

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

UNIDAD IZTAPALAPA



Casa abierta al tiempo

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

POSGRADO EN BIOLOGÍA

“RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LAS ESPECIES DEL ORDEN NOSTOCALES (CYANOPHYTA), ASOCIADAS A ALGAS ROJAS DE LOS LITORALES ROCOSOS DE VERACRUZ”

TESIS

PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN BIOLOGÍA

QUE PRESENTA

BIOL. ERNESTO CABRERA BECERRIL

MATRICULA: 2202800808

CORREO: cbs2231201613@izt.uam.mx

ORCID: 0000-0002-8427-4783

ASESOR: DR. ABEL SENTÍES GRANADOS

CO-DIRECTOR: DR. KURT MARTIN DRECKMANN ESTAY

CO-DIRECTOR: DRA. MARÍA LUISA NÚÑEZ RESENDIZ

JURADO

PRESIDENTE

DR. ABEL SENTÍES GRANADOS

SECRETARIO

M EN C. MARÍA EUGENIA ZAMUDIO RESENDIZ

VOCAL

DRA. MARTHA ISABEL VILCHIS ALFARO

VOCAL

DR. FRANCISCO JOSÉ GUTIERREZ MENDIETA

IZTAPALAPA, CIUDAD DE MÉXICO A 8 DE NOVIEMBRE 2022

"La Maestría en Biología de la
Universidad Autónoma Metropolitana
pertenece al Padrón Nacional de
Posgrados de Calidad del CONACyT"

El presente trabajo de tesis titulado Relaciones filogenéticas de las especies del orden nostocales (Cyanophyta), asociadas a algas rojas de los litorales rocosos de Veracruz, se desarrolló en el Laboratorio de Macroalgas Marinas y salobres, del Departamento de Hidrobiología, en la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa, durante los dos años de la maestría, bajo la supervisión del comité tutorial integrado por la Dra. María Luisa Núñez Resendiz y el Dr. Kurt Martín Dreckmann Estay como codirectores y el Dr. Abel Sentíes Granados como asesor.

El jurado designado por la
División de Ciencias Biológicas y de la Salud
de la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó

NOMBRE DEL ALUMNO

El día 08 de Noviembre del año de 2022.

Comité Tutoral y Jurado

CoTutor: Dr. Kurt M. Dreckmann Estay

CoTutor: Dra. María Luisa Núñez Resendiz

Asesor: Dr. Abel Sentíes Granados

Sinodal: Dra. Martha Isabel Vilchis Alfaro

Sinodal: M en C. Karina Osorio Santos

Sinodal: M en C. María Eugenia Zamudio Resendiz

Agradecimientos institucionales

A la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa que me brindó la oportunidad de realizar y concluir mis estudios de Maestría, de la cual siempre he recibido apoyo.

La realización y conclusión del presente trabajo fue posible gracias al apoyo económico brindado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), No de becario: 774759.

El financiamiento económico para salidas de campo e insumos de laboratorio, fue solventado con el apoyo de los proyectos institucionales UAMI-CBS2019-2026 y UAMI-CA-117, Programa para el Desarrollo Profesional Docente de la Secretaría de Educación Pública (PRODEP-SEP), del Laboratorio de Macroalgas Marinas y Salobres, departamento de Hidrobiología de la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa.

El Trabajo molecular se llevó a cabo con la infraestructura del Laboratorio Especializado de Ficología Molecular del área de Ficología Comparada, Departamento de Hidrobiología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud UAM Unidad Iztapalapa, bajo la supervisión y asesoramiento en las técnicas moleculares por parte de la Dra. María Luisa Núñez Reséndiz.

Se agradece enormemente a la Bióloga Annie May Ek García García, por su apoyo brindado tanto en la toma de fotografías, edición de imágenes y construcción de láminas de figuras, así como por su apoyo durante la elaboración y mantenimiento de cultivos de cianoprocariontes y métodos moleculares.



Casa abierta al tiempo
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE EXAMEN DE GRADO

No. 00213
Matrícula: 2202800808

Relaciones filogenéticas de las especies del orden nostocales (Cyanophyta), asociadas a algas rojas de los litorales rocosos de Veracruz.

En la Ciudad de México, se presentaron a las 14:00 horas del día 8 del mes de noviembre del año 2022 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

DR. ABEL SENTIES GRANADOS
DRA. MARTHA ISABEL VILCHIS ALFARO
DR. FRANCISCO JOSE GUTIERREZ MENDIETA
M. EN C. MARIA EUGENIA ZAMUDIO RESENDIZ



ERNESTO CABRERA BECERRIL
ALUMNO

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretaria la última, se reunieron para proceder al Examen de Grado cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

MAESTRO EN BIOLOGIA
DE: ERNESTO CABRERA BECERRIL

y de acuerdo con el artículo 78 fracción III del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

Aprobar

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó al interesado el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

REVISÓ

MTRA. ROSALÍA SERRANO DE LA PAZ
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTOR DE LA DIVISIÓN DE CBS

DR. JOSE LUÍS GOMEZ OLIVARES

PRESIDENTE

DR. ABEL SENTIES GRANADOS

VOCAL

DRA. MARTHA ISABEL VILCHIS ALFARO

VOCAL

DR. FRANCISCO JOSE GUTIERREZ
MENDIETA

SECRETARIA

M. EN C. MARIA EUGENIA ZAMUDIO
RESENDIZ

Declaración de originalidad

El (La) que suscribe Ernesto Cabrera Becerril, alumno (a) del posgrado Maestría en Biología, de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa y autor(a) de la tesis o idónea comunicación de resultados titulada: “ Relaciones filogenéticas de las especies del orden Nostocales (Cyanophyta), asociadas a algas rojas de los litorales rocosos de Veracruz ”

Declaro que:

1. La tesis o idónea comunicación de resultados que presento ante el H. Jurado para lo obtención del grado de Maestro en Biología es de mi autoría y original creación, producto del resultado de mi trabajo de investigación personal e individual; el cual cuenta con las correspondientes citas textuales del material bibliográfico utilizado y con el debido otorgamiento de los créditos autorales.
2. En la tesis o idónea comunicación de resultados no he reproducido párrafos completos; ilustraciones, fotografías, diagramas, cuadros y tablas, sin otorgamiento del crédito autoral y fuente correspondiente.
3. En consecuencia, relevo de toda responsabilidad a la Universidad Autónoma Metropolitana de cualquier demanda o reclamación que llegara a formular alguna persona física o moral que se considere con derecho sobre la tesis o idónea comunicación de resultados, respondiendo por la autoría y originalidad de la misma, asumiendo todas las consecuencias económicas y jurídicas si ésta no fuese de mi creación.

La presente declaración de originalidad se firma en la Ciudad de México el 02 de Noviembre del 2022.

Atentamente

Ernesto Cabrera Becerril

Nombre y firma del alumno

Este documento debe ser firmado con tinta azul y debe anexarse copia en la tesis o idónea comunicación de resultados (tesina, reporte, etc.), el documento original será conservado por el Coordinador del Posgrado.

Agradecimientos

A mi familia Rebeca, Augusto (ACM), Annie, Augusto (ACB), Augusto (ACR) y Wendy todo su apoyo.

A las chamacas de mi vida Annie, Luisa, Mini.

A nuestra familia del laboratorio de Laboratorio de Macroalgas Marinas y Salobres, Miss Isa, Oscar, Carlitos, Luisa, Kurt, Abel.

A los miembros de mi Comité Dra. María Luisa Núñez Resendiz, Dr. Kurt M. Dreckmann Estay, Dr. Abel Sentíes Granados, Dra. Martha Isabel Vilchis Alfaro, M en C. Karina Osorio Santos y M en C. María Eugenia Zamudio Resendiz gracias por sus comentarios y apoyo para la conclusión de este trabajo.

Índice

| | | |
|-----------|---|----|
| 1. | RESUMEN | 15 |
| 2. | ABSTRACT | 17 |
| 3. | INTRODUCCIÓN | 19 |
| 4. | ANTECEDENTES | 30 |
| 5. | JUSTIFICACIÓN | 33 |
| 6. | PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN | 34 |
| 7. | HIPÓTESIS | 34 |
| 8. | OBJETIVOS | 35 |
| 8.1 | General..... | 35 |
| 8.2 | Particulares | 35 |
| 9. | MATERIAL Y MÉTODO | 36 |
| 9.1 | Área de estudio | 36 |
| 9.2 | Trabajo de campo | 38 |
| 9.3 | Trabajo de gabinete..... | 39 |
| 9.3.1. | Cultivos | 39 |
| 9.3.2. | Análisis morfológico..... | 39 |
| 9.3.3. | Análisis molecular | 39 |
| 10. | RESULTADOS | 42 |
| 10.1 | Identificación taxonómica..... | 43 |
| 10.1.1. | Scytonemataceae | 44 |
| 10.1.1.1. | <i>Scytonematopsis</i> cf. <i>crustacea</i> (Thuret ex Bornet & Flahault) Kováčik & Komárek 1988 (morfotipo 15 Fig. 3)..... | 44 |
| 10.1.1.2. | <i>Scytonematopsis</i> cf. <i>fuliginosa</i> (Tilden) J.J. Copeland 1936 (Fig. 4) | 47 |
| 10.1.1.3. | <i>Scytonematopsis</i> cf. <i>pilosa</i> . (Harvey ex Bornet & Flahault) Umezaki & M. Watanabe 1994. (Morfotipo 10, Fig. 5,)..... | 50 |
| 10.1.1.4. | <i>Scytonemaptosis</i> sp. 3 (Fig. 6)..... | 53 |
| 10.1.1.5. | <i>Scytonematopsis</i> sp. 4 (Fig. 7). | 56 |
| 10.1.1.6. | <i>Scytonematopsis</i> sp. 5. (Morfotipo 1, Fig. 8.) | 59 |
| 10.1.1.7. | <i>Scytonema</i> cf. <i>crispum</i> Bornet ex De Toni 1907 (Morfotipo Fig. 9). | 62 |
| 10.1.2. | Rivulariaceae..... | 65 |
| 10.1.2.1. | <i>Kyrtuthrix huatulcensis</i> León-Tejera, González-Resendiz & Johansen 2016 (Fig. 10 y 11)..... | 65 |
| 10.1.2.2. | <i>Kyrtuthrix</i> sp. 1 (Morfotipo 20, Fig. 12)..... | 69 |
| 10.1.2.3. | <i>Phylonema</i> cf. <i>ansata</i> Migula 1907 (morfotipo 11, Fig. 13)..... | 72 |

| | |
|---|------------|
| 10.1.2.4. <i>Rivularia</i> cf. <i>litorea</i> G.S. An 1989 (Morfotipo 19, Fig. 14)..... | 75 |
| 10.1.2.5. <i>Rivularia</i> cf. <i>nitida</i> C. Agardh ex Bornet & Flahault 1886 (Morfotipo 18, Fig. 15)..... | 78 |
| 10.1.3. Calotrichaceae | 81 |
| 10.1.3.1. <i>Calothrix aeuriginea</i> Thuret ex Bornet & Flahault 1886 (Morfotipo 6, Fig. 16)..... | 81 |
| 10.1.3.2. <i>Calothrix</i> cf. <i>contarenii</i> Bornet & Flahault 1886 (Morfotipo 9, Fig. 17)..... | 84 |
| 10.1.3.3. <i>Calothrix</i> cf. <i>fonticola</i> Brabez 1941 (Morfotipo 5, Fig. 18)..... | 87 |
| 10.1.3.4. <i>Calothrix</i> cf. <i>prolifera</i> Flahault 1886 (Morfotipo 7, Fig. 19)..... | 90 |
| 10.1.3.5. <i>Calothrix</i> sp. 1 (Morfotipos 4, Fig. 20)..... | 93 |
| 10.1.3.6. <i>Calothrix</i> sp. 2 (Morfotipo 8, Fig. 21)..... | 96 |
| 10.1.4. Nostocaceae..... | 99 |
| 10.1.4.1. <i>Nostoc</i> sp. 1 (Morfotipo 24, Fig. 22)..... | 99 |
| 10.1.4.2. <i>Nostoc</i> sp. 2 (Morfotipo 23, Fig. 23)..... | 102 |
| 10.1.5. Capsosiraceae | 105 |
| 10.1.5.1. <i>Desmosiphon</i> cf. <i>neocaledonicus</i> Bourrelly 1984 (Morfotipo 14, Fig. 24)..... | 105 |
| 10.2. Análisis filogenéticos..... | 109 |
| 11. DISCUSIÓN..... | 113 |
| 11.1. Relaciones filogenéticas..... | 118 |
| 12. CONSIDERACIONES | 120 |
| 13. CONCLUSIONES. | 121 |
| 14. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 123 |
| 15. ANEXO 1..... | 137 |
| 16. ANEXO 2..... | 138 |
| 17. ANEXO 3..... | 140 |
| 18. ANEXO 4..... | 142 |
| 19. ANEXO 5..... | 144 |
| 20. ANEXO 6..... | 144 |
| 21. ANEXO 7..... | 145 |

Índice de figuras.

Fig. 1. Principales familias del Orden Nostocales. A) Scytonemataceae (*Scytonema*). B) Symphonemataceae (*Brachytrichia*). C) Rivulariaceae (*Calothrix*). D) Microchaetaceae (*Microchaete*). E) Hapalosiphonaceae (*Mastigocladus*). F) Nostochoopsisaceae (*Mastigocoleus*). G) Fischerellaceae (*Fischerella*). H) Stigonemataceae (*Stigonema*). I) Nostocaceae (*Nodularia*). Tomado de Komárek, 2013..... 23

| | |
|--|----|
| Fig. 2. Mapa del Estado de Veracruz, donde se muestran los sitios de colecta de este trabajo. A) Playa Muñecos. B) El Morro de la Mancha. C) Costa de Oro. | 38 |
| Fig. 3. <i>Scytonematopsis cf. crustacea</i> A) Detalle del crecimiento de campo, en el sustrato original como matas o césped. B) Detalle del crecimiento en cultivo. C, D) Diferentes formas del ápice atenuado, se distinguen las últimas células del tricoma (Flecha). E, F) Heterocito de forma cuadrangular intercalar biporado. Se puede distinguir la vaina, gruesa amarilla en ocasiones lamelada. | 46 |
| Fig. 4. <i>Scytonematopsis cf. fuliginosa</i>. A) Muestra de campo durante el proceso de rehidratación, se observan manchas oscuras, que corresponden a los crecimientos de cianoprocariontes (escala 1cm). B) Detalle macroscópico del crecimiento sobre el sustrato original, de los crecimientos con forma de tapete. C) Detalle del ápice, las células atenuadas, sin formación de pelo apical. D, E) Heterocito intercalar (flecha), también se observan los gránulos de pigmento rojo a morado. F) Detalle de caliptra presente en algunos tricomas cerca del heterocito. | 49 |
| Fig. 5. <i>Scytonematopsis cf. pilosa</i>. A) Muestra de campo (escala 1cm). B) Crecimiento en cultivo, biofilms color verde (flecha). C) Se distingue la vaina y el ápice atenuado. D, E) se observa heterocito intercalar (flecha), la vaina gruesa. | 52 |
| Fig. 6. <i>Scytonematopsis sp. 3</i>. A) Detalle de la muestra de campo (escala 1cm). B) Acercamiento de los tapetes de color verde. C, D) Se observa la vaina difluente ápices atenuados (Flecha). E) Heterocito intercalar (flecha azul), ramificación falsa (flecha). | 55 |
| Fig. 7. <i>Scytonematopsis sp. 4</i>. A) Muestra de campo se observan crecimientos de color verde (escala 1cm). B) Crecimiento en cultivo de la especie, formando manchones verdes. C, D) Se observan las ramas falsas (Flecha). | 58 |
| Fig. 8. <i>Scytonematopsis sp. 5</i>. A) Crecimiento de campo, en forma de tapetes (escala 1cm). B) Crecimiento en cultivo. C) Detalles del ápice atenuado, formando el pelo apical. D) Se observan las células más anchas que largas. E, F.) Se observa el heterocito intercalar (Flechas) y la vaina lamelada, muy distinguible. | 61 |
| Fig. 9. <i>Scytonema cf. crispum</i>. Bornet ex De Toni. A) Crecimiento en campo, los manchones negros son los crecimientos potenciales (escala 1cm). B) Crecimiento en cultivo, crecimiento radial. C) Detalle de los tricomas, ápices redondeados ligeramente atenuados. D, E) Heterocito intercalar, trapezoidal. F, H) Detalle de la vaina gruesa lamelada. G) Detalle del tricoma con ápice atenuado. | 64 |
| Fig. 10. <i>Kyrtuthrix huatulcensis</i>. A) Muestra original de campo, se pueden observar crecimientos en forma de manchones o domos negros (escala 1cm). B, D, G) Crecimientos con el giro en U distintivo del género. C) Ápices de los crecimientos, la vaina se vuelve de color amarillo y café, cuando la colonia comienza a madurar. E) Heterocito intercalar. F) H) Distancia entre las células dentro del tricoma, una característica diagnóstica. I) De observa los bordes irregulares de la vaina. | 67 |
| Fig. 11. <i>Kyrtuthrix huatulcensis</i> F, G.) crecimientos con la forma de “u” característica del género. Las células de color verde brillante. El tricoma muy constreñido. | 68 |
| Fig. 12. <i>Kyrtuthrix sp. 1</i>. A) Muestra de campo, se pueden observar manchones oscuros de donde se obtuvieron crecimientos para los cultivos (escala 1 cm). B, H) Forma de crecimiento formando giros en U, típico del género. C, G) Crecimiento la flecha señala la vaina en la que todo el conjunto esta embebido. D, F, E) Etapas iniciales de la formación de los giros en U. | 71 |
| Fig. 13. <i>Phylonema cf. ansata</i>. A) Muestra de campo antes del proceso de rehidratación, los manchones oscuros representan crecimientos potenciales (Flechas) (escala 1cm). B) Detalle de la especie creciendo en cultivo. C) Detalle del crecimiento de una rama falsa. D) Crecimiento de hormogonio. G, F) Heterocito intercalar, de forma semiesférica, biporado. E) Enrollamiento de tricoma dentro de la vaina debido al crecimiento asincrónico del tricoma y la vaina, dando apariencia de enrollamiento helicoidal. H, I) Detalles de las ramificaciones falsas, a partir de los ejes principales se pliegan los tricomas dentro de la vaina (flechas). | 74 |

- Fig. 14. *Rivularia cf. litorea*.** A) Detalle de crecimiento en muestra de campo (flecha) (escala 1cm). B) Ápices de color amarillo. C) Crecimiento en cultivo, se observa un tapete de color amarillo de forma. D) Crecimiento con forma de abanico típico del género. E, F) Tricomas en vaina común, creciendo en arreglo paralelo. G) Heterocitos basales. Distintas formas de crecimiento de los tricomas, las células más anchas que largas y sin forma definida (I), células más anchas que largas (II), ápices muy atenuados (III). 77
- Fig. 15. *Rivularia cf. nitida*.** A) Muestra original del campo, se observan pequeños domos de tonos oscuros, corresponden a diferentes crecimientos de cianoprocariontes (flecha) (escala 1cm). B) Acomodo en forma de abanico típico del género. C, D,) Los tricomas crecen hacia el borde exterior del abanico, la región externa del tricoma es ensanchada y cambia a colores rojizos y cafés. E) Detalle de las formas de los tricomas, heterocito basal, de distintas formas, alargado (I), semiesféricos (II, III y IV), piramidal (V); las células pueden ser más anchas que largas (I, II, IV, V). 80
- Fig. 16. *Calothrix aeuriginea*.** A) Tricomas entre otras cianoprocariontes cocales. Tricomas heteropolares atenuados B) Muestra de campo, se observan crecimientos como tapetes verdes (escala 1cm). C) Heterocitos basales, tricomas alargados. D, E) Ápice atenuado y heterocito basal. Se distingue la vaina, los hormogonios crecen cerca de otros tricomas de más edad. Los tricomas cambian de color a tonos amarillentos. 83
- Fig. 17. *Calothrix cf. contarenii*.** A) Crecimiento en sustrato de la muestra de campo, crecimientos como domos de color verde oscuro (flecha) (escala 1cm). B, C) Detalle de tricoma, se observa el heterocito basal, formación de pelo apical alargado, la vaina en la base es más grueso. D) Crecimientos en cultivo, tricomas de color verde. E) Detalle de la formación de una ramificación falsa. 86
- Fig.18. *Calothrix cf. fonticola*.** A) Muestra de campo, sobre la mancha oscura del sustrato están pequeños crecimientos cespitosos (Flecha) (escala 1cm). Se pueden observar conchas de organismos asociados. B) Crecimientos a poco aumento 10x, se pueden observar la longitud del tricoma y los ápices atenuados. C,) Tricomas de distinta longitud. D) Múltiples heterocitos basales. E,) Ramificación falsa, (Flecha), los hormogonios crecen cerca de la vaina del tricoma original. 89
- Fig. 19. *Calothrix cf. prolifera*** A) Múltiples tricomas unidos por la base. B) Tricoma con heterocito basal múltiple (flecha). C) Acercamiento de tricoma con heterocito basal. D, F) Ápices atenuados con formación de pelo. E) Presencia de heterocito intercalar (flecha). 92
- Fig. 20. *Calothrix sp. 1*** A) Muestra de campo antes del proceso de rehidratación, se observan crecimientos de colores oscuros (flecha) (escala 1cm). B, C) Detalle del desarrollo en cultivo de las especies. D) Conjunto de tricomas en bajo aumento (10x), se observa los ápices atenuados y como se unen al sustrato. E) Ápices atenuados y ramificación falsa (flecha). F) Hormogonios como forma de reproducción, se distingue la vaina hialina gruesa. G, H) Tricomas a mayores aumentos, se puede distinguir el acomodo de las células. I) Vaina gruesa mucilaginoso. 95
- Fig. 21. *Calothrix sp. 2*.** F) Tricomas heteropolares, heterocito basal y ápice atenuado, los tricomas pueden ser largos. G) Crecimiento en la muestra de campo, manchones verdes oscuro (flecha) corresponden a los crecimientos potenciales (escala 1 cm). H) Ramificación falsa, originada del crecimiento de un hormogonios unido al tricoma original. 98
- Fig. 22. *Nostoc sp. 1*.** A) Crecimientos en cultivo formando un biofilm de bordes globosos. B) Pseudotricomas multiseriados en una parte del ciclo de vida. C) Colonias esféricas o semiesféricas. D) Tricomas en diferentes etapas de crecimiento (flecha). 101
- Fig. 23. *Nostoc sp. 2*.** A) Crecimiento en muestra de campo (escala 1cm). B) Crecimiento en cultivo formando colonias circulares verde brillante. C) Desarrollo de pseudotricoma. D, F) Formación de pseudo tricomas (flecha). E) Diferentes etapas del ciclo de vida. 104
- Fig. 24. *Desmosiphon cf. neocaledonicus*.** A) Muestra del Campo (escala 1cm). B) Detalle del crecimiento en campo. C, D) Se distingue la especie sobre la vaina de otra cianobacteria, se observa

las células basales ligeramente alargadas (flecha). E) Tricoma se observa el patrón de división de las células y la vaina gruesa hialina. F, G) Otro patrón de división de las células. 107

Fig. 25. Árbol consenso Máxima verosimilitud e Inferencia Bayesiana. * indica valores máximos de soporte de IB; “-” indica valores menores a 70 de soporte en MV; las ramas sin valores indican que no coincidieron los dos análisis. Grupo I. género *Phylonema*. Grupo II género *Kyrtuthrix*. Grupo III género *Nunduva*. 112

Fig. 26. Ejemplos de los distintos tipos de crecimientos de los cultivos. Se pueden observar crecimientos del tipo filamentosos formando solo matas (B, D, E, I); formando domos de filamentos manera de biofilm (G); crecimientos combinados (F); los filamentos verdes y los otros crecimientos cocales y nostocales; la formación de domos (H); costrosos o biofilms en forma de láminas (A, C). . 138

Fig. 27. Ejemplos de Crecimientos en cultivo. A) cultivo con diversas especies se observan los tricomas en verde de *Phylonema* sp., asociado a crecimientos de bacterias no fotosintéticas (Flecha) y otros cianoprocariontes cocales y nostocales. B) El crecimiento de *Phylonema* sp. Separado del resto de los organismos asociados en el biofilm formado en las cajas de cultivo. 139

Índice de Tablas

Tabla 1. Comparación de los principales caracteres morfológicos que diferencian a las familias del orden Nostocales, cuyos representantes han sido registrados en México. 24

Tabla 2 Obras que registran especies de Nostocales en Veracruz. 31

Tabla 3. Localidades seleccionadas para el muestreo de cianoprocariontes nostocales marinas bentónicas asociadas a algas rojas. 37

Tabla 4 Primers. 40

Tabla 5. Condiciones de PCR que serán utilizadas, según lo descrito por Vaccarino y Johansen (2011). 40

Tabla 6. Lista taxonómica de las cianoprocariontes marinas del orden Nostocales del Estado de Veracruz. 108

1. RESUMEN

Los cianoprocariontes del orden Nostocales constituyen un grupo monofilético, ecológica y taxonómicamente muy diverso, comúnmente asociado con algas rojas, y al mismo tiempo, uno de los órdenes menos estudiados. Se caracterizan por presentar heterocitos (estructura encargada de la fijación de nitrógeno) y acinetos (estructuras de resistencia). Ambos grupos rodofitas y cianoprocariontes, además de compartir ambientes, también comparten diversos elementos estructurales y niveles de organización. El estado de Veracruz, además de ser altamente diverso en estos grupos y de fácil recolección, es uno de los más visitados por estudiantes, profesores e investigadores. En México se ha pasado por alto el estudio de los cianoprocariontes nostocales, teniendo en cuenta que solo 10 trabajos los abordan y solo 3 lo hacen de manera específica. Adicionalmente, se suman la falta de caracteres diagnósticos para las poblaciones mexicanas, ya que la identificación morfológica se ha llevado a cabo tradicionalmente con obras europeas, dado lo anterior, nuestros objetivos fueron: contribuir con el conocimiento de la riqueza específica del orden para el estado y realizar descripciones morfológicas detalladas de las especies de Nostocales de ambientes litorales en Veracruz asociados a algas rojas. Para ello se realizó una colecta durante el año 2020, de crecimientos de cianobacterias en el litoral rocoso, las cuales fueron preservadas en sílica y papel secante para posteriormente rehidratarse con agua marina estéril, elaborar cultivos y preparaciones

semipermanentes. Se tomaron microfotografías de los caracteres morfológicos y sus medidas. Las descripciones obtenidas fueron contrastadas con literatura especializada. Se presenta una lista florística actualizada de cianoprocariontes marinos bentónicos del orden Nostocales, para el estado, que incorpora 32 especies distribuidas en 13 géneros y 7 familias. Del total de taxones, 19 corresponden a adiciones a la flora, de estos, 11 especies fueron identificadas como cf. y ocho a nivel de género, por no coincidir totalmente con la información específica de la literatura. Las familias mejor representadas fueron Rivulariaceae, seguida de Scytonemataceae y Calothricaceae; las de menor diversidad fueron Nostocaceae, Aphanizomenonaceae y Hapalosiphonaceae y Capsosiraceae. Se reportan por primera vez para México: *Desmosiphon* cf. *neocaledonicus*, *Calothrix* cf. *fonticola*, *Calothrix* cf. *prolifera*, *Rivularia* cf. *nitida*, *Rivularia* cf. *litorea*, *Scytonematopsis* cf. *pilosa* y *S.* cf. *fuliginosa*. Adicionalmente se reportan tres especies por primera vez para el estado: *Calothrix* cf. *contarenii*, *Kyrtuthrix huatulcensis* y *Scytonema* cf. *crispum*. El sitio que presentó la mayor riqueza específica fue Costa de Oro seguido de Playa Muñecos y el Morro de la Mancha. Así mismo, se amplificaron secuencias con los genes 16S y 23S para 15 muestras. A partir de estos resultados se confirmó la identificación de *Phylonema ansata* y dos especies que corresponden a taxones aún no descritos para los géneros *Kyrtuthrix* sp. y *Nunduva* sp., los cuales deben ser descritos. Los resultados revelan que la diversidad del orden Nostocales en el estado de Veracruz ha sido subestimada y se requieren trabajos enfocados al conocimiento del grupo.

PALABRAS CLAVE: 16S, 23S, Cyanoprocaryota Diversidad, Filogenia, Riqueza Especifica, Taxonomía

2. ABSTRACT.

The cyanoprocaryotes of the order Nostocales constitute a monophyletic, ecologically and taxonomically very diverse group, commonly associated with red algae, and at the same time, one of the least studied orders. They are characterized by presenting heterocysts (structure responsible for nitrogen fixation) and akinetes (resistance structures). Both rhodophyta and cyanoprocaryota groups, in addition to sharing environments, also share various structural elements and levels of organization. The state of Veracruz, in addition to being highly diverse in these groups and easy to collect, is one of the most visited by students, teachers and researchers. In Mexico, the study of nostocal cyanoprocaryotes has been overlooked, taking into account that only 10 studies address them and only 3 do so specifically. Additionally, the lack of diagnostic characters for Mexican populations is added, since morphological identification has traditionally been carried out with European works. Given the above, our objectives were: to contribute to the knowledge of the specific richness of the order for the state and to carry out detailed morphological descriptions of the Nostocales species of coastal environments in Veracruz associated with red algae. For this, a collection was made during the year 2020, of cyanobacterial growths on the rocky coastline, which were preserved in silica and blotting paper to later be rehydrated with sterile seawater, to prepare cultures and semi-permanent preparations. Microphotographs of the morphological characters and their measurements were taken.

The descriptions obtained were contrasted with specialized literature. An updated floristic list of benthic marine cyanoprokaryotes of the Nostocales order is presented for the state, incorporating 32 species distributed in 13 genera and 7 families. Of the total taxa, 19 correspond to additions to the flora, of these, 11 species were identified as cf. and eight at the gender level, for not fully coinciding with the specific information in the literature. The best represented families were Rivulariaceae, followed by Scytonemataceae and Calotrichaceae; those with the least diversity were Nostocaceae, Aphanizomenonaceae and Hapalosiphonaceae and Capsosiraceae. They are reported for the first time for Mexico: *Desmosiphon* cf. *neocaledonicus*, *Calothrix* cf. *fonticola*, *Calothrix* cf. *prolifera*, *Rivularia* cf. *nitida*, *Rivularia* cf. *litorea*, *Scytonematopsis* cf. *pilosa* and *S.* cf. *fuliginosa*. Additionally, three species are reported for the first time for the state: *Calothrix* cf. *contarenii*, *Kyrtuthrix huatulcensis*, and *Scytonema* cf. *crispum*. The site that presented the greatest specific richness was Costa de Oro, followed by Playa Muñecos and Morro de la Mancha. Likewise, sequences with the 16S and 23S genes were amplified for 15 samples. From these results, the identification of *Phylonema ansata* and two species corresponding to taxa not yet described for the genera *Kyrtuthrix* sp. and *Nunduva* sp., which must be described. The results reveal that the diversity of the order Nostocales in the state of Veracruz has been underestimated and works devoted to the knowledge of the group are required.

KEYWORDS: 16S, 23S, Cyanoprokaryota, Diversity, Phylogeny, Specific Richness, Taxonomy

3. INTRODUCCIÓN

Los cianoprocariontes son organismos que realizan fotosíntesis oxigénica, poseen clorofila α y ficobilinas (ficocianina y ficoeritrina), como pigmentos principales (Camacho - Galván, 2014). En este sentido, el orden más diverso y comúnmente asociado con algas rojas, es Nostocales Cavalier-Smith, el cual constituye un grupo monofilético ecológica y taxonómicamente muy diverso, y al mismo tiempo, uno de los órdenes menos estudiados en cianoprocariontes. Las algas rojas son el grupo más diverso y abundante en los ambientes marinos (Pedroche & Senties, 2020), por lo que constituyen en sí mismas un ecosistema para diversos organismos como pequeños animales, algas epífitas y cianoprocariontes (Dreckmann & Senties, 2013). Ambos grupos rodofitas y cianoprocariontes, además de compartir ambientes, también comparten diversos elementos estructurales (mismo tipo de clorofila, ficobiliproteínas, ausencia de flagelos y un aparato fotosintético similar) y niveles de organización, lo que las relaciona estrechamente (Bold & Wynne, 1978; Aitken, 1988). En general, los cianoprocariontes bentónicos se han estudiado en conjunto con las macroalgas, por lo que se ha dado mayor importancia a aquellos que son epífitos (León-Tejera *et al.* 2009). Las cianoprocariontes del orden Nostocales se caracterizan por realizar fotosíntesis oxigénica, poseer clorofila α y ficobilinas (ficocianina y ficoeritrina), como pigmentos principales, una pared similar a la de las bacterias gram negativas (con una capa de peptidoglicano menos desarrollada que las gram positivas) y diferentes niveles de organización que van desde el unicelular hasta formas talosas o filamentosas con diferenciación celular, la forma de sus célula es muy

variada, similar a otros grupos de cianoprocariontes que incluyen formas desde cilíndricas, irregulares o esféricas (Komárek *et al.* 2014; León-Tejera *et al.* 2009; Komárek & Anagnostidis, 2005, Casamatta, *et al.* 2020).

Particularmente, los nostocales se diferencian del resto de las cianoprocariontes por contener heterocitos, cuya función es la de producir la enzima nitrogenasa encargada de la fijación de nitrógeno. El heterocito es una estructura presente solo en las cianoprocariontes del orden Nostocales y no aparece ninguna estructura equivalente en ningún grupo eucarionte o procarionte; siempre se encuentra envuelto en una vaina delgada y firme (que en su capa interna es de naturaleza glicolípídica) y una más externa, compuesta de polisacáridos; son estructuras que se suelen distinguir en el tricoma debido a su forma diferente a las demás células, así como su vaina más delgada y su contenido homogéneo casi siempre de color amarillento a café. Por su posición se les denomina: basales, intercalares (a lo largo del tricoma) o laterales (en el ápice de las ramas) (Komárek, 2013; Miller *et al.* 2006). El número de heterocitos es afectado por las condiciones ambientales, tales como la tasa de fijación de nitrógeno, la cantidad y presencia de nitritos, la presencia de otros compuestos orgánicos, la exposición a cierto tipo de radiación. Algunas cianoprocariontes nostocales pueden perder el heterocito al estar en un ambiente rico en nitrógeno (Komárek, 2013; Miller *et al.* 2006).

Los acinetos son estructuras de resistencia de larga duración, que surgen en épocas de estrés ambiental, como épocas de sequía, bajas temperaturas, inundaciones, entre otras, y poseen los mismos procesos metabólicos que las células vegetativas; su

forma, el largo de la estructura, el tamaño y la estructura de su pared celular, son características de algunos géneros; se desarrollan a partir de células vegetativas y su desarrollo en cultivos está poco estudiado (Komárek, 2013; Komárek & Anagnostidis 2005).

