



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Diversidad de los géneros *Scytonema* y *Petalonema*
(Scytonemataceae, Cyanoprokaryota) en los monumentos
arqueológicos de Palenque, Bonampak y Yaxchilán, Chiapas**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

CLAUDIA ITZEL PEDRAZA ACEVEDO



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. EBERTO NOVELO MALDONADO
2014**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno

Pedraza
Acevedo
Claudia Itzel
43 14 00 92
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
304249237

2. Datos del tutor

Dr.
Eberto
Novelo
Maldonado

3. Datos del sinodal 1

Dra.
María de los Angeles
Herrera
Campos

4. Datos del sinodal 2

M. en C.
Guadalupe
Vidal
Gaona

5. Datos del sinodal 3

M. en C.
Gloria
Garduño
Solórzano

6. Datos del sinodal 4

M. en C.
Lizeth
Sánchez
Zamora

7. Datos del trabajo escrito

Diversidad de los géneros *Scytonema* y *Petalonema* (Scytonemataceae, Cyanoprokaryota) en los monumentos arqueológicos de Palenque, Bonampak y Yaxchilán, Chiapas
97 p
2014

A mi familia.

A mi amiga Lyssania por su maravillosa amistad y apoyo.

A mis amigos y compañeros de la carrera.

A la ciencia por hacer posible imaginar, ver y asimilar más allá de lo que es desconocido.

AGRADECIMIENTOS

A la UNAM y a la Facultad de Ciencias por brindarme la oportunidad de ampliar y enriquecer mi conocimiento a través del increíble mundo de la biología. A cada uno de mis profesores.

Agradecimiento especial a mi profesor, tutor y amigo, el Dr. Eberto Novelo por su confianza, sabiduría y apoyo en la realización de este trabajo. También agradezco a la Dra. Rosaluz Tavera por sus observaciones y comentarios. A la M. en C. Guadalupe Vidal, gracias por su asesoría desde que inició este proyecto. Agradecimiento sincero a todo el jurado, fueron una parte esencial de este trabajo.

A los integrantes del Laboratorio de Algas Continentales. Ecología y Taxonomía, por sus explicaciones, observaciones, consejos y risas: Eleonor, Beatriz, Erika, Carlos, Roxana, Martha y Alejandra. También al equipo del proyecto Cuatro Ciénegas: Ulises, Luis y Gaby.

Agradezco al proyecto PAPIIT-UNAM por el apoyo financiero al proyecto IN221811. "Ecología y Biodeterioro algal en sitios Arqueológicos mayas en Chiapas".

ÍNDICE

Resumen	6
I. INTRODUCCIÓN	7
1.1 Cyanoprokaryota	7
1.2 Clasificación de Cyanoprokaryota	8
1.2.1 Nostocales Cavalier-Smith (2002).....	9
1.2.2 Scytonemataceae Rabenhorst ex Bornet et Flahault (1886)	9
1.2.3 <i>Petalonema</i> Berkeley ex Correns (1889).....	10
1.2.4 <i>Scytonema</i> Agardh ex Bornet et Flahault (1886).....	11
1.2.5 <i>Scytonema</i> subg. <i>Myochrotes</i> Bornet et Flahault 1886	12
1.3 Crecimientos subaéreos	13
1.4 Monumentos arqueológicos	14
1.4.1 <i>Biodeterioro en los monumentos arqueológicos</i>	15
II. ANTECEDENTES	18
III. OBJETIVOS	21
3.1 Objetivo general	21
3.2 Objetivos particulares	21
IV. JUSTIFICACIÓN	22
V. MATERIALES Y MÉTODOS	23
5.1 Sitios de estudio	23
5.1.1 <i>Palenque</i>	24
5.1.2 <i>Yaxchilán</i>	25
5.1.3 <i>Bonampak</i>	26
5.2 Identificación de las especies	27
5.3 Procesamiento de los datos morfológicos	27
5.4 Procesamiento de los datos ambientales	28
VI. RESULTADOS	29
6.1 Especies identificadas	29
6.2 Descripciones de las especies	35
6.3 Variaciones morfológicas	59
6.4 Variaciones ambientales	60
6.4.1 <i>Temporada de seca</i>	60
6.4.2 <i>Temporada de seca y lluvia</i>	66
6.4.3 <i>Temporada de lluvia</i>	68
VII. DISCUSIÓN	71
VIII. CONCLUSIONES	81
IX. PERSPECTIVAS	82
LITERATURA CITADA	85
ANEXO	94
Breve análisis bibliométrico de " <i>Scytonema</i> "	96

Resumen

Durante las últimas tres décadas las investigaciones sobre crecimientos algales subaéreos en monumentos arqueológicos han aumentado considerablemente a nivel mundial. En México como en muchas otras partes, su diversidad y ecología aún es poco conocida; se han explorado principalmente en los sitios arqueológicos mayas de Palenque, Bonampak y Yaxchilán en Chiapas, los cuales están cubiertos por crecimientos algales, en su mayoría de la división Cyanoprokaryota, siendo componentes importantes en la microflora de los muros de los tres sitios. El presente trabajo abordó el estudio de los crecimientos subaéreos, en particular los géneros de *Scytonema* y *Petalonema* pertenecientes a dicha división, desde la perspectiva taxonómica y ecológica. Se examinaron 69 preparaciones semipermanentes que contenían filamentos, a partir de la determinación morfológica se graficaron las características representativas de los géneros, mediante intervalos de mínimos y máximos con el sistema de Davidson y Stuessy, así se establecieron las variaciones morfológicas de las especies. Asimismo se documentaron las condiciones ambientales particulares (humedad relativa del sitio, temperatura y radiación luminosa) del lugar donde habita cada especie. El trabajo confirmó la presencia de 17 especies: *P. crassum*, *P. incrustans* y *P. densum*, *Scytonema (Myochrotes) amplum*, *Sc. bohneri*, *Sc. cincinnatum*, *Sc. drilosiphon*, *Sc. evanescens*, *Sc. hofmannii*, *Sc. javanicum*, *Sc. kwangsiense*, *Sc. minus*, *Sc. (M.) multiramosum*, *Sc. (M.) myochrous*, *Sc. ocellatum*, *Sc. (M.) tolypothrichoides* y *Sc. varium*. La compilación de la información morfológica y los datos ecológicos son importantes para el conocimiento de las especies que habitan en los tres sitios arqueológicos que forman parte del patrimonio nacional mexicano.

Palabras clave: Biodeterioro, *Scytonema*, *Petalonema*, taxonomía, ecología.

I. INTRODUCCIÓN

Los sitios arqueológicos mayas situados en la zona selvática tropical del estado de Chiapas: Palenque, Bonampak y Yaxchilán han sido objeto de estudio en diversas áreas de investigación como antropología, arqueología, ecología, taxonomía, biodiversidad, botánica, historia, ficología, evolución, genética, química, biotecnología, bioquímica, farmacología, toxicología, por mencionar algunas.

Los tres sitios están cubiertos por múltiples crecimientos algales, musgos, hepáticas y otras plantas; estos crecimientos son el resultado del establecimiento y desarrollo ecológico como parte de una comunidad (Novelo et al., 2007). La división Cyanoprokaryota ha sido de los crecimientos más exitosos en la colonización de ambientes terrestres (Lopez-Bautista et al., 2007). En particular, en este trabajo se abordarán los crecimientos subaéreos de las superficies de los muros de los tres edificios mayas descubiertos de vegetación y abiertos al público desde la perspectiva taxonómica y ecológica en los géneros *Scytonema* y *Petalonema* pertenecientes a la división Cyanoprokaryota. Estos crecimientos son los más visibles, extensos y abundantes con tonalidades verdes, rojos, pardos o negros. En (Novelo et al., 2007; Ramírez, 2006; Torres, 1991).

1.1 Cyanoprokaryota

Cyanoprokaryota, cyanobacteria o cyanophyta, son organismos procariontes capaces de realizar fotosíntesis oxigénica, son los precursores más importantes en la evolución de la Tierra; han colonizado el hábitat acuático y terrestre (Komárek, 2013). La importancia de su existencia se ha mantenido con tal vitalidad y función durante millones de años desde la era del Precámbrico

hasta el presente. Además del fascinante proceso de la generación de oxígeno y de gran importancia en los procesos biogeoquímicos en el planeta (Komárek, 2013). Cuantitativamente, se estima una biomasa global de 2×10^{14} g C o un millón de toneladas (10^{15} g) de biomasa húmeda (Garcia-Pichel et al., 2003; Whitton y Potts, 2012).

1.2 Clasificación de Cyanoprokaryota

La clasificación taxonómica de las cyanoprokaryotas es el único método para su entendimiento de diversidad y proceso de diversificación (Komárek, 2013). La reciente propuesta es utilizar taxonomía moderna a partir de una aproximación polifásica, estos estudios iniciaron en los noventa principalmente en taxonomía bacteriológica (Kämpfer y Glaeser, 2012; Vandamme et al., 1996).

La taxonomía moderna es una combinación de (1) aproximaciones moleculares, (2) caracterización de la diversidad morfológica en cultivo y en la naturaleza, (3) establecer límites ecológicos, ecofisiológicos y biogeográficos, (4) estudios de ultraestructura; estudios bioquímicos, y (5) la designación formal y correcta de taxa bajo reglas de nomenclatura botánico (morfológico) o bacteriológico (bioquímico) (Komárek, 2013)

La reclasificación bajo las aproximaciones modernas, han definido de nuevo a la división Cyanoprokaryota en tres órdenes: Chroococcales, Oscillatoriales y Nostocales; con alrededor de 150 géneros y más de 1,500 especies que han colonizado exitosamente casi todos los ambientes iluminados, sin embargo algunos organismos demandan una ecología muy específica (Albertano, 2012; Stal, 2007; Whitton y Potts, 2012).

1.2.1 Nostocales Cavalier-Smith (2002)

Corresponden a filamentos con tricomas iso o heteropolares, ramificaciones falsas o sin ellas; las células se dividen en un mismo plano y algunas de las cuales pueden ser diferenciadas facultativamente en heterocitos, los cuales son células especializadas cuya pared gruesa es una barrera de las condiciones intracelulares anaeróbicas necesarias para la función enzimática de la nitrogenasa. División celular perpendicular al eje principal del tricoma, multiplicación por medio de hormogonios (Brodie y Lewis, 2007; Novelo, 2011). Actualmente este orden se reconocen 10 familias y alrededor de 1,303 especies (Guiry y Guiry, 2014b).

1.2.2. Scytonemataceae Rabenhorst ex Bornet et Flahault (1886)

Talos con textura membranosa, mucilaginosa y como fieltros. Filamentos uniseriados, isopolares, raramente heteropolares; con ramas falsas; las ramificaciones usualmente inician en los tricomas entre las células vegetativas y dos heterocitos ligeramente distantes. Tricomas isopolares, cilíndricos, estrechos o ensanchados hacia el extremo. Vainas usualmente delgadas, firmes o mucilaginosas, con o sin color; frecuentemente lameladas, paralelas o divergentes, en otros casos en forma de embudo. Heterocitos a veces basales, generalmente intercalares, la mayoría son solitarios. Reproducción por hormogonios; con menos frecuencia por hormocitos (Desikachary, 1959; Komárek, 2013).

Actualmente se han reconocido 7 géneros: ***Brasilonema*** Fiore et al. 2007, ***Chakia*** Komárková et al. 2013, ***Kyrtuthrix*** Ercegović 1929, ***Petalonema*** Berkeley ex Correns 1889, ***Scytonema*** Agardh ex Bornet et Flahault 1886, ***Scytonema*** subg. ***Myochrotes*** Agardh ex Bornet et Flahault 1886 y ***Scytonematopsis*** Kiseleva 1931. Esta nueva delimitación, surgió de análisis filogenéticos a partir de las secuencias depositadas en la base de datos GenBank (septiembre

2012), dando como resultado la reclasificación y la transferencia de varios géneros (Komárek, 2013). Además, de varias clasificaciones tradicionales de los géneros dentro de esta familia, probablemente algunos géneros pertenecen a otros clados filogenéticos, como el caso de: *Petalonema* y *Scytonematopsis* podrían resultar taxa separados de la familia (Becerra-Absalón, 2014; Komárek, 2013).

1.2.3 *Petalonema* Berkeley ex Correns (1889)

= *Arthrosiphon* Kützing 1845; *Scytonema* Agardh sect. *Petalonema* (Berkeley) Bornet et Flahault 1886; *Croatella* Ercegović 1925, incl.

Filamentos libres, en agrupaciones o tapetes irregulares, postrados o erectos, enrollados de manera irregular, al principio son heteropolares con crecimientos apicales y con zonas meristemáticas subapicales. Ramificaciones falsas con una sola rama y comúnmente con ramas en pares, después son isopolares. Tricomas uniseriados, cilíndricos, a veces (en varias especies) ensanchados al final y angostos en la parte media; constricciones ausentes o presentes en las paredes transversales. Vainas prominentes, firmes, delimitadas, extremadamente anchas; la mayoría con lamelación divergente en forma de embudo o barril. Heterocitos intercalares, frecuentemente en las bases de las ramas, las cuales se forman entre dos heterocitos, esféricos, ovales, con forma de barril o cilíndricos; usualmente solitarios, raramente en pares. Reproducción por hormogonios (Komárek, 2013).

