la franja supramareal se encontró solo a *Phyllonema ansata* con 9 morfotipos creciendo dentro de las grietas y oquedades de la roca. En la zona mesomareal media y alta se hallaron varias poblaciones de cuatro géneros distintos adheridas fuertemente a la superficie lisa de la roca; talos de un morfotipo de *Isactis* cf. *plana* y 8 de *Rivularia* cf. *atra* que son hemisféricos, irregulares, elásticos y duros al tacto, que crecen expuestos a la radiación solar directa con energía del oleaje moderada a fuerte y lavados constantes sobre la roca. En estas mismas zonas se encontraron dos morfotipos de *Calothrix* cf. *confervicola* creciendo adheridos a las rocas pero dentro de las pozas de marea en donde las condiciones de humedad, salinidad y temperatura son más homogéneas. Con menor restricción en la distribución respecto al nivel de marea se encontraron desde la supramareal hasta la mesomareal baja, 11 morfotipos del género *Scytonematopsis* cf. *crustacea* que crecen adheridos a la roca, balanos y otras superficies duras, parte del día los talos están sumergidos en pozas de marea y canales de corriente y quedan expuestos en la marea baja. Este último taxón fue el más frecuente y apoya lo anteriormente reportado por Montoya (2000) es un elemento estructurador de estas comunidades ya que su forma de crecimiento en forma de fascículos de filamentos sostiene a otros cianoprocariontes, diatomeas, algas epífitas y muy probablemente son alimento para gasterópodos y otros invertebrados ramoneadores. El hábitat de las descripciones de los taxones de Nostocales para latitudes templadas epicontinentales e incluyendo algunos marinos del Mar Adriático, es muy diferente a lo registrado en este estudio para los ambientes tropicales marinos (Anexos I-VI).

Análisis filogenético

Recientemente los morfotipos de Nostocales marinos bénticos tanto del Pacífico como del Golfo de México han sido cambiados de familia con evidencia morfológica y molecular de *Scytonemataceae* a *Rivulariaceae* (León-Tejera *et al.*, 2016; González-Resendiz *et al.*, 2018). En el caso de la secuencia **C1925_***Scytonematopsis* cf. *crustacea* JH_cultivo_marino si sólo se utiliza la evidencia morfológica, estos morfotipos quedarían con el epíteto *Scytonematopsis crustacea*

i.e dentro de la familia *Scytonemataceae*. Lo interesante es que a pesar de la evidencia morfológica y ambiental, las poblaciones son filogenéticamente muy distantes de la familia *Scytonemataceae* y cercanas al clado del nuevo género *Nunduva* (Fig.4) i.e. *Rivulariaceae*, sin embargo, su ubicación dentro del género requiere de mayor evidencia molecular aunque morfológica y ecológicamente sea muy parecida a *Nunduva kania* (González-Resendiz *et al.*, 2018). Para poder resolver filogenéticamente a este grupo, será necesario contar con más secuencias tanto de éstas poblaciones, como de otras de zonas aledañas o equivalentes ecológicamente.

La evidencia molecular indica que la familia *Rivulariaceae sensu stricto* incluye un clado monofilético donde quedaron incluidas dos secuencias del género *Kyrtuthrix* sp. (Fig. 4, C399 cultivo, C1937 campo) obtenidas en este estudio junto a *Kyrtuthrix huatulcensis* (León-Tejera *et al.*, 2016); la morfología de campo y de cultivo del material **C1937 M45 Kyrtuthrixsp1JHcampo marino** y **C399 Kyrtuthrixsp2JH cultivomarino** presenta similitudes morfológicas con *K. huatulcensis* de pacífico (León-Tejera *et al.*, 2016). la morfología de campo y de cultivo del material fuente de dichas secuencias presenta similitudes morfológicas con *K. huatulcensis* de Pacífico por lo cual es un caso ideal en donde la morfología y la filogenia soportan al género y a las especies. Es muy probable que cuando se hayan analizado las distancias genéticas y la estructura secundaria del ITS entre el rRNA 16S y el rRNA 23S resulte que se trata de dos especies nuevas de *Kyrtuthrix* para el Golfo de México.

Debajo del clado *Kyrtuthrix* se observan los grupos hermanos que contienen las secuencias de *Calothrix* y *Macrochaete* que filogenéticamente están muy lejanos de las secuencias marinas analizadas pero que se ubican dentro de la familia *Rivulariaceae* (Fig. 4). Las secuencias y morfotipos epilíticos marinos de estudio difieren con los anteriores también en el ambiente ya que los clados comprenden organismos de ambientes salobres, termales o de agua dulce incluyendo a las secuencias del tipo de la familia (*Rivularia atra*) que son de ambientes salobres (Fig.4).

Tanto las cepas de cultivo como los morfotipos de campo de *Phyllonema ansata* son muy consistentes morfológicamente con la descripción de *Petalonema incrustans*. Los clados que incluyen a las secuencias de *Scytonemataceae*, *Symphyonemataceae* con *Scytonematopsis contorta*, *Scytonema crispum*, *Tolypotrichaceae* y en donde además está la secuencia del material tipo de *Scytonema hofmannii*; las secuencias estudiadas están alejadas filogenéticamente de las secuencias de *Phyllonema ansata* (Fig. 4) aquí mostradas. Consecuentemente las secuencias analizadas de *Phyllonema ansata* son grupo hermano de *Phyllonema aviceniicola* que con evidencia molecular y morfología de cultivo fue erigido por Alvarenga *et al.* (2016) y se ubican dentro del clado de *P. ansata* descrita mediante evidencia molecular y morfológica por González-Resendiz *et al.* (2018). *Phyllonema aviceniicola* y *Phyllonema ansata* son sumamente dispares morfológicamente, si sólo se utilizaran marcadores morfológicos serían entidades taxonómicas totalmente diferentes. El caso es interesante por lo cual es necesario incorporar en el futuro más poblaciones que puedan ser caracterizadas tanto morfológicamente como con marcadores moleculares a fin de contribuir a resolver casos como este donde poblaciones cercanas filogenéticamente, no necesariamente tienen morfologías semejantes.