Los cianoprocariontes del orden Nostocales presentan tricomas uniseriados (un solo tricoma creciendo a lo largo del eje del tricoma) o multiseriados (cuando crecen en diferente dirección al eje central del tricoma), isopolares (con ambos ápices iguales) o heteropolares (ápices diferentes); y ramificaciones verdaderas que surgen de patrones de división celular en varios planos, aunque también presentan fisión binaria simple (Komárek, 2013; Cassamatta *et al.* 2005). Estos patrones de división suelen determinar zonas de crecimiento, que suelen estar en las zonas apicales o subapicales de los tricomas, formando una especie de zona meristemática. Cuando están en la zona subterminal, suelen estar relacionadas con tricomas heteropolares, que pueden presentar estructuras adicionales o modificaciones de las células terminales (como estructuras similares a pelos en las zonas periapicales), como en la familia Rivulariaceae (Tabla 1 y Fig. 1c.) (Komárek, 2013). Pueden presentar ramificaciones verdaderas, desarrolladas a partir del cambio de eje de división de una o un conjunto de células, que cambian el eje a lo largo del tricoma por uno perpendicular al mismo, generando a partir de estas un nuevo tricoma con su propia polaridad, esto ocurre en varias familias del orden y puede ocurrir tanto en tricomas uni o multiseriados (Tabla 1 y Fig. 1.) (Komárek, 2013). La ramificación verdadera es importante como un carácter taxonómico, y su presencia es un carácter diagnóstico de la familia Stigonemataceae

y la familia Nostocaceae que siempre carece de este tipo de ramificación (Tabla 1 y Fig. 1) (Komárek 2013; Komárek *et al.* 2014). La polaridad de los tricomas también puede utilizarse como un carácter taxonómico, cuando se diferencia entre familias del orden, por ejemplo, en la familia Scytonemataceae los tricomas son isopolares, a partir del heterocito mientras que en la familia Rivulariaceae, los tricomas siempre son heteropolares con ramificación falsa ocasional (Komárek, 2013, Komárek *et al.* 2014). Muchas especies son también formadoras de *blooms*, que en muchas ocasiones son potencialmente tóxicos (Poot-Delgado *et al.* 2017; Lind *et al.* 2016).

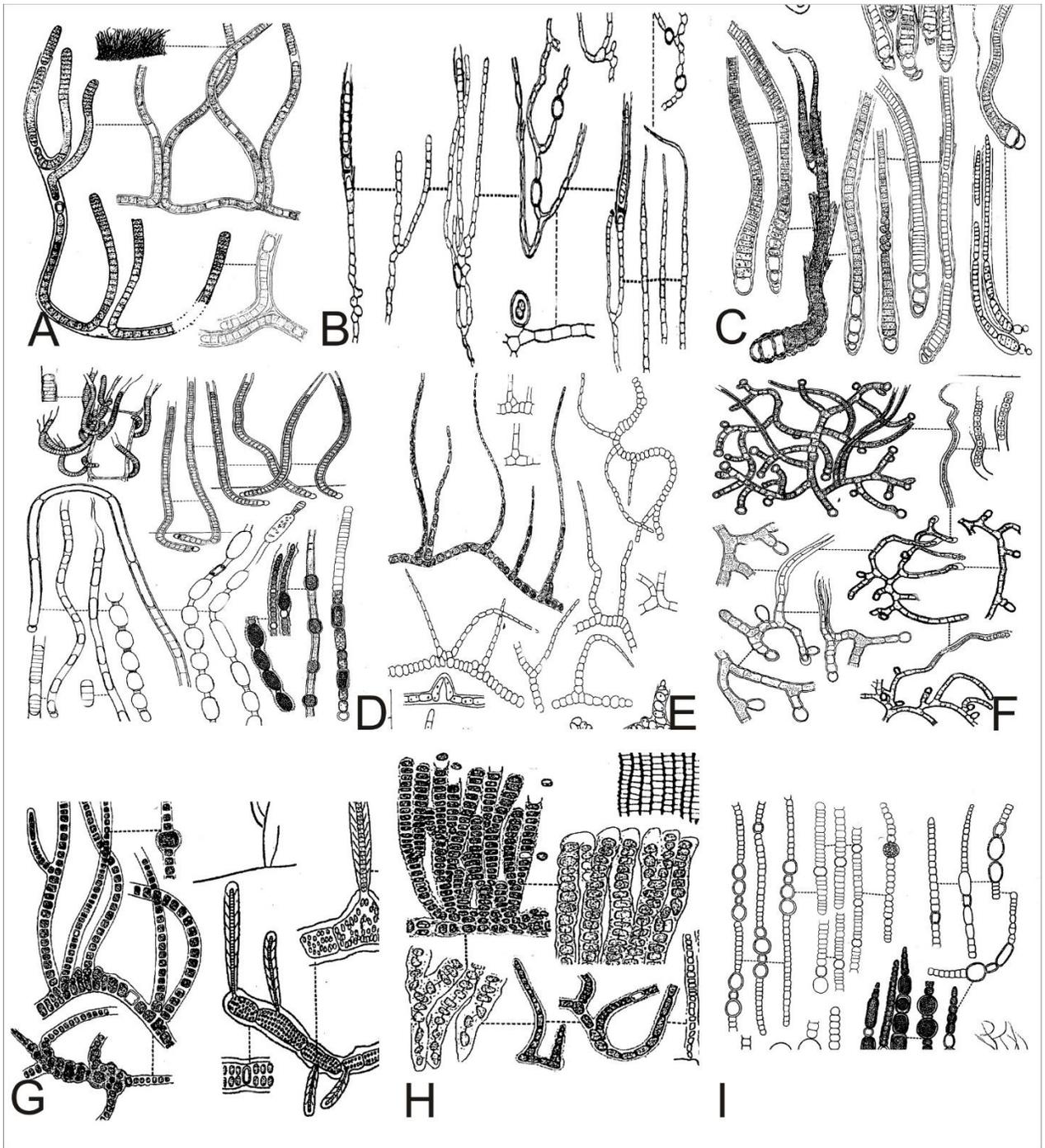


Fig. 1. Principales familias del Orden Nostocales. A) Scytonemataceae (*Scytonema*). B) Symphonemataceae (*Brachytrichia*). C) Rivulariaceae (*Calothrix*). D) Microchaetaceae (*Microchaete*). E) Hapalosiphonaceae (*Mastigocladus*). F) Nostochopsidaceae (*Mastigocoleus*). G) Fischerellaceae (*Fischerella*). H) Stigonemataceae (*Stigonema*). I) Nostocaceae (*Nodularia*). Tomado de Komárek, 2013.

Tabla 1. Comparación de los principales caracteres morfológicos que diferencian a las familias del orden Nostocales, con representantes registrados en México.

| Familia (y géneros que incluyen) | Ramificación | Tipo de tricoma | Iso/heteropolar | Talo | Pelo terminal | Ápice | Vaina | Heterocito |
|---|--|--|----------------------|---|---------------------|---------------------------------|---|--|
| Scytonemataceae <ul style="list-style-type: none"> • <i>Scytonema</i> • <i>Brasilonema</i> • <i>Petalonema</i> • <i>Scytonematopsis</i> • <i>Kyrtuthrix</i> | Falsa obligatoria | Uniseriado monopolar cilíndrico | Isopolar/heteropolar | -- | Raro solo 2 géneros | Cilíndrico, o atenuado en ambos | Delgada firme o Gelatinosa A veces lamelada Sin/con color A veces como embudo ensanchado en el extremo | Intercalar a veces basal Uni/biporado |
| Symphonemataceae <ul style="list-style-type: none"> • <i>Brachytrichia</i> • <i>Adrianema</i> | Ramificación verdadera obligatoria, generalmente Y invertida. Menos frecuente en "t", "v" laterales. | Tricoma uniseriado. Pocas veces es ondulado o flexible | Iso/heteropolar | Irregular disperso peludo | Muy raro | Redondeado o atenuado | Delgadas firmes o con mucilago muy amplio, a veces lameladas sin color o amarillento o café | Puede o no tener |
| Rivulariaceae <ul style="list-style-type: none"> • <i>Calothrix</i> • <i>Isactis</i> • <i>Rivularia</i> • <i>Dichothrix</i> | Falsa. Generalmente una sola Ramificación. Crece en dirección del tricoma | Tricoma uniseriado | Heteropolar obligado | Planos postrados como costras o gelatinosos o esféricos | Usualmente presente | Atenuado | Vaina gelatinosa, puede ser mancha estratificada con el ápice abierto/cerrado, en ocasiones con forma de cono invertido | Usualmente basal. En ocasiones apical. |

| | | | | | | | | |
|--|--|--|-------------------------|--|--|--|--|--|
| Microchaetaceae <ul style="list-style-type: none"> • <i>Microchaete</i> • <i>Hassalia</i> | Falsa generalmente surge desde el heterocito | Tricomas cilíndricos, uniseriados . Células ampliamente redondeadas a veces cónicas | Heteropolar obligatorio | Son sésiles asociados a superficie s por la parte basal. Cespitoso avanzando sobre el sustrato | Usualmente pelo terminal delgado y largo | Cilíndricos o ligeramente atenuado | Vaina delgada o gruesa envuelve a los tricomas | Obligatoriamente basal |
| Hapalosiphonaceae <ul style="list-style-type: none"> • <i>Mastigocladus</i> • <i>Hapalosiphon</i> | Ramificación verdaderas en T V o Y, | Tricomas uniseriado divorciados generalmente constreñido . Células cilíndricas o barril, raramente irregular | --- | Conjunto de filamentos los filamentos y las ramas son iguales | Solo dos géneros | Cilíndricos pocas veces atenuado, solo 2 géneros con pelo terminal | Presente | Intercalar usualmente con forma de barril o esferoide/ a veces ausente |
| Nostochopsidaceae <ul style="list-style-type: none"> • <i>Mastigocoleus</i> • <i>Nostochopsis</i> | Ramificación verdadera tipo T. A veces muy cortas de 3 células | Tricomas uniseriados polarizados | ¿Heteropolar? | Colonias de filamentos en agrupaciones o clusters de filamentos o en esferas mucilaginosas | -- | -- | Presentes | Intercalares, bipolarados |

| | | | | | | | | |
|---|---|---|--|---|-----|------------------------------------|---|--|
| Fischerellaceae <ul style="list-style-type: none"> • <i>Fischerella</i> • <i>Fischerellopsis</i> | Ramificación verdadera/facultativamente falsa | Tricomas uni y poli seriados | Isopolar, la parte basal. tiene estadios chroocoides | Crece erecto, filamentos principales | --- | Cilíndricas y atenuados | Siempre presentes delgadas/gruesas incoloras amarillentos cafés | Siempre intercalar no descrito en varios géneros |
| Stigonemataceae <ul style="list-style-type: none"> • <i>Stigonema</i> • <i>Stauromatone ma</i> • <i>Homoeoptych e</i> | Verdadera | Uni/poliseriado compuesto de células irregulares a redondeada | Isopolar | Formado de un individuo con filamentos heterocistosos | -- | -- | Firme lamelada y coloreada amarillito y café | Intercalar y laterales |
| Nostocaceae <ul style="list-style-type: none"> • <i>Nodularia</i> • <i>Anabaena</i> • <i>Dolicospermium</i> | Sin ramificación | Uniseriado. +/- rectos, en ocasiones flexibles o enroscados Constreñidos o no | isopolar | En ocasiones se combinan en conjuntos (clusters) | -- | Cilíndricos en ocasiones atenuados | Firme o fina. Mucilaginoso | Presentes intercalares o terminales en ambos ápices. |

El conocimiento de la diversidad taxonómica de cianoprocariontes, ha estado restringido tanto por sus características procariontes, como por su tamaño pequeño o la escasez de caracteres diagnósticos que puedan discriminar a las especies fácilmente, lo que ha generado tanto identificaciones erróneas como que estos organismos sean ignorados en los trabajos ficoflorísticos. Un problema adicional en el conocimiento de la diversidad del grupo, es la falta de manuales de identificación para zonas tropicales, resultando en que muchas veces las poblaciones tropicales marinas han sido identificadas con nombres de especies de agua dulce o de zonas templadas o frías (Hoffman, 1999; León-Tejera *et al.* 2009; León-Tejera *et al.* 2016a; Muciño-Márquez *et al.* 2015), generando que la diversidad del grupo en estos ambientes sea subestimada o existan pocos estudios, peor aún es el caso de cianoprocariontes de lagunas costeras salobres o hipersalinas. Adicionalmente, la falta de trabajos con actualizaciones taxonómicas genera reportes erróneos de especies sinónimas y la asignación de especies diferentes a los mismos tipos morfológicos (Oren, 2012).

La identificación taxonómica del grupo ha sido realizada mediante la caracterización morfológica de poblaciones naturales. Sin embargo, no existe consenso en la interpretación de caracteres, ya que diversos autores señalan que algunas características morfológicas se modifican tanto por las

condiciones ambientales como por aquellas que imponen los métodos de cultivo (Silva & Pienaar, 1999; García-Pichel, 1998; Jonte *et al.* 2003).

En la actualidad, se cuenta con aproximadamente 1495 especies vivas de cianoprocariontes y representantes fósiles que presentan una morfología similar a la actual (Hauer & Komárek, 2022; Komárek *et al.* 2014), distribuidas en 55 familias y 387 géneros (Hauer & Komárek, 2022). El orden de los Nostocales está compuesto por 19 familias, 128 géneros y 334 especies (Hauer & Komárek, 2022). Se les puede encontrar en todo el mundo, en una amplia gama de ambientes altamente diversos, tanto terrestres como acuáticos, en ríos, lagos, mares, lagunas costeras, ambientes extremos (como geiseres y aguas de alto contenido de sulfuro), hipersalinos, asociados a rocas u otros organismos (epizoicos y epífitos principalmente de algas rojas), epibiontes de las raíces de los manglares, formando matas resistentes a la desecación y tolerantes a los cambios de salinidad, particularmente aquellas que son bentónicas que habitan la zona litoral forman crecimiento macroscópicos desde la zona supralitoral a la sublitoral (Hoffmann, 1999; Whitton & Potts, 2012; León-Tejera *et al.* 2016b). Particularmente en México, se han registrado 1123 especies (Novelo & Tavera, 2019; León-Tejera *et al.* 2019), de las cuales sólo 164 corresponden a ambientes marinos (León-Tejera *et al.* 2019) y 148 solo para el Golfo de México y el Caribe Mexicano (León-Tejera *et al.* 2016b). Dichas especies están contenidas principalmente en listados florísticos, sin información

sobre los criterios de identificación (tales como ilustraciones o diagnosis); la mayoría de ellas incluso, están identificadas sólo a nivel genérico (Varona-Cordero & Gutiérrez-Mendieta, 2003; Ortega *et al.* 2001), lo cual no tiene ningún significado florístico. Aunque en general el grupo de las cianoprocariontes ha sido pobremente estudiado en México, específicamente en Veracruz el grupo es prácticamente desconocido, a pesar de que el estado presenta una gran diversidad de ambientes marinos propicios para el establecimiento de las cianoprocariontes, particularmente de aquellas que son epífitas de algas rojas, ya que estas son muy abundantes y de fácil recolección (García-García *et al.* 2020).

Con la introducción de la taxonomía alfa molecularmente asistida (Cianciola *et al.* 2010) a los estudios de diversidad, han surgido numerosos cambios sistemáticos, generando sistemas de clasificación más estables que reflejan de una mejor manera la historia evolutiva y las relaciones filogenéticas al interior de los diferentes grupos de cianoprocariontes (Komárek *et al.* 2014). Entre ellos, la reasignación de taxones a otros grupos (Chatchawan *et al.* 2012; Engene *et al.* 2015), fusión de categorías supra-genéricas completas (Hoffmann *et al.* 2005), descripción de nueva diversidad (López-Cortés, 2001; González-Reséndiz, 2013, 2018a, 2018b, 2019; León-Tejera, 2016a), cambios nomenclaturales a nombres mal asignados (Komárek, 2012), la descripción de especies crípticas o pseudocrípticas a partir del análisis de la diversidad de un género (Shalyngin *et al.* 2017; Osorio-Santos *et al.* 2014;

Johansen *et al.* 2011). En este sentido, por ejemplo, a partir de análisis del gen 16S del RNA, tres órdenes de cianoprocariontes heterocistas (Nostocales, Stigonematales y Scytonematales), antiguamente diferenciados morfológicamente entre sí, fueron fusionados en uno sólo, Nostocales (Hauer & Komárek, 2022). Algunos problemas se han hecho evidentes al utilizar el enfoque polifásico en este orden, como el que los géneros *Rivularia* y *Calothrix*, presentan una mezcla de especies demostrando que se requiere de más trabajos en estos géneros (González-Reséndiz *et al.* 2018b); un caso similar el caso de la familia Hapalosiphonaceae, que incluye varios géneros que han sido descritos para ambientes restringidos y su diversidad genética permanece inexplorada (Casamatta *et al.* 2020).

4. ANTECEDENTES

El grupo de las cianoprocariontes del orden Nostocales se encuentra poco estudiado en México y particularmente para el estado de Veracruz. Se encontraron únicamente 10 obras que contienen reportes sobre especies de cianoprocariontes marinas bentónicas del orden: 8 artículos (Humm & Hildebrand, 1962; Huerta *et al.* 1977; Rodríguez & Sánchez, 1980; Mendoza & González, 1985; Nava-Olvera *et al.* 2017; González-Reséndiz *et al.* 2018, 2018b; Johansen *et al.* 2021) y 2 capítulos de libro (Ortega *et al.* 2001; Ramírez-Rodríguez *et al.* 2011) (Tabla 2). No obstante, todas las obras previas al 2001 están contenidas en el libro de Ortega *et al.* (2001) por lo que en realidad se trataría solo de 3 artículos recientes. Adicionalmente solo los trabajos de

González Reséndiz *et al.* (2018 a y b) y Johansen *et al.* (2021) tratan a las cianoprocariontes de manera específica; los demás trabajos los enlistan como parte de trabajos ficoflorísticos. Y solo los trabajos de González Reséndiz *et al.* (2018) y Johansen *et al.* (2021), tratan sobre el orden en particular utilizando herramientas moleculares para establecer identidades taxonómicas de especies del orden, pero solo hacen mención de reportes de especies para el estado, ya que se enfocan en muestras del pacífico tropical mexicano (Tabla 2).

Otras obras que tratan al grupo de las cianoprocariontes específicamente, son trabajos sobre el lago de Catemaco (Komarkova-Legnerova & Tavera, 1996; Komarkova 1998; Lind *et al.* 2016), o que mencionan cianoprocariontes marinas bentónicas o epífitas, pero de otros ordenes como Oscillatoriales (Aké-Castillo, 2011; Okolodkov, & Blanco Pérez, 2011; Muciño-Márquez *et al.* 2011).

Tabla 2. Obras que registran especies de Nostocales en Veracruz.

| | Año | Autores | Título | Revista |
|---|------------|---|---|---|
| 1 | 1962 | Humm, H. J. & Hildebrand, H. H. | Marine algae from the Gulf Coast of Texas and Mexico. | Publications of the institute of Marine Science. |
| 2 | 1977 | Huerta-Múzquiz, L., Chávez, M. L., & Sánchez-Rodríguez, M. E. | Algas marinas de la Isla de Enmedio, Veracruz. | Memorias Congreso Nacional de Oceanografía (Guaymas, Sonora, México, 1974). |
| 3 | 1980 | Sánchez, M. E. | Ficoflora del sustrato rocoso dentro de las costas del Golfo de México, México. | <i>Boletim do Instituto Oceanográfico de São Paulo</i> 29(2). |
| 4 | 1985 | Mendoza-González, A. C. & Mateo-Cid, L. E. | Contribución al conocimiento de la Flora Marina Bentónica de las Islas Sacrificio y Santiaguillo, Veracruz, México. | <i>Phytologia</i> 59(1): 9-16. |

| | | | | |
|----|------|---|--|---|
| 5 | 2001 | Ortega, M. M., Godínez, J. L. & Garduño-Solórzano, G. | Catálogo de algas bénticas de las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe. | LIBRO |
| 6 | 2011 | Ramírez-Rodríguez, Blanco-Pérez A. R.& Okolodkov Y. D. | Diversidad de algas epifitas marinas. | Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2011. La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C. México. |
| 7 | 2017 | Nava-Olvera, R., Mateo-Cid, L. E., Mendoza-González, Á. C. & García- López, D. Y. | Macroalgas, microalgas y cianobacterias epifitas del pasto marino <i>Thalassia testudinum</i> (Tracheophyta: <i>Alismatales</i>) en Veracruz y Quintana Roo, Atlántico mexicano. | <i>Revista de Biología Marina y Oceanografía</i> . 52(3): 429-439. |
| 8 | 2018 | González-Reséndiz, L., Johansen, J.R., Escobar-Sánchez. V., Segal-Kischinevzky, C., Jiménez-García, L.F. & León-Tejera, H. | Two new species of <i>Phyllonema</i> (Rivulariaceae, Cyanobacteria) with an emendation of the genus. | <i>Journal of Phycology</i> 54(5): 638- 652. |
| 9 | 2018 | González-Reséndiz, L., Johansen, J.R., Alba-Lois, L., Segal- Kischinevzky, C., Escobar-Sánchez, V., Jiménez-García, L.F., Hauer, T. & León- Tejera, H. | <i>Nunduva</i> , a new marine genus of Rivulariaceae (Nostocales, Cyanobacteria) from marine rocky shores. | <i>Fottea</i> 18(1): 86-105. |
| 10 | 2021 | Johansen, J. R., González-Reséndiz L., Escobar-Sánchez V., Segal- Kischinevzky C., Martínez-Yerena, J., Hernández-Sánchez | When will taxonomic saturation be achieved? A case study in <i>Nunduva</i> and <i>Kyrtuthrix</i> (Rivulariaceae, Cyanobacteria). | <i>Journal of Phycology</i> 57:1699– 1720. |

5. JUSTIFICACIÓN

El grupo de las cianoprocariontes ha sido poco estudiado en México, sobre todo para los ambientes marinos como el intermareal rocoso. Adicionalmente, la literatura con la que se cuenta para la identificación de las especies es completamente europea, por lo que, al contrastar las descripciones de los especímenes mexicanos con aquellas descripciones, no empatan completamente los caracteres, lo que genera errores de identificación o imposibilidad de determinar un ejemplar a nivel de especie. Por otro lado, el estado de Veracruz además de ser altamente diverso en cianoprocariontes marinas bentónicas y de fácil recolección, es uno de los más visitados por estudiantes, profesores e investigadores. Sin embargo, en México se ha pasado por alto el estudio de estos organismos, ya que hay poca información de las especies. El empleo de marcadores moleculares en estudios de diversidad del grupo en otros lugares del mundo ha aportado importantes cambios a su sistemática, pero no se ha incluido a las especies mexicanas bajo estos nuevos enfoques. Parte de la importancia de un estudio sistemático base de las cianoprocariontes de Veracruz, la justifica su importancia ecológica y en la industria médica-farmacéutica, ya que poseen metabolitos y toxinas de importancia en estas áreas. Sin embargo, el avance en el conocimiento de estas áreas se ve limitado por la falta de un inventario correcto del recurso con el que se cuenta. Dado lo anterior, consideramos que un estudio florístico integral de las cianoprocariontes marinas bentónicas asociadas a algas rojas de los litorales de Veracruz, apoyado con técnicas de identificación molecular, es indispensable, por un lado, para la formación de especialistas en este grupo, y por otro, para la correcta identificación de las especies y un mejor conocimiento de aquellas que

crecen en estos ambientes, lo que permitirá explorar a futuro su potencial en otras áreas de la ciencia.

6. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

- ¿Cuál es la riqueza específica de cianoprocariontes marinas bentónicas en Veracruz?
- ¿Cómo es su asociación con las algas rojas?
- ¿Cómo se relacionan filogenéticamente las diferentes especies de Nostocales en Veracruz?
- ¿Cuáles de las especies previamente registradas deben cambiar de estatus nomenclatural?
- ¿Existe nueva diversidad aún no descrita para México?
- ¿Aumentará considerablemente la riqueza específica de cianoprocariontes en los ambientes marinos de Veracruz?

7. HIPÓTESIS

Si el análisis morfológico y molecular, en su conjunto, brindan una idea real de las relaciones de parentesco para los miembros de un grupo determinado, entonces su aplicación a las especies de Nostocales nos permitirá robustecer la clasificación e incrementar la riqueza específica del grupo con la adición de especies y registros

nuevos a las ya existentes, resolviendo la problemática taxonómica y el sesgo actual para el litoral rocoso de Veracruz.

8. OBJETIVOS

8.1 General

- Describir y establecer, a partir de secuencias moleculares y descripciones morfológicas detalladas, las relaciones filogenéticas de las especies de Nostocales asociadas a las algas rojas de los litorales rocosos de Veracruz.

8.2 Particulares

- Contribuir con secuencias moleculares con los marcadores ribosomales 16S y 23S para las especies de Nostocales asociadas a algas rojas de ambientes litorales en Veracruz.
- Analizar y consensuar las hipótesis filogenéticas generadas en este grupo taxonómico y los grupos hermanos.
- Realizar descripciones morfológicas detalladas de las especies de Nostocales asociadas a algas rojas de ambientes litorales en Veracruz.
- Establecer los criterios taxonómicos para una mejor delimitación específica, a través de la selección de características estables y constantes. Actualizar taxonómicamente el registro de cianoprocariontes de ambientes litorales en Veracruz, con ayuda de las secuencias moleculares con los marcadores ribosomales 16S, 23S y sus relaciones filogenéticas, con otros miembros del orden.

9. MATERIAL Y MÉTODO

9.1 Área de estudio

El estado de Veracruz está dividido en 212 municipios de los cuales 27 tienen acceso a la zona litoral, el clima de la línea de costa corresponde a clima subhúmedo y húmedo, con una precipitación media anual de 1500 mm. La zona litoral es de 684 km de largo, compuesta de playas mixtas, arenosas y rocosas. Existen 24 ríos en el estado de los cuales 11 desembocan en el Golfo de México (INEGI, 2002). El relieve está compuesto por 3 ecotonos, 1) el que corresponde a planicie o tierras bajas, 2) el que corresponde a elevaciones mayores de 200 msnm y 3) las tierras de transición. La entrada de una corriente del Caribe pasando por la península de Yucatán, que genera un lazo que entra al Golfo de México haciendo giros que fluyen hacia la parte central, impactando a Veracruz en la región Norte y Sur de Tamaulipas, en este punto la corriente se divide en 2 una que sigue hacia el norte del estado y otra que se mueve hacia el sur hacia el Sistema Arrecifal Veracruzano (Vilchis *et al.* 2018). Todo lo anterior hace evidente que la fisiografía de las costas del estado, lo convierten en un sitio de alta heterogeneidad en cuanto a condiciones ambientales, haciéndolo un sitio propicio para el establecimiento de diferentes comunidades marinas fotosintéticas (Vilchis *et al.* 2018), entre las que resaltan las algas rojas con 228 especies (García-García *et al.* 2020) y procariontes no descritos actualmente. Por lo anterior, se eligió este estado para un estudio prospectivo de cianoprocariontes bentónicas asociados a algas rojas, tanto por la cercanía del estado como por la variedad de ambientes de fácil acceso.

A partir de la revisión de la bibliografía se tiene conocimiento previo de sitios rocosos con crecimientos de cianoprocariontes, por lo que, de acuerdo con los registros florísticos previos (González-Reséndiz, 2018a y 2018b), se eligieron 3 localidades del estado (Tabla 3). El mapa de la Fig. 1 contiene la localización general de las áreas de estudio registradas en la Tabla 3.

Tabla 3. Localidades seleccionadas para el muestreo de cianoprocariontes nostocales marinas bentónicas, asociadas a algas rojas.

| Localidad | Municipio | Georreferencias | Extensión litoral en Km | Referencias de registro previo |
|------------------|------------------|---------------------------------|--------------------------------|---------------------------------------|
| Morro | Actopan | 19°35'57.61"N, 96°22'21.98"O | 1508 km | Ortega <i>et al.</i> 2001 |
| Muñecos | Alto Lucero | 19°44'38.17"N, 96°24'23.96"O | 1.210 km | González-Reséndiz <i>et al.</i> 2018a |
| Costa de Oro | Veracruz | 19° 9'19.34"N, 96° 5'46.19"O | 0.681 km | De Lara-Isassi <i>et al.</i> 1999 |

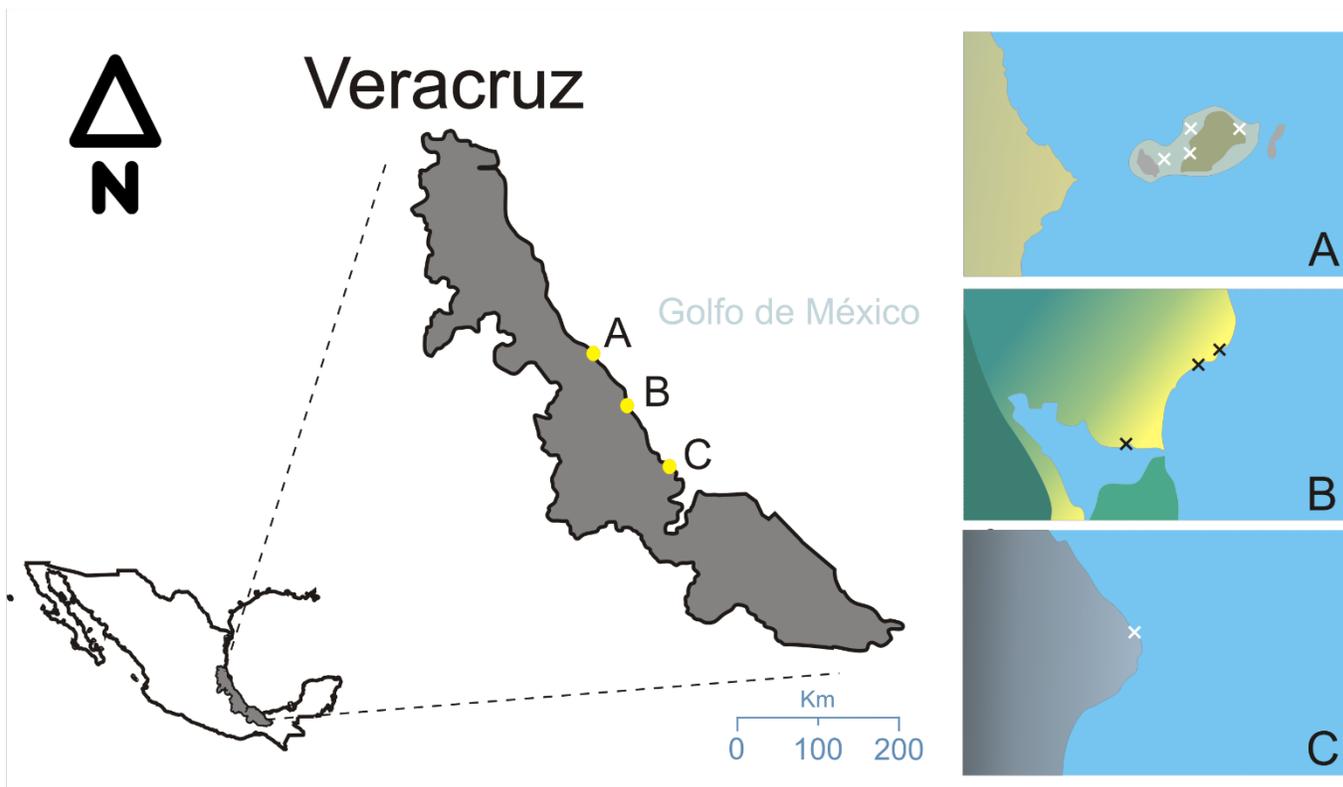


Fig. 2. Mapa del Estado de Veracruz, donde se muestran los sitios de colecta de este trabajo. A) Playa Muñecos. B) El Morro de la Mancha. C) Costa de Oro.

9.2 Trabajo de campo

Se realizó una colecta en marzo del año 2020, en las 3 playas del estado de Veracruz: Playa Muñecos, El Morro de la Mancha y Costa de Oro (Fig. 2; Anexo 1). Se realizaron colectas manuales de crecimientos de cianoprocariontes identificados en las zonas de colecta, para obtener el crecimiento y su sustrato.

Las muestras fueron desprendidas manualmente con un trozo de roca utilizando espátula, cincel y martillo; posteriormente, fueron envueltas en papel secante y preservadas en sílica gel con su debida etiqueta. Se anotaron datos para cada muestra los datos del sitio, fecha, colector y características ambientales generales.

9.3. Trabajo de gabinete

9.3.1. Cultivos

Para obtener una biomasa adecuada de las especies en cuestión, tanto para análisis morfológico y molecular, se realizaron cultivos del material de campo previamente seleccionado; se utilizaron placas de medio de cultivo BG11o (Rippka *et al.* 1979) y fueron cultivados a 25°C, en ciclos de luz de 12:12 h luz: oscuridad (Fig. 24 y 25, Anexo 2).

9.3.2. Análisis morfológico

Se elaboraron preparaciones semipermanentes utilizando gelatina marina glicerizada hidratada, en proporción 2:1, como medio de montaje. Se tomaron microfotografías de los caracteres morfológicos diagnósticos con una cámara digital Quasar adaptada a un microscopio óptico Leica DMLB (Heidelberg, Germany). Para la descripción morfológica, además, se tomaron medidas con el programa Top View 3.7.8481 (ToupTek Photonics Co., Ltd) y Fiji J. (Schindelin *et al.* 2012). Las descripciones obtenidas fueron contrastadas con las referidas en el manual clásico de identificación de cianoprocariontes nostocales de Komárek (2013), a fin de tener una identificación morfológica preliminar.

9.3.3. Análisis molecular

Para el análisis molecular se realizó la extracción de ADN a partir del material preservado y seleccionado, el cual se rehidrató con agua marina esterilizada y filtrada previamente, obteniendo una cantidad de ≈50 mg y utilizando el Kit DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Valencia, CA, USA). La calidad y cantidad de ADN fue revisado en un gel

de agarosa al 1%. La amplificación vía PCR se realizó con los genes ribosomales 16S y 23S, utilizando los primers descritos en la tabla 4.

Tabla 4 Primers utilizados para la extracción de ADN

| Primers | Gen Posición | Secuencia | Cita |
|---------|--------------|-------------------------------|--------------------------|
| 1 | Forward 16S | CTC TGT GTG CCT AGG TAT CC | Boyer <i>et al.</i> 2002 |
| 2 | Reverse 16S | CTC TGT GTG CCT AGG TAT CC | Boyer <i>et al.</i> 2002 |
| 5 | Forward 23 S | TGT ACA CAC CGG CCC GTC | Boyer <i>et al.</i> 2002 |
| 6 | Forward 23S | GAC GGG CCG GTG TGT ACA | Boyer <i>et al.</i> 2002 |

Las condiciones de PCR descritas por Vaccarino y Johansen (2011). Las condiciones de PCR se detallan a continuación (Tabla 5).