Este género fue descrito por primera vez por Berkeley (1883) e incorporado por Correns (1889) en su revisión “Über Dickenwachsthum durch Intussusception bei einigen Algenmembranen” (Guiry y Guiry, 2014a). Posteriormente lo han mencionado Borzì (1879), Bornet y Flahault (1886), Migula (1907), Ercegović (1929), Kosinskaja (1926), Frémy (1930),

Geitler (1932), Jaag (1943, 1945), Desikachary (1959), Prescott (1962), Starmach (1966), Bourrelly (1970), Thérézien y Coutè (1977) y Kukk et al. (2001). Komárek et al. (2013) lo han actualizado, circunscrito y definido a través de la taxonomía moderna.

Actualmente, el género tiene cerca de 20 especies; de hábitats subaéreos o ligeramente sumergidos en agua dulce, epilíticos, en suelos o epífito, varias especies son geográficamente conocidas de áreas limitadas, generalmente son especies tropicales (Guiry y Guiry, 2014a; Komárek, 2013).

1.2.4 *Scytonema* Agardh ex Bornet et Flahault (1886)

Talos filamentosos o formando estratos y películas de filamentos densamente entremezclados, libres o en fascículos, con ramas erectas. Filamentos con ramificaciones falsas en pares, raramente solitarias. Las ramificaciones se originan por la presencia de necridios entre dos heterocitos, pero no junto a ellos, ambas ramas crecen paralelas o en posición cruzada. Tricomas isopolares, cilíndricos, uniseriados, constreñidos en los septos. Las partes apicales de los tricomas son cilíndricas o ligeramente más amplias que el resto. Células apicales redondeadas, células intercalares generalmente más alargadas que anchas. Vainas firmes, limitadas, con lamelación paralela o divergente y con color. Células de color verde olivo a verde azul pálido. Gránulos abundantes e irregularmente dispuestos. Las células apicales con pseudovacúolas grandes. Heterocitos intercalares, solitarios, raramente en pares, cilíndricos o en forma de barril. Las células se dividen transversalmente en zonas meristemáticas cerca de los ápices. Multiplicación por hormogonios apicales. La germinación de los hormogonios es bipolar (Novelo, 2011).

Este género fue descrito por primera vez por Agardh (1885) e incorporado por Bornet et Flahault en su revisión de “Nostocacés Hétérocistées contenues dans les principaux herbiers de France” (Bornet y Flahault, 1886; Guiry y Guiry, 2014b). Posteriormente lo han mencionado Forti (1907), Tilden (1910), Frémy (1930), Geitler (1932), Bharadwaja (1934), Geitler y Ruttner (1935), Copeland (1936), Skuja (1949), Tiffany y Britton (1952), Desikachary (1959), Prescott (1962), Starmach (1966), Bourrelly (1970), Whitton (1971), Potts y Whitton (1980), Hoffmann y Demoulin (1985), Hoffmann (1986), Sant’Anna (1988), Anagnostidis y Komárek (1988) Komárek, Couté et al. (1999), Matern et al. (2001), Flechtner et al. (2002), Hoffmann et al. (2003) y Gugger y Hoffmann (2004). Komárek et al. (2013) lo han actualizado, circunscrito y definido a través de la taxonomía moderna.

Actualmente, el género es considerado cosmopolita, tiene cerca de 106 especies. Sin embargo, su distribución es restringida a nivel de especie, crece en hábitats subaéreos, acuáticos o edáficos, raramente en pantanos o aguas ácidas y pocas especies son marinas. Está estrechamente asociado con crecimientos subaéreos en regiones tropicales; sobre todo en sustratos calcáreos (Albertano, 2012; Komárek y Hauer, 2013; Komárek y Mareš, 2012; Komárek et al., 2013; Novelo, 2011; Tomaselli et al., 2000; Whitton y Potts, 2012). A continuación se muestra la descripción más actual del género *Scytonema*.

1.2.5 *Scytonema* subg. *Myochrotes* Bornet et Flahault 1886

Talos café oscuro o negruzco, postrado y adherido al sustrato, formando tapetes lanudos o en forma de césped; filamentos usualmente verde-azul oscuro, entremezclados \pm isopolares; comúnmente con ramificaciones falsas, la mayoría con ramas germinadas, menos frecuente con ramas únicas, curvadas; frecuentemente con vainas lameladas y pigmentadas. Las ramas no

inician con heterocitos (solamente en algunos). Tricomas más o menos cilíndricos, pero \pm más angostos en las partes viejas (algunas veces muy evidente), hacia el final son más estrechas, más constreñidas en las paredes y células más cortas. Células \pm cilíndricas, en la parte media frecuentemente más largas que anchas, hacia el final la mayoría tienen forma de túnel, \pm isodiamétricas hacia lo largo. Reproducción por desintegración de los filamentos y la colonia, comúnmente forman hormogonios (Komárek, 2013).

1.3 Crecimientos subaéreos

Un crecimiento subaéreo está conformado por el crecimiento de diversos microorganismos como algas, cianoprocariontes, bacterias, musgos, helechos, hongos, líquenes, protozoarios e invertebrados pequeños. Crecen y sobreviven en condiciones diversas y extremas sobre la roca, adheridos al sustrato y expuestos a la atmósfera (Albertano, 2012; Noack-Schönmann et al., 2014). Los microorganismos que habitan un crecimiento subaéreo tienen características metabólicas específicas, de tal manera que la vida en la superficie está adaptada al constante estrés físico y químico (Gorbushina, 2007). Generalmente, algas y cianoprocariontes son los colonizadores primarios en varias superficies como rocas, monumentos, paredes, muebles, metales, corteza y hojas de árboles y cabello de animales (Lopez-Bautista et al., 2007; McNamara y Mitchell, 2005). El éxito y supervivencia en este tipo de ambientes se atribuye a su crecimiento colectivo y adaptación al constante estrés provocado por la radiación solar, la desecación y rehidratación, las fluctuaciones de temperatura, la insuficiencia de nutrientes, etc. (Gorbushina, 2007; Lopez-Bautista et al., 2007; McNamara y Mitchell, 2005).

Eventualmente, la mayoría de las superficies pétreas son cubiertas, el crecimiento puede ser superficial (epilítico), protegido en hendiduras y fisuras (fisurícola), o puede penetrar su

crecimiento algunos milímetros o inclusive centímetros dentro de los poros de la roca (endolítico) (Scheerer et al., 2009).

La exposición de un crecimiento subaéreo, en especial de algas y cianoprocariontes, a la atmósfera presenta condiciones más variables a las de los organismos de ambientes acuáticos o suelo. Por lo tanto, la diversidad de algas subaéreas dependerá de múltiples condiciones ambientales, como la composición del sustrato, agua, luz, viento, humedad y temperatura. De igual manera, la disponibilidad de nutrientes como el carbono inorgánico, elementos metálicos, nitrógeno y fósforo son de vital importancia. Todas estas condiciones influirán en la colonización, sobrevivencia, estabilidad y crecimiento de la comunidad en las superficies (Albertano, 2012; Tomaselli et al., 2000).

1.4 Monumentos arqueológicos

Durante la primera mitad del siglo XIX se reportaron crecimientos biológicos en superficies como rocas y monumentos, principalmente por A. Humboldt, Charles Darwin y J.C. Ehrenberg (Albertano, 2012). Sucesivamente, se documentaron crecimientos de cianoprocariontes subaéreos por todo el mundo, especialmente en monumentos, siendo que hay un gran porcentaje a nivel mundial de estos, con valor arqueológico y cultural. Los monumentos fueron y son construidos con diferentes tipos de rocas (arenisca, granito, caliza, dolomita, basaltos etc.) e inevitablemente de manera lenta e irreversible se deterioran y desaparecen, debido a múltiples factores y uno de ellos es por la colonización de microorganismos (Albertano, 2012; Keshari y Adhikary, 2013; Ortega-Calvo y Ariño, 1995; Scheerer et al., 2009).

La caliza es una roca muy utilizada en la formación de muchos monumentos; su colonización por microorganismos forma parte de la transformación natural de reciclaje,

esencial para mantener la vida en la Tierra (Scheerer et al., 2009). La colonización en la superficie representa un ecosistema complejo, el cual incluye a múltiples organismos, la combinación de sus actividades contribuye al desgaste del sustrato (Keshari y Adhikary, 2013; Scheerer et al., 2009). El crecimiento de cianoprocariontes y algas en las rocas es muy visible por la coloración en las paredes de los monumentos que varían en las tonalidades desde verde azul, gris, marrón, violeta hasta negro. La adhesión a las rocas, ocurre por la producción y secreción de sustancias poliméricas extracelulares o EPS (por sus siglas en inglés) de los microorganismos a la superficie, las cuales facilitan la absorción y retención de humedad. Además con este tipo de mecanismo, los microorganismos evitan la decoloración, daños de clorofila y ADN por la elevada exposición a la radiación UV (Albertano, 2012; Asencio y Hoffmann, 2010; Hoffmann y Demoulin, 1985; Rajkowska et al., 2013).

1.4.1 Biodeterioro en los monumentos arqueológicos

El biodeterioro puede ser definido como cualquier cambio no deseable en las propiedades de un material, mediante procesos físicos, químicos y también causado por actividades vitales de los microorganismos en superficies; de manera particular en los monumentos se han reportado alteraciones mecánicas, estéticas y daños por estos (Dakal y Cameotra, 2012; Ortega-Calvo y Ariño, 1995; Papida et al., 2001; Sáiz-Jiménez y Videla, 2002). Las cianoprocariontes son conocidas como agentes biodeteriorantes, su acción como tal a través de sus actividades metabólicas y procesos de biomineralización en los monumentos pueden causar estas alteraciones, sobre todo su crecimiento en regiones tropicales es aún discutida. De manera general, el conocimiento de las cianoprocariotes es aún poco investigado y/o poco claro en

cómo es que produce un efecto negativo en los materiales donde están creciendo (Ljaljevic-Grbic et al., 2010; Lopez-Bautista et al., 2007; Novelo et al., 2007).

Uno de los efectos negativos que se ha tratado durante mucho tiempo, es la secreción de ácidos orgánicos liberados por un crecimiento subaéreo, al aumentar la disolución de la roca, en especial al interactuar con el agua y la depositación de partículas inorgánicas mediante los escurrimientos o filtraciones de agua (Komárek, 2013; McNamara y Mitchell, 2005; Novelo et al., 2007; Ortega-Calvo y Ariño, 1995). La secreción del mucilago por toda la comunidad en las zonas de escurrimiento favorece a que las partículas inorgánicas, como cristales de carbonato queden atrapados en la trama de algas y se acumulen en numerosos tipos de vainas con varias partículas inorgánicas formando costras densas y duras. El caso más común es la impregnación por precipitados calcáreos en las vainas de muchas especies, estas incrustaciones de calcio podrían indicar que la recalcificación es un mecanismo de biodeterioro (Komárek, 2013; Novelo et al., 2007; Ortega-Calvo y Ariño, 1995).

Sin embargo, aún no se ha resuelto por completo este supuesto, siendo que no todos los ácidos orgánicos producidos por los microorganismos causan una disolución inmediata en la roca, por ejemplo, la secreción de oxalato de calcio, es poco soluble en agua en comparación con el carbonato de calcio, se ha sugerido que la formación de este y otros compuestos podrían proteger a la roca (McNamara y Mitchell, 2005). Otros factores ambientales también contribuyen a la disolución de la roca como la lluvia, el viento y la cristalización en los poros de la roca, provocados por las variaciones en la humedad relativa, temperatura y las actividades metabólicas del crecimiento subaéreo (Papida et al., 2001).

El efecto más evidente es el estético resultado de la coloración de los crecimientos, que a su vez es producido por los pigmentos celulares, pero en realidad este tipo de secreción es un mecanismo para reflejar y atenuar la radiación solar en la superficie (Noack-Schönmann et al., 2014; Novelo et al., 2007). Cabe mencionar que un crecimiento subaéreo no es una entidad estática, por lo contrario, crece y cambia con el paso del tiempo, así que hay un constante recambio y acumulación del material (orgánico e inorgánico) que está en contacto con el aire y pueden ser transportado (Noack-Schönmann et al., 2014).

II. ANTECEDENTES

Durante las últimas tres décadas, la investigación sobre los crecimientos algales subaéreos en monumentos arqueológicos han aumentado considerablemente. Algunos de los estudios más relevantes sobre algas subaéreas, se han llevado a cabo en países como: Italia, Australia, Brasil, América Latina, España, India, Nepal e Israel (Lopez-Bautista et al., 2007 y Loyo, 2009).