Los organismos observados en el presente estudio que estaban tradicionalmente clasificados dentro de la familia *Scytonemataceae*, presentan características morfológicas observadas en cultivo propias de *Rivulariaceae* (filamentos heteropolares, Fig. 4) ampliando de esta forma los caracteres diacríticos y enmendando esta familia y ratificando lo planteado anteriormente por León-Tejera *et al.* (2016) y en concordancia con González-Resendiz *et al.*, (2018).

Con base en los resultados obtenidos de la investigación, las poblaciones estudiadas son diferentes taxonómicamente de lo que anteriormente estaba establecido utilizando las características morfológicas de las poblaciones de latitudes templadas. La integración del análisis filogenético a la caracterización morfológica y ambiental revela que la diversidad taxonómica en Playa Muñecos y los trópicos es

mayor a la reconocida únicamente con la morfología, por lo que debe continuar siendo revisada mediante esta aproximación. En el presente trabajo se llama en la atención a seguir robusteciendo un sistema de clasificación producto de un enfoque integral, llamado también polifásico (Komárek *et al.* 2014, 2016; Willmote *et al.* 2017) que demuestra ser un método eficiente para describir y reconocer la diversidad taxonómica de cianoprocariontes bénticos heterocísticos tropicales marinos. Aunque dicho análisis polifásico es complejo desde el punto de vista metodológico, nunca debe subestimarse la información de las poblaciones de campo ya que éstas proporcionan datos comparativos de los organismos en su ambiente e incluso de las asociaciones que tienen con otros grupos. Estos datos tradicionales son precisamente el mejor punto de partida para un análisis integral fiable. Falta continuar el muestreo de poblaciones y el establecimiento de cultivos para obtener información morfológica y poder realizar los análisis moleculares que permitirán tanto reconocer la riqueza biológica de Nostocales en el Golfo de México como contribuir a fortalecer un sistema de clasificación confiable para cianoprocariontes; por el momento se considera que el presente trabajo ha contribuido en esta tarea.

ANEXOS

Anexo I. Análisis morfológico para *Calothrix cf. confervicola*

Taxón, muestra	<i>Calothrix confervicola</i> C.Agardh ex Bornet & Flahault 1886: 349 Tipoj	<i>Calothrix confervicola</i> C.Agardh ex Bornet & Flahault 1886: Komárek <i>et al.</i> , 2013:239	Tribus <i>Calothrix confervicola</i> :. C.Agardh:70	<i>Calothrix confervicola</i> (C398)	<i>Calothrix confervicola</i> (C1925)
Temporada				Secas Marzo 2012	Secas Abril 2016
Talo	Colonias fasciculadas	Colonias, sobre algas	Erecto	Cespitoso de color azul verde intenso	Erectos, cespitosos, de color verde-azul grisáceo
Alto talo	2-3 mm	2-3 mm		100-150 µm	112-187 µm
Filamento	Color verde oscuro	Cilíndricos en toda su extensión, verde oscuro a violeta-púrpura, más anchos en la base	Filamentos muy delgados, rectos, simples (¿uniseriados?) ligeramente coloreados	Heteropolar, mas ancho en la base, atenuado suavemente, pelo largo	heteropolares rectos o ligeramente curvados ,atenuados muy suavemente con un pelo formado de células hialinas
Ancho del filamento	12-25 µm	12-25 µm		4.3-6 µm	4-7.6 µm
Tricomas		No constreñidos, cilindricos en toda su extensión, atenuados y con un pelo largo		Uniseriados y ligeramente constreñidos	uniseriados y ligeramente constreñidos
Ancho delTricoma	10-18 µm	10-18 µm		2.3-5.5 µm	1.3-6 µm
Células		Células mas anchas que largas,menos de un tercio del ancho		Verde-azul grisáceo mas anchas que largas	mas anchas que largas, verde azul con tonalidades marrón rojizo
Células ancho-largo	ND	ND		de 2.3-5.5 µm de ancho y 1-2.5µm de largo.	1.3-6 µm de ancho por 0.9-3 µm de largo
Vaina	Gelatinosa, suave, de color amarillento	delgada, firme, gelatinosa no lamelada, amarillenta		Vaina firme, hialina y abierta en las terminaciones	Vaina individual firme de hialina a opaca y abierta de 0.6-2.2 µm de ancho
Heterocitos	de uno a dos basales	De uno a dos basales, raramente 3 en una fila		Uno hemoisférico, basal y del mismo color que las células vegetativas	Heterocitos basales de color ocre claro hemisféricos.
Hormogonios	Numerosos y más largos que anchos formandose en fila dentro de la vaina	En largas filas dentro de vaina		En fila dentro de la vaina, algunos heteropolares, atenuados con heterocito basal	Hormogonio de unas 45 µm de largo, heteropolar y atenuado
Hábitat	Marina, abundante en la mesomareal,	Marina en roca caliza, en detritus y sobre otras algas	Planta acuática marina	Mesomareal media, sobre rocas volcánicas	Epilítica en la mesomareal en la roca sedimentaria consolidada sobre roca volcánica.
Organismos asociados	Macroalgas	Macroalgas	Algas marinas	cianoprocariontes, balanos, gasterópodos	cianoprocariontes heterocistosos y algas eucariontes
Distribución	Mar blanco, en en Mar Adriatico y las costas europeas, Noruega, America del Norte	Cosmopolita, Suecia, Dinamarca, Inglaterra, Alemania, Francia Mar mediterraneo, Mar negro, Mar Rojo, mares tropicales de China, Japón, en América en Nueva Escocia, Brasil, California, Australia	Mar Báltico, Costa alemana	Muñecos, Veracruz	Muñecos,Veracruz