Tabla 5. Condiciones de PCR que serán utilizadas, según lo descrito por Vaccarino y Johansen (2011), para la amplificación de los primers.

| Temperatura inicial | Desnaturalización | Alineamiento | Elongación | Temperatura final | Primers a utilizar |
|---------------------|-------------------|--------------|------------|-------------------|--------------------|
| 95°C | 95°C | 57°C | 72°C | 4°C | |
| 5min. | 1min. | 45seg. | 5min. | Hasta 24 hrs. | 1 -5 y 2-6 |
| | 35 ciclos | 35 ciclos | 35 ciclos | | |

En todos los casos, la amplificación se realizó con el Taq PCR Core Kit (Qiagen). Posteriormente, los productos de PCR fueron purificados con el kit QIAquick

Purification Kit (Qiagen) y enviados a secuenciación en MacroGen Korea (Geumcheon-gu, Seúl, República de Corea). Las secuencias obtenidas fueron editadas con el programa Sequencher® v. 5.4.5 y el alineamiento final, junto con secuencias de Nostocales del GenBank, (Anexo 4) se realizó en Bioedit (Hall, 1999), utilizando la especie *Oscillatoria sancta* Kützing ex Gomont 1892 como grupo externo. Los análisis filogenéticos se realizaron utilizando los criterios de máxima verosimilitud, construido con el programa RaxML (Stamatakis, 2014), El soporte para cada rama fue obtenido con 1000 réplicas de bootstrap. Un análisis de inferencia bayesiana, fue construido con el programa Mr. Bayes (Ronquist *et al.* 2012), para el cual, se usaron cuatro cadenas de Markov y cadenas de Monte Carlo empezando con un árbol aleatorio y muestreando los datos cada 500 generaciones de 5×10^6 generaciones. El 25% de los árboles fue descartado como burn – in. El modelo evolutivo para cada análisis fue determinado en función de la prueba de probabilidad máxima implementada por el software TOPALi versión 2 (Milne *et al.* 2008), para este caso fue K2+G+I. Finalmente, se calcularon distancias genéticas no corregidas entre las especies, utilizando el software Mega versión 11 (Tamura *et al.* 2013).

Adicionalmente se analizaron los datos de colecta en los registros de la base de datos del Herbario UAMIZ de la Universidad Autónoma Metropolitana (acrónimo según Thiers, 2021) de Algas rojas, reportadas en los sitios de colecta de este trabajo, para tratar de establecer una posible relación entre los cianoprocariontes y las algas rojas reportadas.

10.RESULTADOS

La lista actualizada de cianoprocariontes del orden Nostocales para el estado de Veracruz incluye 31 especies válidas distribuidas en 13 géneros que a su vez representan a 7 familias. Al listado actual representado por 13 especies se agregaron 19 especies (Tabla 6) lo que representó un aumento de 55% a la diversidad del estado; de los registros previos sólo se confirmó nuevamente la presencia de: *Scytonematopsis* cf. *crustacea* (Ortega *et al.* 2001; Nava-Olvera *et al.* 2017) y *Calothrix aeruginea* (Ortega *et al.* 2001). Se incluyen 11 identificadas como cf. y 8 identificadas a nivel de género debido a que no coinciden del todo con la información proporcionada en la literatura especializada. La familia mejor representada es Rivulariaceae con el 29% de las especies (9), seguido de Scytonemataceae 23% (7), Calotrichaceae 23% (7), Nostocaceae 13% (4), Aphanizomenonaceae 6% (2) Hapalosiphonaceae 3% y Capsosiraceae 3% con 1 especie cada uno.

Se reportan por primera vez para México 7 especies: *Desmosiphon* cf. *neocaledonicus*, *Scytonematopsis* cf. *pilosa*, *Scytonematopsis* cf. *fuliginosa*, *Calothrix* cf. *fonticola*, *Calothrix* cf. *prolifera*, *Rivularia* cf. *nitida* y *Rivularia* cf. *litorea*; adicionalmente se reportan 3 especies por primera vez para el estado: *Calothrix* cf. *contarenii*, *Kyrtuthrix huatulcensis* y *Scytonema* cf. *crispum*.

El sitio que presenta mayor riqueza específica es Costa de Oro (14) seguido de Playa Muñecos (12) y el Morro de la Mancha (2).

Adicionalmente se incluye la diagnosis morfológica con base en las observaciones realizadas a partir de los especímenes revisados en el presente trabajo, así como fotografías de los principales caracteres.

10.1 Identificación taxonómica

A partir de las microfotografías de las preparaciones elaboradas con el material de campo y los cultivos, se separaron morfotipos de las distintas muestras. En las medidas los números dentro de paréntesis corresponden a los límites superiores encontrados, aunque puede tratarse de medidas excepcionales.

Nostocales

10.1.1. Scytonemataceae

Scytonematopsis Kisseleva (1930).

10.1.1.1. *Scytonematopsis* cf. *crustacea* (Thuret ex Bornet & Flahault) Kováčik & Komárek 1988 (morfortipo 15 Fig. 3).

Descripción: Crecimiento cespitoso, amarillo o verde. Tricomas anchos, verde olivo a amarillo ocre, no constreñidos, 16.9 μm de ancho, isopolares; ápice atenuado redondeado y en ocasiones con un pelo terminal; no ramificados. Células siempre más largas que anchas, (11)13 μm – 20 (22) μm de ancho x 1 μm – 5.8 μm de largo, de contenido no completamente homogéneo; límites entre células distinguibles por septos, con cúmulos de gránulos de pigmento. Vaina distinguible, de bordes irregulares, mucilaginoso, lamelada, amarillas o cafés, 23 μm – 30(34) μm de ancho. Heterocito intercalar, biporado, con un espacio entre el heterocito y las células, 9 μm – 20 μm de ancho x 7.8 (13) μm – 18 (21) μm de largo.

Datos de campo: Costa de Oro y Playa Muñecos; muestras: 54, 55, 56, 58, 59, 62, 63, 64, 96.

Hábitat: Marino, sobre rocas y estructuras artificiales de cemento; oleaje por salpicadura.

Comentarios taxonómicos: Nuestros especímenes coincidieron parcialmente con la morfología descrita por Komárek (2013), tal como los intervalos de medida para el ancho del filamento y el ambiente en el que crecen (marino rocoso o entre algas); sin embargo, el intervalo de medidas para el ancho de las células fue mayor en nuestros especímenes, asimismo, los tricomas no son constreñidos y, aunque son atenuados, no terminan en un pelo. Previamente registrada en la región como *Calothrix crustácea* y *Scytonematopsis crustácea* (Nava-Olvera *et al.* 2011; Ortega *et al.* 2011).

Compartiendo ambiente con las Rodofitas: **Costa de Oro:** *Chondracanthus acicularis* (Roth) Fredericq in Hommersand, Guiry, Fredericq & Leister 1993, *Chondracanthus elegans* (Greville) Guiry in Hommersand, Guiry, Fredericq & Leister 1993, *Palisada perforata* (Bory) K.W.Nam 2007, *Gracilaria cervicornis* (Turner) J.Agardh 1852, *Gracilaria tikvahiae* McLachlan 1979, *Galaxaura* sp., *Gracilariopsis* sp., *Crassiphycus caudatus* (J.Agardh) Gurgel, J. N. Norris & Fredericq in Gurgel *et al.* 2018, *Palisada perforata* (Bory) K.W.Nam 2007. **Playa Muñecos:** *Bostrychia moritziana* (Sonder ex Kützing) J. Agardh 1863, *Bostrychia tenella* (J.V. Lamouroux) J. Agardh 1863, *Centroceras clavulatum* (C. Agardh) Montagne 1846, *Ceramium* sp. *Champia parvula* (C. Agardh) Harvey 1853, *Chondria* sp., *Gelidiella acerosa* (Forsskål) Feldmann & Hamel 1934, *Gelidium pusillum* (Stackhouse) Le Jolis 1863, *Laurencia* sp., *Polysiphonia* sp., *Wrangelia argus* (Montagne) Montagne 1856 (García-García *et al.* 2020).

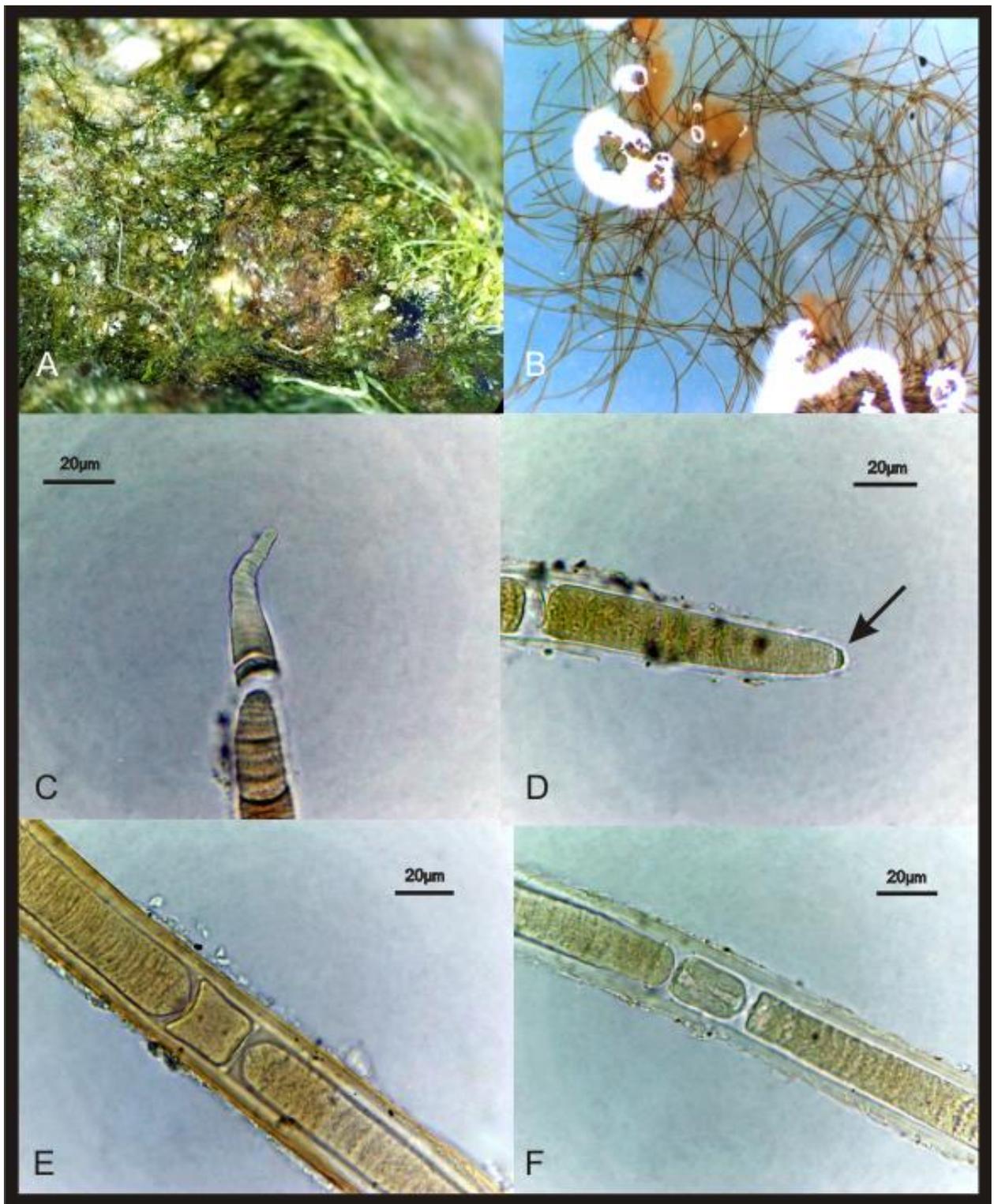


Fig. 3. *Scytonematopsis cf. crustacea* A) Detalle del crecimiento de campo, en el sustrato original como matas o césped. B) Detalle del crecimiento en cultivo. C, D) Diferentes formas del ápice atenuado, se distinguen las últimas células del tricoma (Flecha). E, F) Heterocito de forma cuadrangular intercalar biporado. Se puede distinguir la vaina, gruesa amarilla en ocasiones lamelada.

10.1.1.2. *Scytonematopsis cf. fuliginosa* (Tilden) J.J. Copeland 1936 (Fig. 4)

Descripción: Crecimientos con forma de tapetes o domos, verdes o amarillos. Talos evidentes macroscópicamente. Tricomas verdes brillante, 15.99 μm de ancho, constreñidos, con ápices redondeados; no ramificados. Células más largas que anchas, con gránulos de pigmento morado o rojo, 2.67 μm de ancho x 16.58 μm de largo. Vaina incolora difluente, mucilaginoso, lamelada, 29.56 μm de ancho; la distancia entre el tricoma y la vaina es 6.06 μm . Heterocito intercalar, trapezoidal a cuadrado, más anchos que largos, 11.76 μm de ancho x 16.88 μm de largo.

Datos de campo: Costa de Oro; muestras 54,55.

Hábitat: marino, sobre sustrato artificial como estructuras de cemento; oleaje por salpicadura e inundación.

Comentarios taxonómicos: nuestros especímenes coincidieron morfológicamente con la figura de referencia mostrada en Komárek (2013), crecen en el mismo ambiente, y presentaron caliptra; sin embargo, las medidas reportadas para el ancho del filamento fueron mayores en nuestros especímenes, así como las medidas del ancho y largo del tricoma. Actualmente, esta especie sólo ha sido reportada para las Isla de Hawái.

Compartiendo ambiente con las Rodofitas: Compartiendo ambiente con las Rodofitas:

Costa de Oro: *Chondracanthus acicularis*, *Chondracanthus elegans*, *Palisada perforata*, *Gracilaria cervicornis*, *Gracilaria tikvahiae*, *Galaxaura* sp., *Gracilariopsis* sp., y *Crassiphycus caudatus* (García-García *et al.* 2020).

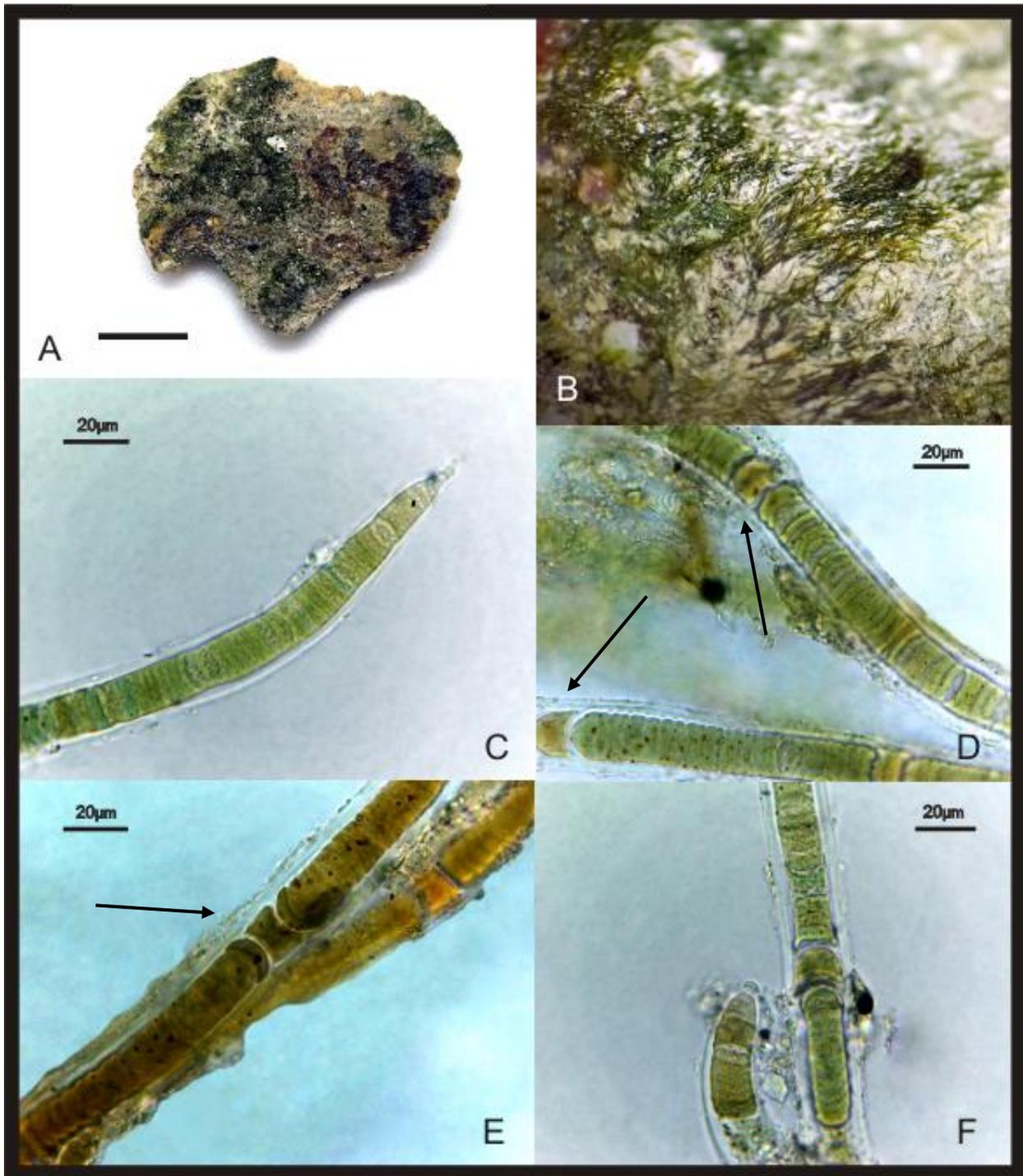


Fig. 4. *Scytonematopsis* cf. *fuliginosa*. A) Muestra de campo durante el proceso de rehidratación, se observan manchas oscuras, que corresponden a los crecimientos de cianoprocariontes (escala 1cm). B) Detalle macroscópico del crecimiento sobre el sustrato original, de los crecimientos con forma de tapete. C) Detalle del ápice, las células atenuadas, sin formación de pelo apical. D, E) Heterocito intercalares (flecha), también se observan los gránulos de pigmento rojo a morado. F) Detalle de caliptra presente en algunos tricomas cerca del heterocito.

10.1.1.3. *Scytonematopsis cf. pilosa*. (Harvey ex Bornet & Flahault) Umezaki & M. Watanabe 1994. (Morfotipo 10, Fig. 5,)

Descripción: Crecimientos cespitosos, formando grandes manchones junto con otras especies mezcladas de cianoprocariontes filamentosos, con diferentes tonos de naranja y verde, de varios centímetros de extensión. Tricomas naranja oscuros; ápices atenuados con un pelo apical corto, presencia de caliptra; no ramificados. Células más anchas que largas, 6.48 μm – 20.9 μm de ancho x 1.54 μm – 4.30 (5.26 – 7.39) μm de largo, volviéndose cuadrangulares hacia el ápice; se observa un cromatoplasma (región más concentrada de pigmento) en el citoplasma, este puede mostrar también gránulos de pigmento rojo oscuro en la región externa de las células. Vaina hialina, de bordes no bien definidos, superficie notablemente mucilaginoso, apariencia lamelada, 13.43 μm – 30 μm de ancho. Heterocitos intercalares, cuadrangulares a rectangulares, 10.4 μm – 18.81 μm de ancho x (7.11) 8.38 μm – 11.24 (23.04) μm de largo; puede haber más de un heterocito.

Datos de campo: Playa Muñecos; muestras 65, 68.

Hábitat: marino, sobre rocas; oleaje por salpicadura e inundación.

Comentarios taxonómicos: nuestros especímenes coincidieron morfológicamente con lo descrito por Komárek (2013) para *Scytonematopsis crustacea* en el intervalo de medidas para el ancho de las células, sin embargo, la imagen de referencia difiere considerablemente, así como los intervalos de medida para el largo de las células y la vaina, la cual no es abierta en el ápice, ni muestra proyecciones. Por otra parte, nuestros especímenes se asemejaron más con la descripción de *S. pilosa* en Komárek (2013), principalmente en las medidas para el ancho de las células, el ancho y largo del heterocito, el ambiente marino, sustrato rocoso, arenoso o epífita. Sin embargo, de acuerdo con Komárek (2013) la posición taxonómica de dicho registro es incierta. Reportada para América Central, aunque no se especifica la localización.

Compartiendo ambiente con las Rodofitas: **Playa Muñecos:** *Bostrychia moritziana*, *Bostrychia tenella*, *Centroceras clavulatum*, *Ceramium* sp., *Champia parvula*, *Chondria* sp., *Gelidiella acerosa*, *Gelidium pusillum*, *Laurencia* sp., *Polysiphonia* sp., *Wrangelia argus* (García-García et al. 2020).

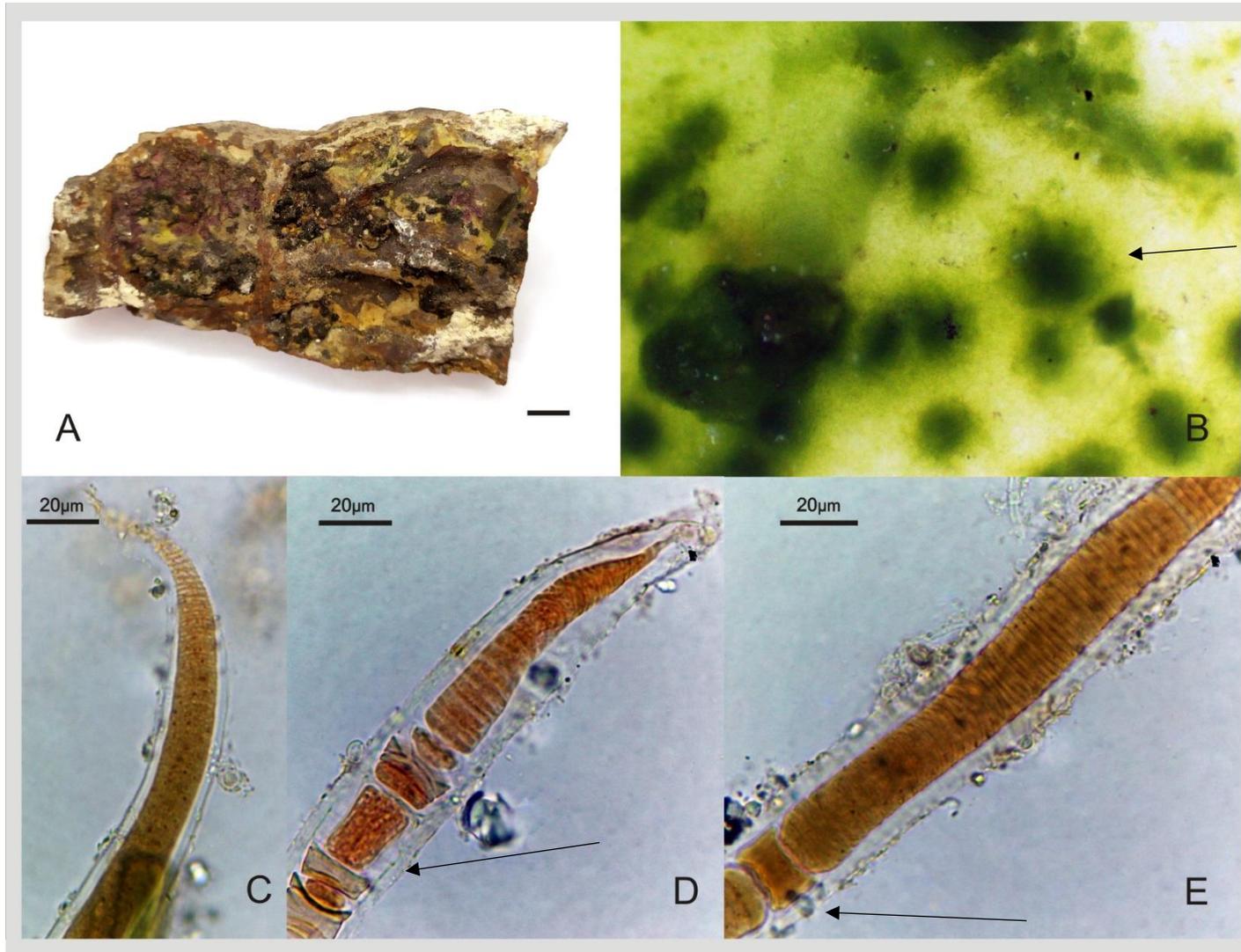


Fig. 5. *Scytonematopsis* cf. *pilosa*. A) Muestra de campo (escala 1cm). B) Crecimiento en cultivo, biofilms color verde (flecha). C) Se distingue la vaina y el ápice atenuado. D, E) se observa heterocito intercalar (flecha), la vaina gruesa.

10.1.1.4. *Scytonemaptosis* sp. 3 (Fig. 6).

Descripción: Crecimientos con forma de pasto, verde limón. Tricomas isopolares, 6.8 μm – 13.5 μm de ancho, amarillo pálido a amarillo ocre, con ápices atenuados sin formación de pelo apical; ramificación falsa formada por el choque de dos tricomas al crecer en la misma dirección. En ocasiones, se desprenden los tricomas de una rama principal, formando tricomas nuevos de apariencia heteropolar. Células amarillo ocre a amarillo pálido, cuadradas a rectangulares, con estriaciones en dirección del ápice, las más cercanas al heterocito son más anchas que largas volviéndose más largas que anchas conforme se acercan al ápice de las ramas, 2 μm – 8.9 μm de ancho x 1.8 μm – 14.4 μm de largo. Vaina hialina difluente e incolora. Heterocito intercalar, 5.07 μm – 10.3 μm de ancho x 1.3 μm – 6.20 μm de largo.

Datos de campo: Morro de la Mancha; muestra 95.

Hábitat: marino, sobre rocas arenosas; oleaje por salpicadura.

Comentarios taxonómicos: Nuestros especímenes coincidieron parcialmente con la descripción morfológica de Komárek (2013) para *Scytonematopsis contorta* M.A. Vaccarino & J.R. Johansen, principalmente en las imágenes de referencia, los ápices atenuados, los heterocitos basales y la ramificación falsa, sin embargo, las medidas reportadas para el ancho y largo de las células fueron menores en nuestros especímenes, así como el ambiente en que crece (subaéreo en la zona de salpicadura de cataratas en Oahu, Islas Hawái, USA). Respecto de *S. crustacea*, los intervalos de medida para el ancho del tricoma fueron mayores en nuestros especímenes y menores respecto de *S. starmachii* Kováčik & Komárek (Komárek, 2013).

Compartiendo ambiente con las Rodofitas: **Morro de la Mancha:** *Acanthophora spicifera* (M.Vahl) Børgesen 1910, *Alsidium seaforthii* (Turner) J.Agardh 1841, *Alsidium triquetrum* (S.G. Gmelin) Trevisan 1845, *Amphiroa* sp., *Crassiphycus caudatus*, *Digenea simplex* (Wulfen) C.Agardh 1822, *Gracilaria cervicornis*, *Gracilaria mammillaris* (Montagne) M.Howe 1918, *Gracilariopsis lemneiformis* (Bory) E.Y. Dawson, Acleto & Foldvik 1964, *Hypnea cervicornis* J.Agardh 1851, *Hypnea musciformis* (Wulfen) J.V.Lamouroux 1813, *Hypnea spinella* (C.Agardh) Kützing 1847, *Hypnea valentiae* (Turner) Montagne 1841, *Jania subulata* (Ellis & Solander) Sonder 1848, *Spyridia filamentosa* (Wulfen) Harvey in W.J. Hooker 1833 (García-García *et al.* 2020).

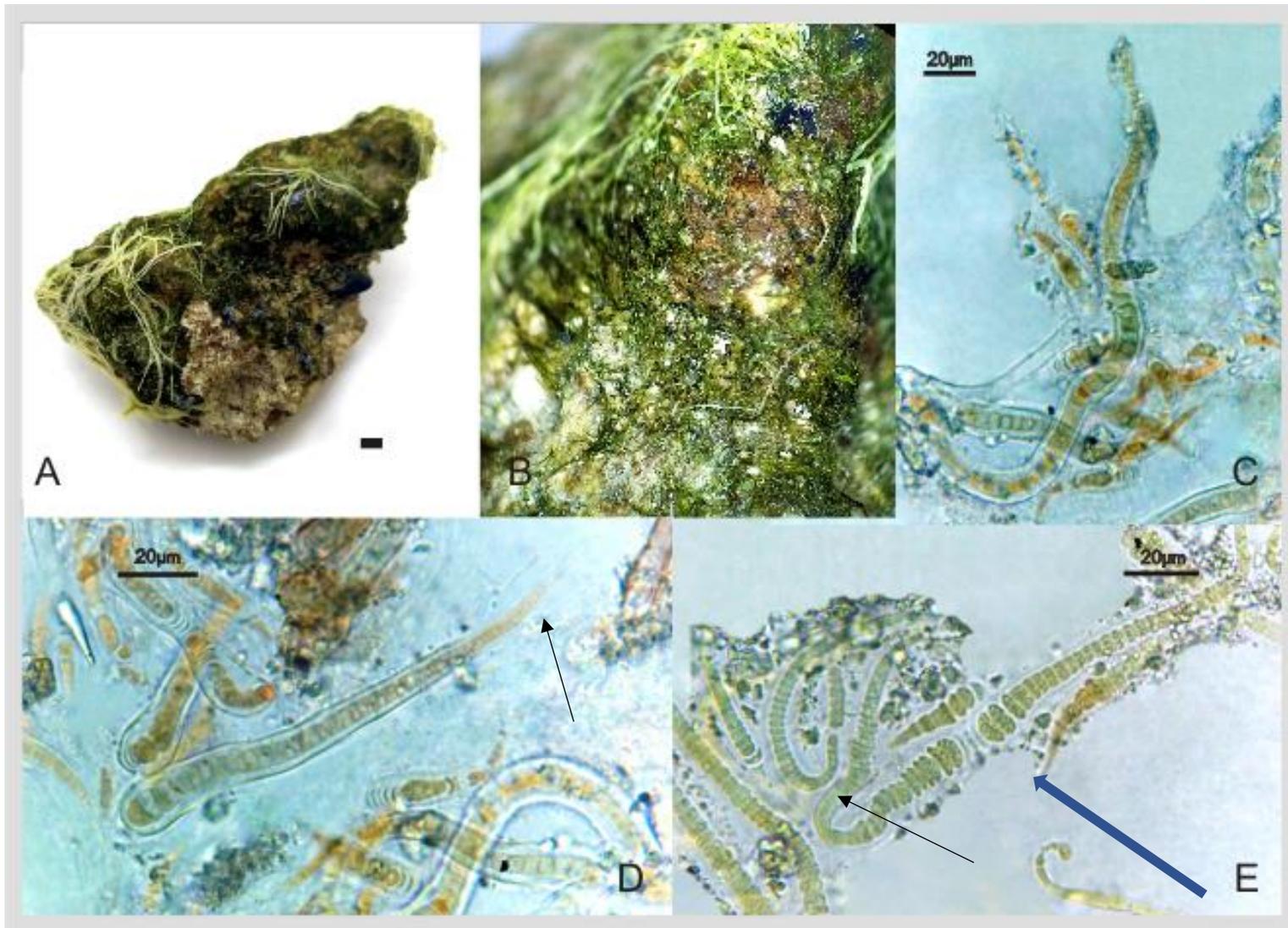


Fig. 6. *Scytonemaptosis* sp. 3. A) Detalle de la muestra de campo (escala 1cm). B) Acercamiento de los tapetes de color verde. C, D) Se observa la vaina difluente ápices atenuados (Flecha). E) Heterocito intercalar (flecha azul), ramificación falsa (flecha).

10.1.1.5. *Scytonematopsis* sp. 4 (Fig. 7).

Descripción: Crecimientos cespitosos, diferentes tonos de verde, formando pequeños manchones de pocos milímetros sobre la roca. Tricomas heteropolares, constreñidos, con ápices ligeramente atenuados sin formación de pelo apical; ramificación falsa. Células amarillo pálido a verde, más anchas que largas, de 3.3 μm – 9.8 μm de ancho x (1.19) 1.8 μm – 5 μm de largo, excepto cuando se acercan al ápice llegando a ser ligeramente más largas que anchas; contenido citoplasmático con granulaciones de distribución homogénea en el citoplasma, dando una apariencia granulada a las células. Vaina ancha, incolora, hialina, distinguible, lamelada, de (8.5) 9.9 μm – 15.9 (18.8) 25 μm de ancho y 5 μm de espesor. Heterocitos intercalares en los tricomas; cuando la vaina se rompe se forman tricomas con heterocitos basales, de apariencia hialina, 5.8 μm – 11.8 μm de ancho x 1.56 μm – 4.5 (7.4) μm de largo.

Datos de campo: Morro de la Mancha; muestra 95.

Hábitat: marino, sobre rocas arenosas, oleaje por salpicadura.

Comentarios taxonómicos: Las características morfológicas de nuestros especímenes coincidieron con la descripción genérica de Komárek (2013), como ápices atenuados, vaina firme o difluente, ramificación falsa y tricoma constreñido, sin embargo, para las dos especies descritas solo *Scytonematopsis crustacea* es marina. Los intervalos de medida para el ancho del tricoma reportados para esta especie, fueron mayores a los que presentaron nuestros especímenes, los cuales fueron más semejantes a lo descrito por Komárek (2013) para *S. woronichinii* Kisseleva, con la que difiere sólo en las medidas del ancho del tricoma, que fueron mayores a lo reportado para esta especie, la cual además se encuentra en estatus taxonómico incierto en la obra de Komárek (2013). Por otra parte, dicha especie ha sido registrada solamente para suelos en El Salvador y Arrozales en India.

Compartiendo ambiente con las Rodofitas: **Morro de la Mancha:** *Acanthophora spicifera*, *Alsidium seaforthii*, *Alsidium triquetrum*, *Amphiroa* sp., *Crassiphycus caudatus*, *Digenea simplex*, *Gracilaria cervicornis*, *Gracilaria mammillaris*, *Gracilariopsis lemaneiformis*, *Hypnea cervicornis*, *Hypnea musciformis*, *Hypnea spinella*, *Hypnea valentiae*, *Jania subulata*, *Spyridia filamentosa* (García-García et al. 2020).

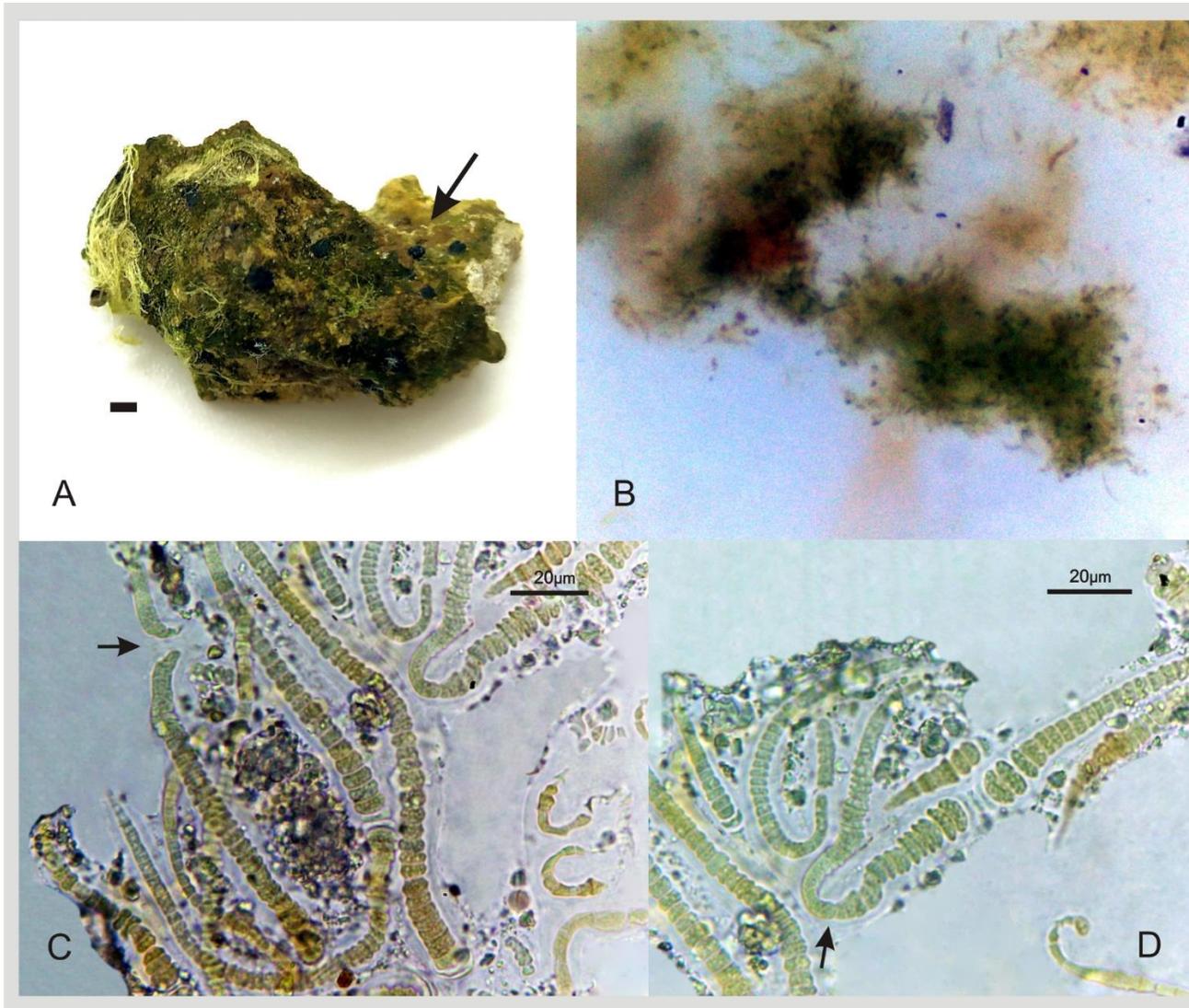


Fig. 7. *Scytonematopsis* sp. 4. A) Muestra de campo se observan crecimientos de color verde (escala 1 cm). B) Crecimiento en cultivo de la especie, formando manchones verdes. C, D) Se observan las ramas falsas (Flecha).