En México, la mayoría de los estudios se han realizado en zonas tropicales, debido al alto grado de biodeterioro, donde la temperatura, la humedad relativa y las lluvias anuales son elevadas, favoreciendo a dichos crecimientos. Particularmente, cianoprocariontes cocoides y filamentos, los cuales predominan en los monumentos de Latino América (Dakal y Cameotra, 2012; Ortega-Calvo y Ariño, 1995). Algunos de los estudios sobre algas subaéreas se han llevado a cabo en los siguientes estados de nuestro país: Yucatán (Ortega-Morales et al., 2000; Videla et al., 2000), Campeche (Ortega-Morales et al., 2005), Quintana Roo (Videla et al., 2000) y Chiapas (Loyo, 2009; Mireles Vázquez, 2012; Ramírez et al., 2010; Ramírez, 2006, 2012; Torres, 1991).

En México se han registrado 2 poblaciones de *Petalonema densum* una en Nonoalco, San Luis Potosí y otra en Quintana Roo (Becerra, 2002; Becerra-Absalón y Tavera, 2003); mientras que para *Scytonema* se han registrado 16 especies: *Scytonema arcangelii* (Montejano et al., 2005); *Scytonema cincinnatum* (Cantoral, 1993; Cartajena, 2004) y *Scytonema simplex* (Montejano et al., 2005) para la Huasteca Potosina; *Scytonema bohneri* (Novelo, 2011), *Scytonema chiastum* (Ávila, 1989) para Tehuacán, Puebla; *Scytonema coactile* en Morelos (Montejano et al., 2005; Valadez et al., 1996); *Scytonema guyanense* (Ramírez, 2006), *Scytonema hofmannii* (Ortega, 1984; Torres, 1991) para Chiapas y en varias localidades;

Scytonema javanicum (Rivera-Aguilar et al., 2006); *Scytonema millei*, *Scytonema mirabile*, *Scytonema myochrous*, *Scytonema schmidtii*, *Scytonema stuposum* en Chiapas (Ramírez, 2006; Torres, 1991); *Scytonema ocellatum* en Tehuacán, Puebla (Ávila, 1989).

Chiapas, es uno de los estados que más se ha explorado en los estudios descriptivos de algas subaéreas. Torres (1991) realizó una identificación taxonómica de las especies que componen los crecimientos algales en Palenque y determinó seis especies de *Scytonema* de manera frecuente y abundante, recubriendo muros, las techumbres, los cuerpos y las escalinatas de los edificios en forma de manchas de color negro con crecimiento en forma de césped. Además, aplicó diferentes biocidas sobre los crecimientos subaéreos registrando su efecto en la morfología de los crecimientos y sobre las construcciones.

Seis especies descritas por Torres (1991) de *Scytonema* (*Sc. hofmannii*, *Sc. millei*, *Sc. mirabile*, *Sc. myochrous*, *Sc. schmidtii*, *Sc. stuposum*) procedentes del muro principal del Santuario del Templo de la Cruz, sitio que comúnmente está expuesto a la acción directa de los rayos solares. También indicó que todas las especies produjeron deterioro estético, físico, mecánico y probablemente químico en los materiales arquitectónicos.

Por otro lado, Ramírez (2006) realizó un inventario de las algas que se desarrollan en el Palacio, Palenque. Dentro de sus resultados determinó sólo una especie del género *Scytonema*. Indicó que la especie *Scytonema guyanense*, presentó variaciones morfológicas similares a las registradas por Torres (1991), influida por las condiciones ambientales como la orientación, la humectación del muro y la ciudad. Ramírez (2012) describió los crecimientos subaéreos que se desarrollan en los monumentos mayas de los sitios arqueológicos de Palenque, Yaxchilán y Bonampak. Mediante diferentes estudios, identificó microorganismos fotosintéticos de estas

tres ciudades. Una de las especies más abundantes es *Scytonema guyanense* de igual manera indica que esta especie presentó variaciones morfológicas.

Recientemente, Becerra-Absalón (2014) realizó un estudio sistemático de la familia Scytonemataceae sensu Komárek (2010), durante el periodo comprendido 2009 al 2011. Analizó morfológicamente y filogenéticamente 9 poblaciones mexicanas de la familia. Cinco especies de *Brasilonema*: *B. tolantongensis*, *B. roberti-lamii*, *Brasilonema sp.* de Cascada encantada, *Brasilonema sp.* de Xilitla y *Brasilonema sp.* de Zapotitlán; 3 especies de *Scytonema*: *Scytonema sp.* del Valle de Zapotitlán, *Sc. mirabile*, *Scytonema sp.*, de Micos; una especie de *Petalonema*: *P. alatum* de Nonoalco, Hidalgo.

III. OBJETIVOS

3.1 Objetivo general

- Documentar la distribución de las especies de *Scytonema* y *Petalonema* en las zonas arqueológicas de Palenque, Bonampak y Yaxchilán en Chiapas.

3.2 Objetivos particulares

- Documentar los intervalos de variación de los caracteres morfológicos utilizados en la sistemática botánica para distinguir entre las especies de *Scytonema* y *Petalonema*.
- Documentar la presencia de variantes morfológicas de cada una de las especies en condiciones ambientales particulares.
- Describir las especies de *Scytonema* y *Petalonema* en las tres ciudades arqueológicas siguiendo criterios botánicos.

IV. JUSTIFICACIÓN

Las especies registradas por Torres (1991) en Palenque son: *Scytonema hoffmanii*, *Sc. millei*, *Sc. mirabile*, *Sc. myochrous*, *Sc. schmidthii* y *Sc. stuposum*. Por otra parte, Ramírez (2006) registró a *Sc. guyanense* para el mismo sitio y argumentó que la variación de la especie puede incluir morfologías similares a las registradas por Torres como especies diversas. En el 2012 Ramírez reportó *Sc. guyanense* para Palenque y Bonampak.

Una evaluación previa de la distribución de la supuesta *Scytonema guyanense* mostró un gran número de morfologías relacionadas con condiciones ambientales como la orientación y la humedad relativa del ambiente. Por esa razón, es necesario reevaluar nuevamente de manera profunda la diversidad en la morfología de las especies del género *Scytonema* y *Petalonema*, importante para su identificación. Después, compararlas con las descritas para otros géneros de la familia presentes en la zona (no mencionados en los trabajos previos) y asociar esa morfología a las condiciones ambientales originales. Así como también, se propone la revaloración de los caracteres taxonómicos y su aplicación en la delimitación de las especies del género de las tres ciudades.

V. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Sitios de estudio

El material utilizado en este trabajo proviene de las recolectas de tres sitios arqueológicos que forman parte del patrimonio mexicano. Realizadas en el proyecto Biodeterioro Algal en Monumentos Mayas de la Zona Tropical (2003-2012) y corresponden a los sitios arqueológicos de Palenque, Bonampak y Yaxchilán (Fig. 1) ubicados en el estado de Chiapas. Palenque ha sido declarado como Patrimonio de la Humanidad por la UNESCO y de gran importancia turística, además Bonampak y Yaxchilán como patrimonio nacional (Loyo, 2009; Ramírez, 2006).

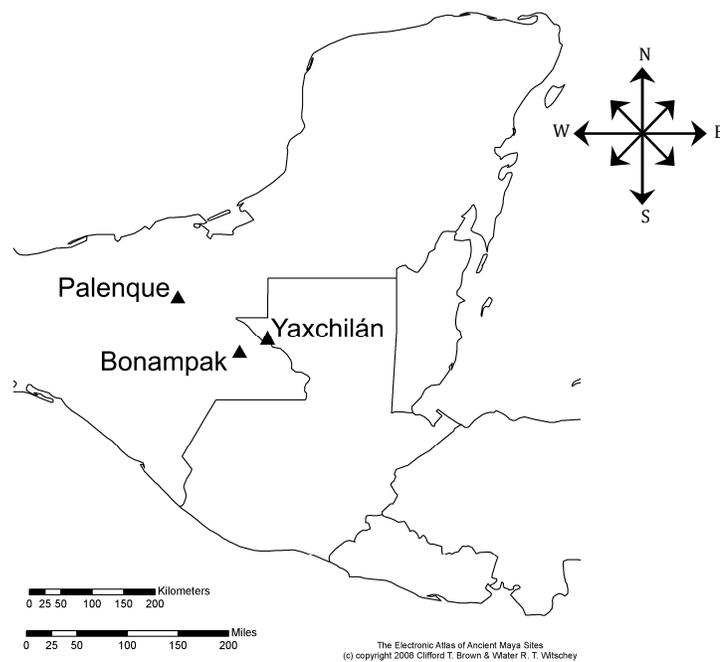


Fig. 1 Ubicación de las tres ciudades arqueológicas mayas: Palenque, Yaxchilán y Bonampak. Mapa modificado de "The Electronic Atlas of Ancient Maya Sites" (Witschey & Brown, 2008).

5.1.1 Palenque

La ciudad de Palenque (Fig. 2) se ubica al norte del estado de Chiapas ($17^{\circ} 29'30''$ N y $92^{\circ} 50'20''$ O), una altitud de 160 m. La zona arqueológica se encuentra a 8 km al noroeste de la población más cercana, Santo Domingo de Palenque. Su clima tropical lluvioso, cálido-húmedo, de tipo (Amw'' (e) g), la temperatura más baja se registra en los meses de octubre a febrero ($<32^{\circ}\text{C}$) y la más elevada ($>40^{\circ}\text{C}$) de marzo a junio (Ramírez, 2012). Esta región registra precipitaciones intensas de junio a noviembre, durante el mes de septiembre de 433.7 mm, y de 49.0 mm en el mes de marzo, con un promedio anual de 2,156.1 mm (Torres, 1991).

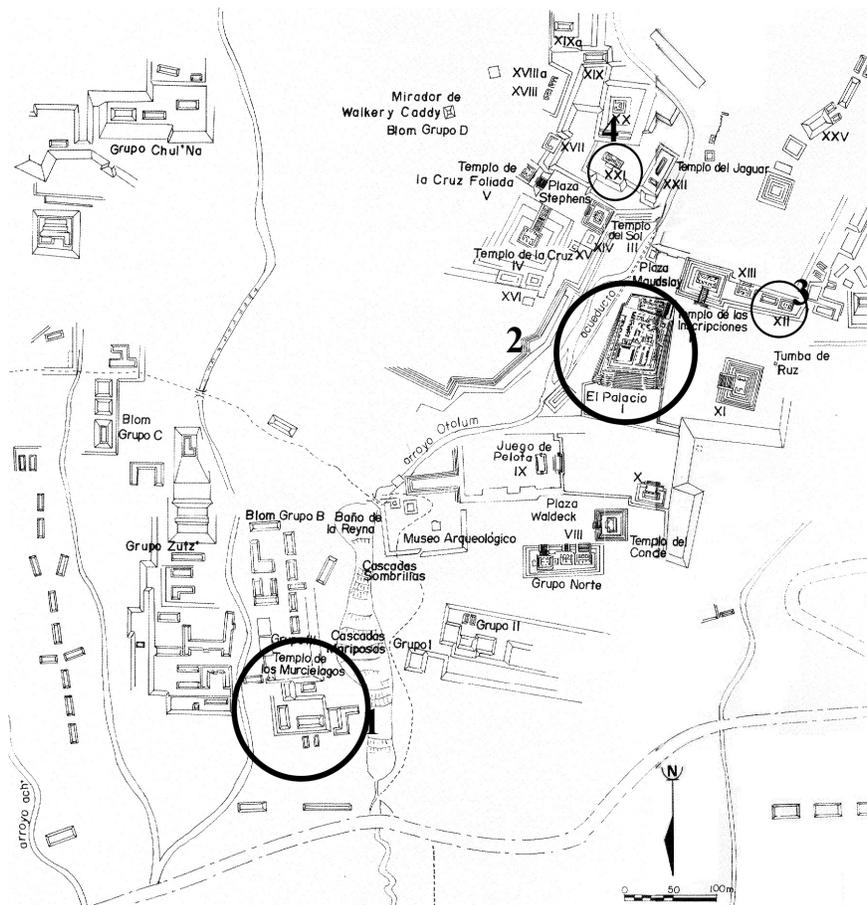


Fig. 2. Ciudad de Palenque, representación en círculos de las zonas donde se realizaron las recolecciones de las muestras analizadas en este trabajo 1) Templo de los Murciélagos, 2) El Palacio, 3) Grupo XII Templo de la Calavera y 4) Anexo del Edificio 21 (ver detalles en Tabla 1).