Anexo II. Análisis comparativo para *Isactis* cf. *plana*

	Bornet & Thuret 1880: 163	Bornet & Flahault 1886: 344	Setchel y Gardner 1918 :104	Fremy P. 1934: 151	Komárek et al., 2013: 284	Komárek y Hauer 1992	C388 Muñecos
Temporada							
Talo	Tapetes como terciopelo	crustaceo arreglado en paralelo	Talo color verde-oscuro de 5 mm de grueso esparcido sobre la roca	Plano, crustaceo, orbicular, delgado y filo al sustrato de color verde-pardo a oscuro	Colonias verde-olivo, verde-oscuro, mas o menos planas postradas sobre el sustrato	Talo plano cubriendo el sustrato, formando una moncapa crustacea de color verde oscuro	filamentoso rastrero formando costras planas sobre la roca
Alto talo				5 mm			135-17 µm
Filamento	muy largos más o menos ramificados, fuertemente entrelazados y aglutinados, formando mechas en forma de pincel	simple	Simples densamente arreglados en paralelo dando como resultado una capa plana de color verde-azul claro	Paralelos, entramados, simples y raramente ramificados	Densamente arreglados paralelamente perpendiculares al sustrato, ligeramente curvados	Filamentos heteropolares arreglados paralelamente en una moncapa, perpendiculares al sustrato.	Filamentos heteropolares con atenuación abrupta y con una prolongación larga en forma de pelo formado de células hialinas
Ancho del filamento			7-9 um				5-7 µm
Tricomas				gruesos y atenuados	cilíndricos, curvados y atenuados	rectos mas o menos cilíndricos y ligeramente curvados, uniseriados. Pelo largo con células muy constreñidas	Tricomas contreñidos, rectos o ligeramente flexuosos de color verde oliva.
Ancho del tricoma				7-9 um	6-9 um de ancho		
Ramificaciones falsas					raras	si	
Células				Mas largas que anchas	En forma de barril, isodiamétricas o más cortas que anchas y muy largas en las atenuaciones	En forma de barril, más largas en el pelo, verde-azules y con un ligero contenido granular	Cilíndricas de color verde-azul opaco
Células ancho-largo							1.6 µm de ancho por 3 µm de largo
Vaina	Común mucilaginoso			Hialinas, estrechas	Confluente, hialina a amarilla, en forma de tunel, constreñido hacia los septos	fina, gelatinosa confluente y difluente de color amarillo-marrón	Vaina común hialina a oscura. Vaina individual plana, hialina e

							intercaladas en paralelo entre filamento y filamento
Heterocitos	basales	basales			Basal, mas o menos esférico, hemisférico o cónico	Basales hemisféricos o esféricos, antes de una ramificación intercalares	1-2 Basales, mas o menos esférico, hemisférico o cónico, verde-azul claro, 5-3 µm de ancho a 4-2 µm de largo
Hormogonios	En la vaina como rosarios, se liberan en la marea alta	Se desconocen				Liberándose del talo	
Hábitat	Rocas limosas	Mesomareal media	Marina sobre rocas hasta un m de profundidad	Marina sobre conchas, algas y roca	Sobre rocas en la zona litoral, a veces sobre algas	Marina sobre rocas, epífita sobre algas, sobre madera	Mesomareal, sobre la plataforma de roca volcánica adherida en costras de roca sedimentaria
Organismos asociados				Algas de varias especies	Algas	Algas	
Distribución			Alaska	Toda Europa, A del N y Africa del Norte	Mar mediterráneo, Mar Báltico, Filipinas, Japón, Costa de Pacífico y Atlantico de N América, Alaska	Finlandia	Veracruz, México

Anexo III. Análisis comparativo para *Rivularia atra*

Rivularia atra Roth ex Bornet & Flahault 1886	Bornet & Flahault 1886: 353	Komárek et al., 2013: 284	C382	C929	C1423 MT2	C1915b MT3
Temporada				Secas 2013	Secas 2015	Secas 2016
Talo	Frondas esféricas solitarias o confluentes	Esférica, hemisférica o en forma de cojinete, verde oscuro a muy oscuro	Hemisférico, verde-azul oscuro	Hemisférico, verde-azul	Hemisférico a irregular, verde-azul a marrón	Hemisférico, verde-azul
medida del talo	4 mm	5 mm diámetro		241-485 um	120-335 um	26-162 um
Filamento	gruesos, formes y no separados, con un penacho en la punta	arreglados radialmente, compactados, atenuados con un pelo hialino	arreglados hemisférica y paralelamente dentro de un mucilago común hialino y amarillo dorado en la parte superior	Verde-azul intenso, atenuados	Filamentos heteropolares de color verde-azul, de ancho de color verde claro a oscuro, atenuados con un pelo terminal hialino	Uniseriados, paralelos entre sí e intercalados a diferentes alturas radialmente en la colonia, atenuaciones suaves y curvadas
Ancho del filamento				1-7.5 um	0.5-5 um	0.5- 7 um
Tricomas	color dorado	Constreñidos en la base	uniseriados y ligeramente constreñidos hacia los septos	uniseriados y ligeramente constreñidos	uniseriados, constreñidos y con células mas anchas que largas	uniseriados, rectos a curvos
Ancho del tricoma	2,5-5 um	2-5 (6) um		05-10 um		
Ramificaciones falsas		repetidas				
Células			mas anchas que largas de color verde-azul claro		cilíndricas-verde-azul claro, isodiamétricas en las atenuaciones	cilíndrica a isodiamétricas y más anchas que largas en la atenuaciones
Células ancho-largo		7.5-18 (33) um		05-10 um 0.4-2.3 um	0.5-3.7 um, 0.5-2.5 um	0.7-3 um, 0.5- 2.3 um
Vaina	angosta y estrecha, de hialina a amarillenta	Delgada, hialina, amarollenta a oscura	común, hialina a con aperturas en la parte superior, individual firme, hialina a marrón dorado y abierta en la parte superior	Hialina a amarillenta de 0.5-4 um de ancho	Estratificada, firme, hialina y de color marrón dorado abierta hacia las atenuaciones y con una vaina común de color verde oscuro al interior y más dorada al exterior, de 1-2-5 um de ancho	Aperturas en la superficie de la vaina común de 3-6.5 µm de diámetro en forma de celdas poligonales de donde emergen las atenuaciones de los filamentos y los hormogonios.
Heterocitos		Heterocitos basales, esféricos a veces elipsoidales, (4,8) 5-11 (15.5) um	ovoides de color ocre claro, basales	1.9-12.5 um, 2-9 um, basales, hemisféricos a ovoides, verde-ocre	basales, esféricos a ovoides de 3.3 um 2.5 um	1.4-4.6 µm de ancho por 1.6-5 µm de largo
Hormogonios			heteropolares saliendo por aperturas hexagonales de la vaina común	24 µm de largo, heteropolares, en la periferia de la colonia	0.8-4.3µ de ancho por 16-26µ de largo	Hormogonios isopolares que se ubican en la periferia del talo de 18-5-35 µm de largo con color verde-azul y vaina dorada
Hábitat	En la zona litoral sobre rocas, madera, conchas	Marina en rocas, conchas y piedras sueltas, en la franja litoral alta	Epilítica en la plataforma rocosa intermareal	Epilítica en la plataforma rocosa intermareal	Epilítica sobre la plataforma intermareal en la zona mesomareal	Mesomareal con oleaje moderado, creciendo sobre roca volcánica con costras de roca sedimentaria
Organismos asociados	Algas	Raramente epífita sobre algas	sobre algas coralinas costrosas, balanos, creciendo con otros cianoprocariontes filamentosos y algas eucariontes	Algas coralinas costrosas, balanos, creciendo con otros cianoprocariontes filamentosos y algas eucariontes.	cianoprocariontes, algas eucariontes y moluscos	algas coralinas costrosas
Distribución	Suecia, I Canarias, Mar Caspio, Mar Mediterraneo, Japón, California	Costa de Pacífico, Japón, del Ártico hasta Francia, Mar Bático, Mar Mediterráneo, Mar Muerto	Playa Muñecos, Veracruz	Playa Muñecos, Veracruz	Playa Muñecos, Veracruz	Playa Muñecos, Veracruz