10.1.1.6. *Scytonematopsis* sp. 5. (Morfotipo 1, Fig. 8.).

Descripción: Crecimientos cespitosos, formando manchones densos junto con otras especies de cianoprocariontes. Tricomas isopolares, verde olivo a naranja, ápices atenuados con formación de pelo apical; no ramificados. Células notablemente más anchas que largas, (3.25 – 8.91) 9 μm – 18.54 μm de ancho x 1.03 μm – 3.9 (5.05) μm de largo, las más cercanas al ápice son pequeñas, atenuándose conforme más apicales; contenido citoplasmático granulado. Vaina difluente, hialina, poco distinguible, de apariencia lamelada, de 18.45 μm – 22.12 (27.6) μm de ancho. Heterocitos intercalares, cuadrangulares a trapezoidales, 13.4 μm de ancho x 5.11 – 10.31 μm de largo.

Datos de campo: Costa de Oro y Playa Muñecos en muestras 54, 55, 66, 68, 78.

Hábitat: marino, salobre rocas y estructuras de cemento, oleaje por salpicadura e inundación.

Comentarios taxonómicos: Aunque nuestros especímenes coincidieron morfológicamente con la descripción genérica de Komárek (2013), la especie más parecida fue *Scytonematopsis crustacea*, con quien comparte las medidas del ancho de las células, ápices atenuados y ambiente descrito; sin embargo, la imagen de referencia no coincidió con nuestros especímenes, así como la vaina que no es abierta en el ápice y no tiene proyecciones. En el apartado de “unclear species” de Komárek (2013), se describe *Calothrix vivípara* Harvey ex Bornet & Flahault, con la cual nuestros especímenes concuerdan con la imagen de referencia y las medidas para el ancho de las células, aunque difieren también en el intervalo de medidas del ancho de las células, mayores en nuestros especímenes y las células que son siempre más anchas que largas.

Compartiendo ambiente con las Rodofitas: **Costa de Oro:** *Chondracanthus acicularis*, *Chondracanthus elegans*, *Crassiphycus caudatus*, *Galaxaura* sp., *Gracilaria cervicornis*, *Gracilaria tikvahiae*, *Gracilariopsis* sp., *Palisada perforata*. **Playa Muñecos:** *Bostrychia moritziana*, *Bostrychia tenella*, *Centroceras clavulatum*, *Ceramium* sp. *Champia parvula*, *Chondria* sp., *Gelidiella acerosa*, *Gelidium pusillum*, *Laurencia* sp., *Polysiphonia* sp., *Wrangelia argus* (García-García et al., 2020).

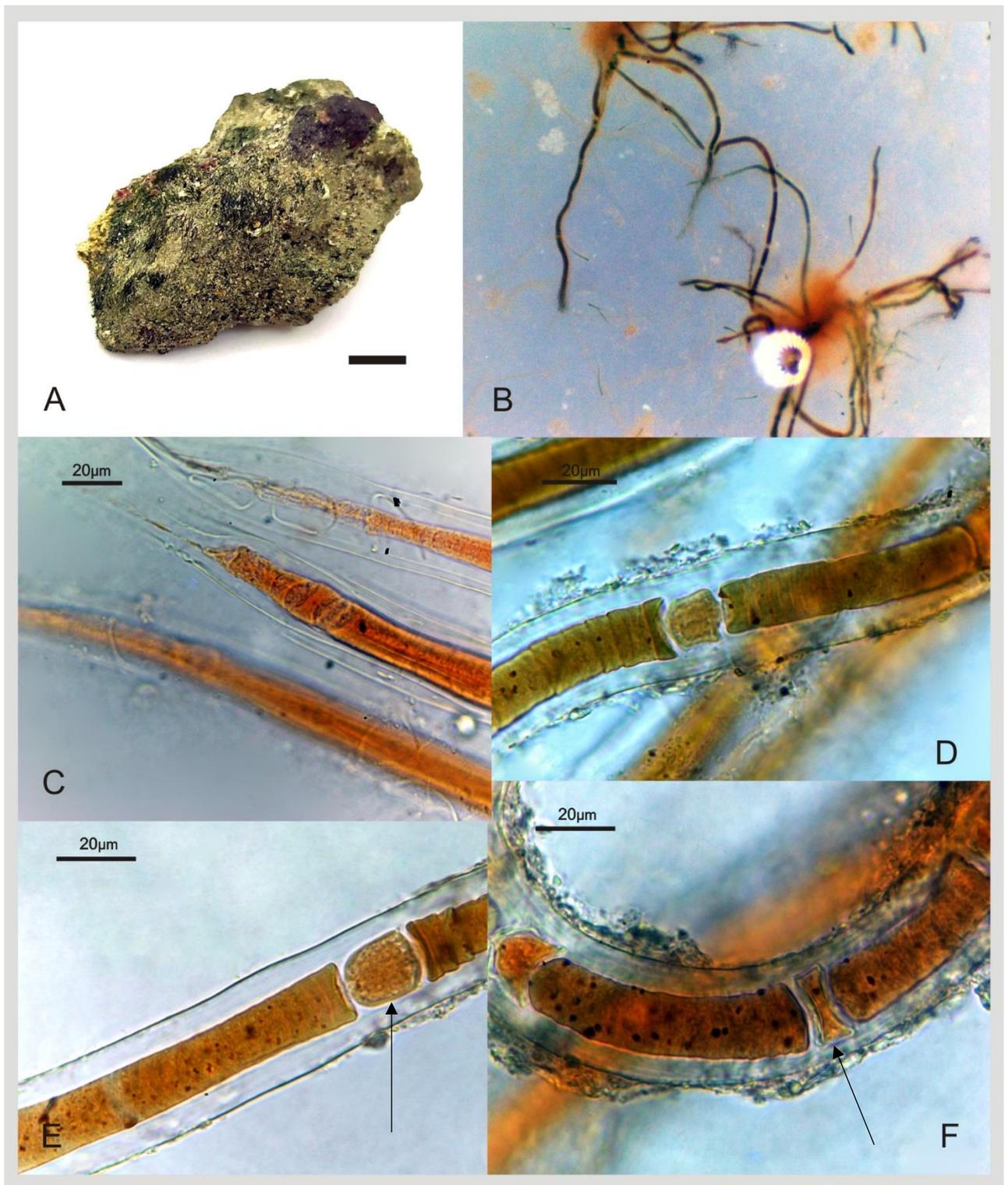


Fig. 8. *Scytonematopsis* sp. 5. A) Crecimiento de campo, en forma de tapetes (escala 1cm). B) Crecimiento en cultivo. C) Detalles del ápice atenuado, formando el pelo apical. D) Se observan las células más anchas que largas. E, F.) Se observa el heterocito intercalar (Flechas) y la vaina lamelada, muy distinguible.

Scytonema C. Agardh ex É. Bornet & C. Flahault, (1886).

10.1.1.7. *Scytonema cf. crispum* Bornet ex De Toni 1907 (Morfotipo Fig. 9).

Descripción: Crecimientos cespitosos, formando pequeños manchones verde oscuro. Tricomas verdes oscuro a verde brillantes, no constreñidos, con ápices redondeados ligeramente atenuados; no ramificados. Células siempre más anchas que largas, (6.9) 9.96 μm – 19.63 μm de ancho x de 1.15 μm – 7.9 (10.4) μm de largo. Vaina difluente, hialina, lamelada, gruesa, (23.5) 25.4 μm – 35.5 (38.23) μm de ancho, muy evidente. Heterocitos intercalares, 15.19 μm – 19.9 μm de ancho x 3.1 μm – 17.3 μm de largo.

Datos de campo Costa de Oro y Playa Muñecos muestras 54, 55, 57, 58, 63, 69, 70, 82, 96.

Hábitat: marino, sobre estructuras de cemento y rocas; oleaje por salpicadura e inundación.

Comentarios taxonómicos El nombre *Scytonema* cf. *cincinnatum*, es sinónimo de *S. crispum*, reportada para México en Jalisco (Pedroche & González-González, 1981). Nuestros especímenes coincidieron morfológicamente con la imagen de referencia mostrada en Komárek (2013) para esta especie, al igual que en la proporción de medidas para las células, que son más anchas que largas, mantienen la forma a lo largo del tricoma y la forma del ápice. Sin embargo, el intervalo de medidas del ancho de las células fue mayor en nuestros especímenes a lo reportado, asimismo, el ambiente es descrito solo como acuático, Komárek (2013) refiere que, si se tratan de reportes en ambientes tropicales, requieren revisión.

Compartiendo ambiente con las Rodofitas: **Costa de Oro:** *Chondracanthus acicularis*, *Chondracanthus elegans*, *Crassiphycus caudatus*, *Galaxaura* sp., *Gracilaria cervicornis*, *Gracilaria tikvahiae*, *Gracilariopsis* sp., *Palisada perforata*. **Playa Muñecos:** *Bostrychia moritziana*, *Bostrychia tenella*, *Centroceras clavulatum*, *Ceramium* sp., *Champia parvula*, *Chondria* sp., *Gelidiella acerosa*, *Gelidium pusillum*, *Laurencia* sp., *Polysiphonia* sp., *Wrangelia argus* (García-García et al. 2020).

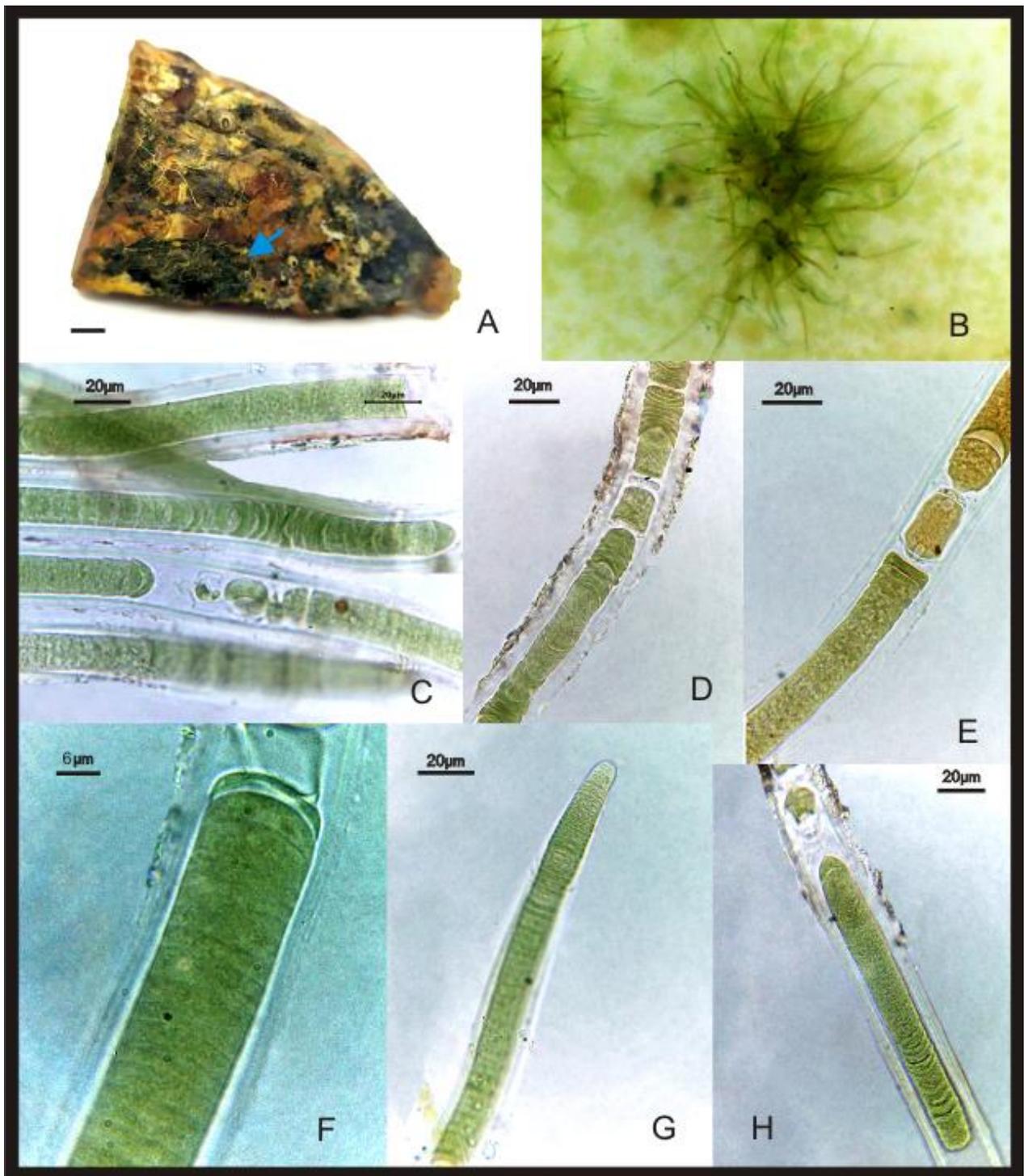


Fig. 9. *Scytonema cf. crispum*. Bornet ex De Toni. A) Crecimiento en campo, los manchones negros son los crecimientos potenciales (escala 1cm). B) Crecimiento en cultivo, crecimiento radial. C) Detalle de los tricomas, ápices redondeados ligeramente atenuados. D, E) Heterocito intercalar, trapezoidal. F, H) Detalle de la vaina gruesa lamelada. G) Detalle del tricoma con ápice atenuado.

10.1.2. Rivulariaceae

Kyrtuthrix Ercegovic, (1929)

10.1.2.1. *Kyrtuthrix huatulcensis* León-Tejera, González-Resendiz & Johansen 2016 (Fig. 10 y 11).

Descripción: Tricomas cortos, atenuados, verde olivo a verde brillantes, isopolares, constreñidos, formando una “u” con los dos ápices apuntando hacia la dirección de crecimiento y dispuestos paralelamente, ápices con un pelo apical; no ramificados. Células más anchas que largas, 2 μm – 6 μm de ancho x 2 μm – 6(7) μm de largo, presentando las de la parte media diversos tamaños, mientras que las centrales más homogéneas y con forma de barril, poligonales o casi esféricas; las más cercanas al ápice pueden ser más largas que anchas conforme se atenúan, triangulares o cónicas, dispuestas a manera de rosario; contenido citoplasmático no heterogéneo. Vaina incolora, difluente. Heterocito de 4 μm – 8 μm de ancho x 2 μm – 5 μm de largo, trapezoidal o de medialuna hasta semiesférico, intercalar.

Datos de campo: Playa Muñecos; muestra 64, 69, 78.

Hábitat: marino, sobre rocas; oleaje por salpicadura e inundación.

Comentarios taxonómicos: Las características morfológicas de nuestros especímenes coincidieron con las reportadas por León-Tejera *et al.* (2016a); sin embargo, esta especie sólo ha sido registrada para el Pacífico Tropical Mexicano, en Huatulco, Oaxaca. (León-Tejera *et al.* 2016a; Torres-Ariño *et al.* 2019).

Compartiendo ambiente con las Rodofitas: **Playa Muñecos:** *Bostrychia moritziana*, *Bostrychia tenella*, *Centroceras clavulatum*, *Ceramium* sp., *Champia parvula*, *Chondria* sp., *Gelidiella acerosa*, *Gelidium pusillum*, *Laurencia* sp., *Polysiphonia* sp., *Wrangelia argus* (García-García *et al.* 2020).

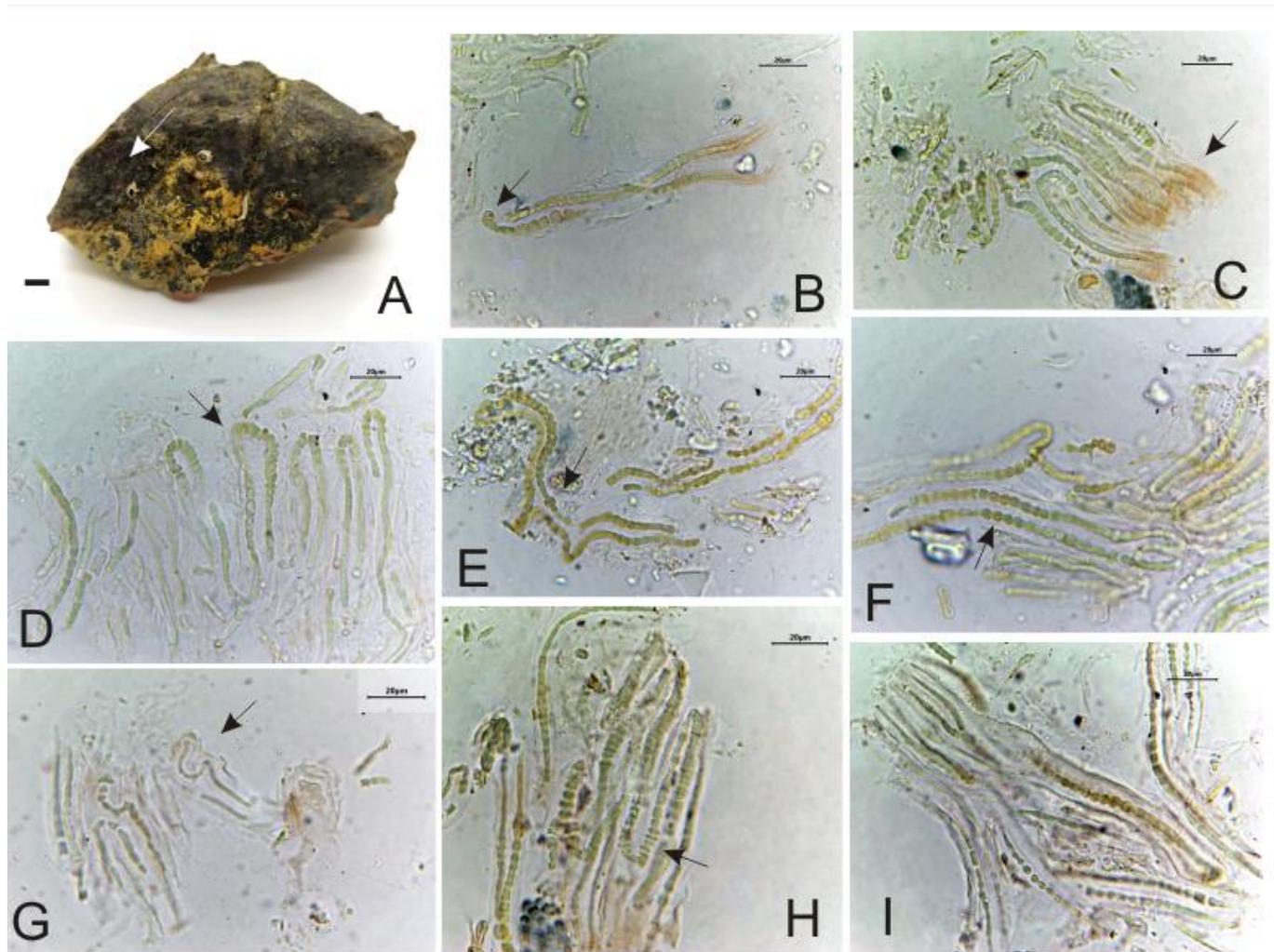


Fig. 10. *Kyrtothrix huatulcensis*. A) Muestra original de campo, se pueden observar crecimientos en forma de manchones o domos negros (escala 1cm). B, D, G) Crecimientos con el giro en U distintivo del género. C) Ápices de los crecimientos, la vaina se vuelve de color amarillo y café, cuando la colonia comienza a madurar. E) Heterocito intercalar. F) H) Distancia entre las células dentro del tricoma, una característica diagnóstica. I) De observa los bordes irregulares de la vaina.

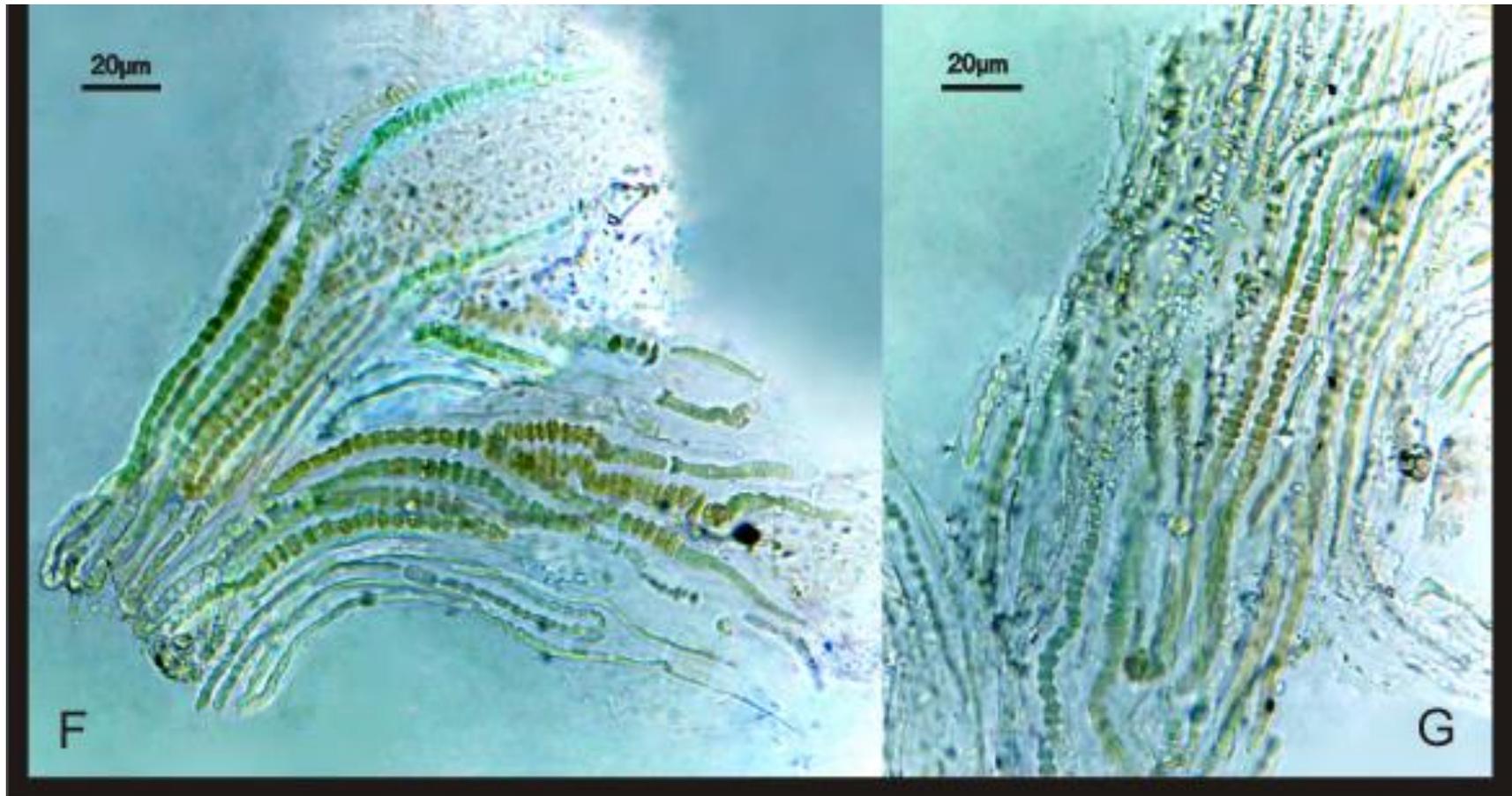


Fig. 11. *Kyrtothrix huatulcensis*. F, G.) crecimientos con la forma de “u” característica del género. Las células de color verde brillante. El tricoma muy constreñido.

10.1.2.2. *Kyrtuthrix* sp. 1 (Morfotipo 20, Fig. 12).

Descripción: Crecimientos como tapetes o pequeños domos. Tricomas cortos, isopolares, amarillos o naranja claro a café claro, de 4.59 μm de ancho, formando un giro o disposición muy distintivo en forma de "U"; ambos ápices atenuados, de forma piramidal o cónica con un pelo apical, apuntando en dirección del crecimiento del tricoma hacia "afuera". Células de 3 μm – 6(7) μm de ancho x 1 μm – 6(10) μm de largo, muy cercanas unas de otras con un ligero espacio entre ellas, poligonales a casi esféricas, pueden llegar a alargarse obteniendo forma de barril, siempre más anchas que largas. Vaina muy difluente, hialina, incolora, de difícil observación. Heterocito intercalar, 4 μm – 5 μm de ancho x 3 μm – 5 μm de largo, cuadrado a semiesférico.

Datos de campo: Costa de Oro y Playa Muñecos (56, 58, 69).

Hábitat: marino, sobre rocas y estructuras artificiales de cemento, expuesto a oleaje; oleaje por salpicadura.

Comentarios taxonómicos: Aunque las características morfológicas de nuestros especímenes coincidieron con la descripción genérica, no coincidieron con los caracteres o imágenes de referencia de las dos únicas especies descritas por Komárek (2013), *Kyrtuthrix dalmatica* (Ercegovic), registrada en Europa y *K. maculans* (Gomont) (I. Umezaki) para el resto del mundo, tampoco coincidieron con la morfología de las especies descritas por Johansen *et al.* (2021) (*K. huatulcensis*, *K. totonaca* J.R. Johansen, González-Resendiz & León-Tejera y *K. muneconsensis* J.R. Johansen, González-Resendiz & León-Tejera) reportadas para México y Veracruz con anterioridad.

Compartiendo ambiente con las Rodofitas: **Costa de Oro:** *Chondracanthus acicularis*, *Chondracanthus elegans*, *Crassiphycus caudatus*, *Galaxaura* sp., *Gracilaria cervicornis*, *Gracilaria tikvahiae*, *Gracilariopsis* sp., *Palisada perforata*. **Playa Muñecos:** *Bostrychia moritziana*, *Bostrychia tenella*, *Centroceras clavulatum*, *Ceramium* sp. *Champia parvula*, *Chondria* sp., *Gelidiella acerosa*, *Gelidium pusillum*, *Laurencia* sp., *Polysiphonia* sp., *Wrangelia argus* (García-García *et al.* 2020).

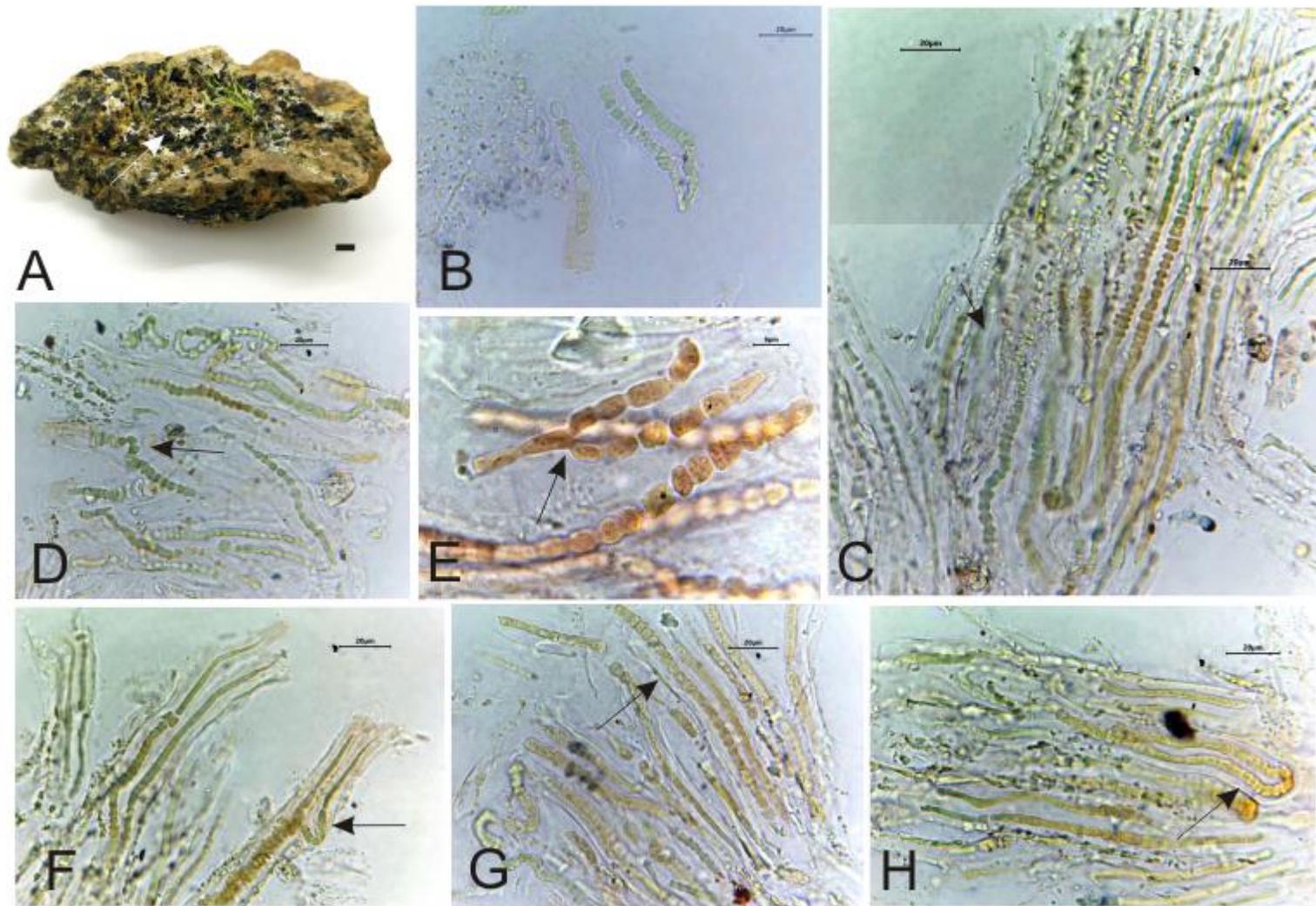


Fig. 12. *Kyrtothrix* sp. 1. A) Muestra de campo, se pueden observar manchones oscuros de donde se obtuvieron crecimientos para los cultivos (escala 1 cm). B, H) Forma de crecimiento formando giros en U, típico del género. C, G) Crecimiento la flecha señala la vaina en la que todo el conjunto esta embebido. D, F, E) Etapas iniciales de la formación de los giros en U.

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

10.1.2.3. *Phylonema* cf. *ansata* Migula 1907 (morfortipo 11, Fig. 13).

Descripción: Crecimientos similares a pompones oscuros a amarillentos, circulares a irregulares, de varios milímetros de extensión. Tricomas formando fascículos que suelen enrollarse formando giros o torciones dentro de la vaina, dos por vaina; coloración verde olivo a café oscuros, constreñidos de forma evidente a todo lo largo, ramificación falsa, con ramas perpendiculares al eje principal que no se separan, dando la apariencia de ser otros tricomas dentro de la vaina, la cual no se abre. Células con forma de barril, (8) 10 μm – 21(24) μm de ancho x 2 μm – 7 (10) μm de largo, siempre más largas que anchas, con bordes bien definidos; contenido citoplasmático con cromatoplasma evidente, definido por un tono más oscuro en el centro de cada célula. Vaina lamelada, 27 μm – 43 μm de ancho, mucilaginoso, café oscuro a ocre hasta amarillentas o transparentes, gruesa, presentando varias capas de espesor siendo lisa la más interna al tricoma, la distancia entre el tricoma y la vaina es de 9.40 μm . Heterocito intercalar, 13 μm – 21 (23) μm de ancho x (5)7 μm – 12 (14) μm de largo, en ocasiones en la base de las ramificaciones, trapezoidal a redondo, biporado.

Datos de campo: Playa Muñecos y Costa de Oro; muestras 55, 66, 69, 70.

Hábitat: Marino, sobre estructuras de cemento y rocas expuestas al oleaje; oleaje por salpicadura e inundación.

Comentarios taxonómicos: Nuestros especímenes coincidieron con la mayoría de las características morfológicas descritas por González-Reséndiz *et al* (2018b), sin embargo, difirieron en el color de los tricomas y el intervalo de medidas para el ancho y largo de las células y el heterocito, que en nuestros especímenes fueron mayores.

Compartiendo ambiente con las Rodofitas: **Costa de Oro:** *Chondracanthus acicularis*, *Chondracanthus elegans*, *Crassiphycus caudatus*, *Galaxaura* sp., *Gracilaria cervicornis*, *Gracilaria tikvahiae*, *Gracilariopsis* sp., *Palisada perforata*. **Playa Muñecos:** *Bostrychia moritziana*, *Bostrychia tenella*, *Centroceras clavulatum*, *Ceramium* sp., *Champia parvula*, *Chondria* sp., *Gelidiella acerosa*, *Gelidium pusillum*, *Laurencia* sp., *Polysiphonia* sp., *Wrangelia argus* (García-García *et al.* 2020).