5.1.2 Yaxchilán

La ciudad de Yaxchilán (Fig. 3) se localiza en el estado de Chiapas, en la zona más oriental del sitio, a las orillas del Río Usumacinta, donde hay un inmenso y espeso manto de la selva tropical Lacandona ($16^{\circ} 50'28''$ N y $91^{\circ} 00'36''$ O) (Ramírez, 2012). Clima húmedo tropical, promedio anual de la temperatura *ca.* 25.5°C y los intervalos de precipitación anual *ca.* 1,560 y 2,380 mm, con un promedio cercano a 1,950 mm (Meave et al., 2008). La región está conformada por plegamientos de roca caliza del periodo Terciario y amplios valles por donde hoy fluye el Usumacinta, cuya corriente va de sur a norte (Instituto Nacional de Antropología e Historia, 2013).

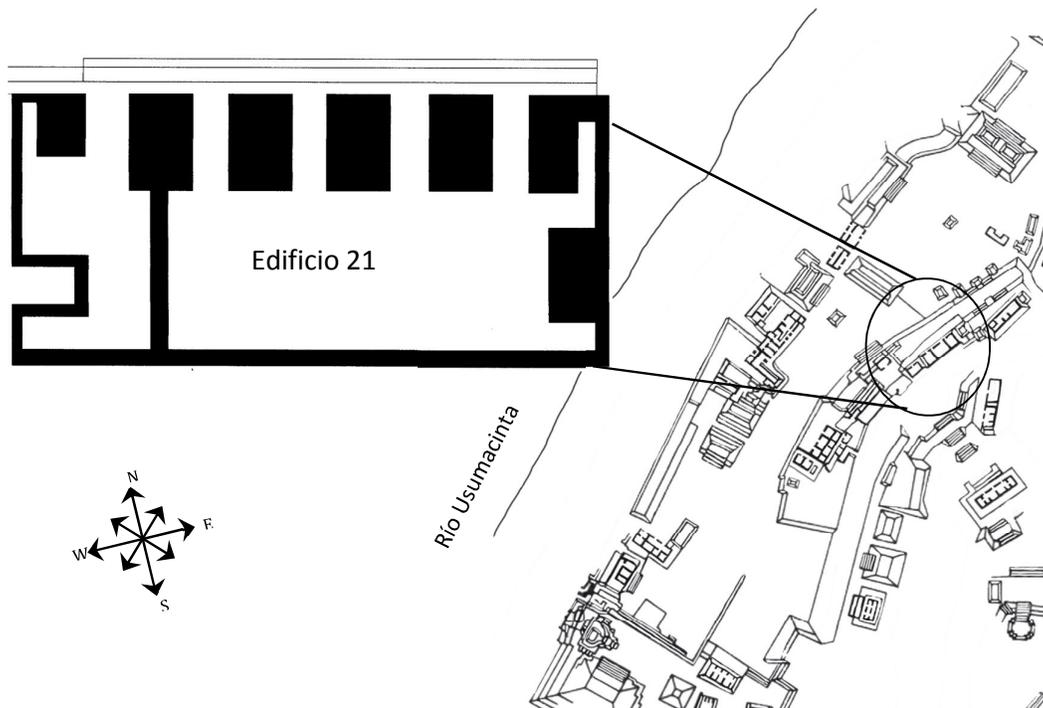


Fig. 3. Ciudad de Yaxchilán, representación en círculo el Edificio 21 donde se realizaron las recolectas de las muestras analizadas en este trabajo (ver detalles en Tabla 1).

5.1.3 Bonampak

La ciudad de Bonampak (Fig. 4) se ubica en la selva Lacandona de Chiapas, en el valle del río Lacanhá ($16^{\circ} 40' 34''\text{N}$ y $91^{\circ} 08' 46''\text{O}$); a unos 30 km al sur de la Ciudad de Yaxchilán (Ramírez, 2012). Con una extensión de más de cuatro kilómetros cuadrados. Las principales edificaciones se construyeron sobre una cadena de colinas que corren por el centro del valle, desde la sierra de La Cojolita hasta la orilla del río (Instituto Nacional de Antropología e Historia, 2013). El clima dominante es el cálido húmedo, con temperatura media anual mayor de 22°C . La precipitación anual es superior a los 2,500 mm con vientos dominantes del norte (Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático, 2007).

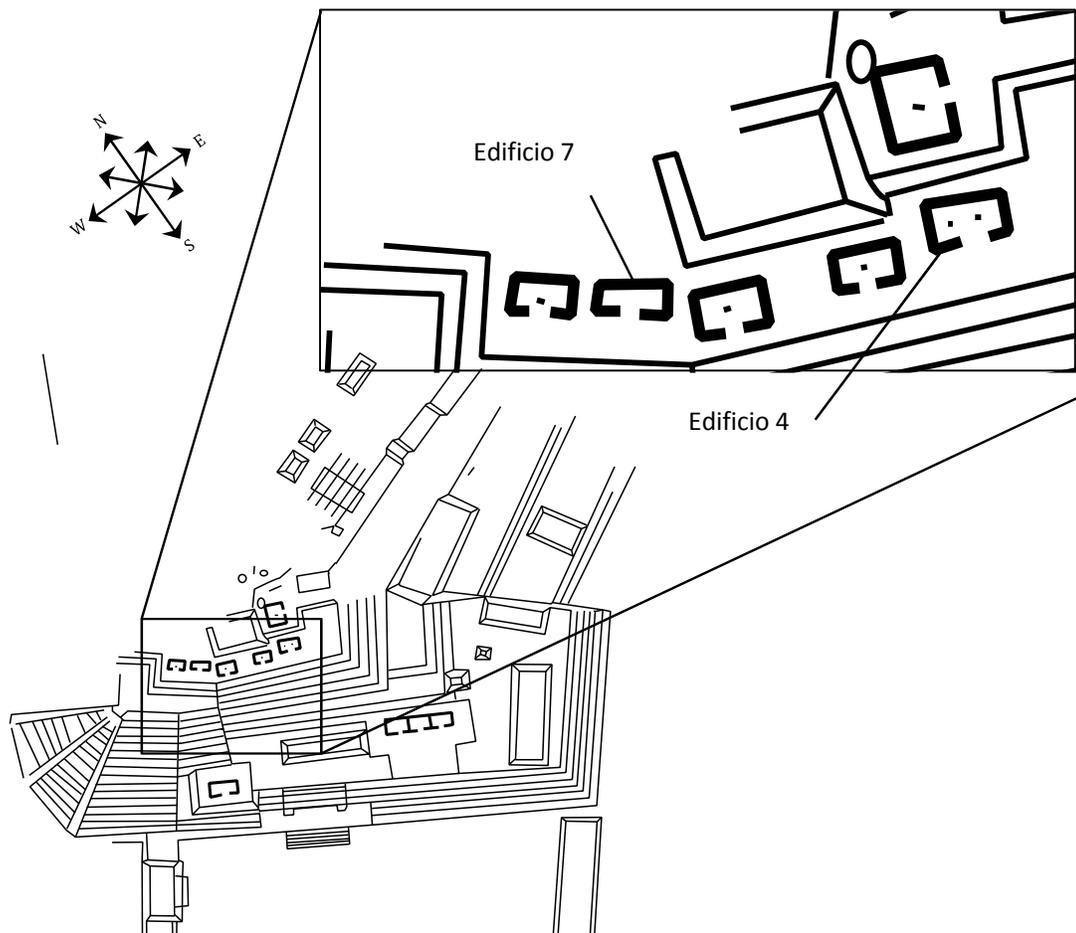


Fig. 4. Ciudad de Bonampak, representación de los edificios donde se realizaron las recolectas de las muestras analizadas en este trabajo (ver detalles en Tabla 1).

5.2 Identificación de las especies

El proyecto Biodeterioro Algal en Monumentos Mayas de la Zona Tropical (2003-2012) cuenta con un total de 865 muestras biológicas en preparaciones permanentes por triplicado; de estas fueron consideradas para este trabajo aquellas que se presentaran formas de crecimiento con filamentos (cada muestra por triplicado) de Palenque, Bonampak y Yaxchilán.

Se revisaron 23 preparaciones permanentes por triplicado. La revisión incluyó observaciones de las preparaciones permanentes, anotaciones de datos morfológicos tanto cuantitativos como cualitativos, se fotografiaron y se realizaron esquemas. Las fotografías y observaciones se realizaron con un microscopio con contraste interdifereencial (NIKON Optiphot) con cámara digital NIKON COOLPIX.

Para la determinación taxonómica de las especies de los géneros *Scytonema* y *Petalonema*, se utilizó la siguiente bibliografía: Frémy (1930), Geitler (1932), Desikachary (1959), Komárek (2013). También se utilizaron tres bases de datos, Algaebase (Guiry & Guiry, 2014b), CyanoDB (Komárek & Hauer, 2013) y Taxfich (LACET, 2014) para obtener información más actualizada y detallada sobre su clasificación taxonómica y su distribución a nivel mundial y local.

5.3 Procesamiento de los datos morfológicos

De los datos recolectados se consideraron caracteres morfológicos cuantitativos (o valores continuos): 1. ancho de los filamentos (Af), 2. ancho de los tricomas (At), 3. largo de las células (Lc), 4. ancho del heterocito (Ah), 5. largo del heterocito (Lh); los datos fueron convertidos a porcentaje, donde el cero corresponde al valor menor del intervalo correspondiente y el cien por ciento corresponde al valor mayor.

Los caracteres cualitativos considerados fueron 6. número de formas de los heterocitos (Hf), 7. tipo de lamelación (Vn), 8. granulación celular (Cg), 9. pseudovacúolas apicales (Vc), 10. incrustaciones de calcio (Ca); los datos se expresaron en valores numéricos y porcentaje. Los datos se graficaron en diagramas de radar con el sistema de Davidson y Stuessy (Davidson, 1947; Stuessy, 1990) para distinguir las variantes morfológicas de manera directa (Fig. 5).

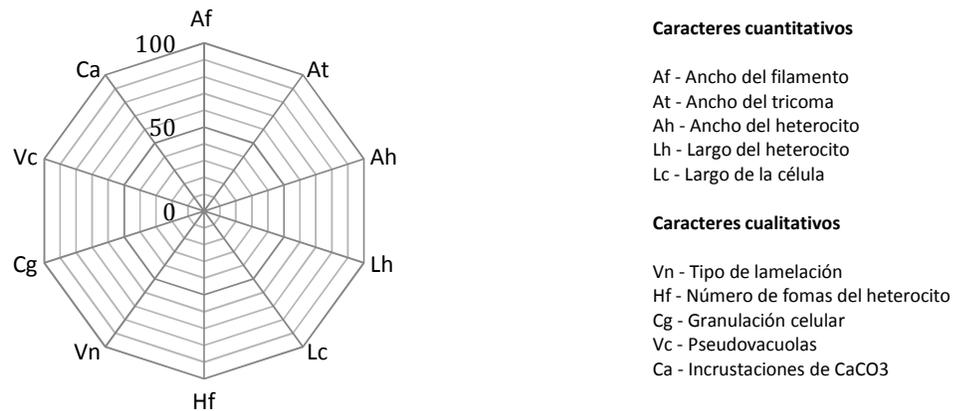


Fig. 5. Representación de la construcción de los diagramas de radar con los caracteres cualitativos y cuantitativos de las especies.

5.4 Procesamiento de los datos ambientales

Los datos ambientales de humedad relativa (%), temperatura ambiental (°C) y radiación luminosa fotosintéticamente activa (o PAR por sus siglas en inglés) en $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ fueron graficados mediante histogramas con los datos mínimos y máximos de estos. Se representaron los datos ambientales disponibles por temporada de lluvia (mayo-junio) y temporada de seca (noviembre-abril) de cada sitio, esto permitió tener un marco general de cómo se distribuyen las especies con respecto a las condiciones ambientales. Esto fue posible sólo en aquellos datos disponibles para cada sitio donde se tomaron las muestras.

VI. RESULTADOS

6.1 Especies identificadas

De las 69 preparación analizadas (Tabla 1) se han reconocido 3 especies de *Petalonema* (Tabla 3): (1) *Petalonema crassum*, (2) *P. incrustans*, (3) *P. densum*; 14 especies de *Scytonema* (Tabla 4, Tabla 5): (4) *Scytonema (Myochrotes) amplum*, (5) *Sc. bohneri*, (6) *Sc. cincinnatum*, (7) *Sc. drilosiphon*, (8) *Sc. evanescens*, (9) *Sc. hofmannii*, (10) *Sc. javanicum*, (11) *Sc. kwangsiense*, (12) *Sc. minus*, (13) *Sc. (M.) multiramosum*, (14) *Sc. (Myochrotes) myochrous*, (15) *Sc. ocellatum*, (16) *Sc. (Myochrotes) tolypothrichoides* y (17) *Sc. varium* de acuerdo a los criterios taxonómicos revisados.

La distribución de las 14 especies (Tabla 2) en las tres ciudades de acuerdo a la temporada de recolecta. Temporada de seca: *P. crassum*, *P. incrustans*, *P. densum*, *Sc. (Myochrotes) amplum*, *Sc. cincinnatum*, *Sc. drilosiphon*, *Sc. javanicum*, *Sc. ocellatum*, *Sc. varium*. Temporada de seca y lluvia: *Sc. evanescens*, *Sc. (M.) multiramosum*, *Sc. (M.) myochrous*. Temporada de lluvia: *Sc. bohneri*, *Sc. hofmannii*, *Sc. kwangsiense*, *Sc. minus*, *Sc. (M.) tolypothrichoides*.