Anexo V. Análisis comparativo para *Kyrtuthrix* sp. (*Kyrtuthrix* cf. *maculans*)

	B. maculans, Gomont, 1902: 210	Kyrtuthrix, Komárek, 1992	K. maculans, Umezaki 1958:85	K. maculans, Crespiño y Sant, Anna, 2006: 149	K. maculans, Komárek et al., 2013:181	Kyrtuthrix cf. maculans, Gonzalez-Resendiz, 2016	K. huatucensis, León Tejera et al., 2016	K. dalmatica, Eregovic 1929-173, fig. 3	K. dalmatica, Kociskaa 1948: 125	K. maculans, Silva et al., 1999	K. maculans, C390	K. maculans, C399	K. maculans, C1393	K. maculans, C1937	
Temporada											secas 2012	secas 2012	secas 2016	secas 2016	
Talo	Crustoso, delgado, plano y adherido, redondo y después confluyentes e irregulares	De forma irregular	Ampliamente extendido	Coyate redondeado, gelatinoso resbaladizo, ventrílicamente	expandido	Talo crustoso, plano extendido, formado de series de filamentos muy juntos	Talo verde-azul, crustoso, plano, suave formando abundantes pecas o extendido.	Crustoso	Irregular o amplio	Cespitoso	costroso y suave y creciendo perpendicular al sustrato	Costroso, erecto y de consistencia suave	Costroso, erecto y de consistencia suave	erecto, con los filamentos muy juntos organizados paralelamente y formando una costra suave	
Color	verde-oscuro		verde-azul o negruzco, verde	verde-azul	verde-azul o negruzco	60 um de largo, 10-60 um de alto	60-80 um de alto X 0.5-1 cm diámetro	400 um alto	gris o amarillo-verde	marón-oscuro	verde-azul oscuro y marón oscuro superior	verde-azul oscuro superior	verde-azul oscuro superior	verde-azul oscura	
Medida del talo			100-400 (500) alto							400 um alto	74-203 µm	57-98 µm	45-90 µm	69-123 µm	
Filamento	Juntos con un doblez adherido en la base, atenuados	isopolares, atenuados con forma de loop, creciendo muy juntos. Loops laterales comunes	atenuados con un pelo y doblado en forma de loop	En forma de U, paralelos, acunados	atenuado en forma de U	arreglados paralelamente que forman una horquilla en la parte inferior con una parte estrecha, atenuada en la parte superior	Isopolares. Arreglados muy juntos formando un loop en la parte superior. Atenuaciones hacia la parte superior.	Doblados en paralelo, flexuosos, atenuados en las terminaciones formando ramificaciones falsas geminadas	Mas o menos paralelos y doblados, atenuados en ambos extremos					isopolares, doblados en la parte inferior, atenuados y arreglados paralelamente	isopolares, creciendo en forma de horquilla hacia la base y atenuados en la parte superior
Ramificaciones falsas	ramificación falsa														
Ancho del filamento			10-20 um	18-21 µm	10-20 um			400 um largo/15-20 um ancho	400 um largo/15-20 um ancho	15-22.5 um	(3) 6-9 um	1-7.9 um	7-10.3 um	1.2-6.5 um	
Tricomas	juntos con un doblez adherido en la base, atenuados	constreñidos hacia los septos	Constreñidos	Tricomas constreñidos,	Constreñidos hacia los septos	Constreñidos hacia los septos	Constreñidos hacia los septos	simples y constreñidos hacia los septos	simples y constreñidos hacia los septos	uniseriados y muy constreñidos	uniseriados y muy constreñidos	uniseriados y muy constreñidos	uniseriados y muy constreñidos	muy constreñidos hacia los septos	
Ancho del tricoma	6-8 um, 4 um		4-9 um	3-5.5 um	4-9 um		(1) 2-3 (6) um								
Células	Irregulares, subcuadráticas	Isodiamétricas	Variables en forma, cilíndricas, mas largas que anchas, cuadráticas o mas cortas que largas	Irregulares, redondeadas a cuadráticas	Variables en forma, cilíndricas, mas largas que anchas, cuadráticas o mas cortas que largas	Cilíndricas, piramidales a irregulares	Variables en forma: cilíndricas, subesféricas o como truncado	Cilíndricas, cuadradas	Cilíndricas, cuadradas	variable en forma: cilíndrica, discoidal y como truncado, verde-azul brillante	variable, cilíndricas, como truncado	de cilíndricas a forma de como truncado o doble como truncado	de cilíndricas a forma de como truncado o doble como truncado	como truncado, cilíndricas y de color verde azul y contenido celular granuloso	
Células ancho-largo			3-10 um largo	2-5 um largo	3-10 um largo	2.5-5 X 3-6 um	(1) 1.5-3 (6) um de largo, subesféricas 3 um e	4-7 um ancho y 5-9 largo	4-7 um ancho y 5-9 largo	1-2-6 um X 1.6-2.7 um	1-3-8 um X 1-2.9 um	1-3-8 um X 1-2.9 um	2.3-3.5 um X 2.5-3.4 um	2.5-4 um de ancho	
Vaina		no gelatinizada, mas y mas anchas		Firme, amplia y suabonizada, hialina y amarilla en la parte superior	Firme y hialina	Firme, hialina y lamelada	Firme, lamelada, hialina y amarillenta en la parte superior. Contiene un filamento doblado		Firme, hialina, delgada y amarillenta en la parte superior	Hialina, homogénea y amarillenta en las partes mas maduras	verdosa a hialina y dorada en las atenuaciones de 1-3 µm de ancho	hialina y estratificada de color marón hacia la atenuación	hialina de 2.5-4 µm de ancho, abierta en forma de penacho	intercalares de forma cilíndrica a ovoides de color marón claro de 2.2-3.5 um X 1.8-4.3 µm	
Heterocitos	Intercalares. Subcuadráticos	Intercalares	4.5-15.5 X 6-11 um	Intercalares, cuadrados a redondeados de 3-9, -2.5 µm	Intercalares ovales o en forma de barra de 4.5-15.5 X 6-11 um	Solitarios e intercalares	Solitarios, intercalares de cilíndricas a ovoides de 1.8-3.1 µm e	Intercalares de 9 um de ancho	Intercalares de 9 um de ancho	Intercalares en forma de como ovoides de cilíndricas de 3-4 µm X 3-5 µm	intercalares en forma de como ovoides de cilíndricas de 3-4 µm X 3-5 µm	intercalares en forma de como ovoides de cilíndricas de 3-4 µm X 3-5 µm	intercalares de forma cilíndrica a ovoides de color marón claro de 2.2-3.5 um X 1.8-4.3 µm	intercalares de forma cilíndrica a ovoides de color marón claro de 2.2-3.5 um X 1.8-4.3 µm	
Hormogonios	70 um de largo	hormogonios en la parte superior de los tricomas doblados	Dentro de la vaina de 17-35 um de largo		17-35 um de largo		Isopolar o heteropolar	25-40 um de largo, endosporas	25-40 um de largo, endosporas	verde a dorado de 6-15 µm de largo	heteropolar de color corado	doblado y atenuado en ambos extremos	Heteropolares de color verde azul atenuado en la célula terminal cónica	Heteropolares de color verde azul atenuado en ambos extremos	
Hábitat	Marina sobre rocas en la marca de marea	Marina sobre rocas calizas	En rocas y clastos de la zona eulitoral y supralitoral	Marina	En rocas y clastos de la zona eulitoral y supralitoral	Marina epilítica sobre rocas graníticas. Franja surmareal e intermareal	Epilítica sobre rocas graníticas. En las intermareal y surmareal	Endolítica	Endolítica,	Bérmica, marina	Epilítica en la mesomareal con oleaje moderado formando costras de color verde oscuro sobre roca sedimentaria	Mesomareal, creciendo en superficies lisas de la roca de color verde oscuro sobre roca sedimentaria	Epilítica sobre la plataforma intermareal con oleaje moderado, sobre costra lisa de roca sedimentaria	Epilítica sobre la plataforma intermareal con oleaje moderado, sobre costra lisa de roca sedimentaria	
Organismos asociados							Cianoprocariontes	Cianoprocariontes epifitas	Cianoprocariontes epifitas					Cianoprocariontes	
Distribución	Filipinas?	Mar mediterráneo	Sac Paolo Brasil (Municipio de Ilha Bela, Ilha Vitória)	Antillas, Japon, Brasil, Islas Bermudas, Hawaii, Filipinas, Suroeste Asiático, México, India, Perú,	Oaxaca, México	Oaxaca, México	Oaxaca, México	Mozambique	Mozambique	Playa Muñecos, Veracruz.	Playa Muñecos, Veracruz.	Playa Muñecos, Veracruz.	Playa Muñecos, Veracruz.	Playa Muñecos, Veracruz.	
Secuencia 16S rRNA							si							si	