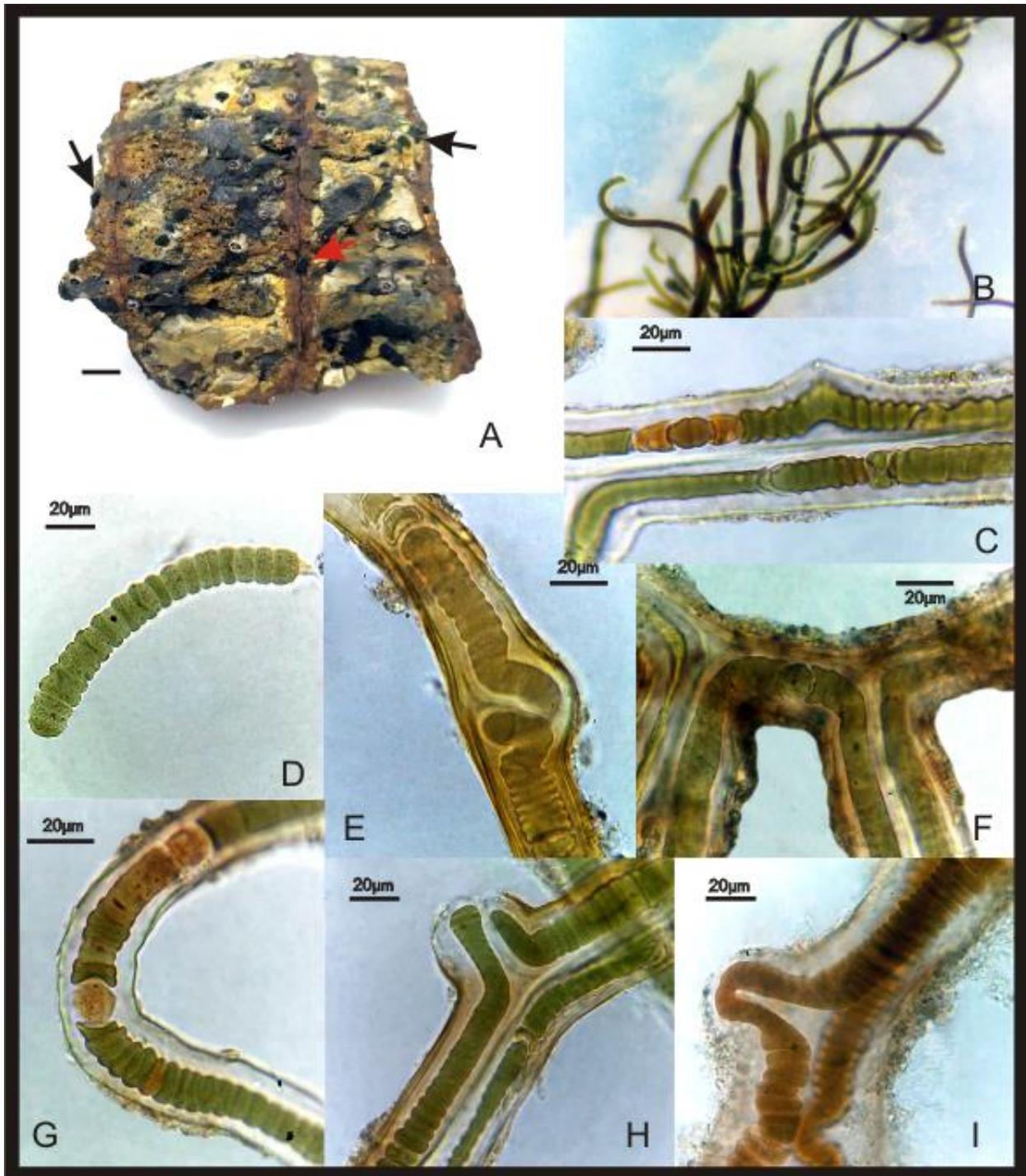


Fig. 13. *Phylonema cf. ansata*. A) Muestra de campo antes del proceso de rehidratación, los manchones oscuros representan crecimientos potenciales (Flechas) (escala 1cm). B) Detalle de la especie creciendo en cultivo. C) Detalle del crecimiento de una rama falsa. D) Crecimiento de hormogonio. G, F) Heterocito intercalar, de forma semiesférica, bipolarado. E) Enrollamiento de tricoma dentro de la vaina debido al crecimiento asincrónico del tricoma y la vaina, dando apariencia de enrollamiento helicoidal. H, I) Detalles de las ramificaciones falsas, a partir de los ejes principales se pliegan los tricomas dentro de la vaina (flechas).

10.1.2.4. *Rivularia cf. litorea* G.S. An 1989 (Morfotipo 19, Fig. 14).

Descripción: Talos macroscópicos como tapetes, verdes o amarillos. Tricomas cortos, 4.29 μm de ancho, incoloros o verde claros, dispuestos en forma de abanico formando pequeños manchones, heteropolares, constreñidos, ápices atenuados sin llegar a formar un pelo apical. Células de 2 μm – 6(8) μm de ancho x 2 μm -8 (16) μm de largo, con formas variadas a lo largo del tricoma, desde más anchas que largas e isodiamétricas a más largas que anchas llegando al ápice, conforme se alejan del heterocito la relación entre ancho y largo incrementa. Mucilago difluente, incoloro, rodeando a los tricomas y dando forma a los contornos del abanico. Heterocitos basales, 4 μm – 8(11) μm de ancho x (4)6 μm – 9 μm de largo, trapezoidales o piramidales o semiesféricos.

Datos de campo: Playa Muñecos; muestras 72, 74.

Hábitat: marino, sobre rocas, expuesto; oleaje fuerte y por salpicadura.

Comentarios taxonómicos: Nuestros especímenes coincidieron morfológicamente con la descripción de Komárek (2013), en la coloración amarilla en el borde de la vaina; sin embargo, el intervalo de medidas para el ancho de las células, fue mayor en nuestros especímenes mientras que las medidas para el ancho y largo de los heterocitos fueron menores a lo descrito, tampoco coincidieron con la imagen de referencia y la distribución descrita para la especie, Corea del Norte (Komárek, 2013).

Compartiendo ambiente con las Rodofitas: **Playa Muñecos:** *Bostrychia moritziana*, *Bostrychia tenella*, *Centroceras clavulatum*, *Ceramium* sp., *Champia parvula*, *Chondria* sp., *Gelidiella acerosa*, *Gelidium pusillum*, *Laurencia* sp., *Polysiphonia* sp., *Wrangelia argus* (García-García *et al.* 2020).

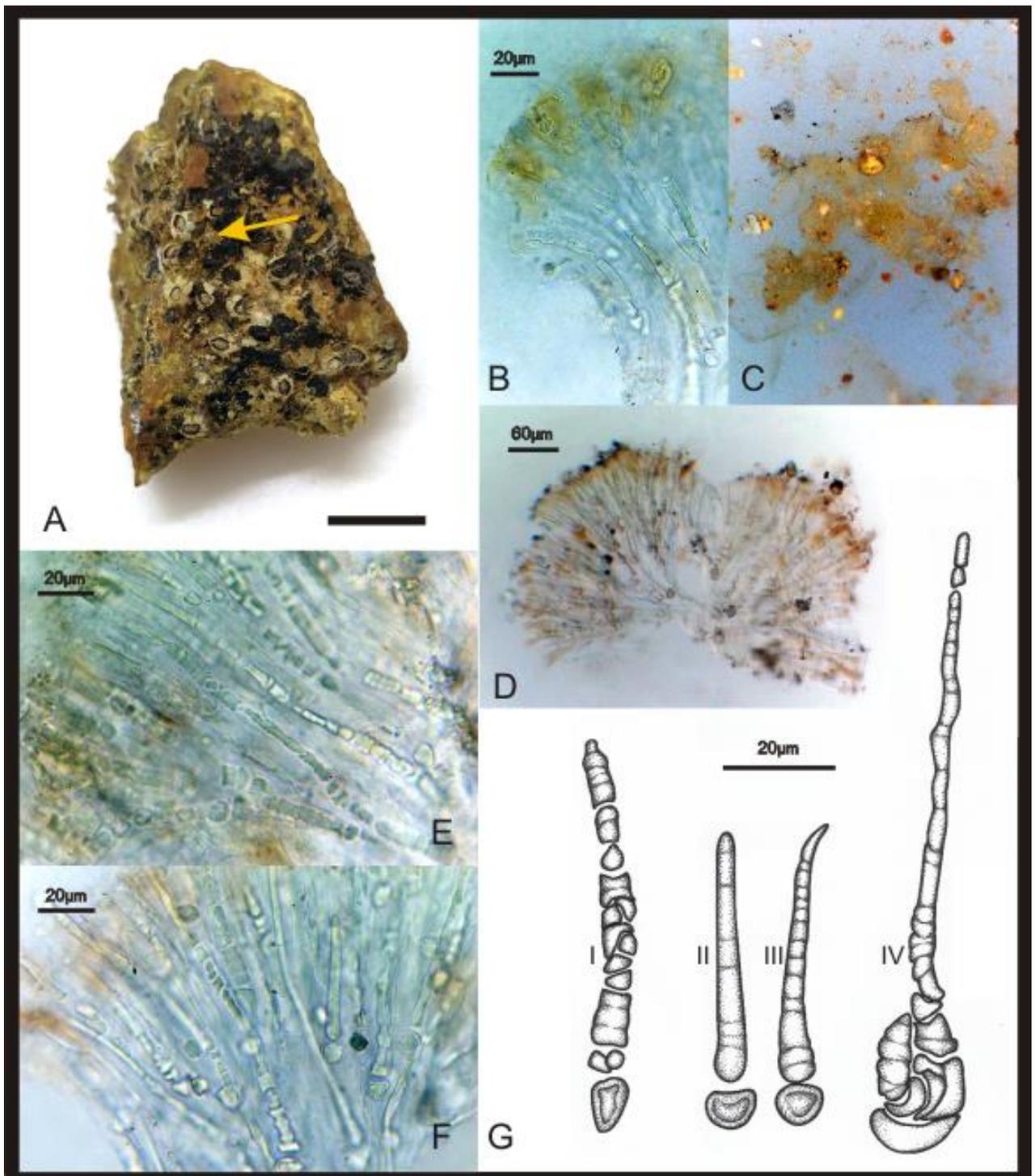


Fig. 14. *Rivularia* cf. *litorea*. A) Detalle de crecimiento en muestra de campo (flecha) (escala 1cm). B) Ápices de color amarillo. C) Crecimiento en cultivo, se observa un tapete de color amarillo de forma. D) Crecimiento con forma de abanico típico del género. E, F) Tricomas en vaina común, creciendo en arreglo paralelo. G) Heterocitos basales. Distintas formas de crecimiento de los tricomas, las células más anchas que largas y sin forma definida (I), células más anchas que largas (II), ápices muy atenuados (III).

10.1.2.5. *Rivularia cf. nitida* C. Agardh ex Bornet & Flahault 1886 (Morfotipo 18, Fig. 15).

Descripción: Talos macroscópicos formando tapetes, cafés claro o amarillo a ocre, mucilaginosos. Tricomas ocre a café claros, dispuestos en forma de abanico formando pequeños manchones, heteropolares, constreñidos, 4.29 μm de ancho, ápices atenuados sin llegar a formar pelo apical. Células de 2 μm – 6(8) μm de ancho x 2 μm -8 (16) μm de largo, con formas variadas a lo largo del tricoma, desde más anchas que largas e isodiamétricas a más largas que anchas cerca del ápice, conforme se alejan del heterocito la relación entre ancho y largo incrementa. Mucilago difluente, incoloro, rodeando a los tricomas y dando forma a los contornos del abanico. Heterocitos basales, 4 μm – 8(11) μm de ancho x (4)6 μm – 9 μm de largo, trapezoidales o piramidales o semiesféricos.

Datos de campo: Playa Muñecos; muestra 67.

Hábitat: marino, sobre roca; oleaje por salpicadura e inundación.

Comentarios taxonómicos: Nuestros especímenes coincidieron con la descripción morfológica de Komárek (2013) en el intervalo de medidas para el ancho y largo de las células; sin embargo, la imagen de referencia, las medidas de ancho y largo del heterocito, el color de la vaina, y la distribución de las células en la zona meristemática descritos, no coincidieron con nuestros especímenes. Aunque esta especie ha sido reportada para ambientes marinos, se sugiere que los registros de zonas tropicales requieren revisión (Komárek, 2013).

Compartiendo ambiente con las Rodofitas: **Playa Muñecos:** *Bostrychia moritziana*, *Bostrychia tenella*, *Centroceras clavulatum*, *Ceramium* sp., *Champia parvula*, *Chondria* sp., *Gelidiella acerosa*, *Gelidium pusillum*, *Laurencia* sp., *Polysiphonia* sp., *Wrangelia argus* (García-García *et al.* 2020).

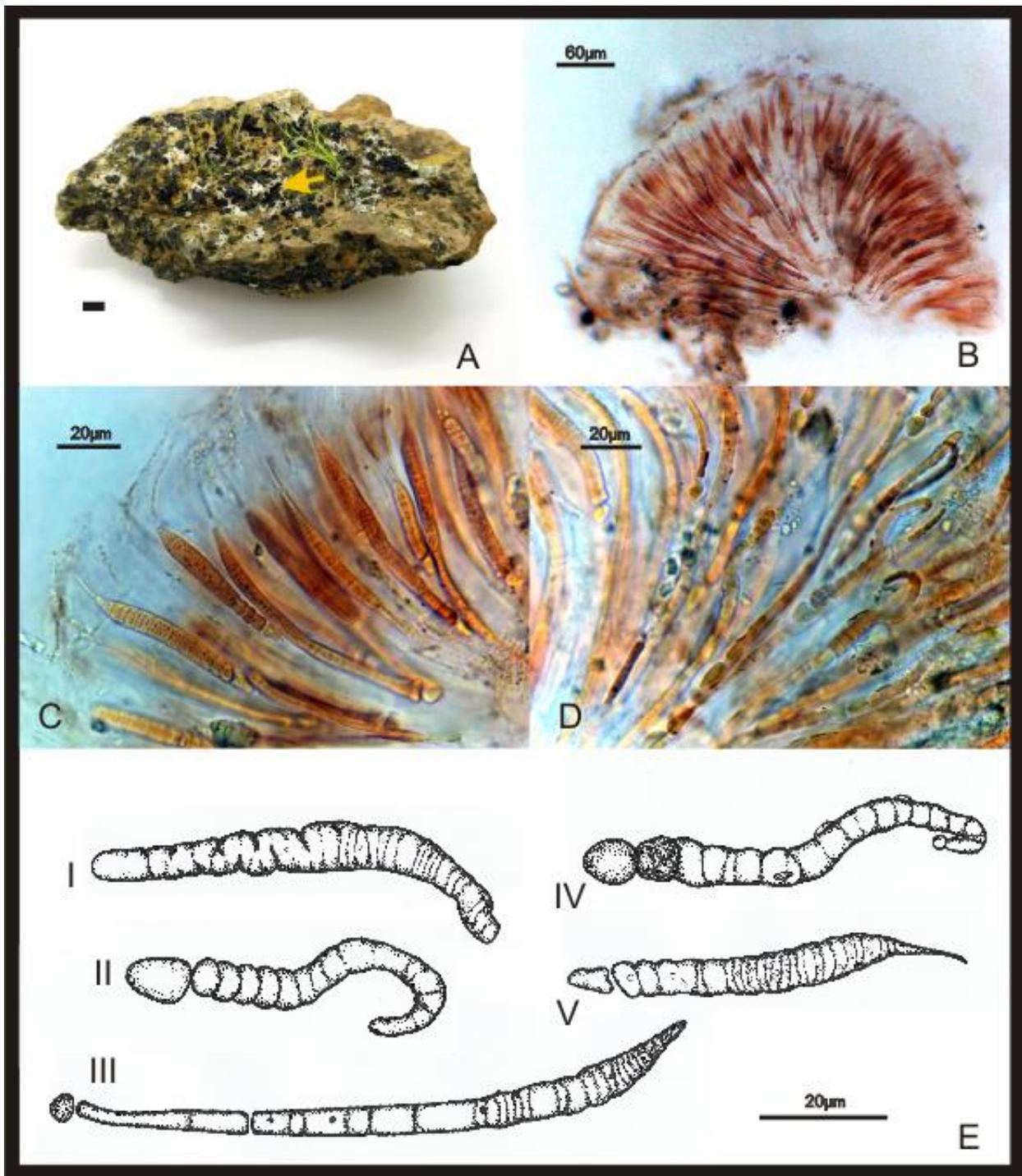


Fig. 15. *Rivularia cf. nitida*. A) Muestra original del campo, se observan pequeños domos de tonos oscuros, corresponden a diferentes crecimientos de cianoprocariontes (flecha) (escala 1cm). B) Acomodo en forma de abanico típico del género. C, D,) Los tricomas crecen hacia el borde exterior del abanico, la región externa del tricoma es ensanchada y cambia a colores rojizos y cafés. E) Detalle de las formas de los tricomas, heterocito basal, de distintas formas, alargado (I), semiesféricos (II, III y IV), piramidal (V); las células pueden ser más anchas que largas (I, II, IV, V).

10.1.3. Calotrichaceae

Calothrix Agardh ex Bornet & Flahault, 1886

10.1.3.1. ***Calothrix aeuriginea*** Thuret ex Bornet & Flahault 1886 (Morfotipo 6, Fig. 16).

Descripción: Crecimientos cespitosos, naranjas, asociados con especies de con *Scytonematopsis* y *Petalonema* formando manchones de filamentos. Tricomas heteropolares, diferentes tonalidades de naranja, constreñidos, ápices atenuados pudiendo haber formación de pelo apical. Células de 5.63 μm – 11.87 (12.5) μm de ancho x 1.35 μm – 4.78 (5.79 – 9.48) μm de largo, más anchas que largas siendo las más cercanas al ápice mucho más grandes, cuadrangulares, naranjas, en ocasiones con gránulos de tonos más claros. Vaina de (8.5)10.23 μm – 15.7 (16.3) μm de ancho, incolora, hialina, con bordes definidos, claramente distinguible. Heterocitos de 6.72 μm – 10.27 (12) μm de ancho x (2.4) 3.29 μm – 4.39 (5.66 – 10.28) μm de largo, basales, con forma de medialuna, hialinos.

Datos de campo: Costa de Oro; muestras 56, 59.

Hábitat: marino, sobre estructuras artificiales de cemento; oleaje por salpicadura.

Comentarios taxonómicos: Las características morfológicas de nuestros especímenes coincidieron con lo reportado por Komárek (2013). Previamente registrada en el área por Ortega *et al.* (2001) y León-Tejera *et al.* (2009).

Compartiendo ambiente con las Rodofitas: **Costa de Oro:** *Chondracanthus acicularis*, *Chondracanthus elegans*, *Crassiphycus caudatus*, *Galaxaura* sp., *Gracilaria cervicornis*, *Gracilaria tikvahiae*, *Gracilariopsis* sp., *Palisada perforata* (García-García *et al.* 2020).

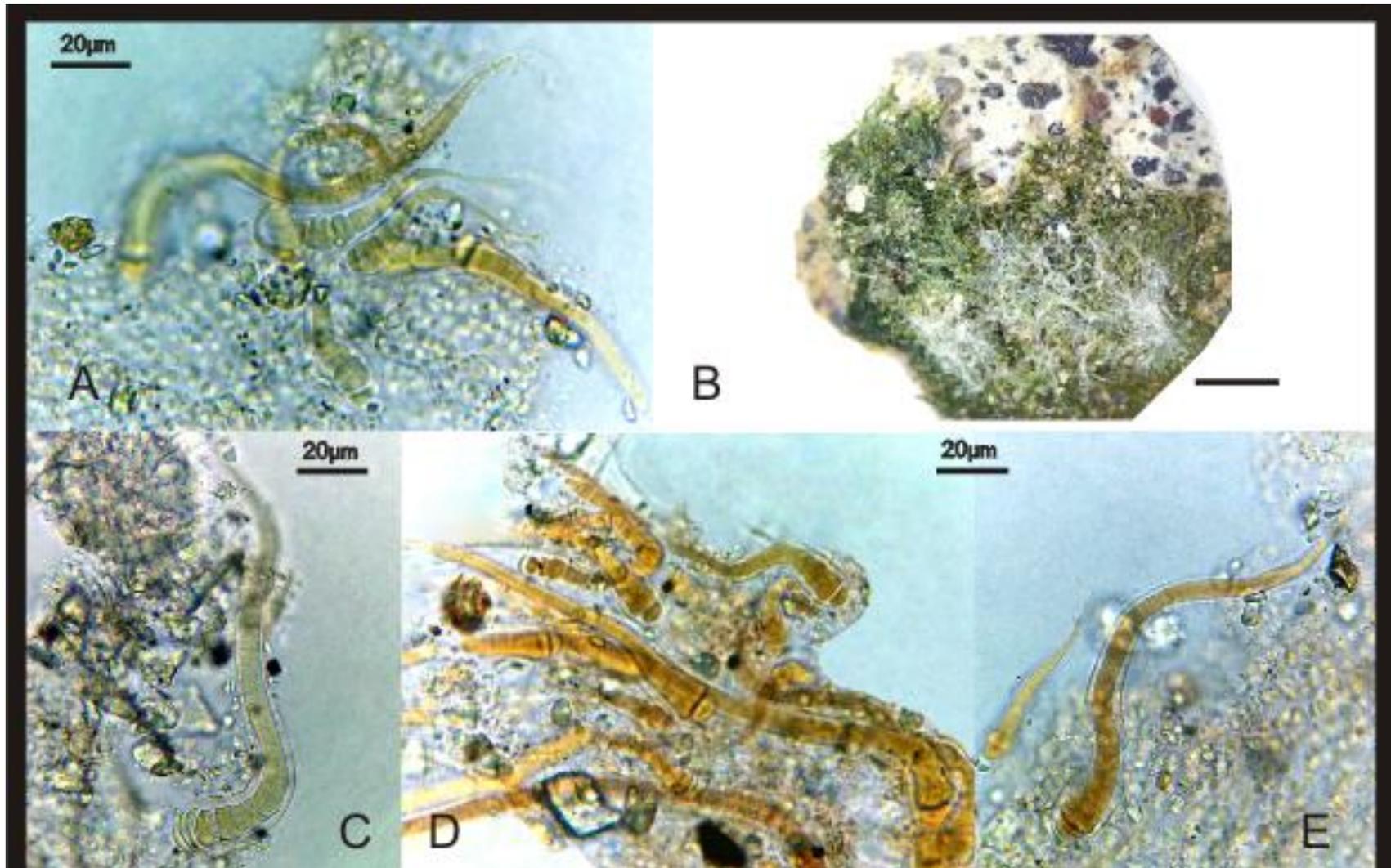


Fig. 16. *Calothrix auriginea*. A) Tricomas entre otras cianoprocariontes cocales. Tricomas heteropolares atenuados B) Muestra de campo, se observan crecimientos como tapetes verdes (escala 1cm). C) Heterocitos basales, tricomas alargados. D, E) Ápice atenuado y heterocito basal. Se distingue la vaina, los hormogonios crecen cerca de otros tricomas de más edad. Los tricomas cambian de color a tonos amarillentos.

10.1.3.2. *Calothrix cf. contarenii* Bornet & Flahault 1886 (Morfotipo 9, Fig. 17).

Descripción: Crecimientos como domos o tapetes, verdes brillantes. Tricomas cortos, heteropolares, verdes brillantes, 5.57 μm de ancho en las zonas intermedias y más anchos en la base, ligeramente torcidos, con forma de medialuna, constreñidos, atenuados, con un pelo apical grueso. Células de 4 μm – 8 μm de ancho x 1 μm -3 (5) μm de largo, siempre más anchas que largas salvo las apicales que son más largas que anchas, con forma de barril o bacilo, verde claro a verde brillante, con gránulos de pigmento sin un arreglo particular. Vaina gruesa, 7 μm – 10(15) μm de ancho, hialina, incolora, de apariencia lisa en el interior, abierta en el extremo cerca del ápice donde las capas o lamelas se abren dándole una apariencia plumosa.

Datos de campo Playa Muñecos; muestra 62, 64.

Hábitat: marino, sobre rocas; oleaje por salpicadura e inundación.

Comentarios taxonómicos: Las características morfológicas de nuestros especímenes coincidieron con la descripción de Komárek (2013) en las medidas para el ancho de las células, vaina no lamelada e incolora y el ambiente; sin embargo, no coincidieron en la imagen de referencia, el intervalo de medidas para el ancho del filamento y la apariencia plumosa de la vaina cerca del ápice. Aunque coincide con el tipo de ambiente descrito, su intervalo de distribución debe ser reevaluado, ya que previamente ha sido registrada en el Pacífico mexicano tanto en zonas templadas (López-Cortez, 1999; López-Cortez *et al.* 2001) como tropicales (León-Tejera *et al.* 1993). Especie con posición taxonómica incierta (Komárek, 2013).

Compartiendo ambiente con las Rodofitas: **Playa Muñecos:** *Bostrychia moritziana*, *Bostrychia tenella*, *Centroceras clavulatum*, *Ceramium* sp., *Champia parvula*, *Chondria* sp., *Gelidiella acerosa*, *Gelidium pusillum*, *Laurencia* sp., *Polysiphonia* sp., *Wrangelia argus* (García-García *et al.* 2020).

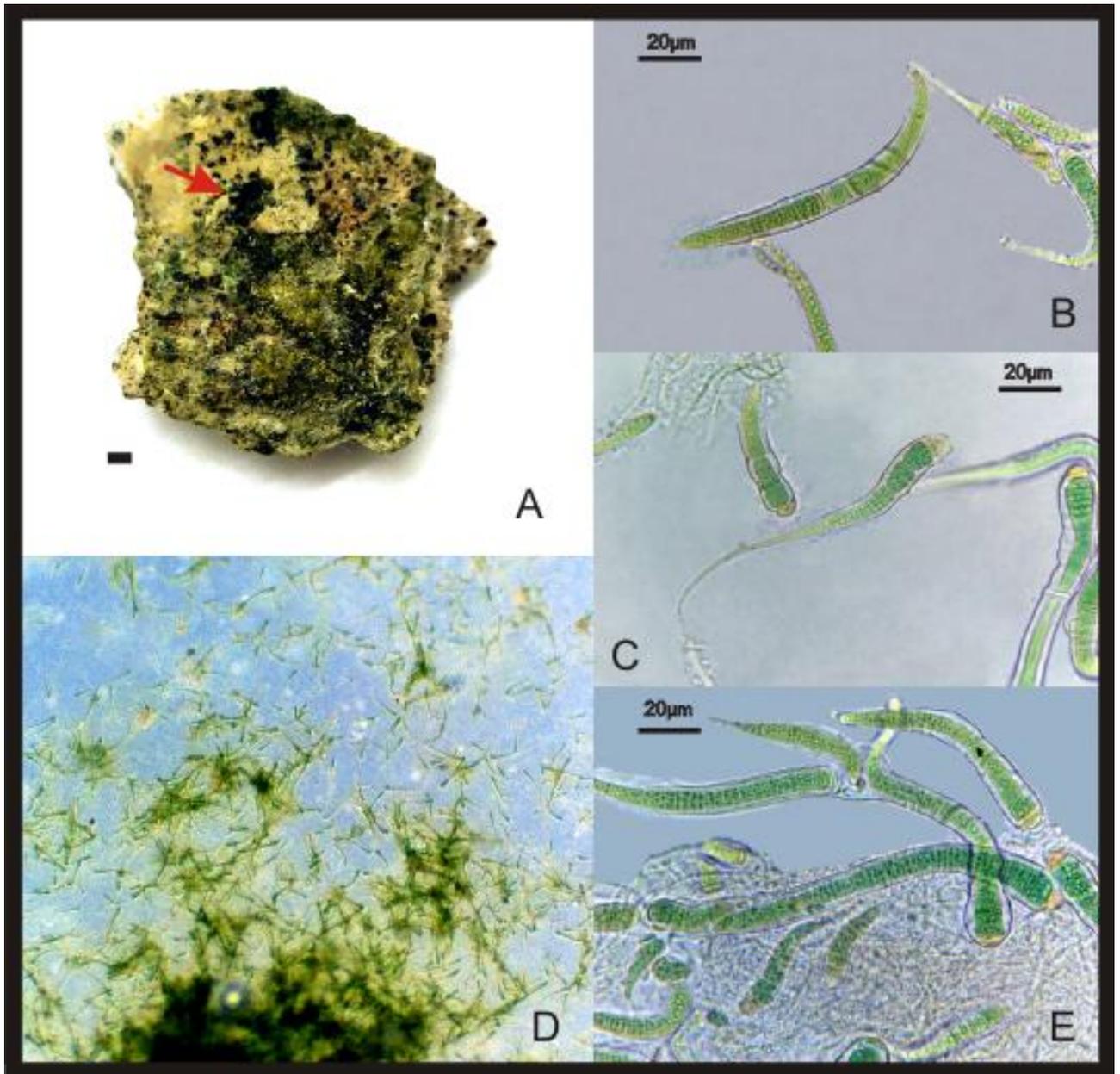


Fig. 17. *Calothrix cf. contarenii*. A) Crecimiento en sustrato de la muestra de campo, crecimientos como domos de color verde oscuro (flecha) (escala 1cm). B, C) Detalle de tricoma, se observa el heterocito basal, formación de pelo apical alargado, la vaina en la base es más grueso. D) Crecimientos en cultivo, tricomas de color verde. E) Detalle de la formación de una ramificación falsa.

10.1.3.3. *Calothrix cf. fonticola* Brabez 1941 (Morfotipo 5, Fig. 18).

Descripción: Crecimientos cafés a ocre, como pompones. Tricomas largos, de hasta 2mm en longitud x 5.71 μm de ancho, atenuados, heteropolares, no constreñidos o ligeramente, cafés claro a ocre, en ocasiones unidos por la base, cerca o unidos a la vaina del original, ápices atenuados sin formación de pelo apical; ramificación falsa. Vaina de 6.9 μm – 10(11.5) μm de ancho, lamelada, distinguible, abierta en el extremo apical. Células de (3)4.04 μm – 5.1(6) μm de ancho x (1.31)1.53 μm – 2.66(3.41) μm de largo, cerca del ápice son más largas que anchas, con forma de barril o cuadráticas. Heterocito de (3.7)5 μm – 6.08(8) μm de ancho x (2.40)3 μm – 4.59(6) μm de largo, basal e intercalar, trapezoidal o piramidal o rectangular.

Datos de campo: Costa de Oro; muestra 56, 59.

Hábitat: sobre estructuras artificiales de cemento; oleaje por salpicadura.

Comentarios taxonómicos: Aunque la morfología de nuestros especímenes coincidió con la descripción de Komárek (2013) en el intervalo de medidas para el ancho del filamento y el tricoma, no coincidieron ni la imagen de referencia ni los heterocitos, los cuales pueden ser intercalares, no solo basales; tampoco coincidió el ambiente reportado (fuentes minerales). De acuerdo con Komárek (2013), la descripción de la especie requiere revisión.

Compartiendo ambiente con las Rodofitas: **Costa de Oro:** *Chondracanthus acicularis*, *Chondracanthus elegans*, *Crassiphycus caudatus*, *Galaxaura* sp., *Gracilaria cervicornis*, *Gracilaria tikvahiae*, *Gracilariopsis* sp., *Palisada perforata* (García-García et al. 2020).

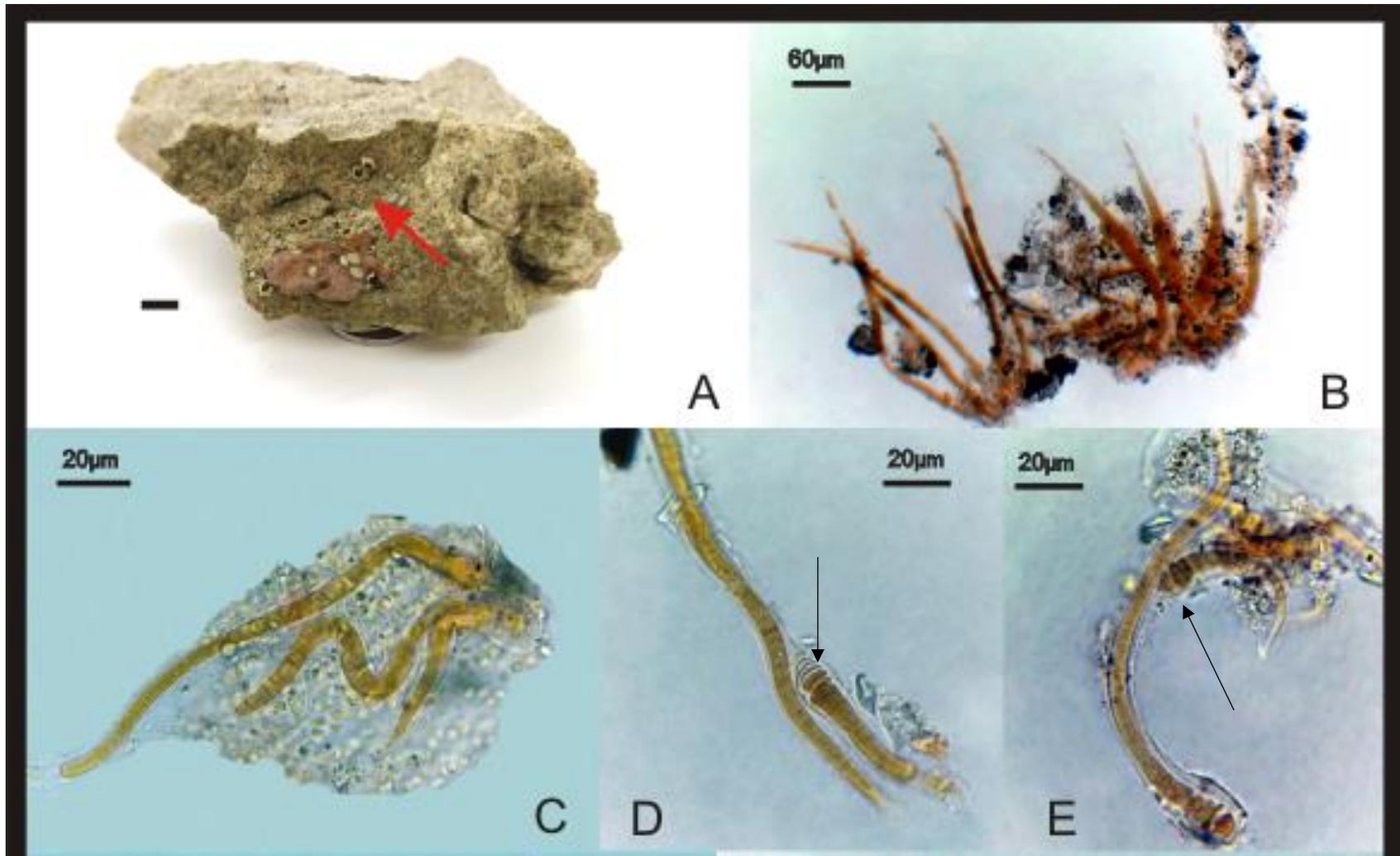


Fig. 18. *Calothrix cf. fonticola*. A) Muestra de campo, sobre la mancha oscura del sustrato están pequeños crecimientos cespitosos (Flecha) (escala 1cm). Se pueden observar conchas de organismos asociados. B) Crecimientos a poco aumento 10x, se pueden observar la longitud del tricoma y los ápices atenuados. C,) Tricomas de distinta longitud. D) Múltiples heterocitos basales. E,) Ramificación falsa, (Flecha), los hormogonios crecen cerca de la vaina del tricoma original.

10.1.3.4. *Calothrix cf. prolifera* Flahault 1886 (Morfotipo 7, Fig. 19).