Tabla 1. Datos de las muestras recolectadas en Palenque, Yaxchilán y Bonampak. Datos ambientales del lugar de recolecta, humedad relativa (HR), radiación luminosa fotosintéticamente activa (PAR), humedad del muro vertical (HV) y humedad del muro horizontal (HH).

Muestra	Sitio	Edificio	Dirección	Fecha	Temp. (°C)	HR (%)	PAR ($\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$)	HV (%)	HH (%)	
BA13	Palenque	Palacio (basamento)	O	14/06/03	30-45	42-60	1-2067	—	—	
BA59		Palacio	E	07/11/03	27-29	68-77	11-402	—	—	
BA83					29-33	51-59	3-332	—	—	
BA88			N	23/04/04	28-33	54-66	38-1031	—	—	
BA97		O	27-30		58-75	3-154	—	—		
BA112		Palacio	E	15/11/04	23-24	83-85	13-199	—	—	
BA134					24-42	44-78	1-1376	—	—	
BA137			S	25-42	44-78	1-1376	—	—		
BA157		Murciélagos (basamento)			04/08/06	24-35	61-96	4-1704	—	—
BA169		Palacio casa A atrás de muro de Medallones	E		05/08/06	27-32	60-85	216-1294	—	—
BA237		Palacio crujía de la Torre	S		16/01/06	27-32	65-85	—	—	—
BA252		Palacio, 4ta pilastra pasillo de los esclavos	E		16/01/07	23-28	72-92	2-144	999	590
BA315		Yaxchilán	Edificio 21, cubierta superior del muro	N	20/01/07	24-28	66-81	39-116	71	12
BA317	24-28					70-88	39-116	200	243	
BA327	24-28					46-88	39-116	999	854	
BA338	Bonampak	A un costado. Edificio 4	E	21/01/07	24-26	65-79	4-29	199	204	
BA341					24-26	65-79	4-29	170	158	
BA427		Edificio 7 exterior. 2da crujía exterior	O		09/08/07	29-39	36-71	4-1361	761	215
BA712	Palenque	Palacio casa A. Pasillo paralelo a medallones	E		23/01/11	—	82	—	999	999
BA802		Anexo Edificio 21	O	03/05/12	—	26	—	219	238	
BA804					—	21	—	240	163	
BA805					—	46	—	390	211	
BA830		Grupo XII. Templo de la Calavera	N		04/05/12	—	50	—	833	712

Tabla 2. Distribución de las especies en las tres ciudades por su temporada de recolecta: lluvia (mayo-octubre) y seca (noviembre-abril).

Especie / Muestra	Jun (lluvia)	Nov (seca)	Abr (seca)	Nov (seca)	Ago (lluvia)	Ene (seca)	Ago (lluvia)	Ago (lluvia)	Ene (seca)	May (lluvia)
<i>P. crassum</i> (BA59)		x								
<i>P. incrustans</i> (BA112)				x						
<i>P. densum</i> (BA315, BA805)							x			
<i>Sc. (Myochrotes) amplum</i> (BA137)				x						x
<i>Sc. bohneri</i> (BA802, BA804)										x
<i>Sc. cincinnatum</i> (BA97, BA134)			x	x						
<i>Sc. drilosiphon</i> (BA317)								x		
<i>Sc. evanescens</i> (BA237, BA327)					x	x				
<i>Sc. hofmannii</i> (BA157)					x					
<i>Sc. javanicum</i> (BA83)			x							
<i>Sc. kwangsiense</i> (BA341)						x				
<i>Sc. minus</i> (BA169)					x					
<i>Sc. (M.) multiramosum</i> (BA338, BA427)						x	x			
<i>Sc. (M.) myochrous</i> (BA13, BA88)	x		x							
<i>Sc. ocellatum</i> (BA712)									x	
<i>Sc. (M.) tolypothrichoides</i> (BA830)										x
<i>Sc. varium</i> (BA252)						x				

Tabla 3. Características morfológicas de las especies de *Petalonema*.

Caracteres	<i>P. crassum</i>	<i>P. densum</i>	<i>P. incrustans</i>
Forma del talo	Fieltro	Aterciopelado	Fieltro
Color del Talo	Amarillo pardusco	pardusco	amarillento
Ancho de filamentos (μm)	16.6-44.8	24-41.5	16.6-33.2
Ancho de tricomas (μm)	8.3-13.2	6-14.9	8.8-11.6
Largo de las células (μm)	3.3-13.2	4.9-8.3	3.3-8.3
Color de las células	Verde azul	Verde azul a verde olivo	Verde pálido
Vainas	Paralelas y divergentes	divergentes	Paralelas y divergentes
Color de las vainas	Amarillo pardusco o hialino	Amarillo pardusco, a veces hialina	Amarillo pardusco
Heterocitos (μm)	9.9-14.9 \times 11.6-14.9	8.3-16.6 \times 9.9-19.9	8.8-21.5 \times 11.6-16.6
Formas de los heterocito	Oblongos, rectangulares	Rectangulares	Oblongos y cuadrados

Tabla 4. Características morfológicas de las especies de *Scytonema*.

Caracteres	<i>Sc. (M.) amplum</i>	<i>Sc. bohneri</i>	<i>Sc. cincinnatum</i>	<i>Sc. drilosiphon</i>	<i>Sc. evanescens</i>	<i>Sc. hofmannii</i>	<i>Sc. javanicum</i>
Forma del talo	Fieltro	Enredado	Afelpado	Aterciopelado	Fieltro, acolchonado	Afelpado	Acolchonado
Color del Talo	Pardusco	Amarillo pardusco	Pardusco	Pardusco	Pardos o hialinos	Verde botella	Violetas hialinos
Ancho de filamentos (µm)	21.5-24.9	13.9-19.9	19.9-38.1	13.2-14.4	15.6-33.2	8.3-9.9	18.2-21.5
Ancho de tricomas (µm)	4.9-6.6	5.8-9.9-	8.8-13.2	8.4-9.9	11.6-19.9	4.1-6.6	9.9-13.2
Largo de las células (µm)	4.9-11.6	4.9-9.9	4.9-9.9	4.1-8.3	6.6-19.9	2.4-4.9	6.6-9.9
Color de las células	Verde azul	Verde amarillento	Verde olivo	Verde azul	Verde azul	Verde azul pálido	Verde azul
Vainas	Paralelas y gelatinosas	Paralelas	Divergentes	Firme, homogéneas	Divergentes y homogénea	Homogéneas	Homogéneas
Color de las vainas	Amarillenta o pardusca	Amarillenta y pardusca	Amarilla pardusca	Amarillenta	Amarillenta, hialina	Hialina	Hialina
Heterocitos (µm)	4.9-6.6 × 8.3-9.9	6.6-13.2 × 6.6-16.6	8.8-21.5 × 11.6-16.6	10.8-12 × 7.2-9.6	9.9-18.2 × 8.3-19.9	6.6 × 5.8-9.9	11.6-14.9 × 8.3-11.6
Formas de los heterocito	Oblongos y cuadrados	Cuadrados, rectangulares y oblongos	Oblongos, cuadrados y rectangulares	Cuadrados y rectangulares	Rectangulares, cuadrados y discoides	Cuadrados	Cuadrados

Tabla 5. Características morfológicas de las especies de *Scytonema*.

Caracteres	<i>Sc. kwangsiense</i>	<i>Sc. minus</i>	<i>Sc. (M.) multiramosum</i>	<i>Sc. (M.) myochrous</i>	<i>Sc. ocellatum</i>	<i>Sc. (M.) tolypothrichoides</i>	<i>Sc. varium</i>
Forma del talo	Fieltro	Fieltro	Fieltro seco	Afelpado, gelatinoso	Aterciopelado	Fieltro	Acolchonado
Color del Talo	Amarillentas	Anaranjado intenso	Pardo negruzco	Pardos	Pardos	Negros	Pardos
Ancho de filamentos (µm)	13.2-14.9	5.9-13.8	8.3-24.9	38.1-28.2	11.6-16.6	11.6-13.2	14.9-18.2
Ancho de tricomas (µm)	4.9-8.1	3.3-3.9	3.3-6.6-	6.6-13.2	6.6-7.9	4.9-8.3	4.9-6.6
Largo de las células (µm)	6.6-13.2	1.6-3.3	4.9-9.9	4.9-11.6	13.2	3.3-4.9	3.3-7.4
Color de las células	Verde azul	Verde azul	Verde olivo	Verde amarillento a verde azul	Verde azul	Verde olivo	Verde azul
Vainas	Firmes, homogéneas	Amplias, divergentes	Divergentes	Divergentes	Firme, delgada	Paralela y divergente	Paralela, gelatinosa
Color de las vainas	Hialina amarillenta	Pardas	Pardas	Amarillenta pardusca	Amarillentas y anaranjadas o rojizas	Amarillas, Verdes parduscas	Amarillenta o hialina
Heterocitos (µm)	4.9-9.1 × 9.9-13.2	2.6-5.2 × 6.6-7.2	6-11.6 × 4.9-9.8	8.8-13.2 × 8.3-19.9	5.2-7.2 × 6.6-19.1	4.9-7.4 × 3.3-6.6	6.6-9.9 × 6.6-13.2
Forma de los heterocitos	Rectangulares	Rectangulares y cuadrados	Rectangulares y oblongos	Rectangulares cuadrados	Rectangulares y cuadrados	Oblongos y cuadrados	Rectangulares

6.2 Descripciones de las especies

1. *Petalonema crassum* (Nägeli in Kützing) Migula 1907

= *Scytonema crassum* Nägeli en Kützing ex Bornet et Flahault 1887

Tabla 3, Lámina 1, Fig. 6, Fig. 10

Crecimiento negruzco, fieltro, con poca adherencia, tapete filamentoso seco, al desprenderse se observa verde. Filamentos largos, solitarios de color amarillento, de 16.6-44.8 μm de ancho; vainas de color amarillo pardusco algunas partes incoloras; con lamelación paralela y ligeramente divergente; tricomas torulosos verde azul de 8.3-13.2 μm de ancho; largo de la célula 3.3-13.2 μm ; ramificaciones falsas con una sola rama; heterocitos oblongos y rectangulares de 9.9-14.9 de ancho \times 11.6-14.9 μm de largo. Hormogonios con pseudovacúolas.

Hábitat. Terrestre, en rocas húmedas, suelo y entre musgos (Komárek, 2013).

Distribución. Europa y América del Norte, al Sur de Asia (Sri Lanka); en Brasil se registró como *Scytonema crassum* (Guiry & Guiry, 2014a). Primer reporte México Palenque, Chiapas (BA59).

2. *Petalonema densum* A. Braun ex Migula 1907

= *Scytonema densum* (A. Braun) Bornet et Thuret ex Bornet et Flahault 1887

Tabla 3, Lámina 1, Fig. 6, Fig. 10

Crecimiento negruzco de textura aterciopelada húmeda y fácil desprendimiento, por debajo crecimiento seco verde claro. Filamentos largos, erectos en fascículos, amarillo pardusco, hacia el ápice ensanchados de 24-41.5 μm de ancho. Vainas de color amarillo pardusco, algunas veces hialino; con lamelación divergente. Tricomas torulosos verde azul a verde oliva de 6-14.9 μm de ancho; largo de la célula 4.9-8.3 μm . Heterocitos rectangulares de 8.3-16.6 de ancho \times 9.9-19.9 μm de largo. Hormogonios con pseudovacúolas.

Hábitat. En rocas húmedas y suelos húmedos; en perifiton de humedales temporales; considerado cosmopolita, pero no es una especie común (Komárek, 2013; LACET, 2014).

Distribución. Gran distribución en regiones tropicales como en Quintana Roo (LACET, 2014); América del Norte, Japón, Jamaica y las Islas de Kerguelen (Komárek, 2013). Segundo reporte para México en Palenque y Yaxchilán, Chiapas (BA315 y BA805).

3. *Petalonema incrustans* (Kützing) Komárek 2012

= (*Scytonema incrustans* Kützing 1849); *Scytonema crustaceum* var. *incrustans* (Kützing) Bornet et Flahault 1887; *Petalonema crustaceum* var. *incrustans* (Kützing) Migula 1907

Tabla 3, Lámina 1, Fig. 6, Fig. 10

Crecimiento negruzco, fieltro, con poca adherencia, tapete filamentoso seco, al desprenderse se observa verde. Filamentos cortos, la mayoría solitarios, parduscos, de 16.6-33.2 μm de ancho. Vainas de color amarillo pálido a pardusco; con lamelación paralela y hacia afuera divergente. Tricomas torulosos verde pálido de 8.8-11.6 μm de ancho; largo de la célula 3.3-8.3 μm . Heterocitos oblongos y cuadrados de 8.8-21.5 de ancho \times 11.6-16.6 μm de largo.