Temporal	S. Infanzón B y Flórez 1917	P. incrustans en Karvén-Rodríguez et al., 2012:28	P. ansata C289	P. ansata C290	P. ansata C291	P. ansata C481	P. ansata C126	P. ansata C127	P. ansata C128	P. ansata C129	P. ansata C130	P. ansata C131	P. ansata C132	P. ansata C133	P. ansata C288	P. ansata C287	P. ansata C286	P. ansata C285	P. ansata C284	P. ansata C283	P. ansata C282	P. ansata C281	P. ansata C280	P. ansata C279	P. ansata C278
Tubo	multilocular, anillo largo que cubren por la base los tubos	complejos en forma de capilares	Emparejados, anillado, grueso y repetido	Piso, superior y empujado	Empuje empujado por las delimitaciones de los tubos	empujado en forma de capilares	empujado de color verde pálido	empujado de color verde pálido	empujado de color verde pálido	empujado de color verde pálido	empujado de color verde pálido	empujado de color verde pálido	empujado de color verde pálido	empujado de color verde pálido	empujado de color verde pálido	empujado de color verde pálido	empujado de color verde pálido	empujado de color verde pálido	empujado de color verde pálido	empujado de color verde pálido	empujado de color verde pálido	empujado de color verde pálido	empujado de color verde pálido	empujado de color verde pálido	empujado de color verde pálido
Color	verde-rosa, verde-oliva	verde-oliva	Verde azulado	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro
Anillo del tubo	1,5 cm	5 cm	1 cm Ø	1 cm Ø	1 cm Ø	1 cm Ø	1 cm Ø	1 cm Ø	1 cm Ø	1 cm Ø	1 cm Ø	1 cm Ø	1 cm Ø	1 cm Ø	1 cm Ø	1 cm Ø	1 cm Ø	1 cm Ø	1 cm Ø	1 cm Ø	1 cm Ø	1 cm Ø	1 cm Ø	1 cm Ø	1 cm Ø
Flamenco	grueso	grueso	grueso	grueso	grueso	grueso	grueso	grueso	grueso	grueso	grueso	grueso	grueso	grueso	grueso	grueso	grueso	grueso	grueso	grueso	grueso	grueso	grueso	grueso	grueso
Anillo del flamenco	7-15 µm	11-12-15 µm	17-21 µm	15-21 µm	15-21 µm	15-21 µm	15-21 µm	15-21 µm	15-21 µm	15-21 µm	15-21 µm	15-21 µm	15-21 µm	15-21 µm	15-21 µm	15-21 µm	15-21 µm	15-21 µm	15-21 µm	15-21 µm	15-21 µm	15-21 µm	15-21 µm	15-21 µm	15-21 µm
Banillo de la base																									
Trompa																									
Cilios																									
Célula sub-banillo																									
Vaina																									
Hermético																									
Hermético																									
Habitat																									
Organismo asociado																									
Distribución																									
Secuencia ITS (BWA)																									