Descripción: Crecimientos amarillentos, grandes, formando natas y pompones. Tricomas largos, hasta 250 μm en longitud, ligeramente constreñidos, verde olivo a amarillo oscuro, heteropolares, en ocasiones unidos unos a otros por la base, 7.11 μm de ancho en la región intermedia pero siempre más anchos en la base; ramificación falsa. Vaina gruesa, 9 μm – 16 μm de ancho, hialina, incolora, abierta en los ápices, lamelada, cerca del ápice se separan las capas dando apariencia plumosa. Células de 5 μm – 13 μm de ancho x 1 μm – 4.5 μm de largo, más anchas que largas hasta casi cuadráticas y entre más cercanas al ápice se hacen casi rectangulares y son más largas que anchas, contenido homogéneo. Heterocitos de 7 μm – 10(12) μm de ancho x 2 μm – 7 (11) μm de largo, basales e intercalares en los tricomas más largos, en la región basal puede haber de 1 – 4.

Datos de campo: Costa de Oro; muestra 56.

Hábitat: marino, sobre estructuras artificiales de cemento; oleaje por salpicadura.

Comentarios taxonómicos: nuestros especímenes coincidieron morfológicamente con la descripción de Komárek (2013), en las medidas del ancho de los filamentos, la vaina y el tipo de ambiente; sin embargo, tanto la imagen de referencia, como el intervalo medidas para el ancho y largo de las células, mayor en nuestros especímenes, no coincidieron con lo descrito, así como la presencia de heterocitos intercalares.

Compartiendo ambiente con las Rodofitas: **Costa de Oro:** *Chondracanthus acicularis*, *Chondracanthus elegans*, *Crassiphycus caudatus*, *Galaxaura* sp., *Gracilaria cervicornis*, *Gracilaria tikvahiae*, *Gracilariopsis* sp., *Palisada perforata* (García-García et al. 2020).

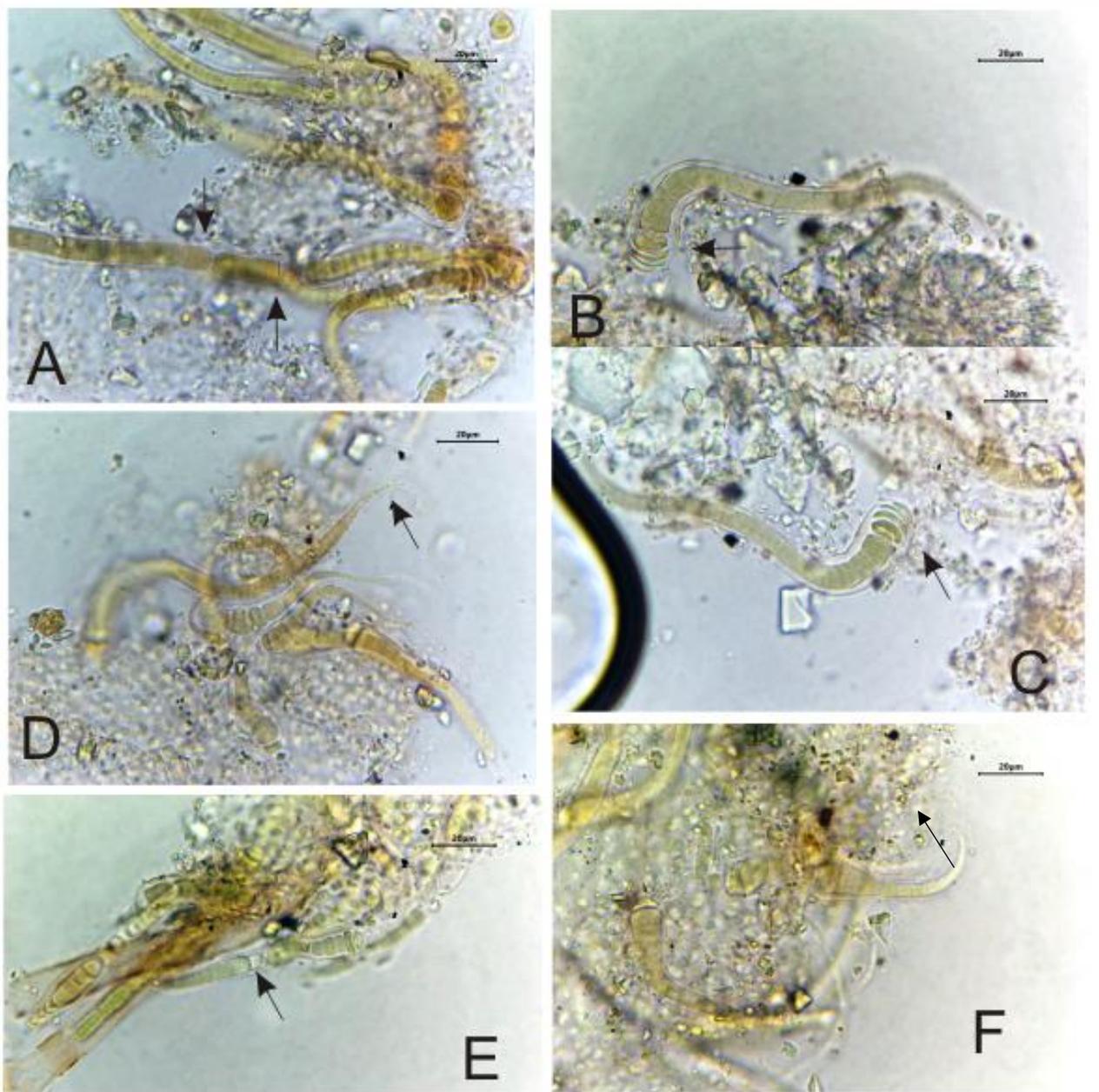


Fig. 19. *Calothrix cf. prolifera*. A) Múltiples tricomas unidos por la base. B) Tricoma con heterocito basal múltiple (flecha). C) Acercamiento de tricoma con heterocito basal. D, F) Ápices atenuados con formación de pelo. E) Presencia de heterocito intercalar (flecha).

10.1.3.5. *Calothrix* sp. 1 (Morfortipos 4, Fig. 20).

Descripción Crecimientos en manchones, anaranjados a cafés claro. Vaina gruesa, (4.8)6 μm – 12 (21 – 30) μm de ancho, hialina, incolora, abierta en el extremo, no lamelada. Tricomas muchas veces individuales, cortos, 6.70 μm de ancho siendo más anchos en la base, anaranjados a ocre o verde olivo, heteropolares, ligeramente atenuados, con formación de pelo apical; ramificación falsa. Células de (2)4 μm – 13(16) μm de ancho x 1 μm – 5 (7) μm de largo, con forma de barril o bacilo, más anchas que largas, siendo las más próximas al ápice más largas que anchas conforme se atenúan. Heterocitos de 4 μm – 9 (15) μm de ancho x 2 μm – 8 (10) μm de largo, basales, trapezoidales o semiesféricos.

Datos de campo: Playa Muñecos y Costa de Oro; muestra 56, 64, 66.

Hábitat: sobre rocas y estructuras artificiales de cemento, expuestos; oleaje por salpicadura e inundación.

Comentarios taxonómicos: Aunque nuestros especímenes coincidieron morfológicamente con la forma general y las características genéricas descritas en Komárek (2013), no coincidieron en la mayoría de las características diagnósticas con las dos especies más parecidas, *Calothrix brevissima* G.S. West y *C. marchica* Lemmermann, ni con las imágenes de referencia, ni en los ambientes reportados para ambas especies (epifitas de plantas y endogloícas de *Nostoc*, respectivamente).

Compartiendo ambiente con las Rodofitas: **Costa de Oro:** *Chondracanthus acicularis*, *Chondracanthus elegans*, *Crassiphycus caudatus*, *Galaxaura* sp., *Gracilaria cervicornis*, *Gracilaria tikvahiae*, *Gracilariopsis* sp., *Palisada perforata*. **Playa Muñecos:** *Bostrychia moritziana*, *Bostrychia tenella*, *Centroceras clavulatum*, *Ceramium* sp., *Champia parvula*, *Chondria* sp., *Gelidiella acerosa*, *Gelidium pusillum*, *Laurencia* sp., *Polysiphonia* sp., *Wrangelia argus* (García-García et al. 2020).

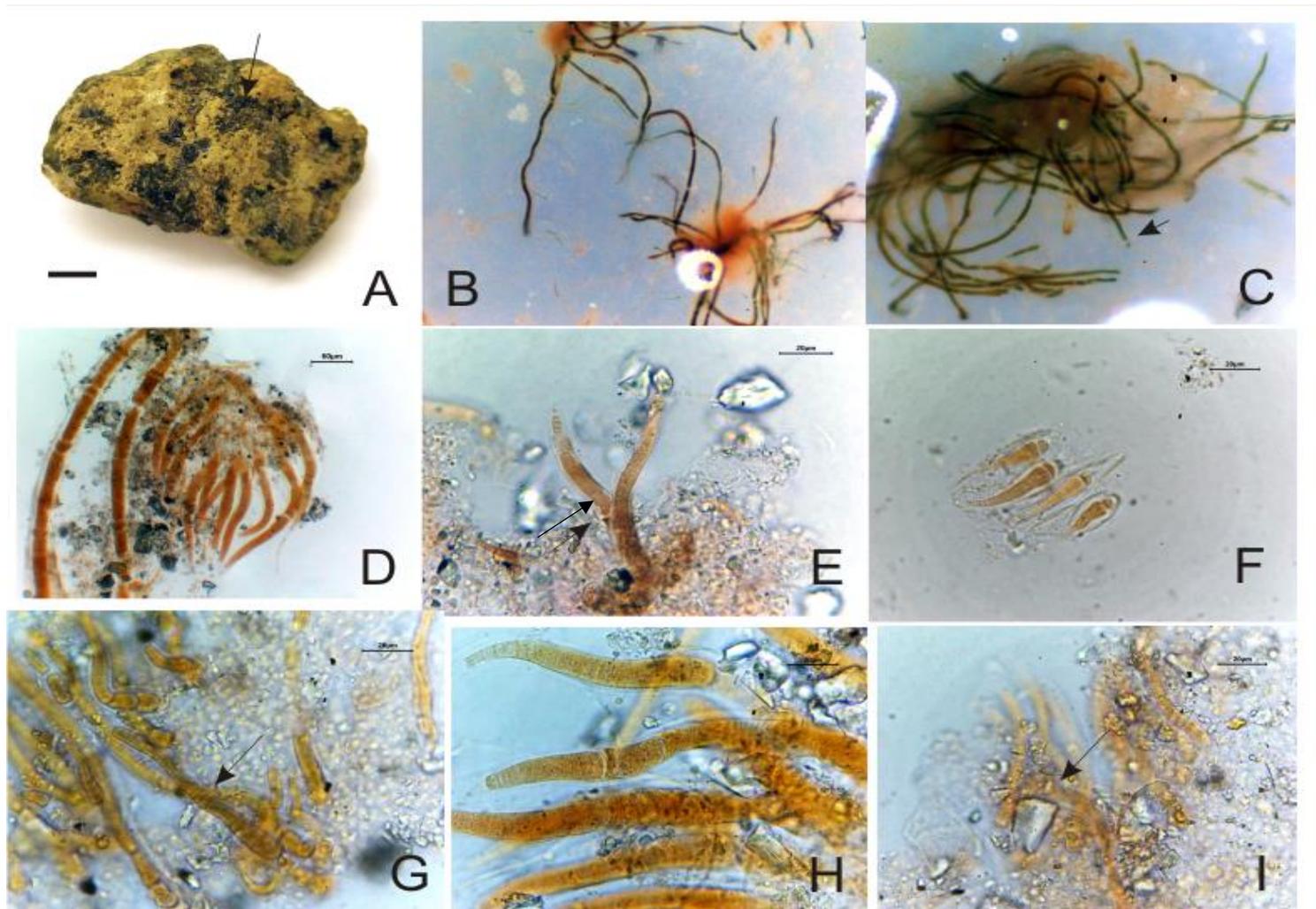


Fig. 20. *Calothrix* sp. 1. A) Muestra de campo antes del proceso de rehidratación, se observan crecimientos de colores oscuros (flecha) (escala 1cm). B, C) Detalle del desarrollo en cultivo de las especies. D) Conjunto de tricomas en bajo aumento (10x), se observa los ápices atenuados y como se unen al sustrato. E) Ápices atenuados y ramificación falsa (flecha). F) Hormogonios como forma de reproducción, se distingue la vaina hialina gruesa. G, H) Tricomas a mayores aumentos, se puede distinguir el acomodo de las células. I) Vaina gruesa mucilaginosa.

10.1.3.6. *Calothrix* sp. 2 (Morfotipo 8, Fig. 21).

Descripción: Crecimientos cespitosos, mezclados con filamentos de otras especies de cianoprocariontes, verdes y naranjas. Tricomas heteropolares, verde olivo, ligeramente constreñidos, ápices atenuados con formación de pelo apical. Vaina de 8.24 μm – 9.9 (11.4) μm de ancho, hialina, incolora. Heterocitos de 3.4 μm – 4.9 μm de ancho x 1.92 μm – 3.61 μm de largo, basales, con forma de medialuna. Células de 0.86 μm – 5.69 (7.83) μm de ancho x 0.9 μm – 2.20 (4.10-5.32) μm de largo, siempre más largas que anchas, cuadrangulares cerca de los ápices.

Datos de campo: Costa de Oro; muestra 56.

Hábitat: ambiente Marino, sobre rocas y estructuras artificiales de cemento, expuestos; oleaje por salpicadura e inundación.

Comentarios taxonómicos: Aunque nuestros especímenes coincidieron morfológicamente con la forma general y las características genéricas descritas en Komárek (2013), no coincidieron con lo descrito para las dos especies más parecidas, *Calothrix brevissima* y *C. marchica*, ni en las imágenes de referencia, ni con los intervalos de medidas descritos tanto para el ancho de la vaina como para el ancho de las células (mayor en nuestros especímenes), tampoco coincidieron en la presencia de tricomas constreñidos con forma de barril, la coloración, la ramificación falsa y ni los ambientes descritos para ambas especies (epifitas de plantas y endoglóicas de Nostoc, respectivamente).

Compartiendo ambiente con las Rodofitas: **Costa de Oro:** *Chondracanthus acicularis*, *Chondracanthus elegans*, *Crassiphycus caudatus*, *Galaxaura* sp., *Gracilaria cervicornis*, *Gracilaria tikvahiae*, *Gracilariopsis* sp., *Palisada perforata* (García-García et al. 2020).

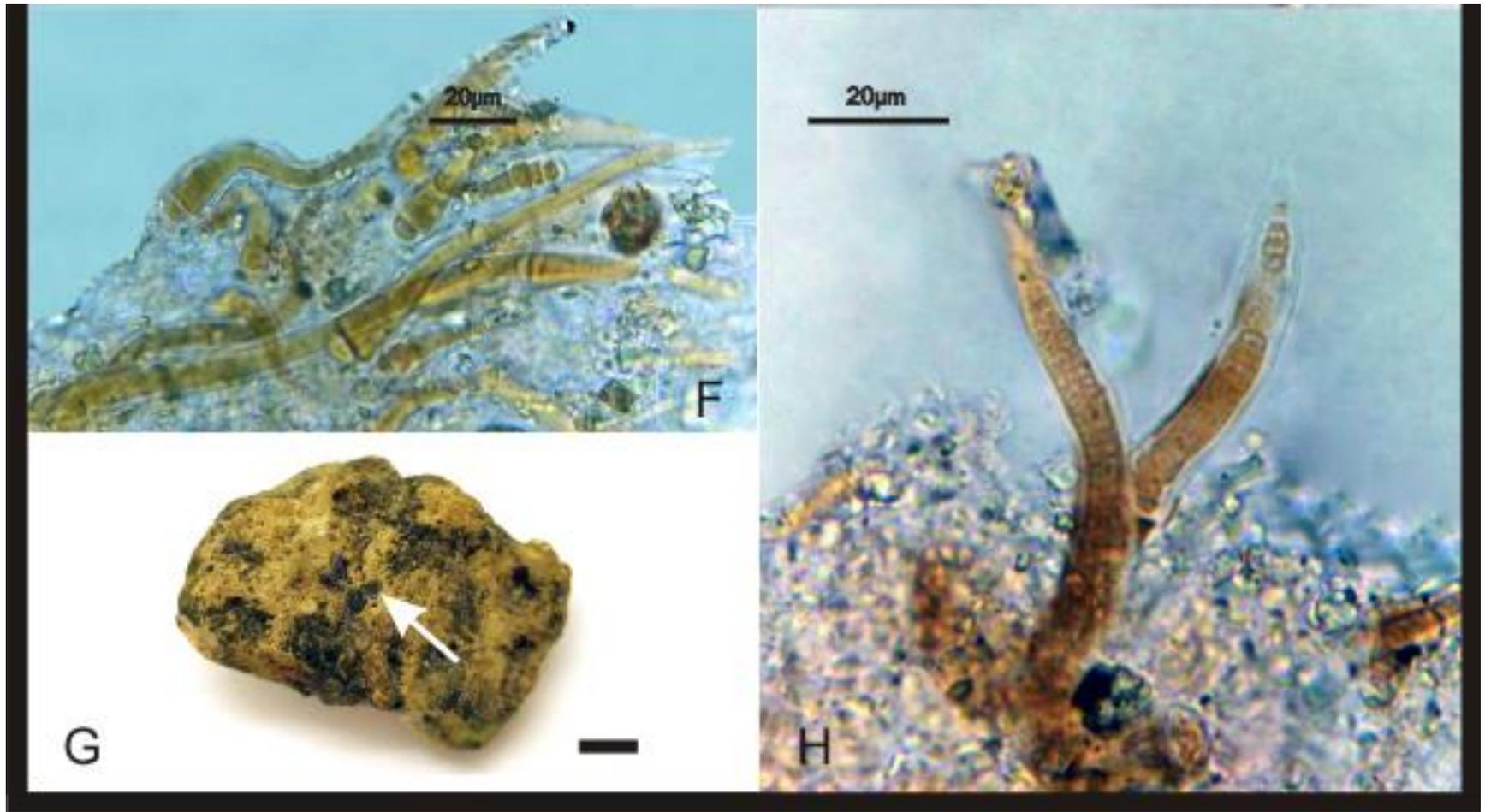


Fig. 21. *Calothrix* sp. 2. F) Tricomas heteropolares, heterocito basal y ápice atenuado, los tricomas pueden ser largos. G) Crecimiento en la muestra de campo, manchones verdes oscuro (flecha) corresponden a los crecimientos potenciales (escala 1 cm). H) Ramificación falsa, originada del crecimiento de un hormogonios unido al tricoma original.

10.1.4. Nostocaceae

10.1.4.1. *Nostoc* sp. 1 (Morfotipo 24, Fig. 22).

Descripción: Crecimientos con forma de pequeños domos de apariencia cespitosa, mezclados con otras especies de *Chroococcidiopsis*, formando pequeñas colonias que varían de forma esférica a semiesférica en una etapa del ciclo de vida hasta formar tricomas anchos o alargados y delgados. Colonias esféricas de 7.7 μm – 11.66 μm de diámetro. Tricomas de 3 μm – 5.8 μm de ancho x (3.22 – 7.83) 9.8 μm – 29.96 (35.69) μm de largo. Una vaina general contiene a las células, 4.8 μm – 6.8 μm de ancho, hialina, de incolora a ligeramente grisácea o amarilla ocre. Células de 1.3 μm – 3.67 μm de diámetro, completamente esféricas, incoloras o verde azules, distribuidas aleatoriamente en la vaina, conforme se modifica la forma de la colonia se acomodan a lo largo del tricoma. Heterocitos apicales, presente sólo en las formas tipo tricoma.

Datos de campo: Costa de Oro y Playa Muñecos, Muestra 59, 67.

Hábitat: marino, sobre rocas y estructuras artificiales de cemento; oleaje por salpicadura e inundación.

Comentarios taxonómicos: La morfología de nuestros especímenes coincidió con características de algunas especies de *Nostoc* descritas por Komárek (2013), aunque no plenamente como para relacionarla con alguna de ellas; con *N. verrucosum* Vaucher ex Bornet & Flahault coincide en la forma de la colonia y los filamentos, pero difiere en las medidas de las células y el ambiente; con *N. edaficum* N.V. Kondrateva coincide con la imagen de referencia, pero no con las medidas del diámetro, forma de las células y el ambiente. Por otra parte, con el género *Halotia* D.B. Genuario coincidió en ambientes y algunas formas y estadios del ciclo de vida, como la presencia de tricomas biseriados (Genuario *et al.*, 2015); sin embargo, no coincidieron ni el intervalo de medidas para el diámetro de las células (más pequeño en nuestros especímenes) ni todas las formas del ciclo de vida (Genuario *et al.* 2015).

Compartiendo ambiente con las Rodofitas: **Costa de Oro:** *Chondracanthus acicularis*, *Chondracanthus elegans*, *Crassiphycus caudatus*, *Galaxaura* sp., *Gracilaria cervicornis*, *Gracilaria tikvahiae*, *Gracilariopsis* sp., *Palisada perforata*; **Playa Muñecos:** *Bostrychia moritziana*, *Bostrychia tenella*, *Centroceras clavulatum*, *Ceramium* sp. *Champia parvula*, *Chondria* sp., *Gelidiella acerosa*, *Gelidium pusillum*, *Laurencia* sp., *Polysiphonia* sp., *Wrangelia argus* (García-García *et al.* 2020).

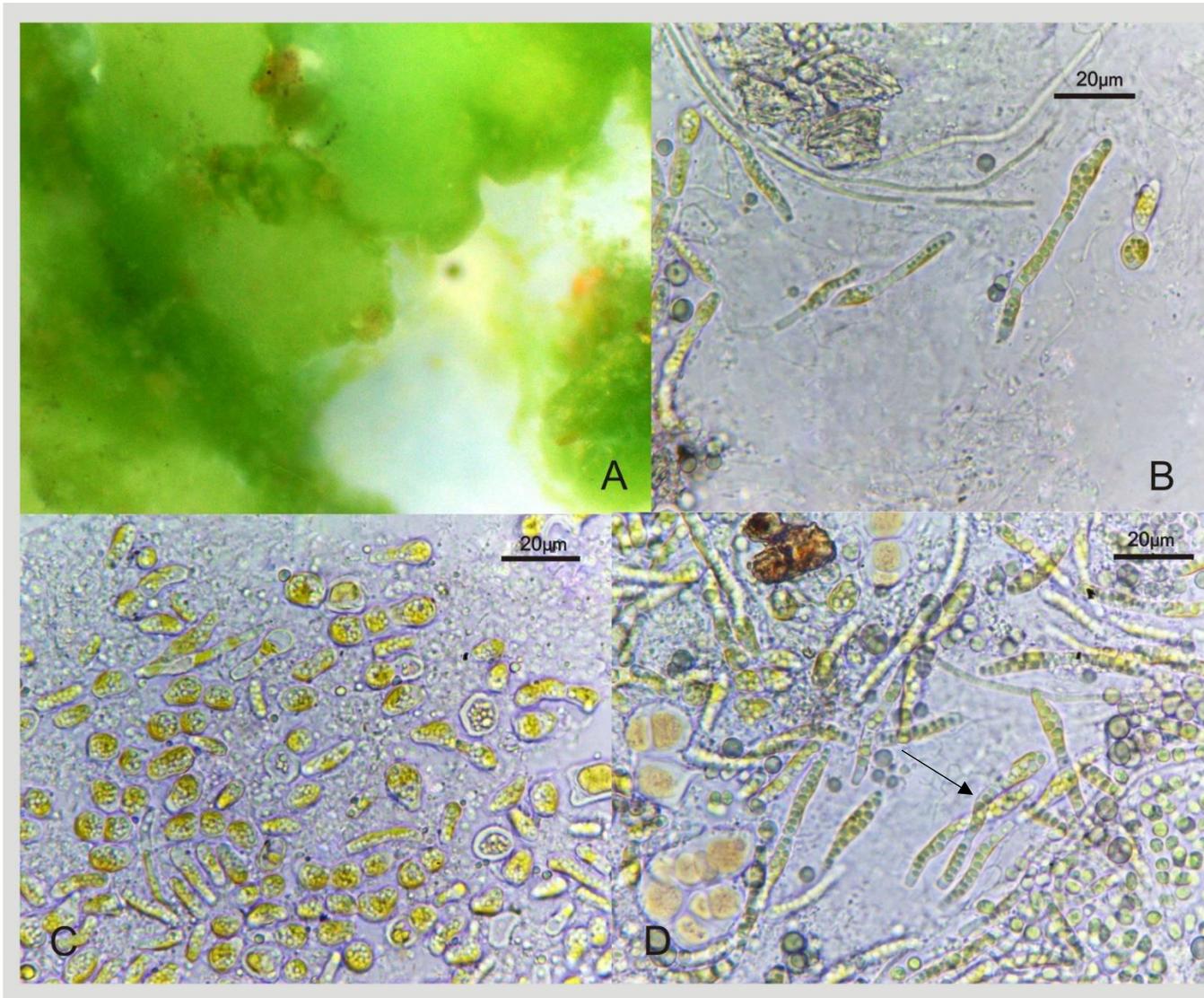


Fig. 22. *Nostoc* sp. 1. A) Crecimientos en cultivo formando un biofilm de bordes globosos. B) Pseudotriconas multiseriados en una parte del ciclo de vida. C) Colonias esféricas o semiesféricas. D) Triconas en diferentes etapas de crecimiento (flecha).

10.1.4.2. *Nostoc* sp. 2 (Morfotipo 23, Fig. 23).

Descripción: Crecimientos muy pequeños, cespitosos, verde olivo claro. Parecen presentar etapas de distintas formas a lo largo de su ciclo de vida, desde formas coccoides esférica en alguna etapa a tricomas. Tricomas con apariencia de pseudofilamentos, muy pequeños, amarillos ocres a verde azulados, formado cadenas de células; ápices redondeados, no atenuados, pueden crecer hasta alargarse doblando su longitud. Células de 1.5 μm – 5.6 μm de ancho x (2.7) 3.5 μm – 17 μm de largo, rectangulares, siempre más largas que anchas, amarillo ocre a verde azul, divididas entre sí por vainas individuales. Vaina de 2.29 μm – 7.8 (9.5 – 24.12) μm de ancho, difluente, gruesa, muy distinguible. Heterocitos apicales, esféricos o semiesféricos cuando están presentes.

Datos de campo: Costa de Oro; muestra 59.

Hábitat: marino, sobre estructuras artificiales de cemento; oleaje por salpicadura.

Comentarios taxonómicos: La morfología de nuestros especímenes coincidió con características de algunas especies de *Nostoc* descritas por Komárek (2013), aunque no plenamente como para relacionarla con alguna de ellas; corresponde con algunas características del género como la morfología diferente a lo largo del ciclo de vida. Con el género *Halotia* coincidió en ambientes y algunas formas y estadios del ciclo de vida, como la presencia de tricomas biseriados (Genuario *et al.*, 2015); sin embargo, no coincidieron ni el intervalo de medidas para el diámetro de las células (más pequeño en nuestros especímenes) ni todas las formas del ciclo de vida (Genuario *et al.* 2015).

Compartiendo ambiente con las Rodofitas: **Costa de Oro:** *Chondracanthus acicularis*, *Chondracanthus elegans*, *Crassiphycus caudatus*, *Galaxaura* sp., *Gracilaria cervicornis*, *Gracilaria tikvahiae*, *Gracilariopsis* sp., *Palisada perforata* (García-García *et al.* 2020).

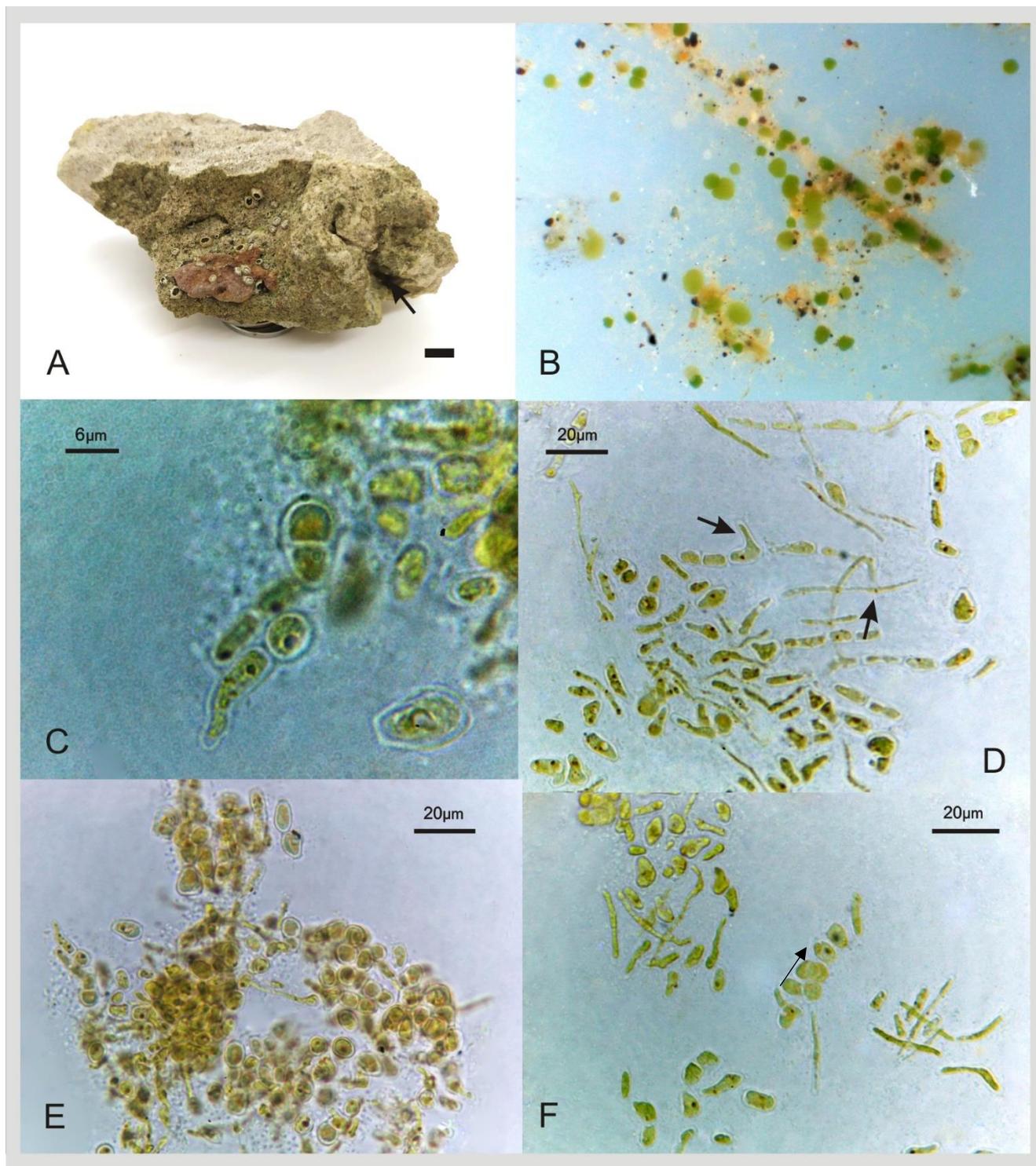


Fig. 23. *Nostoc sp. 2*. A) Crecimiento en muestra de campo (escala 1cm). B) Crecimiento en cultivo formando colonias circulares verde brillante. C) Desarrollo de pseudotricoma. D, F) Formación de pseudo tricomas (flecha). E) Diferentes etapas del ciclo de vida.

10.1.5. Capsosiraceae

10.1.5.1. *Desmosiphon* cf. *neocaledonicus* Bourrelly 1984 (Morfotipo 14, Fig. 24).

Descripción: Talos epífitos, creciendo sobre la vaina de especies cespitosas como *Scytonematopsis* y *Scytonema*. Tricomas heteropolares, unidos a la vaina del basibionte por un extremo basal. Células de 2.5 μm – 7.27 μm de ancho x 2 μm – 9.27 (10 – 14.9) μm de largo, cuadradas o trapezoidales o rectangulares, verde olivo brillante o verde azul, con gránulos de pigmentos naranja a rojo; células basales alargadas hacia el punto de unión con las vainas de los basibiontes. Vaina de 5.12 μm – 10.5 (12.84 – 13.72) μm de ancho, hialina, incolora, difluente. En una misma vaina se pueden observar células en división. Heterocitos intercalares.

Datos de campo: Costa de Oro; muestras 54, 57.

Hábitat: marino, epifitas de especies cespitosas que crecen en estructuras artificiales de cemento, expuestas; oleaje por salpicadura e inundación.

Comentarios taxonómicos nuestros especímenes coincidieron con la descripción genérica de Komárek (2013), sin embargo, no coincidieron plenamente con la diagnosis de alguna de las especies conocidas. Con *Desmosiphon vivieri* Bourrelly coincidieron en el intervalo de medidas para el ancho del filamento, pero no con la imagen de referencia, el ambiente y las medidas del ancho de las células; con *D. neocaledonicus* Bourrelly coincidieron en la imagen de referencia, la célula basal de los tricomas y el intervalo de medida para el filamento, pero no con el ambiente y los intervalos de medida para el ancho de la célula y la vaina, que es más grande en nuestros especímenes, adicionalmente, desde su descripción original, esta especie no ha sido reportada nuevamente (Komárek, 2013; Guiry & Guiry, 2022).

Compartiendo ambiente con las Rodofitas: **Costa de Oro** *Chondracanthus acicularis*, *Chondracanthus elegans*, *Crassiphycus caudatus*, *Galaxaura* sp., *Gracilaria cervicornis*, *Gracilaria tikvahiae*, *Gracilariopsis* sp., *Palisada perforata* (García-García et al. 2020).