Hábitat. Epilítica, subaérea, en rocas y paredes de goteo; en tuberías, entre otras algas y musgos; en suelos húmedos y de zonas áridas; suelos salinos de pantano y edáfica, riberas de los ríos o en fisuras, forma una línea oscura en la zona de interfase aire-agua (Komárek, 2013; LACET, 2014).

Distribución. Arizona y Carolina del Sur; España: Murcia y Albacete; Escandinavia, Rusia, Islandia, Islas Svalbard en Noruega, Canadá y Japón; Puerto Rico y México (Komárek, 2013; LACET, 2014). Segundo reporte México en Palenque, Chiapas (BA112).

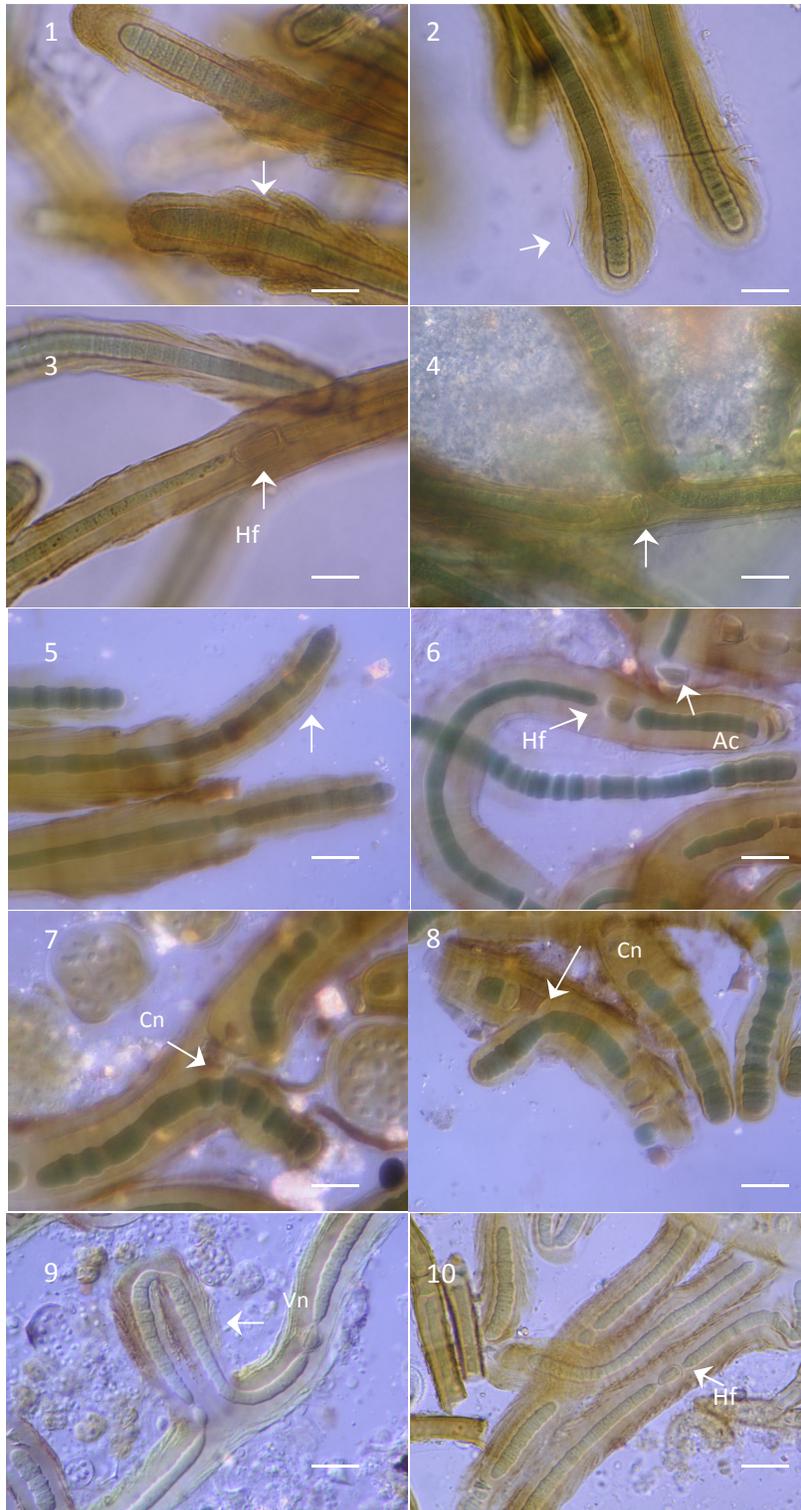
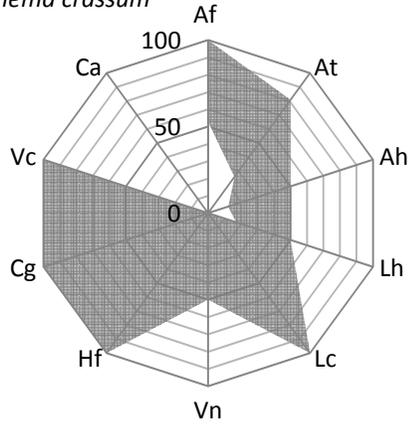
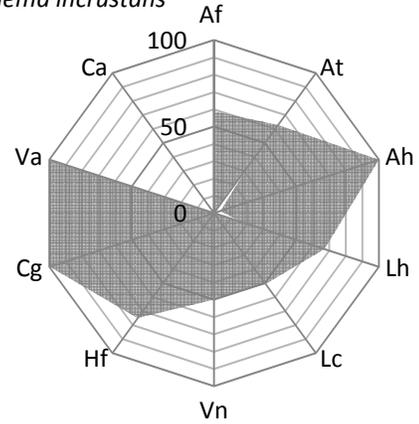


Lámina 1. *Petalonema densum* 1-2. parte apical del filamento, lamelación amplia, 3. heterocito rectangular (Hf), 4. ramificación falsa con una rama. *Petalonema crassum*, 5. parte apical del filamento más angosta, 6. heterocito cuadrado (Hf), pseudovacuolas apicales (Vc), 7. ramificación falsa; célula necrídica (Cn), 8. Células de sacrificio o células necrídicas (Cn). *Petalonema incrustans*, 9. lamelación divergente (Vn), 10. Filamentos cortos y anchos con heterocitos oblongos (Hf). La barra indica 20 μm .

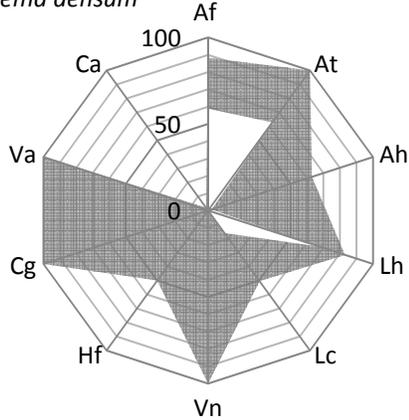
A) *Petalonema crassum*



B) *Petalonema incrustans*



C) *Petalonema densum*



D) *Petalonema densum*

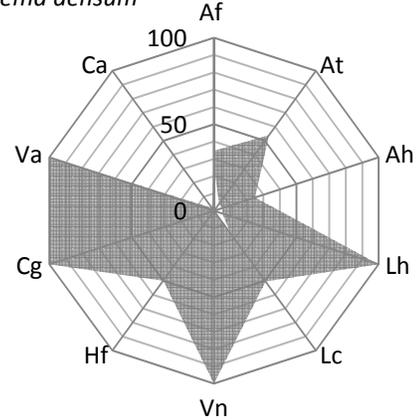


Fig. 6 Diagramas de radar representando las variaciones morfológicas cualitativas y cuantitativas de las tres especies de *Petalonema* registradas en Palenque. A) *Petalonema crassum* B) *Petalonema incrustans* C-D) *Petalonema densum*. Leyenda de los ejes: Af= ancho de la célula, At= ancho del tricoma, Ah= ancho del heterocito, Lh= largo del heterocito, Lc= largo de la célula, Vn= lamelación divergente o divergente o ambas, Hf= número de formas del heterocito, Cg= granulación en la célula, Va= pseudovacúolas presentes, Ca= incrustaciones de calcio.

> Para todos los diagramas de radar, los caracteres cuantitativos (valores continuos) fueron convertidos a porcentaje donde el cero corresponde al valor menor del intervalo correspondiente y el cien por ciento corresponde al valor mayor y los estados de carácter cualitativos de presencia/ausencia fueron convertidos a valores numéricos en porcentaje.

4. *Scytonema (Myochrotes) amplum* West y G.S. West 1895

= *Scytonema mirabile* var. *amplum* (West) Playfair

Tabla 4, Lámina 2, Fig. 8, Fig. 11

Filamentos largos, con ramas falsas y con ramas germinando; de color pardusco, de 21.5-24.9 μm de ancho. Vainas amarillenta, hacia afuera pardusca; lamelación paralela, gelatinosa. Tricomas verde azul, de 4.9-6.6 μm de ancho; constricciones en las paredes; granulación en las células; el largo de las células 4.9-11.6 μm . Heterocitos oblongos, cuadrados; la relación de los heterocitos es de 4.9-6.6 de ancho \times 8.3-9.9 μm de largo.

Hábitat. Agua dulce y ambientes terrestres (Komárek, 2013)

Distribución. Dominica, Brasil, Islas Guadalupe, Nueva Caledonia, India, España, Australia, Nueva Gales del Sur (Guiry y Guiry, 2014b; Komárek, 2013), Palenque, Chiapas, México (BA137).

5. *Scytonema bohneri* Schmidle 1901

Tabla 4, Lámina 2, Fig. 9

Crecimiento de color negro, verde muy oscuro, película seca adherencia poca o nula, se desprende fácil. Filamentos muy largos, amarillos parduscos, de 13.9-19.9 μm de ancho. Vainas amarillentas, parduscas hacia afuera; lamelación paralela. Tricomas de 5.8-9.9 μm de ancho, verde amarillento; granulaciones en las células; constricciones en la pared. Células rectangulares de 4.9-9.9 μm de largo. Heterocitos cuadrados, rectangulares, oblongos; la relación de los heterocitos es de 6.6-13.2 de ancho \times 6.6-16.6 μm de largo.

Hábitat. En rocas y arroyos (Komárek, 2013)

Distribución. Registros en Camerún, Brasil, Myanmar, India y en Tierra del Fuego, Argentina (Komárek, 2013). Segundo reporte para México en Palenque, Chiapas (BA802 y BA804).