REFERENCIAS

- Aguilera, A., Gómez, E. B., Kaštovský, J., Echenique, R. O., & Salerno, G. L. (2018). The polyphasic analysis of two native Raphidiopsis isolates supports the unification of the genera Raphidiopsis and Cylindrospermopsis (Nostocales, Cyanobacteria). *Phycologia*, 57(2), 130-146.
- Agardh, C. A. (1824). Systema algarum—312 pp. *Litteris Berlingianus, Lundae [Lund]*.
- Alvarenga, D. O., Rigonato, J., Branco, L. H. Z., Melo, I. S., & Fiore, M. F. (2016). Phyllonema aviceniicola gen. nov., sp. nov. and Foliisarcina bertioensis gen. nov., sp. nov., epiphyllic cyanobacteria associated with Avicennia schaueriana leaves. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*, 66(2), 689-700.
- Baulina, O. I. (2012). *Ultrastructural plasticity of cyanobacteria*. Springer Science & Business Media.
- Blankenship, R. E. (2017). How Cyanobacteria went green. *Science*, 355(6332), 1372-1373.
- Berrendero Gómez, E., Johansen, J. R., Kaštovský, J., Bohunická, M., & Čapková, K. (2016). Macrochaete gen. nov. (Nostocales, Cyanobacteria), a taxon morphologically and molecularly distinct from Calothrix. *Journal of phycology*, 52(4), 638-655.
- Berrendero, E., Perona, E., & Mateo, P. (2011). Phenotypic variability and phylogenetic relationships of the genera Tolypothrix and Calothrix (Nostocales, Cyanobacteria) from running water. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*, 61(12), 3039-3051.
- Bornet & Flahault, C. (1886). Revision des Nostocacées hétérocystées contenues dans les principaux herbiers de France (quatrième et dernier fragment). *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*. 7: 177-262.
- Bornet, E. (1888). *Revision des Nostocacées hétérocystées contenues dans les principaux herbiers de France* (Vol. 1). {sn}.
- Castenholz, R.W. (2001). Phylum BX. Cyanobacteria. In *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology* (Boone, D.R. & Castenholz, R.W., editors), 473–599. Springer, New York.
- Casamatta, D. A., Johansen, J. R., Vis, M. L., & Broadwater, S. T. (2005). Molecular and morphological characterization of ten polar and near polar strains within the Oscillatoriales (Cyanobacteria). *Journal of Phycology*, 41(2), 421-438.

- Chun, J., & Rainey, F. A. (2014). Integrating genomics into the taxonomy and systematics of the Bacteria and Archaea. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*, 64(2), 316-324.
- Ercegović, A. (1925). Litofitska vegetacija vapnenaca i dolomita u Hrvatskoj. *Acta Botanica Croatica*, 1(1), 64-114.
- Frémy, P. (1934). Les cyanophycées des côtes d'Europe: avec 66 planches. Imprimerie R. Jacqueline.
- Friedmann, E. I., y Borowitzka, L. J. (1982) The Symposium on Taxonomic Concepts in Blue-Green Algae: Towards a Compromise with the Bacteriological Code? *Taxon* 31(4):673- 683
- Geitler, L. (1932). Cyanophyceae. Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. 14:673-1196. Leipzig: *Akademische Verlagsgesellschaft*
- Geitler, L. (1979) Einige kritische Bemerkungen zu neuen zusammenfassenden Darstellungen der Morphologie und Systematik der Cyanophyceen. *Plant systematics and evolution* 132:153—160
- Golubic, S. (1979). Cyanobacteria (Blue-Green Algae) under the Bacteriological Code? An Ecological Objection. *Taxon*, 28(4):387-389
- Gomont, M. (1892). Monographie des Oscillatoriées (Nostocacées homocystées). *Ann Sci. Nat. Bot. Ser.*, 7(15), 263-368.
- González-Resendiz, M. L., León-Tejera, H. P., y Gold-Morgan, M. L. (2015) Morphological diversity of benthic Nostocales (Cyanoprokaryota/Cyanobacteria) from the tropical rocky shores of Huatulco region, Oaxaca, México. *Phytotaxa* 219(3): 221–232.
- González-Resendiz, L., León-Tejera, H. P., Díaz-Larrea, J., Alba-Lois, L., & Segal-Kischinevsky, C. (2013). *Hassallia littoralis* sp. nov. (Cyanobacteria, Microchaetaceae) from Mexico's marine supralittoral based on morphological and molecular evidence. *Phytotaxa*, 137(1), 35-47.
- Gouy, M., Guindon, S., & Gascuel, O. (2009). SeaView version 4: a multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. *Molecular biology and evolution*, 27(2), 221-224.