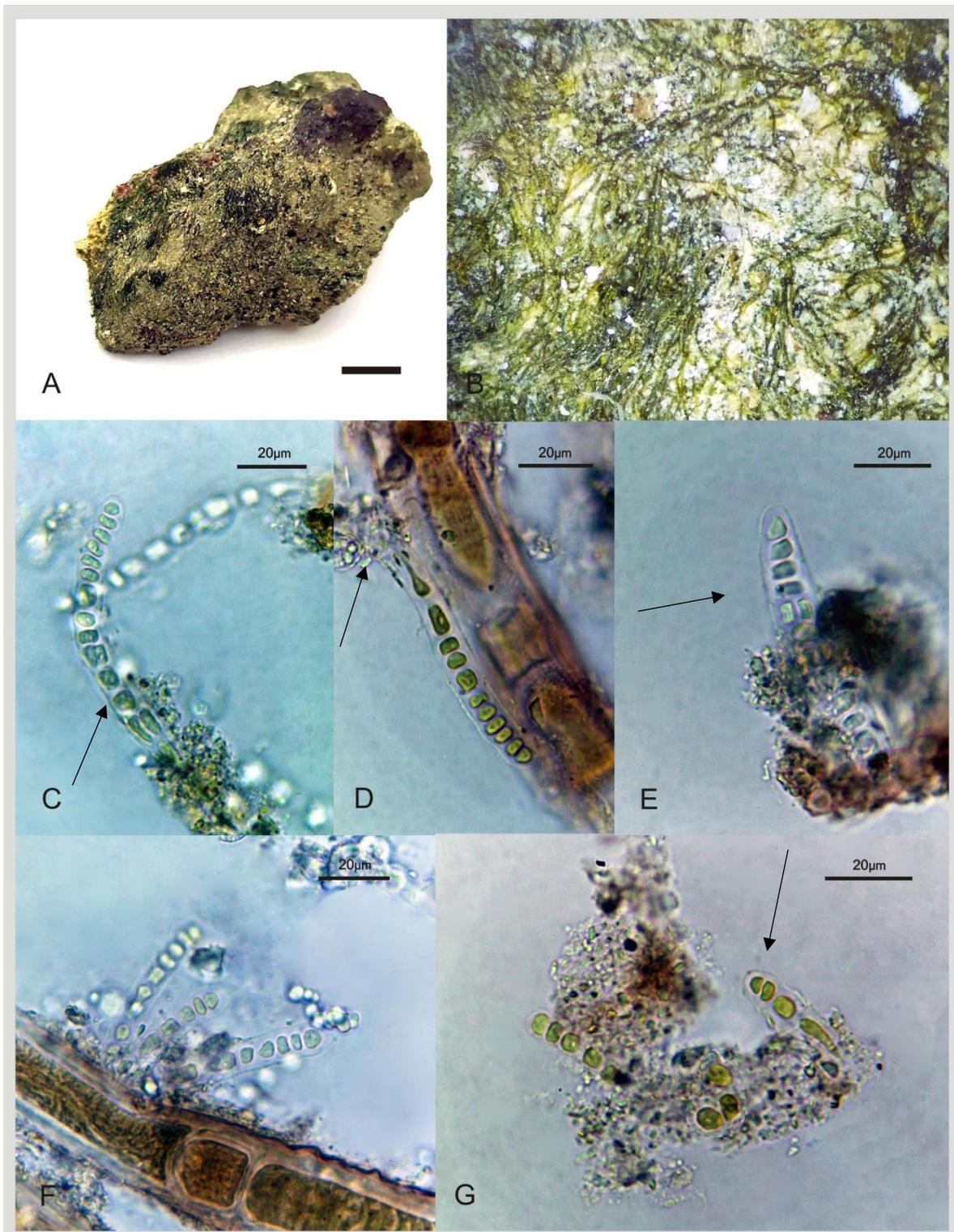


Fig. 24. *Desmosiphon* cf. *neocaledonicus*. A) Muestra del Campo (escala 1cm). B) Detalle del crecimiento en campo. C, D) Se distingue la especie sobre la vaina de otra cianobacteria, se observa las células basales ligeramente alargadas (flecha). E) Tricoma se observa el patrón de división de las células y la vaina gruesa hialina. F, G) Otro patrón de división de las células.

Tabla 6. Lista taxonómica de los cianoprocariontes marinos del orden Nostocales del estado de Veracruz. 1) Ortega *et al.* 2001, 2) Ramírez-Rodríguez *et al.* 2011, 3) Nava-Olivera, *et al.* 2017, 4) González-Reséndiz, 2018b, 5) González-Reséndiz, 2018a, 6) Johansen *et al.* 2021. X En este trabajo.

| Familia | Género | Nombre válido | Sinónimo | Reportado por |
|--------------------------------|---|--|--|---------------|
| Aphanizomenonaceae | <i>Nodularia</i> | <i>Nodularia harveyana</i> - Thur. ex Bornet et Flahault | . | 1 |
| | | <i>Nodularia spumigena</i> Mertens ex Bornet & Flahault | <i>Nostoc spumigena</i> (Mertens) Drouet | 2 |
| Calotrichaceae | <i>Calothrix</i> | <i>Calothrix aeruginea</i> - Thur. ex Bornet & Flahault | . | 1, X |
| | | <i>Calothrix confervicola</i> - C. Agardh ex Bornet & Flahault | . | 1, 3 |
| | | <i>Calothrix cf. contarenii</i> Bornet & Flahault | . | X |
| | | <i>Calothrix cf. prolifera</i> Flahault in Bornet & Flahault | . | X |
| | | <i>Calothrix cf. fonticola</i> | . | X |
| | | <i>Calothrix sp. 1</i> | . | X |
| Hapalosiphonaceae | <i>Mastigocoleus</i> | <i>Mastigocoleus testarum</i> | . | 1 |
| | | <i>Anabaena</i> | <i>Anabaena oscillarioides</i> Bory de Saint-Vicent | 2 |
| Nostocaceae | <i>Nostoc</i> | <i>Nostoc caladarium</i> Wor nom. inval. 1868 | invalido | 2 |
| | | <i>Nostoc sp. 1</i> | . | X |
| Rivulariaceae | <i>Nunduva</i> | <i>Nunduva kania</i> | . | 5 |
| | | <i>Nunduva komarkovae</i> | . | 6 |
| | <i>Phylloema</i> | <i>Phyllonema cf. ansata</i> | . | X, 4 |
| | <i>Rivularia</i> | <i>Rivularia cf. nitida</i> | . | X |
| | | <i>Rivularia cf. litorea</i> | . | X |
| | <i>Kyrtuthrix</i> | <i>Kyrtuthrix munecosensis</i> | . | 6 |
| <i>Kyrtuthrix totonaca</i> | | . | 6 | |
| <i>Kyrtuthrix huatulcensis</i> | | . | X | |
| <i>Kyrtuthrix sp. 1</i> | | . | X | |
| Scytonemataceae | <i>Scytonematopsis</i> | <i>Scytonematopsis cf. crustacea</i> | <i>Calothrix crustacea</i> - Thur. ex Bornet & Flahault, | 1, 3, X |
| | | <i>Scytonematopsis cf. fuliginosa</i> | . | X |
| | | <i>Scytonematopsis sp. 3</i> | . | X |
| | | <i>Scytonematopsis sp. 4</i> | . | X |
| | | <i>Scytonematopsis sp. 5</i> | . | X |
| <i>Scytonema</i> | <i>Scytonema cf. crispum</i> C Bornet ex De Toni. | <i>Scytonema cincinnatum</i> Thuret ex Bornet & Flahault | . | X |
| | <i>Desmosiphon</i> | <i>Desmosiphon cf. neocaledonicus</i> Bourrelly | . | X |

10.2. Análisis filogenéticos

Se obtuvieron 80 secuencias provenientes de 19 de las muestras analizadas, de las cuales 8 secuencias pudieron dar información de interés para los análisis. El anexo 3 muestra los cultivos y muestras a partir de los cuales se han realizado los análisis moleculares (extracción de DNA, PCR y purificación), y los morfotipos correspondientes y el anexo 4 muestra la lista de las secuencias obtenidas de GenBankOverview-NCBI-NIH, con las cuales se compararon las secuencias obtenidas.

El alineamiento de las secuencias del 16S tuvo una longitud de 1769 pb en longitud e incluye 31 secuencias, con 8 secuencias determinadas por primera vez. En ambos casos los árboles de Máxima verosimilitud (MV) e inferencia Bayesiana (IB) presentan una topología similar, se presenta un árbol de IB con los valores de soporte de MV (Fig. 24). Las topologías con ambos análisis muestran las relaciones filogenéticas de las especies de nostocales representando a 3 de las 19 familias totales que componen al orden. Se observa la formación de 2 grandes clados hermanos que surgen al mismo tiempo de la posición más basal en la filogenia, el primero representado por los géneros *Petalonema* y *Scytonema* pertenecientes a la familia Scytonemataceae, resueltos a su vez como 2 géneros hermanos; el segundo gran clado que a su vez se divide en 2 subclados hermanos incluye al resto de las especies, el primero incluye a las especies de *Nostoc* y *Nodularia* pertenecientes a la familia Nostocaceae, el segundo subclado dividido a su vez que se explican detalladamente adelante, agrupó a las especies del género *Phylonema* resuelto a su vez como hermano de los géneros *Rivularia*, *Kyrtuthrix*, *Nunduva* todos de la familia Rivulariaceae y *Calothrix* de la familia Calotrichaceae; siendo *Nunduva* y *Kyrtuthrix*, los de aparición más reciente en la historia evolutiva del orden Nostocales;

este último clado a su vez incluyó las especies de interés para este trabajo, ya que se obtuvieron secuencias propias para comparar, mismas que estuvieron agrupadas en 3 grupos filogenéticos (I, II, III). El grupo I, está integrado por las secuencias correspondientes a *Phylonema* cf. *ansata* y otros miembros del género *Phylonema*, con alto soporte en ambos casos (ML=100; IB=1.0), las secuencias que corresponden a *Phylonema* cf. *ansata* (encontradas en este trabajo), se encuentran formado un clado monofilético, las secuencias que corresponden a *P. ansata* (MG745301, KT936574, tabla 8 anexo) del GeneBank, forman un grupo hermano de *P. cf. ansata*. Dentro del clado de *P. cf. ansata*, se forma una politomía con las 3 secuencias correspondientes a este trabajo (*P. cf. ansata* 30-5, 35-5 y 31-5). El grupo II es el siguiente en presentar soporte en ambos análisis (ML=100; IB=1.0) está conformado por las especies del género *Kyrtuthrix*, las cuales forman un clado polifilético. Las secuencias de *Kyrtuthrix* sp. 1 se encuentran en un clado monofilético con alto soporte (ML=100; IB=1.0), teniendo como grupo hermano a *Kyrtuthrix* sp. y *K. munecosensis*. El grupo III con alto grado de soporte en IB (ML=58; IB=1.0)), está conformado por las especies del género *Nunduva*, formando un clado monofilético, teniendo el clado de *Kyrtuthrix* como grupo hermano, este a su vez se subdivide en 2, el clado A formado por las especies *N. fasciculata* y *N. kania*, y el clado B que incluye las especies de *N. komarkoave*, *N. sanagustinensis* y las secuencias correspondientes a las registradas como *Nunduva* sp. (originalmente como *Scytonematopsis* sp. 4)(28-5, 35-5, 31-5).

Las distancias genéticas variaron dentro de los distintos géneros. Para las especies de *Kyrtuthrix*, van desde 0.11% (para 2 secuencias de *K. huatulcensis* de México) hasta 6.93% (entre *Kyrtuthrix* sp. 1 y *K. totonaca* ambas de Veracruz) (Anexo 5). Para las

especies del género *Phylonema* van desde 0.065% (entre *P. ansata* y *P cf. ansata* reportada en este trabajo) hasta 5.50% (entre *P cf. ansata* reportada en este trabajo y *P. tangolundensis*) (Anexo 6). Para especies del género *Nunduva* las distancias van desde 0.06% (entre *Nunduva* sp. y *Scytonematopsis* sp. 4 reportada en este trabajo; y entre las secuencias 31-5 y 35-5 correspondientes a *Scytonematopsis* sp. 4 reportadas en este trabajo) hasta 7.67 % (entre las especies *N. tangolundensis* y *N. fasciculata*) (Anexo 7).

11. DISCUSIÓN

Las 21 especies descritas en el presente estudio representaron un incremento del 55% (16 especies) a la diversidad de Nostocales marinas bentónicas previamente conocida (14 especies) para los litorales de Veracruz. Asimismo, estos registros representaron un incremento del 10% a la diversidad del grupo en el Atlántico mexicano, respecto de los registros previos en el área (148 especies). Del total de especies, siete constituyeron nuevos registros para México (*Desmosiphon* cf. *neocaledonicus*, *Calothrix* cf. *fonticola*, *Calothrix* cf. *prolifera*, *Rivularia* cf. *nitida*, *Rivularia* cf. *litorea*, *Scytonematopsis* cf. *fuliginosa* y *Scytonematopsis* cf. *pilosa*) y tres ya habían sido previamente registradas para Veracruz (*Phyllonema* cf. *ansata*, *Scytonematopsis* cf. *crustácea* y *Calothrix* *aeruginea*), por lo que sólo confirmamos su presencia en concordancia con los autores que las refirieron con anterioridad (Ortega *et al.* 2001; Nava-Olvera *et al.* 2017; González-Reséndiz *et al.* 2018b).

Con respecto a la diversidad por familias, Rivulariaceae (con 9 especies distribuidas en seis géneros) fue la más diversa, representado al 30% de la diversidad del grupo, seguida por Calotrichaceae (con 7 especies, contenidas en un solo género) y Scytonemataceae (con 7 especies, contenidas en dos géneros), representando al 23% de esta diversidad, cada uno con un total del 46%. Sin embargo, en Rivulariaceae los géneros *Kyrtuthrix* y *Scytonema* agruparon al mayor número de especies, mientras que en Calotrichaceae, sólo identificamos al género *Calothrix* agrupando al total de especies reportadas. De las dos especies que identificamos como *Kyrtuthrix*, un espécimen no coincidió con las descripciones para ninguna de las especies conocidas, por lo que fue identificada solo a

nivel de género. Dicho registro probablemente corresponda con una nueva especie, aunque su confirmación requiere de análisis moleculares. En general, las especies del género *Kyrtuthrix* son poco conocidas debido a la ausencia de especies identificadas en diferentes ambientes del mundo. En la obra de Komárek (2013) se registran solo dos especies, *Kyrtuthrix dalmática* y *K. maculans*, sin embargo, se menciona que incluso estas especies podrían tratarse de una sinonimia, por lo que se requiere una evaluación total del estatus taxonómico del género. De las cinco especies identificadas para el género *Scytonematopsis* cuatro fueron tratadas a nivel sp., esto debido principalmente a que, aunque nuestros especímenes presentaron las características morfológicas del género, no coincidieron totalmente con lo descrito para las especies conocidas. Lo mismo sucedió con el género *Calothrix*, en el que dos de las siete especies registradas, sólo fueron identificadas también a nivel sp. Entre las principales diferencias, estuvieron los rangos de medida para las células, el tricoma, heterocitos, espesor de las vainas o forma de los ápices. Aunque en algunos casos hubo coincidencias parciales, como en el caso de *Calothrix* sp. 2 con *C. brevissima* y *C. marchica*, no coincidieron las imágenes de referencia o los ambientes descritos, tal como se refirió en los comentarios taxonómicos para este espécimen. En Komárek (2013), se menciona que muchas especies de *Calothrix* podrían pertenecer a otros géneros, esta observación se sustenta en las notables diferencias observadas en características como medidas de las células, de los tricomas, patrones de ramificación y presencia de acinetos en poblaciones tropicales, como los que presentan nuestros especímenes. Actualmente, algunas de estas especies ya han sido transferidas a nuevos géneros que presentan morfología del tipo *Calothrix*, como es el caso de *Nunduva* y *Macrochaete* (González-Reséndiz, 2018b; Berrendero-

Gómez, 2016). Aunque morfológicamente podemos sugerir que nuestros especímenes corresponden con nuevas especies, aún se requieren análisis que lo confirmen.

Adicionalmente, las familias menos diversas fueron Nostocaceae, con dos especies y Capsosiraceae y Hapalosiphonaceae con una especie cada una. Respecto del género *Nostoc*, se registró dos morfoespecies que, al igual que los casos anteriores, no se ajustaron totalmente a las descripciones de las especies en Komárek (2013), sin embargo, este autor menciona que muchas especies son descritas como *Nostoc* sp. en la literatura debido a la complejidad y la cantidad de morfo y genotipos que incluye el género. A partir del uso de herramientas moleculares, actualmente se han descrito géneros nuevos como *Mojavia* (Řeháková *et al.* 2007), *Desmonostoc* (Hrouzek *et al.* 2013), *Halotia* (Genuario *et al.* 2015) o *Compactonostoc* (Cai *et al.* 2019), no obstante, identificar a las especies por medio de morfología tradicional ha sido complicado, por lo que, como en los casos descritos anteriormente, estos especímenes deben ser igualmente tratados molecularmente para confirmar su posición taxonómica.

Uno de los principales problemas ha sido que, en la mayoría de los casos, y particularmente para las especies previamente referidas, no fue posible la identificación a nivel de especie, sólo genérica, ya que el conocimiento en general de los cianoprocariontes marinos bentónicos es escaso, siendo sólo tres obras en el Atlántico mexicano las que tratan al grupo individualmente (González *et al.* 2018a y 2018b; Johansen *et al.* 2021), lo que ha generado y sigue generando sesgos en el conocimiento del grupo y la consecuente estimación de su diversidad real. Particularmente en México, el escaso conocimiento del grupo proviene de listados florísticos generales para

macroalgas marinas, en las que se les incluye o menciona someramente, ya que comparten sustratos y ambientes (Pedroche & González-González, 1981; Dreckmann *et al.* 1990; León-Tejera *et al.* 1993; Mendoza-González *et al.* 1994, 2011; Mateo-Cid & Mendoza-González 1991, 1994a., 1994 b; Núñez-López *et al.* 1998). No obstante, si bien, dichos listados han proporcionado un punto de partida importante para el estudio de estos organismos, no constituyen trabajos enfocados al estudio de los cianoprocariontes, sino una enumeración de las especies presentes en un determinado sitio, sin alguna referencia para su identificación, ni mucho menos información morfológica o ecológica asociada. Otro de los problemas es el uso de manuales de identificación europeos como el de Komárek (2013), que constituye la única obra que trata a la sistemática y morfología detallada de estos organismos. Sin embargo, aunque permite llegar a identificaciones en el estatus de cf. o sp., no permite la identificación concreta a nivel específico, ya que las descripciones a este nivel no coinciden totalmente con los especímenes no europeos, razón por la cual, en el presente trabajo, se identificaron 11 especies por confirmar y 8 especímenes a nivel genérico.

Otro aspecto importante que resaltar fue la posible presencia de especies anfiocéánicas, ya que *Kyrtuthrix huatulcensis*, *Scytonema cf. crispum* y *Calothrix cf. contarenii* registradas en el presente estudio, han sido registradas también para el Pacífico Tropical Mexicano (Pedroche & González-González, 1981; León-Tejera *et al.* 1993; López-Cortez, 1999; López-Cortez *et al.* 2001; León-Tejera *et al.* 2016a; Torres-Ariño *et al.* 2019) como tropicales, lo que debe ser confirmado. Aunque las características morfológicas de nuestros especímenes de Veracruz coincidieron plenamente con aquellas referidas para las poblaciones del Pacífico (Pedroche & González-González, 1981; León-Tejera *et al.*

1993; López-Cortez, 1999; López-Cortez *et al.* 2001; León-Tejera *et al.* 2016a; Torres-Ariño *et al.* 2019), su identificación no ha sido confirmada molecularmente, por lo que tampoco puede descartarse la posibilidad de diversidad críptica entre estas especies.

Por otra parte, de los sitios muestreados para la realización del presente estudio, Costa de Oro fue el sitio en el que se encontró al mayor número de especies (14 spp.), seguido de Playa Muñecos (12 spp) y el Morro de la Mancha (2 spp). Esta diversidad, sin embargo, puede ser explicada por la fisiografía de los dos primeros sitios, en donde predominan las rocas calizas o sedimentarias, expuestas al oleaje intenso y con crecimientos principalmente costrosos, entre los que predominan los cianoprocariontes. Por esta razón, la diversidad de macroalgas marinas bentónicas es considerablemente menor en estos sitios respecto de la que se encuentra en el Morro de la Mancha, donde predominan las macroalgas de gran talla (García-García *et al.* 2020, 2021), que pueden obliterar el desarrollo de estos organismos, o al menos hacerlos menos evidentes al momento de la colecta. Por otro lado, las especies más frecuentes fueron *Scytonema* cf. *crispum*, *Scytonematopsis* cf. *crustacea*, *Scytonematopsis* sp. 5., *Phyllonema* cf. *ansata*; especies con crecimientos macroscópicos evidentes, formando matas, de vaina gruesa, en general lamelada, que les permite resistir mejor la radiación solar y la desecación ocasionadas por los cambios de marea, muy marcados en estas playas (Díez & Ininbergs, 2013), junto con cianoprocariontes oscillatoriales, cocales y otras bacterias heterótrofas que les permite compartir espacio y nutrientes (Díez & Ininbergs, 2013). Es importante resaltar también que todas las especies de Nostocales registradas en el presente estudio, fueron epilíticas o epizoicas (en la superficie de conchas), no se encontraron especies epífitas en macroalgas.

11.1. Relaciones filogenéticas

Los análisis moleculares, realizados con los genes 16s y 23s, revelaron que las nostocales forman un grupo monofilético (Komárek, 2014, 2013, 2016; Thomazeau, 2010), sin embargo, al interior del orden nuestros resultados mostraron problemáticas taxonómicas al interior de ciertos géneros de Rivulariaceae, que deben ser resueltas.

Para el género *Phylonema*, nuestras secuencias conformaron un clado monofilético junto con aquellas del GeneBank, lo que revela la correcta posición taxonómica de nuestras muestras y del género. Particularmente, confirmamos la presencia de *Phylonema ansata*, en las costas de Veracruz a partir de los análisis moleculares.

Para el género *Nunduva*, nuestras muestras y aquellas muestras del GeneBank se resolvieron como un género monofilético hermano *Kyrtuthrix*, sin embargo al interior del clado, se distinguen dos subclados hermanos (grupo I y II) que sugieren la presencia de dos géneros genéticamente diferenciados al interior de *Nunduva*, en consonancia también con los valores de distancia genética (Anexo 7) de 7.67 (entre *N. fasciculata* y *N. sanagustinensis*), las cuales en la literatura también corresponden con valores de género superiores al 7%, (Genuario *et al.* 2015; Bohunická *et al.* 2015; Cai F. *et al.* 2019, 2020).

A diferencia del género *Nunduva*, el género *Kyrtuthrix*, constituyó un grupo polifilético, en el que nuestras secuencias identificadas como tal, adoptaron una posición basal al clado conformado por secuencias de *Kyrtuthrix* del GeneBank y su género hermano *Nunduva*. Los valores de distancia genética encontrados a lo largo de los pares de especies en este clado, fueron superiores a 5% (6.9 a 6.8 entre *Kyrtuthrix* sp. 1 y *K. totonaca* y de alrededor

de 6.5 entre *Kyrtuthrix* sp. 1 y *K. huatulcensis*), lo que sugiere diferencias genéticas a nivel de género, que deben ser confirmadas. Los resultados morfológicos parecen confirmar la independencia genética y morfológica de esta entidad, sin embargo, se requieren más análisis moleculares con más marcadores para establecer una posición taxonómica que agrupe a estas muestras.

Los resultados morfológicos fueron consistentes, en cierto modo, con lo que mostraron los caracteres moleculares, esto es, que existen inconsistencias taxonómicas al interior de las especies del orden Nostocales, producto de la falta de interés y estudio de estas especies. Lo que sugiere la mayoría de nuestra evidencia total, son la necesidad de describir nueva diversidad, para la solución de los problemas taxonómicos al interior de la familia Rivulariaceae, en el que al menos el género *Kyrtuthrix* requiere una completa evaluación.

Finalmente a pesar de contar con una descripción morfológica detallada de las especies registradas, así como referencias fotográficas de los principales caracteres descritos, lo que constituye un primer acercamiento y un importante aporte al conocimiento de las especies de nostocales marinas tropicales mexicanas, y en algunos casos, secuencias genéticas con los genes 16s y 23s, es importante continuar no sólo con estudios florístico que incorporen descripciones detalladas, sino también un mayor número de secuencias moleculares que permitan confirmar la posición taxonómica de todas las especies presentadas y la resolución de sus problemáticas aquí resaltadas, así como fortalecer el conocimiento de sus relaciones filogenéticas, no sólo para la generación de sistemas de clasificación más robustos y una estimación más certera de la diversidad del grupo, sino

también por la posibilidad de incursionar en estudios futuros que abarquen aspectos ecológicos, biotecnológicos y en general de importancia social, hasta ahora inexplorados.

12. CONSIDERACIONES

Aunque se obtuvo un total de 20 nuevos registros de especies de cianoprocariontes marinas para el litoral de Veracruz, el esfuerzo de muestreo estuvo sesgado en ciertos sitios como La Mancha, en el que las condiciones de colecta no fueron óptimas, generando un desequilibrio en la proporción de la diversidad por sitio que debe ser evaluada de manera homogénea, a fin de proporcionar información ecológica sobre las preferencias de crecimiento de estos organismos, que aunque se discuten brevemente en el texto, deben ser confirmadas.

Se requiere de la observación en detalle de poblaciones naturales que permitan la futura incorporación de caracteres, como los relacionados a los acinetos, ya que, al ser descripciones de organismos cultivados en condiciones óptimas, estas estructuras de resistencia no fueron observadas, y se requieren para ampliar la descripción de nuevas especies en los casos donde sea oportuno, anteriormente detectados.

En la elaboración de los cultivos (Anexo 2) se observaron crecimiento de organismos obtenidos para el total de las muestras (Anexo 1), lo que reveló que las técnicas y mantenimiento de los mismos fueron exitosos; aunque el crecimiento fue lento, se logró adaptar a las condiciones impuestas por los cultivos. Si embargo, se requiere modificar la técnica a fin de obtener mejores resultados reflejados en una mayor cantidad biomasa.

Aunque se realizó la extracción de 19 muestras y 18 especies, sólo se pudieron utilizar 8 secuencias, debido a que muchas de las secuencias obtenidas presentaron contaminación provenientes de cianoprocariontes de otros órdenes y bacterias heterótrofas epibiontes de nuestras especies de interés, debido a la naturaleza mucilaginosa de las vainas y la naturaleza propia de los cianoprocariontes que crecen formando biofilms, por lo que aún se requiere perfeccionar y refinar la técnica de extracción de ADN, PCR, asilamiento de los cultivos y limpieza de las células que serán tratadas molecularmente.

En general, se requiere la integración de herramientas en un enfoque polifásico para la resolución de los problemas taxonómicos aquí detectados tanto a nivel morfológico como molecular.

13. **CONCLUSIONES.**

Se logró describir y establecer, a partir de secuencias moleculares de los genes 16 y 23s y descripciones morfológicas detalladas, las relaciones filogenéticas de las especies de nostocales asociadas a las algas rojas de los litorales rocosos de Veracruz.

Gracias a que se lograron obtener descripciones morfológicas detalladas y que se establecieron mejores criterios taxonómicos para una mejor delimitación específica, se logró establecer que la riqueza específica de las cianoprocariontes nostocales marinas bentónicas en Veracruz, compuesta por 31 especies válidas pertenecientes a 13 géneros y 7 familias, de las cuales 19 son nuevos registros para la región. Adicionalmente, se actualizaron los registros previos de cianoprocariontes de ambientes litorales en Veracruz, en función de los cambios taxonómicos actuales.

Se observó que existe una relación inversamente proporcional entre la presencia de crecimientos de algas rojas y los cianoprocariontes, mientras mayor es la presencia de algas rojas menos crecimientos de cianoprocariontes fueron encontrados, debido a la obliteración de las algas sobre el establecimiento de los cianoprocariontes.

Analizando las secuencias de los genes 16s y 23s, se logró establecer que el Orden Nostocales es monofilético, que dentro del mismo se forman el clado I monofilético de especies *Phylonema*, el clado II clado polifilético de *Kyrtuthrix* y el clado III también monofilético de *Nunduva* teniendo de grupo hermano al clado II. Además, se logró dar solución a la identidad de *Phylonema ansata*, describir el problema del género *Kyrtuthrix* y establecer la posible existencia de dos géneros al interior de *Nunduva*, problemáticas taxonómicas que, aunque fueron detectadas en el presente estudio, deben ser resueltas.

Se describen 21 especies por primera vez para México 7 especies nunca registradas previamente, 11 especies determinadas cf. y 8 por confirmar, con alto potencial de tratarse de nuevas especies. Dentro de estas especies, destacan *Kyrtuthrix* sp. 1 y *Scytonematopsis* sp. 4, las cuales se perfilan como candidatos a ser nuevas especies y géneros dentro de la familia Rivulariaceae, respaldadas molecularmente.

Se logró Actualizar taxonómicamente el registro de cianoprocariontes de ambientes litorales en Veracruz, con ayuda de las secuencias moleculares con los marcadores ribosomales 16S, 23S y sus relaciones filogenéticas, obteniendo un aumento de la riqueza específica para el estado en un 55% con respecto del listado previo y en un 10% a la riqueza específica reportada para el Golfo de México, por lo que se concluye que si

hubo un aumento considerable de la riqueza específica del grupo para los litorales de Veracruz.

14. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aitken A .1988. Protein sequences as taxonomic probes of cyanobacteria. In Packer, L. & Glazer, A. N. (eds). *Methods in Enzymology. Cyanobacteria*. Academic press 167: 145–154.
- Aké-Castillo, J. A. 2011. Temporal dynamics of *Trichodesmium erythraeum* (Cyanophyta) in the National Park “Sistema Arrecifal Veracruzano” in the Gulf of Mexico. *J. Environ. Biol.* 32: 395-399.
- Berrendero Gómez, E., Johansen, J. R., Kaštovský, J., Bohunická, M., & Čapková, K. 2016. *Macrochaetegen*. nov. (Nostocales, Cyanobacteria), a taxon morphologically and molecularly distinct from *Calothrix*. *Journal of Phycology*, 52(4), 638–655. Doi:10.1111/jpy.12425
- Bohunická, M., Pietrasiak, N., Johansen, J. R., Gómez, E. B., Hauer, T., Gaysina, L. A., & Lukešová, A. (2015). *Roholtiella*, gen. nov. (Nostocales, Cyanobacteria)—a tapering and branching cyanobacteria of the family Nostocaceae. *Phytotaxa*, 197(2), 84-103.
- Bold, H.C. & Wynne, M.J., 1978: *Introduction to the Algae. Structure and Reproduction*. Englewood Cliffs. New Jersey, Prentice-Hall, xiv+706 p.
- Boyer, S. L., Johansen, J. R., Flechtner, V. R. & Howard, G. L. 2002. Phylogeny and genetic variance in terrestrial *Microcoleus* (Cyanophyceae) species based on

- sequence analysis of the 16s rRNA gene and associated 16s–23s ITS region. *Journal of Phycology*. 38: 1222 – 1235 pp.
- Cai, F., Li, X., Geng, R., Peng, X., & Li, R. (2019). Phylogenetically distant clade of Nostoc-like taxa with the description of *Minunostoc* gen. nov. and *Minunostoc cylindricum* sp. nov. *Fottea*, 19(1), 13-24.
 - Cai, F., Wang, Y., Yu, G., Wang, J., Peng, X., & Li, R. (2020). Proposal of *Purpurea* gen. nov. (Nostocales, Cyanobacteria), a novel cyanobacterial genus from wet soil samples in Tibet, China. *Fottea*, 20(1), 86-97.
 - Casamatta D. A., Villanueva C. D., Garvey A. D., Stocks H. S., Vaccarino M., Dvorák, P., Hasler P. & Johansen J. R. 2020. *Reptodigitus Chapmanil* (Nostocales, Hapalosiphonaceae) Gen. Nov.: A unique Nostocalean (Cyanobacteria) Genus Based on a Polyphasic approach. *Journal of Phycology* 56(2): 425-436
 - Cassamatta, 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: 421 – 438.
 - Chatchawan, T., Komárek, J., Strunecky, O., Smarda, J. & Peerapornpisal, Y. 2012. *Oxynema*, a new genus separated from the genus *Phormidium* (Cyanophyta). *Cryptogamie Algologie*. 33 (1): 41-59.
 - Cianciola, E. N., Popolizio, T. R., Schneider, C. W. & Lane. E. 2010. Using Molecular-Assisted Alpha Taxonomy to Better Understand Red Algal Biodiversity in Bermuda. *Diversity*. 2: 946-958.

- De Lara Isassi, G., Álvarez Hernández, S. & Lozano Ramírez, C. 1999. Nuevas adicciones al conocimiento de la actividad antibiótica de macroalgas marinas mexicanas. *Hidrobiológica*, 9(2), 159-169 pp.
- Díez, B., & Ininbergs, K. (2013). *Ecological importance of cyanobacteria. Cyanobacteria*, 41–63. doi: 10.1002/9781118402238.ch3, in Sharma, N. K., Rai, A. K., & Stal, L. J. (Eds.). (2014). *Cyanobacteria. An Economic perspective*. Edit. John Wiley & Sons, Ltd. Oxford, UK. doi:10.1002/9781118402238
- Dreckmann K. M., Pedroche, F. F. & Senties G. A. 1990. Lista florística de las algas marinas bentónicas de la costa norte de Michoacán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 50: 19-42, DOI: 10.17129/botsoci.1375
- Dreckmann, K. & Senties, A. 2013. Las arribazones de algas marinas en el Caribe mexicano. Evento biológico natural o basura en las playas. *Biodiversitas* 107: 7 – 11 pp.
- Engene, N., Tronholm, A., Salvador-Reyes, L.A., Luesch, H. & Paul, V.J. 2015. *Caldora penicillata* Gen. Nov., Comb. Nov. (Cyanobacteria), A Pantropical Marine Species with Biomedical Relevance. *Journal of Phycology*. 51: 670 – 681.
- Garcia - Pichel, F., Ulrich, N. & Muyzer, G. 1998. The phylogeny of unicellular, extremely halotolerant cyanobacteria. *Archives of Microbiol.* 169: 469 – 482
- García-García, A. M. E., Cabrera Becerril, E., Núñez- Resendiz, M. L., Dreckmann, K. & Senties, A. 2020. Actualización taxonómica de las algas rojas (Rhodophyta) marinas bentónicas del Atlántico mexicano. *Acta Botánica* 127: e1677 DOI: 10.21829/abm127.2020.1677.

- García-García, A. M. E., Cabrera-Becerril, E., Núñez-Resendiz, M. L., Dreckmann, K. M., & Senties, A. 2021. Actualización taxonómica de las algas pardas (Phaeophyceae, Ochrophyta) marinas bentónicas del Atlántico mexicano. *Acta Botánica Mexicana* 128: e1968. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm128.2021.1968>
- Genuario, D. B., Vaz, M. G. M. V., Hentschke, G. S., Sant'Anna, C. L., & Fiore, M. F. (2015). *Halotia gem* nov., a phylogenetically and physiologically coherent cyanobacterial genus isolated from marine coastal environments. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 65(Pt_2), 663-675.
- González - Reséndiz, L., Johansen, J. R., Escobar-Sánchez, V., Segal-Kischinevzky, C., Jiménez-García, L. F., & León-Tejera H. 2018b. Two new species of *Phyllonema* (Rivulariaceae, Cyanobacteria) with an emendation of the genus. *Journal of Phycology*. 5(54): 638 – 652 pp.
- González - Reséndiz, L., Johansen, J. R., León-Tejera; H., Sánchez y L., Segal-Kischinevzky, C., Escobar-Sánchez, V. & Morales, M. 2019. A bridge too far in naming species: a total evidence approach does not support recognition of four species in *Desertifilum* (cyanobacteria). *Journal of Phycology* 55: 898 – 911 pp.
- González - Reséndiz, L., León-Tejera, H., Díaz-Larrea, J., Alba-Lois, L. & Segal - Kischinevzky, C. 2013 *Hassallia littoralis* sp. nov. (Cyanobacteria, Microchaetaceae) from Mexico's marine supralittoral based on morphological and molecular evidence. *Phytotaxa* 137(1): 35 – 47 pp.
- González - Reséndiz, L, Johansen, J. R., Alba-Lois, L., Segal-Kischinevzky, C., Escobar-Sánchez, V., Jiménez García, L. F., Hauer, T., & León-Tejera, H. 2018a.

Nunduva, a new marine genus of Rivulariaceae (Nostocales, Cyanobacteria) from marine rocky shores. *Fottea, Olomouc*, 18(1): 86–105 pp.