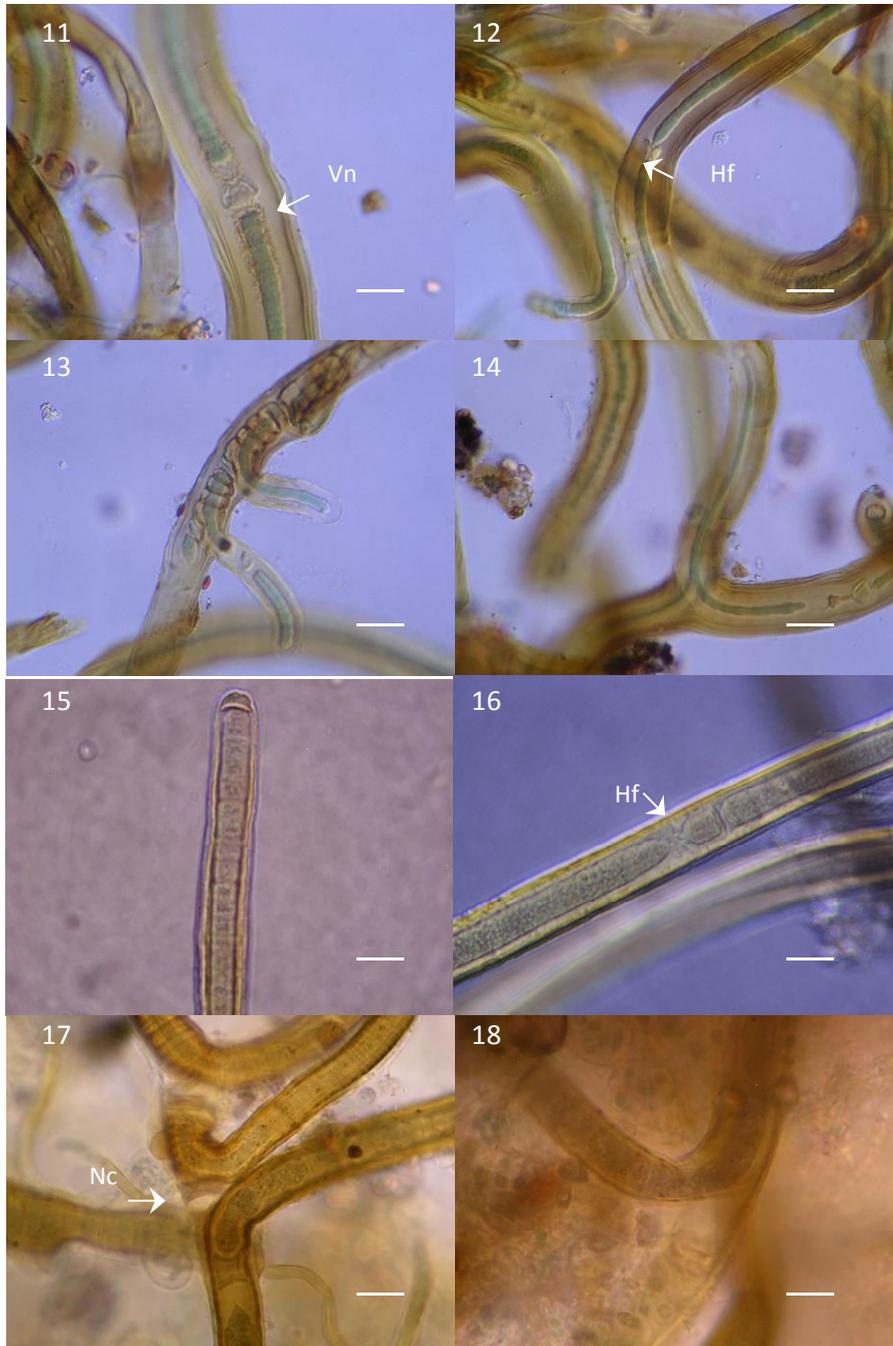


Lámina 2. *Scytonema (Myochrotes) amplum* (11-14) preparación permanente (BA137) de Palenque, 11. lamelación paralela (Vn), 12. heterocito cuadrado (Hf), 13. ramificaciones falsas, 14. ramificación falsa doble. ***Scytonema bohneri*** (15-18) preparación permanente (BA802 y BA804) en Palenque 15. parte apical del filamento, 16. heterocito rectangular, 17. ramificación falsa doble; célula necrídica (Nc), 18. ramificación falsa de una sola rama. La barra indica 20 μm .

6. *Scytonema cincinnatum* (Kützing) Thuret ex Bornet et Flahault 1887

Tabla 4, Lámina 3, Fig. 9, Fig. 12

Tapetes en forma de hojuelas grandes oscuras y de fácil desprendimiento. Filamentos cortos y solitarios parduscos de 19.9-38.1 μm de ancho. Vainas con lamelación divergente, amarilla pardusca. Tricomas torulosos de color verde olivo de 8.8-13.2 μm de ancho; constricciones en las células, 9.9-4.9 μm de largo. Heterocitos oblongos, cuadrados, rectangulares; la relaciones entre los heterocitos es de 8.8-21.5 de ancho \times 11.6-16.6 μm de largo. Hormogonios con pseudovacúolas apicales.

Habitat. Acuático, en albercas no contaminadas y zona tropical (Komárek, 2013).

Distribución. Europa central, Francia, Japón, América del Norte, en zonas tropicales y Australia en territorios al Norte y en Queensland y Nueva Gales del Sur (Guiry & Guiry, 2014b; Komárek, 2013). Segundo reporte para México en Palenque (BA97 y BA134).

7. *Scytonema drilosiphon* (Kützing) Elenkin et Poljanskij 1922

= *Sc. julianum* Meneghini en Kützing 1849 (pro syn.); *Sc. hofmannii* var. *julianum* Thuret en

Bornet et Thuret 1880 ex Forti 1907; *Sc. hofmannii* var. *calcicola* Hansgirg 1892

Tabla 4, Lámina 3, Fig. 7, Fig. 15

Crecimiento de textura aterciopelada parda, aparentemente seco, se desprende fácil y se lleva el sustrato. Filamentos largos de 13.2-14.4 μm de ancho; ramificaciones falsas. Vainas firme, amarillenta, con lamelación homogénea. Tricomas verde azul, de 8.4-9.9 μm de ancho; constricciones ligeras en las células, granulaciones grandes en la células; el largo de las células es de 4.1-8.3 μm . Heterocitos cuadrados, rectangulares, de 10.8-12 de ancho \times 7.2-9.6 μm de largo. Incrustaciones de CaCO_3 .

Hábitat. Principalmente en zonas tropicales y en regiones húmedas mediterráneas, especialmente en tobas calcáreas, rocas y paredes húmedas, raramente en zonas templadas; en las zonas templadas de Europa ocurre comúnmente en invernaderos, especialmente en plantas tropicales, en paredes y macetas, suelos alcalinos (Komárek, 2013).

Distribución. Israel, Bretaña, España e India (Komárek, 2013). Primer reporte para México en Yaxchilán (BA317).

8. *Scytonema evanescens* Gardner 1927

Tabla 4, Lámina 4, Fig. 9, Fig. 17

Crecimiento de textura seca, fieltrosa, acolchonada, verde botella muy oscuro, fácil desprendimiento. Filamentos solitarios de 15.6-33.2 μm de ancho pardos o hialinos. Vainas amarillentas y hialinas hacia el ápice; lamelación homogénea y divergente (en filamentos pardos). Tricomos toruloso verde azul, de 11.6-19.9 μm de ancho; constricciones en la pared; células más largas que anchas 6.64-19.9 μm de largo, en la parte apical las células son más anchas que largas. Heterocitos rectangulares, cuadrados y discoideos; la relación de los heterocitos es de 9.9-18.2 de ancho \times 8.3-19.9 μm de largo. Hay germinación, pero no se observan ramas falsas. Hormogonios con pseudovacúolas.

Hábitat. Terrestre, reportada en roca caliza (Komárek, 2013)

Distribución. Puerto Rico (Komárek, 2013). Primer registro para México en Palenque y Yaxchilán (BA237 y BA327).



Lámina 3. *Scytonema cincinnatum* (19-22) preparación permanente (BA97 y BA134) de Palenque 19. células del tricoma más cortas que anchas, 20. parte apical del filamento con constricciones marcadas en la pared, 21. ramificación falsa, 22. hormogonio en la parte apical. *Scytonema drilosiphon* (23-26) preparación permanente (BA317) de Yaxchilán 23. lamelación delgada y homogénea, 24) hormogonio en la parte apical, 25. heterocito rectangular (Hf), granulaciones densas en las células (Cg), 26. ramificación falsa. La barra indica 20 μm .

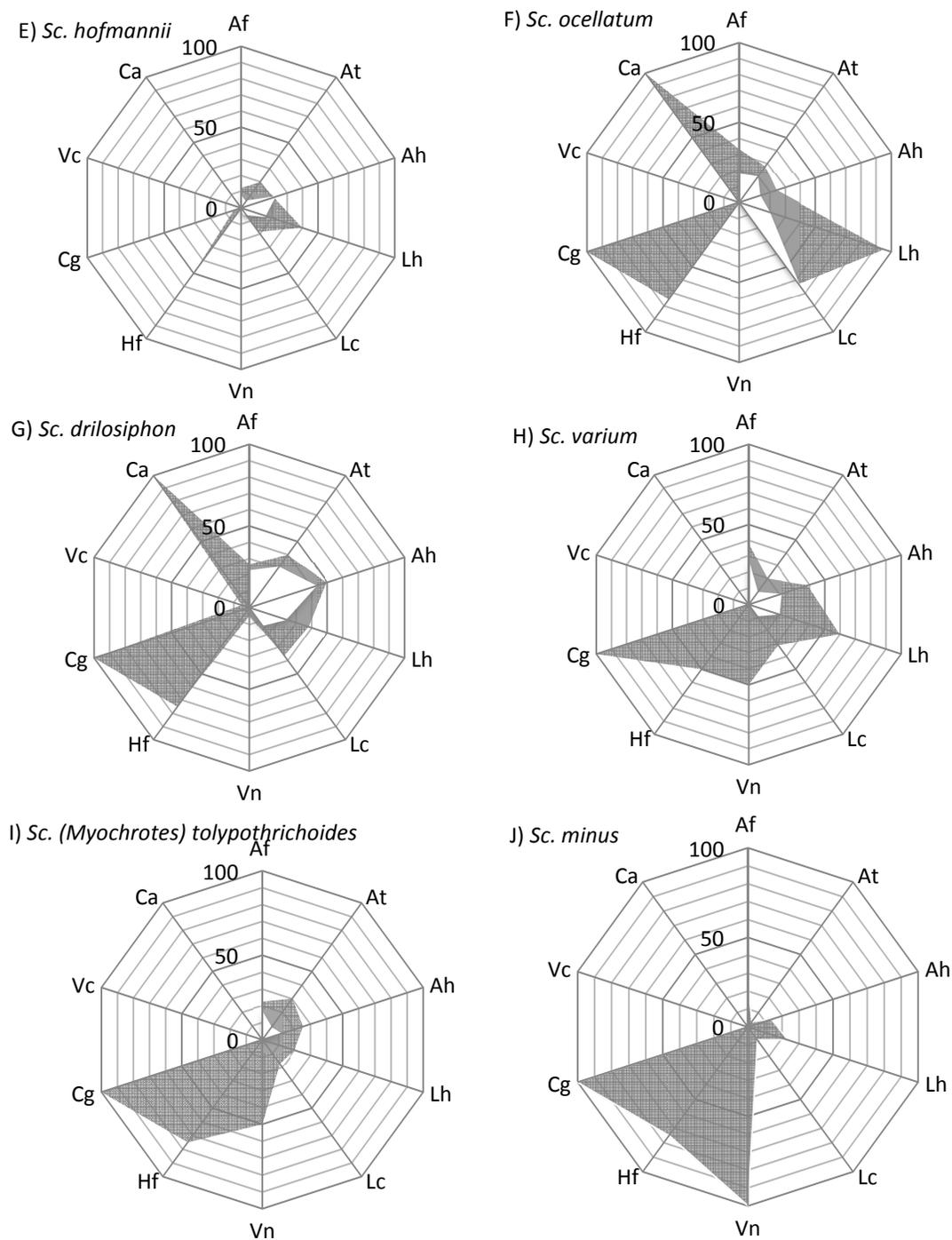


Fig. 7 Diagramas de radar representando las variaciones morfológicas cualitativas y cuantitativas de seis especies de *Scytonema*. E) *Sc. hofmannii* F) *Sc. ocellatum* G) *Sc. drilosiphon* H) *Sc. varium* I) *Sc. tolypothrichoides* J) *Sc. minus*. Leyenda de los ejes: Af= ancho de la célula, At= ancho del tricoma, Ah= ancho del heterocito, Lh= largo del heterocito, Lc= largo de la célula, Vn= lamelación divergente o divergente o ambas, Hf= número de formas del heterocito, Cg= granulación en la célula, Va= pseudovacúolas presentes, Ca= incrustaciones de calcio.



Lámina 4. *Scytonema evanescens* (29-32) preparación permanente (BA237 y BA327) de Palenque y Yaxchilán 29. hormogonios apicales, lamelación divergente, 30) filamento erecto, vaina sin color, las células más anchas que largas, 31. heterocito rectangular, 32. pseudovacuola apical (Vc). *Scytonema hoffmannii* (33-36) preparación permanente (BA83) de Palenque 33. células apicales redondeadas, 34. heterocito rectangular (Hf), 35. ramificación falsa doble, 36. ramificación falsa con una rama. La barra indica 20 μm .

9. *Scytonema hofmannii* Agardh ex Bornet et Flahault 1887

= *Scytonema hansgirgianum* Richter 1884

Tabla 4, Lámina 4, Fig. 7, Fig. 20

Tapetes de 3 cm de grosor, color verde botella. Filamentos largos, de 8.3-9.9 μm de ancho, con ramificaciones falsas. Vainas delgadas, hialina, con lamelación homogénea. Tricomos verde azul pálido, de 4.1-6.6 μm de ancho; constricciones ligeras en las células; largo de las células 2.4-4.9 μm . Heterocitos intercalares y cuadrados; la relación entre los heterocitos es de 6.6 de ancho \times 5.8-9.9 μm de largo.

Hábitat. En paredes húmedas, suelos, rocas, raramente en madera vieja y húmeda; considerada cosmopolita, pero muy variable (Komárek, 2013)

Distribución. Es común en Europa: Bretaña, Rumania, España; poblaciones tropicales en África, India, Madagascar, Vietnam, en Islas Guadalupe, Sri Lanka y la India, datos improbables de las costas de Filipinas, China, Nueva Zelanda, Islas Canarias (Guiry & Guiry, 2014b; Komárek, 2013).