- Guiry, M. D., & Guiry, G. 2. (2008). *AlgaeBase*, World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2014. URL: <http://www.algaebase.org>.
- Guiry, M. D., & Guiry, G. M. (2016). *AlgaeBase*, World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2014. URL: <http://www.algaebase.org>.
- Hauer, T., Bohunická, M., Johansen, J. R., Mareš, J., & Berrendero-Gomez, E. (2014). Reassessment of the cyanobacterial family Microchaetaceae and establishment of new families Tolypothrichaceae and Godleyaceae. *Journal of phycology*, 50(6), 1089-1100.
- Hoffmann, L., Komárek, J., & Kaštovský, J. (2005). System of cyanoprokaryotes (cyanobacteria)–state in 2004. *Algological Studies*, 117(1), 95-115.
- Iteman, I., Rippka, R., de Marsac, N. T., & Herdman, M. (2000). Comparison of conserved structural and regulatory domains within divergent rRNA 16S–rRNA 23S spacer sequences of cyanobacteria. *Microbiology*, 146(6), 1275-1286.
- Jacinavicius, F. R., Gama Junior, W. A., Azevedo, M. T. P., & Santanna, C. (2013). Manual para cultivo de cianobactérias. São Paulo: *Secretaria do Meio Ambiente*.
- Jungblut, A. D., Mueller, D., & Vincent, W. F. (2017). Arctic ice shelf ecosystems. In *Arctic ice shelves and ice islands* (pp. 227-260). *Springer Netherlands*.
- Johansen, J. R., González-Resendiz, L., & Leon-Tejera, H. (2017, August). Nunduva, a new marine genus of rivulariaceae (Nostocales, Cyanobacteria) from marine rocky shores. In *Phycologia* (Vol. 56, No. 4, pp. 86-87).
- Komárek, J., & Anagnostidis, K. (1989). Modern approach to the classification system of Cyanophytes 4-Nostocales. *Algological Studies/Archiv für Hydrobiologie*, Supplement Volumes, 247-345.
- Komárek, J., & Anagnostidis, K. (1999). Subwasserflora von mitteleuropa: cyanoprokaryota. In *Subwasserflora von mitteleuropa: cyanoprokaryota*. Gustav Fischer.
- Komárek, J. & Golubić, S. (2005). Proposal for unified nomenclatural rules for Cyanobacteria vs. Cyanophytes: “Cyano-Guide”. In *Nomenclature of Cyanophyta/Cyanobacteria: Roundtable on the Unification of the Nomenclature under*

the Botanical and Bacteriological Codes (Hoffmann, L., editor). *Algological Studies*, 117: 17–18.

Komárek, J. (2010). Recent changes (2008) in cyanobacteria taxonomy based on a combination of molecular background with phenotype and ecological consequences (genus and species concept). *Hydrobiologia*, 639(1), 245-259.

Komárek, J., & Mareš, J. (2012). An update to modern taxonomy (2011) of freshwater planktic heterocytous cyanobacteria. *Hydrobiologia*, 698(1), 327-351.

Komárek, J. (2013) Süßwasserflora von Mitteleuropa. Cyanoprokaryota: 3rd part: heterocytous genera. Vol. 19. *Heidelberg*: Springer

Komárek, J. (2016). A polyphasic approach for the taxonomy of cyanobacteria: principles and applications. *European Journal of Phycology*, 51(3), 346-353.

Komárek J. y Hauer T. (2013): CyanoDB.cz - On-line database of cyanobacterial genera. - World-wide electronic publication, Univ. of South Bohemia & Inst. of Botany AS CR, <http://www.cyanodb.cz>

Komárek, J., Kaštovský, J., Mareš, J. y Johansen, J. R. (2014). Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera), using a polyphasic approach, *Preslia* 86: 295–335.

Kremer, B., Kaźmierczak, J., & Środoń, J. (2018). Cyanobacterial-algal crusts from Late Ediacaran paleosols of the East European Craton. *Precambrian Research*, 305, 236-246.

Lapage, S. P., Sneath, P. H. A. y Lessel, E. F. (1992) International Code of Nomenclature of Bacteria: Bacteriological Code. *ASM Press*. Washington (DC).

León-Tejera, H. P., González-Resendiz, Johansen, J. R., Segal-Kischievsky, C., Escobar, V. y Alba Lois, L. (2016) Phylogenetic position reevaluation of *Kyrtuthrix* and description of a new species *K. huatulcensis* from Mexico's Pacific coast. *Phytotaxa* 278 (1):1-18

León-Tejera, H., Gold-Morgan, M., & Montejano, G. (2009). Benthic Cyanoprokaryota (Cyanobacteria) of the Gulf of Mexico, in book: *Gulf of Press*, editors: Darryl L. Felder & David K. Camp, pp. 47-56.

- López-Cortés, A., García-Pichel, F., Nübel, U., & Vázquez-Juárez, R. (2001). Cyanobacterial diversity in extreme environments in Baja California, Mexico: a polyphasic study. *International Microbiology*, 4(4), 227-236.
- Mareš, J., Lara, Y., Dadáková, I., Hauer, T., Uher, B., Wilmotte, A., & Kaštovský, J. (2015). Phylogenetic analysis of cultivation-resistant terrestrial cyanobacteria with massive sheaths (*Stigonema* spp. and *Petalonema alatum*, Nostocales, Cyanobacteria) using single-cell and filament sequencing of environmental samples. *Journal of phycology*, 51(2), 288-297.
- Mareš, J. (2017). Multilocus and SSU rRNA gene phylogenetic analyses of available cyanobacterial genomes, and their relation to the current taxonomic system. *Hydrobiologia*, 1-16.
- McGregor, G. B., Sendall, B. C., Hunt, L. T., & Eaglesham, G. K. 2011. Report of the cyanotoxins cylindrospermopsin and deoxy-cylindrospermopsin from *Raphidiopsis mediterranea* Skuja (Cyanobacteria/Nostocales). *Harmful Algae*, 10(4), 402-410.
- McNeill, J., Barrie, F. R., Buck, W. R., Demoulin, V., Greuter, W., Hawksworth, D. L., & Prud'homme Van Reine, W. F. (2012). International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code). *Regnum vegetabile*, 154(1), 208.
- Miller, M. A., Pfeiffer, W., & Schwartz, T. (2010, November). Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. In *Gateway Computing Environments Workshop (GCE), 2010* (pp. 1-8). Ieee.
- Montoya-Terreros, H. (2003) Poblaciones naturales y de cultivo del alga marina 123 *Kyrtuthrix maculans* Gomont) Umezaki (Cyanophyta, Scytonemataceae), primer registro para la flora peruana. *Arnaldoa* 10 (1): 7–18.
- Morales, M. C., Villalobos, K., Rodríguez, A. R., Simón, N. M., & Umaña-Castro, R. (2017). Identification and molecular characterization of tropical cyanobacteria of the genus *Nostoc*, *Calothrix*, *Tolypothrix* and *Scytonema* (Nostocales: Nostocaceae), with possible biotechnological potential. *UNED Research Journal*, 9(2).
- Müller, J., Müller, K., Neinhuis, C., & Quandt, D. (2005). PhyDE-Phylogenetic data editor. *Program Distrib Authors Httpbackslashbackslashwww Phyde De*.