- Guiry, M.D. & Guiry, G.M. 2022. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org>;
- Hall T. A. 1999. "BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT". *Nucl. Acids. Symp. Ser.* 41: 95-98 pp.
- Hauer, T. & Komárek, J. 2022: CyanoDB.cz 2.0 - On-line database of cyanobacterial genera. - *World-wide electronic publication, Univ. of South Bohemia y Inst. of Botany AS CR*, <http://www.cyanodb.cz>.
- Jepson Flora Project (eds.) 2018. *Jepson eFlora*, <http://ucjeps.berkeley.edu/eflora/>
- Hoffmann, L, Komárek, J. & Kastovsky, J. 2005. System of cyanoprokaryotes (cyanobacteria) – state in 2004. *Algological Studies* (Cyanobacterial research 6). 117: 95 – 115 pp.
- Hoffmann, L. 1999. Marine cyanobacteria in tropical regions: diversity and ecology. *European Journal of Phycology*. 34: 371-379.
- Hrouzek, P.; Lukešová, A.; Mareš, J. & Ventura, S. 2013: Description of the cyanobacterial genus *Desmonostoc gem* nov. including *D. muscorum* comb. nov. as a distinct, phylogenetically coherent taxon related to the genus *Nostoc*. – *Fottea* 13: 201–213. DOI: DOI: 10.5507/fot.2013.016
- Huerta-Múzquiz, L., M. E. Sánchez-Rodríguez y M. L. Chávez-Barrera. 1977. *Algas marinas de Isla de Enmedio, Veracruz*. In: *Memorias del V. Congreso Nacional de Oceanografía*. México, D.F. pp. 314-325

- Humm, H.J. & H.H. Hildebrand. 1962. Marine algae from the Gulf coast of Texas and Mexico. *Bulletin of Marine Science*. 8:227-268.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2002. Localidades de la República Mexicana, 2000. Catálogo de metadatos geográficos. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/loc2000gw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl&_indent=no.
- Johansen J. R., Kovacik L., Casamatta D. A., Fučíková K. & Kaštovský J. 2011. Utility of 16S–23S ITS sequence and secondary structure for recognition of intrageneric and intergeneric limits within cyanobacterial taxa: *Leptolyngbya corticola* sp. nov. (Pseudanabaenaceae, Cyanobacteria). *Nova Hedwigia* 92:283–302.
- Johansen, J. R., González-Resendiz L., Escobar-Sánchez V., Segal-Kischinevzky C., Martínez-Yerena, J., Hernández-Sánchez J., Hernández-Pérez, G. & León-Tejera H. 2021. When will taxonomic saturation be achieved? A case study in *Nunduva* and *Kyrtuthrix* (Rivulariaceae, Cyanobacteria). *Journal of Phycology* <https://doi.org/10.1111/jpy.13201>
- Jonte L., Rosales, N., Briceño, B. & Morales, E. 2003. La salinidad y la irradiación modulan el crecimiento de la cianobacteria *Synechocystis minúscula* en cultivos discontinuos. *Multiciencias* 3(1).
- Komárek J., Kaštovský J., Mares J., & Johansen J. R. 2014. Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014, using a polyphasic approach. *Preslia*. 86: 295–335.

- Komárek, J. & Anagnostidis, K. 2005. Cyanoprokaryota 19 teil/2nd part : Oscillatoriales. Susswasserflora von Mitteleuropa. 19/2. Budel, B., Krienitz, L., Gartner, G. y Schagerl, M. (Eds.). 19/2. Elsevier/Spektrum, Heidelberg, 759 pp.
- Komárek, J. 2012. Nomenclatural changes in heterocytous Cyanoprokaryotes (Cyanobacteria, Cyanophytes). *Fottea* 12(1): 141–148 pp.
- Komárek, J. 2013. Susswasserflora von Mitteleuropa. Freshwater Flora of Central Europe. 19/3. Cyanoprokaryota 3. Teil /3rd part: Heterocytous Genera. Budel, B., Krienitz, L., Gartner, G. y Schagerl, M. (Eds.). 19/3. Elsevier/Spektrum, Heidelberg. 574 pp.
- Komárek, J. 2016. Review of the cyanobacterial genera implying planktic species after recent taxonomic revisions according to polyphasic methods: state as of 2014. *Hydrobiologia*, 764(1), 259-270.
- Komarkova- Legnerova, J. & Tavera, R. 1996. Cyanoprokariota (Cyanobacteria) in the phytoplankton of Lake Catemaco (Veracruz, México). *Algological studies*, 83: 403 – 422
- Komarkova, J. 1998. The tropical planktonic genus *Cylindrospermopsis* (Cyanophytes, Cyanobacteria). En: Azevedo, T. de Paiva (ed.): Anais dos IV Congresso latino-americano de Ficologia, II Reunião Ibero americana de Ficologia e VII Reunião Brasileira de Ficologia. - Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, Vol. I.: 327-340.
- León-Tejera, H., Gold-Morgan, M. & Montejano, G. 2009. Benthic Cyanoprokaryota (Cyanobacteria) of the Gulf of Mexico. *Gulf of Mexico Origin, Waters and Biota*.

Felder, D. L. y Camp, D. K. (Eds.). Texas A y M University Press, U.S.A., 47-56 pp.

- León-Tejera, H., González - Resendiz, L., Johansen, J. R., Segalkischinevzky, C., Escobar - Sánchez, V. & Alba - Lois, L. 2016a. Phylogenetic position reevaluation of *Kyrtuthrix* and description of a new species *K. huatulcensis* from Mexico's Pacific coast. *Phytotaxa* 278 (1): 001 – 018.
- León-Tejera H., Fragoso D., León D., Candelaria C., Serviere E. & González González, J. 1993. Characterization of tidal pool algae in the Mexican Tropical Pacific coast. *Hydrobiologia* 260/261: 197-205
- León-Tejera, H., E. Cabrera, L. González, A. García, B. Ramírez & M. Peralta. 2019. Catálogo de autoridades taxonómicas de Cyanoprocaryota marinos bentónicos de México. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. Informe final SNIB-CONABIO, Proyecto No. KT016. Ciudad de México.
- León-Tejera, H.P., González-Reséndiz L., Cabrera-Becerril, E., García-García, A.M.E., Martínez-Yerena J, Ramírez-Padilla, B. & Peralta-Caballero, M. 2016b. Estado Del Conocimiento de cianoprocariontes Bénticos Marinos de La Costa Atlántica Mexicana. *Responsabilidad para la Sustentabilidad de la Zona Costera Número Especial* No.4. Año 6. No. 11: 95 – 105.
- Lind, O., Dávalos-Lind L., López, C., López, M. & Dyble Bressie, J. 2016. Seasonal morphological variability in an in-situ Cyanobacteria monoculture: example from a persistent *Cylindrospermopsis* bloom in Lake Catemaco, Veracruz, Mexico. *J. Limnology* 75(s1): 66 – 80.

- 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: 227 – 236.
- López-Cortés. A, (1999) Marine cyanobacteria from Bahía Concepción, B.C.S., Mexico. In: Charpy L, Larkum AWD (ed) *Marine cyanobacteria*. Bulletin de l' Institut Océanographique, Monaco, pp 87–94
- Mateo – Cid, L. E. & Mendoza González A. C. 1994a. Algas Marinas bentónicas de Todos Santos, Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana*. 29: 31 – 47
- Mateo-Cid, L. E. & Mendoza-González A. C. 1991. Algas Marinas Bénticas de la Costa del Estado de Colima. México. *Acta Botánica Mexicana*. 13: 9 – 30. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm13.1991.605>.
- Mateo-Cid, L. E. & Mendoza-González A. C. 1994b. Estudio Florístico de las Algas bentónicas de Bahía Asunción, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas*. 20(1): 41 – 64. DOI: <https://doi.org/10.7773/cm.v20i1.954>
- Mendoza-González A. C., Mateo-Cid L. E. & Huerta – Muzquiz L. 1994. Algas marinas bentónicas de Mazatlán, Sinaloa, México. *Acta Botánica Mexicana*. 27:99 – 115
- Mendoza-González A.C., Luz Elena Mateo-Cid L. E. & Galicia-García C. 2011. Integración florística de las algas marinas de la costa sur de Jalisco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 82: 19-49.

- Mendoza-González, A. C., & Mateo-Cid, L. E. (1985). Contribución al conocimiento de la flora marina bentónica de las Islas Sacrificios y Santiaguillo, Veracruz, México. *Phytologia*, 59(1), 9-16.
- Miller S. R., Purugganan, M. D., & Curtis, S. E. 2006. Molecular Population Genetics and Phenotypic Diversification of Two Populations of the Thermophilic Cyanobacterium *Mastigocladus laminosus*. *Applied and Environmental Microbiology*, 72(4): 2793–280.
- Milne I, Lindner D, Bayer M, Husmeier D, McGuire G, Marshall DF & Wright F. 2008. TOPALi v2: a rich graphical interface for evolutionary analyses of multiple alignments on HPC clusters and multi-core desktops, *Bioinformatics* 25 (1), 126-12
- Muciño-Márquez R. E., Figueroa-Torres M. G. & Esquivel-Herrera A. 2011. Variación nictemeral de la comunidad fitoplanctónica y su relación con las especies formadoras de florecimientos algales nocivos en la boca de la laguna costera de Sontecomapan, Veracruz, México. *CICIMAR Océánides* 26(1): 19-31.
- Muciño-Márquez, R.E., Figueroa-Torres, M.G. & Aguirre-León, A. 2015. Cianoprocariontes de los Sistemas Fluvo-Lagunares Pom-Atasta y Palizada del Este Adyacentes a la Laguna de Términos, Campeche, México. *Polibotánica*, 39: 49 -78.
- Nava-Olvera, R., Mateo-Cid, L. E., Mendoza-González, Á. C. & García-López, D. Y. 2017. Macroalgas, microalgas y cianobacterias epífitas del pasto marino *Thalassia testudinum* (Tracheophyta: Alismatales) en Veracruz y Quintana Roo, Atlántico mexicano. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 52(3): 429-439.

- Novelo, E. & R. Tavera. 2019. bdLACET Base de datos de algas continentales. Facultad de Ciencias, UNAM. México. Disponible en: <https://bdlacet.mx>.
- Núñez – López R.A., Casas-Valdez M. M., Mendoza-González A. C. & Mateo Cid L. E. 1998. Flora ficológica de la laguna San Ignacio, B. C. S., México. *Hidrobiológica*. 8(1): 33 –42
- Okolodkov Y. B: & Blanco Pérez, R. 2011. Diversidad de microalgas marinas y de aguas salobres. En Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio). *La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad*. Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C. México.
- Oren, A. 2012. Salt and Brines. En: Whitton, B.A. (eds) *Ecology of Cyanobacteria II. Their Diversity in Space and Time*. Edit. Springer, Dordrecht. 401 – 427.
- Ortega, M. M., Godínez, J. L. & Garduño-Solórzano, G. 2001. *Catálogo de algas bénticas de las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe*. Instituto de Biología, UNAM. 594 pp.
- Osorio-Santos, K., Pietrasiak, N., Bohunická, M., Miscoe, L. H., Kováčik, L., Martin, M. P. & Johansen, J. R. 2014. Seven new species of *Oculatella* (Pseudanabaenales, Cyanobacteria): taxonomically recognizing cryptic diversification. *European Journal of Phycology*. 49:450–70.
- Pedroche, F. F. & J. González-González. 1981. Lista florística preliminar de las algas marinas de la región sur de la costa de Jalisco, México. *Phycologia Latino-Americana*. 1:60-71

- Pedroche, F. F. & Senties, A. 2020. Diversidad de macroalgas marinas en México. Una actualización florística y nomenclatural. *Cymbella* 6: 4-55.
- Poot - Delgado, C. A., Okolodkov, Y., Aké-Castillo, J. A. & Rendón Von Osten, J. 2017 Cianobacterias potencialmente nocivas en los bancos ostrícolas de la laguna de Términos, sureste del Golfo de México. *Acta Biológica Colombiana*. 23(1): 51-58 pp.
- Ramírez Rodríguez, A. R. Blanco Pérez & Y. D. Okolodkov. 2011. Diversidad de algas epifitas marinas. In: Cruz- Angon A. (ed) Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio). La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Vol. II. Diversidad de especies: Conocimiento actual. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C. México.
- Řeháková, K.; Johansen, J.R.; Casamatta, D.A., Xuesong, L. & Vincent, J. 2007: Morphological and molecular characterization of selected desert soil cyanobacteria: three species new to science including *Mojavia pulchra* gem et sp. nov. *Phycologia* 46: 481–502. DOI: [10.2216/06-92.1](https://doi.org/10.2216/06-92.1).
- Rippka, R., Deruelles, J., Waterbury, J. B., Herdman, M. & Stanier, R. Y. 1979. Generic assignment, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria. *Journal of General Microbiology*. 111:1–61.
- Rodríguez, M., & Sánchez, E. 1980. Ficoflora del sustrato rocoso dentro de las costas del Golfo de México, México. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 29, 347-350.

- Ronquist, F., M. Teslenko, P. van der Mark, D.L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M.A. Suchard, & J.P. Huelsenbeck. 2012. MRBAYES 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model selection across a large model space. *Syst. Biol.* 61:539-542
- Schindelin, J.; Arganda-Carreras, I. & Frise, E. *et al.* 2012. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis, *Nature methods* 9(7): 676-682, PMID 22743772, doi:10.1038/nmeth.2019.
- Shalygin, S., Shalygina, R., Johansen, J. R., Pietrasiak, N., Berrendero Gómez, E., Bohunická, M. & Sheil, C. A. 2017. *Cyanomargarita gem* nov. (Nostocales, Cyanobacteria): convergent evolution resulting in a cryptic genus. *Journal of Phycology* 53(4), 762–777. doi:10.1111/jpy.12542
- Silva, S.M.F. & Pienaar, R.N. 1999. Benthic Marine Cyanophyceae of Mozambique. *South African Journal of Marine Science.* 21: 259 – 270.
- Stamatakis A. 2014. RAxML Version 8: A tool for Phylogenetic Analysis and Post-Analysis of Large Phylogenies. In *Bioinformatics*.
- Tamura, K., G. Stecher, D. Peterson, A. Filipski & Sudhir Kumar. 2013. MEGA 6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. *Molecular. Biology and Evolution.* 30(12):2725–2729.
- Thiers, B. 2021. Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's. Nueva York, EUA. <http://www.nybg.org/bsci/ih/ih.html> (consultado agosto de 2021).
- Thomazeau, S., Houdan-Fourmont, A., Couté, A., Duval, C., Couloux, A., Rousseau, F., & Bernard, C. 2010. The contribution of sub-saharan african strains

to the phylogeny of cyanobacteria: focusing on the nostocaceae (nostocales, cyanobacteria). *Journal of Phycology*, 46(3), 564–579. doi:10.1111/j.1529-8817.2010.008

- Torres-Ariño, A., Okolodkov, Y. B., Herrera-Herrera, N. V., Hernández-Barrera, B. L., González-Resendiz, L., León-Tejera, H., & Gárate-Lizárraga, I. 2019. Un listado del fitoplancton y microfítobentos del sureste del Pacífico mexicano. *Cymbella* 5(1): 1-97. <http://cymbella.mx>
- Vaccarino, M. A. & Johansen, J. R. 2011. *Scytonematopsis contorta* sp. nov. (Nostocales), a new species from the Hawaiian Islands. *Fottea* 11(1): 149–161 pp.
- Varona Cordero, F. & Gutiérrez Mendieta, F. J. 2003. Estudio multivariado de la fluctuación temporal de la comunidad fitoplanctónica en dos lagunas costeras del estado de Chiapas. *Hidrobiológica*. 13 (3): 177 – 194 pp.
- Vilchis, M. I., Dreckmann, K., García Trejo, E. A., Hernández, O. E. & Senties, A. 2018. Patrones de distribución de las grandes macroalgas en el golfo de México y el Caribe mexicano: una contribución a la biología de la Conservación. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89: 183-192 pp.
- Whitton, B.A. & Potts, M. 2012. Introduction to the Cyanobacteria. En: B.A. Whitton. (eds) *Ecology of Cyanobacteria II. Their Diversity in Space and Time*. Edit. Springer, Dordrecht. 700 pp.

15. ANEXO 1.

TABLA 7. RELACIÓN DE LAS MUESTRAS CULTIVADAS POR LOCALIDAD MUESTREADA.

| Muestra | Estado | Localidad | Fecha |
|---------------------|---------------|--------------------------|--------------|
| 54 – 63; 98 | Veracruz | Costa de Oro | 16/03/2020 |
| 64 - 83; 96 – 97 | Veracruz | Playa Muñecos | 17/03/2020 |
| 95 | Veracruz | Morro de La Mancha | 17/03/2020 |

16. ANEXO 2

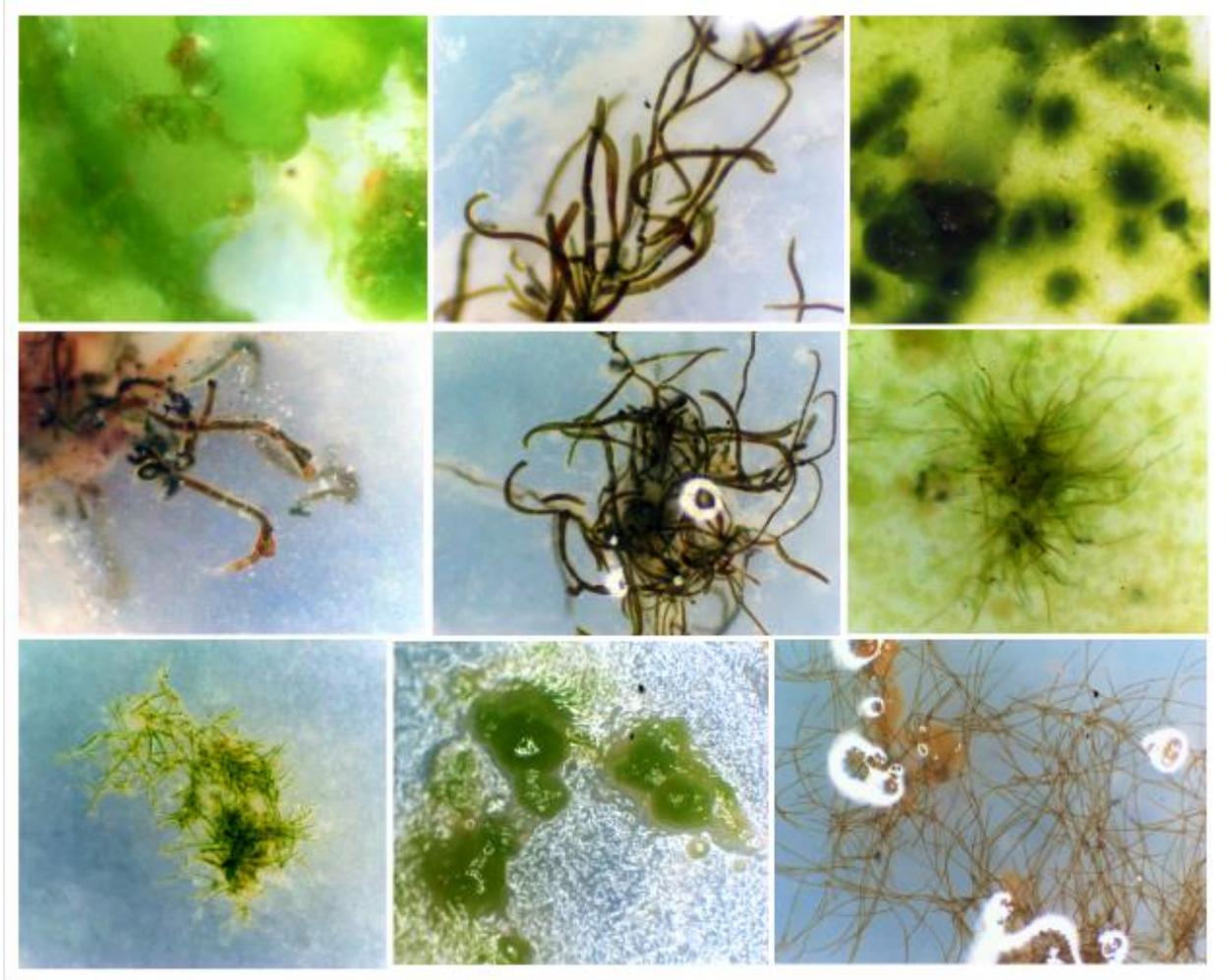


Fig. 26. Ejemplos de los distintos tipos de crecimientos de los cultivos. Se pueden observar crecimientos del tipo filamentosos formando solo matas (B, D, E, I); formando domos de filamentos manera de biofilm (G); crecimientos combinados (F); los filamentos verdes y los otros crecimientos cicales y nostocales; la formación de domos (H); costrosos o biofilms en forma de láminas (A, C).

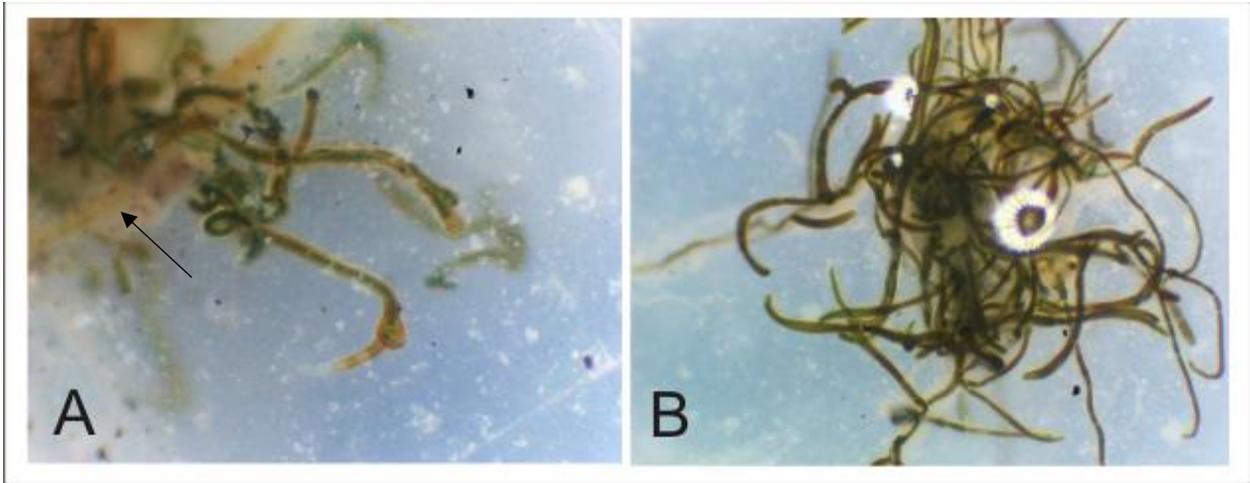


Fig. 27. Ejemplos de Crecimientos en cultivo. A) cultivo con diversas especies se observan los tricomas en verde de *Phylonema* sp., asociado a crecimientos de bacterias no fotosintéticas (Flecha) y otros cianoprocariontes cocales y nostocales. B) El crecimiento de *Phylonema* sp. Separado del resto de los organismos asociados en el biofilm formado en las cajas de cultivo.

17. ANEXO 3

TABLA 8.. MUESTRAS PROCESADAS UTILIZANDO TÉCNICAS MOLECULARES. LPP= ORGANISMOS FILAMENTOSOS DIFÍCILES DE IDENTIFICAR POR SU TAMAÑO, PERTENECIENTES A *LYNGBYA*, *PHORMIDIUM* O *PSEUDANABAENA*.

| Muestra | Localidad | Tipo Organismo | Cultivo | Código |
|---------|------------------|--|---------------|--------|
| 58 | Costa de Oro | <i>Petalonema</i> cf. <i>velutinum</i> | 58b.1 | 15 |
| 62 | Costa de Oro | <i>Nostoc</i> . sp. 1 | 62.3.2 | 9 |
| | | <i>Nostoc</i> . sp. 2 | 62.3 | V4 |
| 64 | Playa Muñecos | <i>Lpp.</i> | 64e.3 | 3 |
| | | <i>Kyrthuthrix</i> sp.1 | 64e.3 | 4 |
| | | <i>Kyrthuthrix</i> sp. 1 | 64e.3 | 5 |
| 66 | Playa Muñecos | <i>Calothrix</i> sp. 1 | 66.3.1.1 | 6 |
| | | <i>Scytonematopsis</i> sp. 4 | 66.3 | 10 |
| | | <i>Scytonematopsis</i> sp. 4 | 66.3.1.1 | V5 |
| 67 | Playa Muñecos | <i>Calothrix</i> sp. 2 | 67.1.3 | 18 |
| | | Filamento | 67.1.3 | V3 |
| | | <i>Calothrix</i> cf. <i>contarenii</i> | 67b.1.2.3 | V1 |
| 68 | Playa Muñecos | <i>Scytonematopsis</i> cf. <i>pilosa</i> | 68.2.4 | 14 |
| 69 | Playa Muñecos | <i>Petalonema</i> | 69b.2 | 2 |
| | | <i>Petalonema</i> | 69b.2 | V2 |
| 70 | Playa Muñecos | <i>Scytonematopsis</i> sp. 3 | 70b.1.1.1.1.4 | 19 |
| | | <i>Scytonematopsis</i> sp.2 | 70b.1.1.1.1 | 20 |
| 85 | Laguna La Mancha | <i>Lpp.</i> | 85.2 | 17 |

| | | | | |
|----|----------------------|---------------------------------------|---------|----|
| 89 | Laguna La Mancha | Mezcla Lpp. y <i>Calothrix</i> | 89.2.1 | 7 |
| | | <i>Calothrix</i> cf. <i>prolifera</i> | 89.2.1 | 8 |
| 96 | Playa Muñecos | <i>Petalonema velutinum</i> | 96b.1 | 1 |
| | | <i>Kyrthuthrix</i> sp. 1 | 96b.2 | 16 |
| 98 | Costa de Oro | cocos azules | 98a.1.3 | 11 |
| 98 | Costa de Oro casitas | Tipo <i>Schizothrix</i> | 98a.1.3 | 12 |
| 99 | | <i>Scytonematopsis</i> sp. 5 | 99.1.1 | 13 |

18. ANEXO 4

TABLA 9. LISTA DE SECUENCIAS DE GENBANK DE CIANOPROCARIOTES PARA HACER ANÁLISIS MOLECULARES.

| Género | Especie | Version | País | Ambiente |
|------------------------|----------------------------------|----------------|-------------|---|
| <i>Oscillatoria</i> | <i>Oscillatoria sancta</i> | NR114511 | USA | |
| <i>Petalonema</i> | <i>Petalonema alatum</i> | KM047022.1 | Slovakia | Slovensky raj National Park |
| <i>Scytonema</i> | <i>Scytonema hofmannii</i> | NR112180 | | |
| | <i>Scytonema singhii</i> | KT935473 | India | Agua dulce |
| <i>Rivularia</i> | <i>Rivularia</i> sp. | FJ660974 | México | Agua dulce microbialito in pond Poza Azules I |
| | <i>Rivularia</i> sp. | FJ660988 | México | Agua dulce microbialito in pond Poza Azules I |
| <i>Scytonematopsis</i> | <i>Scytonematopsis contorta</i> | HQ847561 | USA | Oahu, Hawaii |
| | <i>Scytonematopsis crustacea</i> | LC455661 | Japón | Colecciones NIES 266 |
| <i>Kyrtuthrix</i> | <i>Kyrtuthrix huatulcensis</i> | KT936560 | México | México: Oaxaca, Bahía San Agustín |
| | <i>Kyrtuthrix</i> sp. | MH989579 | México | |
| | <i>Kyrtuthrix munecosensis</i> | MH989582 | México | Playa Muñecos, Ver. Marino |
| | <i>Kyrtuthrix totonaca</i> | MH989580 | México | Playa Muñecos, Ver. Marino |
| | <i>Kyrtuthrix huatulcensis</i> | MH989581 | México | San Agustín, Oaxaca. Marino |
| <i>Calothrix</i> | <i>Calothrix</i> sp. | HF678513 | Reino Unido | |
| <i>Phyllonema</i> | <i>Phyllonema tangolundensis</i> | MG754003.1 | México | Supralitoral |
| | <i>Phyllonema ansata</i> | MG745301 | México | Marino, intermareal. Playa Muñecos |
| | <i>Phyllonema ansata</i> | KT936574 | México | Marino San Augustin |
| <i>Nunduva</i> | <i>Nunduva kania</i> | MF383372.1 | México | Veracruz, Playa Hermosa |

| | | | | |
|------------------|--------------------------------|-------------|-----------|--|
| | <i>Nunduva biana</i> | KT936563.1 | México | Oaxaca, San Agustín Bay |
| | <i>Nunduva kania</i> | MF383371 | México | tapete microbiano marino, |
| | <i>Nunduva fasciculata</i> | KT936567 | México | San Agustín, Oaxaca, Supralitoral, tapete microbiano, marino |
| | <i>Nunduva fasciculata</i> | KT936565 | México | San Agustín, Oaxaca, Supralitoral, tapete microbiano, marino |
| | <i>Nunduva fasciculata</i> | KT936568 | México | San Agustín, Oaxaca, Supralitoral, tapete microbiano |
| | <i>Nunduva komarkovae</i> | MF383375 | México | Supralitoral, tapete microbiano |
| | <i>Nunduva</i> sp. | NH989578 | México | Marino |
| | <i>Nunduva sanagustinensis</i> | KT936564 | México | San Agustín, Oaxaca, Supralitoral, tapete microbiano, marino |
| | <i>Nunduva</i> sp. | MF383373 | México | tapete microbiano marino |
| <i>Nostoc</i> | <i>Nostoc punctiforme</i> | NR_074317.1 | USA | |
| | <i>Noostoc mirabile</i> | MW649142 | China | Rocas subaérea en bosque Shennongjia |
| <i>Nodularia</i> | <i>Nodularia harveyana</i> | AJ781146.1 | Finlandia | |
| | <i>Nodularia spumigena</i> | DQ185241 | Canada | Suelo |

19. ANEXO 5.

DISTANCIAS GENÉTICAS NO CORREGIDAS DEL GÉNERO *KYRTUTHRIX*. EN ROJO EL VALOR MÁXIMO Y EN AZUL EL MÍNIMO.

| | MH989579 <i>Kyrtuthrix</i> sp. | MH989582 K. <i>munecosensis</i> | MH989581 K. <i>huatulcensis</i> | MH989580 K. <i>tononaca</i> | KT936560 K. <i>huatulcensis</i> | 20-5 |
|---------------------------------------|--------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|-----------------------------------|------------------------------------|-------|
| MH989579 <i>Kyrtuthrix</i> sp. | | | | | | |
| MH989582 K. <i>munecosensis</i> | 2.115 | | | | | |
| MH989581 K. <i>huatulcensis</i> | 3.795 | 4.157 | | | | |
| MH989580 K. <i>tononaca</i> | 4.653 | 4.111 | 4.685 | | | |
| KT936560 K. <i>huatulcensis</i> | 3.795 | 4.157 | 0.119 | 4.685 | | |
| <i>Kyrtuthrix</i> sp. 1 (20-5) | 4.794 | 4.482 | 6.518 | 6.932 | 6.518 | |
| <i>Kyrtuthrix</i> sp. 1 (58-5edit) | 4.614 | 4.303 | 6.280 | 6.815 | 6.280 | 2.334 |

20. ANEXO 6

DISTANCIAS GENÉTICAS NO CORREGIDAS DEL GÉNERO *PHYLONEMA*. EN ROJO EL VALOR MÁXIMO Y EN AZUL EL MÍNIMO.

| | <i>P. ansata</i> MG745301 | <i>P. ansata</i> KT936574 | <i>P.</i> <i>tangolundensis</i> MG754003 | <i>P. cf. ansata</i> (<i>Petalonema</i> <i>cf. velutinum</i>) 30-5 | <i>P. cf. ansata</i> (<i>Petalonema</i> <i>cf. velutinum</i>) 37-5 |
|---|------------------------------|------------------------------|--|---|---|
| <i>P. ansata</i> MG745301 | | | | | |
| <i>P. ansata</i> KT936574 | 0.328 | | | | |
| <i>P. tangolundensis</i> MG754003 | 4.842 | 5.253 | | | |
| <i>P. cf. ansata</i> (<i>Petalonema</i> <i>cf. velutinum</i>) 30-5 | 0.255 | 0.328 | 5.502 | | |
| <i>P. cf. ansata</i> (<i>Petalonema</i> <i>cf. velutinum</i>) 37-5 | 0.191 | 0.328 | 5.090 | 0.381 | |
| <i>P. cf. ansata</i> (<i>Petalonema</i> <i>cf. velutinum</i>) 29-5 | 0.065 | 0.332 | 5.000 | 0.130 | 0.065 |

21. ANEXO 7.

DISTANCIAS GENÉTICAS NO CORREGIDAS DEL GÉNERO *NUNDUVA*. EN ROJO EL VALOR MÁXIMO Y EN AZUL EL MÍNIMO.

| | KT936565 <i>N. fasciculata</i> | MF383372 <i>N. kania</i> | MF383371 <i>N. kania</i> | KT936568 <i>N. fasciculata</i> | KT936567 <i>N. fasciculata</i> | KT936563 <i>N. biana</i> | KT936564 <i>N. sanagustinensis</i> | MF383375 <i>N. komarkovae</i> | MH989578 <i>Nunduva</i> sp. | <i>Nunduva</i> sp. <i>Scytonema topsis</i> sp.4(28-5) | <i>Nunduva</i> sp. <i>Scytonema topsis</i> sp.4(35-5) | <i>Nunduva</i> sp. <i>Scytone matopsis</i> sp.4(31-5) |
|--|-----------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------|---------------------------------------|----------------------------------|--------------------------------|---|---|---|
| KT936565 <i>N. fasciculata</i> | | | | | | | | | | | | |
| MF383372 <i>N. kania</i> | 3.681 | | | | | | | | | | | |
| MF383371 <i>N. kania</i> | 3.68 | 0.96 | | | | | | | | | | |
| KT936568 <i>N. fasciculata</i> | 0.3 | 3.5 | 3.5 | | | | | | | | | |
| KT936567 <i>N. fasciculata</i> | 0.59 | 3.56 | 3.56 | 0.42 | | | | | | | | |
| KT936563 <i>N. biana</i> | 5.43 | 4.77 | 4.67 | 5.24 | 5.37 | | | | | | | |
| KT936564 <i>N. sanagustinensis</i> | 7.67 | 6.36 | 6.26 | 7.49 | 7.67 | 5.54 | | | | | | |
| MF383375 <i>N. komarkovae</i> | 6.05 | 5.14 | 4.73 | 5.87 | 5.93 | 5.27 | 6.38 | | | | | |
| MH989578 <i>Nunduva</i> sp. | 6.05 | 5.13 | 4.73 | 5.87 | 5.93 | 5.33 | 6.43 | 0.17 | | | | |
| <i>Nunduva</i> sp. <i>Scytonematopsis</i> sp. 4 (28-5) | 5.99 | 4.81 | 4.59 | 5.81 | 5.87 | 4.77 | 6.06 | 5.12 | 5.18 | | | |
| <i>Nunduva</i> sp. <i>Scytonematopsis</i> sp. 4 (35-5) | 5.7 | 4.53 | 4.31 | 5.52 | 5.58 | 4.49 | 6.01 | 5.31 | 5.37 | 0.24 | | |
| <i>Nunduva</i> sp. <i>Scytonematopsis</i> sp. 4 (31-5) | 5.76 | 4.59 | 4.37 | 5.58 | 5.64 | 4.55 | 6.07 | 5.37 | 5.43 | 0.3 | 0.06 | |
| MF383373 <i>Nunduva</i> sp. | 6 | 4.83 | 4.61 | 5.82 | 5.88 | 4.79 | 6.01 | 5.14 | 5.19 | 0.06 | 0.29 | 0.35 |