Nabout, J. C., da Silva Rocha, B., Carneiro, F. M., & Sant'Anna, C. L. (2013). How many species of Cyanobacteria are there? Using a discovery curve to predict the species number. *Biodiversity and conservation*, 22(12), 2907-2918.

Neilan, B. A., Jacobs, D., Blackall, L. L., Hawkins, P. R., Cox, P. T., & Goodman, A. E. (1997). rRNA sequences and evolutionary relationships among toxic and nontoxic cyanobacteria of the genus *Microcystis*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 47(3), 693-697.

Potts, M. & Whitton, B. A. (1980) Vegetation of the intertidal zone of the lagoon of Aldabra, with particular reference to the photosynthetic prokaryotic communities. *Proceedings of the royal society B (Biological Sciences)* 208:13-55

Schopf, J. W. (1993) Microfossils of the early archaean apex chart: New evidence. *Science* 260(5108): 640-646.

Schopf, J. W. (2006) Fossil evidence of Archaean life. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 361: 869-885.

Sciuto, K., & Moro, I. (2015). Cyanobacteria: the bright and dark sides of a charming group. *Biodiversity and Conservation*, 24(4), 711-738.

Setchell, W. A., & Gardner, N. L. (1924). Expedition of the California Academy of Sciences to the Gulf of California in 1921. The marine algae. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 12(29), 695-949.

Soo, R. M., Hemp, J., Parks, D. H., Fischer, W. W., & Hugenholtz, P. (2017). On the origins of oxygenic photosynthesis and aerobic respiration in Cyanobacteria. *Science*, 355(6332), 1436-1440.

Soto Esparza, M. (1986). Localidades y climas del Estado de Veracruz (No. QC 986. M62. V467).

Stal, L. J. 2001, Coastal microbial mats: the physiology of a small-scale ecosystem. *South African Journal of Botany* 67: 399-410.

Stanier, R. Y., & Van Niel, C. B. (1962). The concept of a bacterium. *Archiv für Mikrobiologie*, 42(1), 17-35.

Stanier, R. Y., Siström, W. R., Hansen, T. A., Whitton, B. A., Castenholz, R. W., Pfennig, N., ... & Gherna, R. L. (1978). Proposal to place the nomenclature of the

cyanobacteria (blue-green algae) under the rules of the International Code of Nomenclature of Bacteria. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 28(2), 335-336.

Rambaut, A. (2007). FigTree, a graphical viewer of phylogenetic trees. See <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>.

Rehakova, K., Johansen, J. R., Bowen, M. B., Martin, M. P., & Sheil, C. A. (2014). Variation in secondary structure of the rRNA 16S molecule in cyanobacteria with implications for phylogenetic analysis. *Fottea*, 14, 161-178.

Ronquist, F., Teslenko, M., Van Der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., ... & Huelsenbeck, J. P. (2012). MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic biology*, 61(3), 539-542.

Thompson, J. D., Gibson, T. J., & Higgins, D. G. (2003). Multiple sequence alignment using ClustalW and ClustalX. *Current protocols in bioinformatics*, (1), 2-3.

Thuret, G. A. (1875). *Essai de classification des Nostochinées*.

Umezaki, I. (1952). Some Marine Cyanophyceae from the Shirahama coast of Wakayama prefecture.

Umezaki, I. (1958). Revision of *Brachytrichia* Zanard, and *Kyrtuthrix* Erceg. *Kyoto University*.

Umezaki, I. (1961) The marine blue-green algae of Japan. *Memoirs of the College of Agriculture, Kyoto University* 83: 1–149.

Villaseñor, J. L. (2003). Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia*, 28(3), 160-167.

Vondrášková, A., Fibich, P., Lepš, J., & Kaštovský, J. (2017). Determinants of cyanobacterial species composition in the splash zone of two Croatian islands. *European Journal of Phycology*, 52(2), 179-187.

Waterbury, J. B., & Stanier, R. Y. (1981). Isolation and growth of cyanobacteria from marine and hypersaline environments. In *The prokaryotes* (pp. 221-223). *Springer Berlin Heidelberg*.

Waterbury, J. B. (1986). Biological and ecological characterization of the marine unicellular cyanobacterium *Synechococcus*. *Photosynthetic picoplankton*, 71-120.

- Waterbury, J. B., & Willey, J. M. (1988). [6] Isolation and growth of marine planktonic cyanobacteria. In *Methods in enzymology* (Vol. 167, pp. 100-105). Academic Press.
- Wilmotte, A., Van der Auwera, G., & De Wachter, R. (1993). Structure of the 16S ribosomal RNA of the thermophilic cyanobacterium *Chlorogloeopsis* HTF ('*Mastigocladus laminosus* HTF') strain PCC7518, and phylogenetic analysis. *FEBS letters*, 317(1-2), 96-100.
- Whitton, B. A. 2012. Ecology of Cyanobacteria II. Their Diversity in Space and Time. *Springer, Berlin Heidelberg New York*, pp. 760.
- Yerena Martínez J. A., 2016, Diversidad taxonómica de cianoprocariotas bénticos de Playa Hermosa, Veracruz, México, Tesis de Licenciatura, *Facultad de Ciencias, UNAM*, pp 43
- Zubia, M., De Clerck, O., Leliaert, F., Payri, C., Mattio, L., Vieira, C., ... & Lin, S. M. (2018). Diversity and assemblage structure of tropical marine flora on lava flows of different ages. *Aquatic Botany*, 144, 20-30.