Estados Unidos de América, Oklahoma, Sur, Arizona, Suroeste, Dakota del Norte, al Norte del medio Oeste, Carolina del Norte, Sureste, Maryland, región, Virginia. También en Nueva York, Nueva Jersey, Carolina del Sur, Georgia y Florida (Komárek, 2013; LACET, 2014)

América del sur: Ayacucho, Lima, Huanuco, Pasco, Ancash, La Libertad, Perú, Puerto Rico, Minas Gerais, Sao Paulo, Amazonas, Brasil, Zona del Canal, Panamá, Brasil. En México: Jalisco, Michoacán, Nuevo León, Quintana Roo, Yucatán, Zacatecas, Sonora, Chiapas, Lago Chapala, Jalisco, Michoacán (LACET, 2014). Segundo reporte para Palenque, Chiapas (BA157).

10. *Scytonema javanicum* (Kützing) Bornet et Thuret ex Bornet et Flahault 1887

Tabla 4, Lámina 5, Fig. 8, Fig. 13

Tapetes de color naranja-rojizo. Filamentos largos, violetas hialinos ramas falsas, de 18.2-21.5 μm de ancho. Vainas firme, hialina, con lamelación paralela muy homogénea. Tricomas toruloso, verde azul, de 9.9-13.2 μm de ancho; constricciones ligeras en las células; células de 6.6-9.9 μm de largo; granulación en las células. Heterocitos intercalares, cuadrados de 11.6-14.9 de ancho \times 8.3-11.6 μm de largo.

Hábitat. Suelos húmedos, suelos secos, entre musgos, también en hojas y corteza de los árboles, arroyos e invernaderos (Komárek, 2013).

Distribución. Comúnmente habita en regiones tropicales, probablemente pantropical. Europa: Rumania, España, Inglaterra, Israel, al Norte de Japón, al Norte de América del Norte Nueva Inglaterra, EU. En zonas templadas de América Central y América del Sur: Tehuacán, Puebla, México, Rio de Janeiro, Pará, Brasil (Komárek, 2013; LACET, 2014). Segundo reporte para México en Palenque, Chiapas (BA83).

11. *Scytonema kwangsiense* Jao 1944

Tabla 5, Lámina 5, Fig. 8, Fig. 16

Crecimiento de color negro y gris oscuro, con una textura de fieltro, seca, se desprende fácil con el sustrato. Filamentos de 13.2-14.9 μm de ancho. Vainas hialinas, amarillentas, lamelación firme, paralela y muy homogénea. Tricomas verde azules, de 4.9-8.1 μm de ancho; constricciones ligeras; largo de las células 6.6-13.2 μm . Heterocitos rectangulares; la relación de los heterocitos es de 4.9-9.1 de ancho \times 9.9-13.2 μm de largo.

Hábitat. En suelos húmedos (Komárek, 2013).

Distribución. Guangxi, Xiuren, China. Primer reporte para México en Bonampak (BA341).

12. *Scytonema minus* (Schmidle) Lemmermann1907

Tabla 5, Lámina 6, Fig. 7, Fig. 21

Crecimiento subaéreo, tapetes de color anaranjado intenso y fácil desprendimiento. Filamentos largos y delgados, 5.9-13.8 μm de ancho. Vainas amplias de color pardusco; con lamelación divergente. Tricomas irregulares, verde azul, de 3.3-3.9 μm de ancho; constricciones en las células; largo de las células 1.6-3.3 μm , cilíndricas a redondas. Heterocitos rectangulares y cuadrados; la relación entre los heterocitos es de 2.6-5.2 de ancho \times 6.6-7.2 μm de largo.

Hábitat. Rocas y suelos húmedos (Komárek, 2013).

Distribución. Austria, Venezuela (Komárek, 2013). Primer reporte para México en Palenque, Chiapas (BA169).

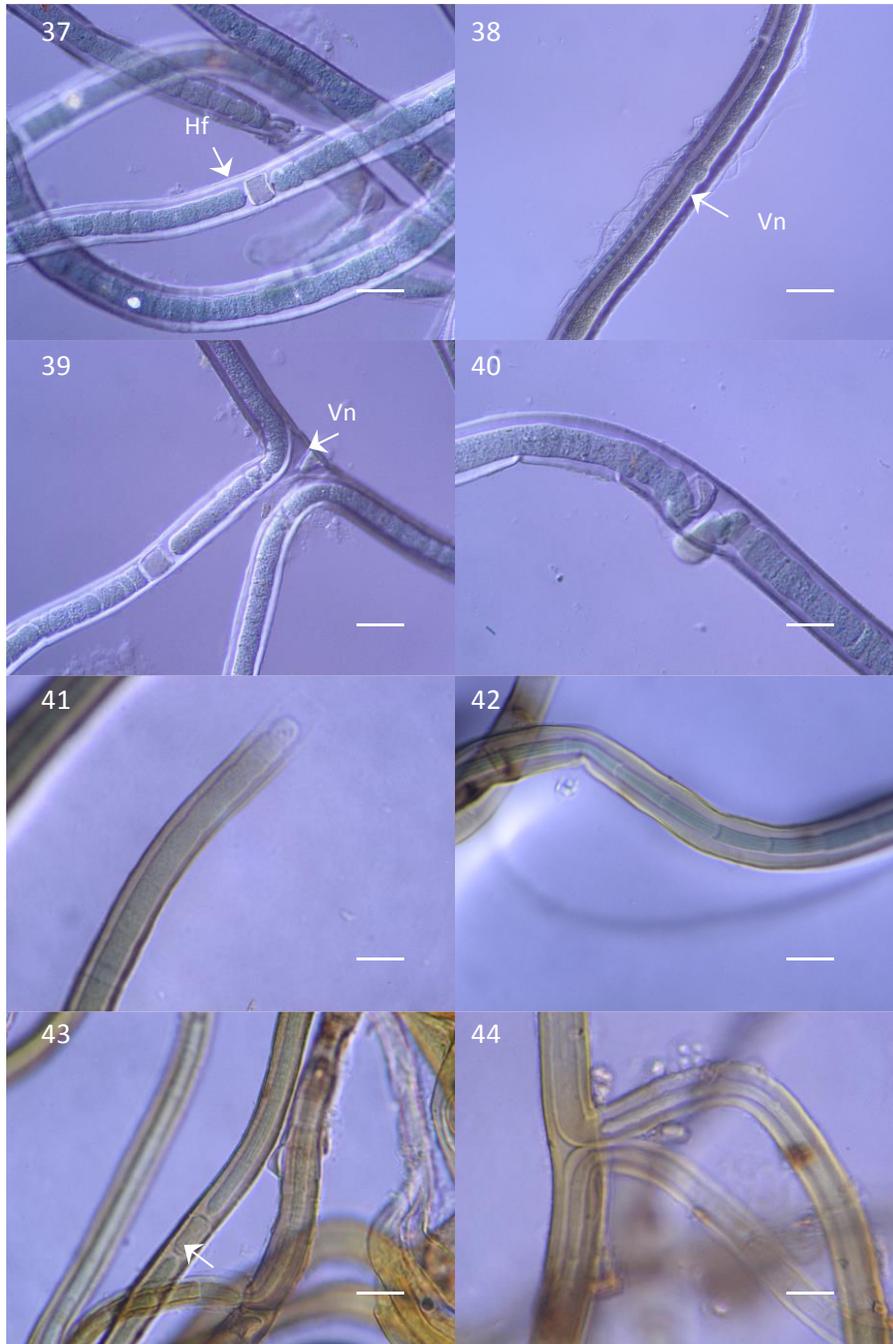


Lámina 5. *Scytonema javanicum* (37-40) preparación permanente (BA83) de Palenque. 37. heterocito con nódulos polares (Hf), 38. lamelación paralela (Vn), 39-40. ramificación falsa doble a partir de una de una célula necrídicas (Cn). ***Scytonema kwangsiense* (41-44)** preparación permanente (BA341) de Bonampak. 41. parte apical de un filamento, 42. células más largas que anchas, 43. heterocito rectangular, 44. ramificación falsa doble. La barra indica 20 μm .

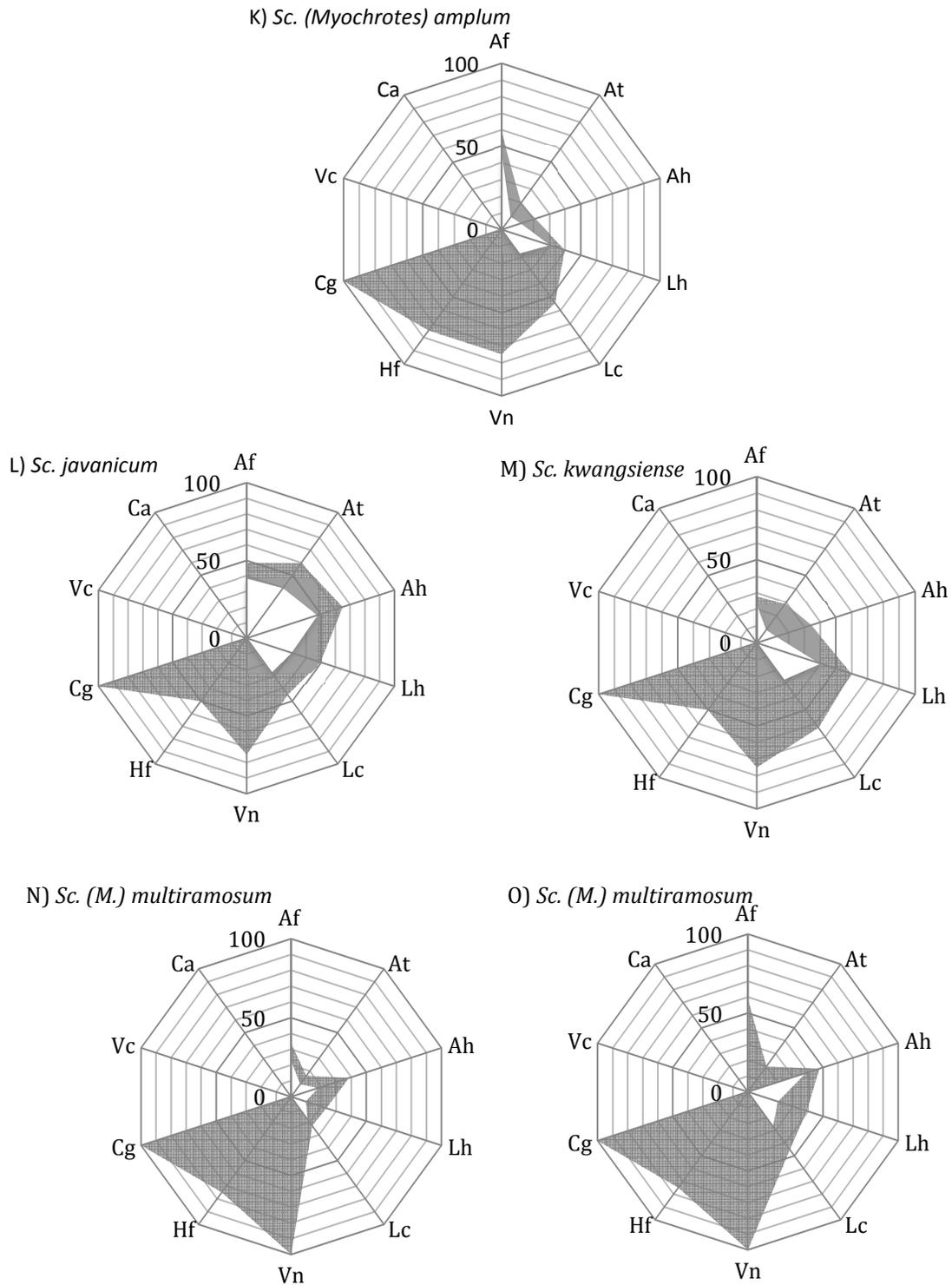


Fig. 8 Diagramas de radar representando las variaciones morfológicas cualitativas y cuantitativas de cuatro especies de *Scytonema*. K) *Sc. (Myochrotes) amplum*, L) *Sc. javanicum*, M) *Sc. kwangsiense*, N-O) *Sc. (M.) multiramosum*. Leyenda de los ejes: Af= ancho de la célula, At= ancho del tricoma, Ah= ancho del heterocito, Lh= largo del heterocito, Lc= largo de la célula, Vn= lamelación divergente o divergente o ambas, Hf= número de formas del heterocito, Cg= granulación en la célula, Va= pseudovacúolas presentes, Ca= incrustaciones de calcio.

13. *Scytonema (Myochrotes) multiramosum* Gardner 1927

Scytonema multiramosum var. *ceylonica* Bharadwaja

Tabla 5, Lámina 6, Fig. 8, Fig. 18

Textura fieltrosa, película como hojuela lisa muy seca, de color pardo negruzco, se desprende con un poco de dificultad, se lleva un poco el sustrato. Filamentos de 8.3-24.9 μm de ancho. Vainas parduscas, lamelación ligeramente divergente. Tricomas verde olivo, de 3.3-6.6 μm de ancho; constricciones claras en las células; largo de las células 4.9-9.9 μm ; granulaciones en las células. Heterocitos rectangulares y oblongos; la relación de los heterocitos es de 6-11.6 de ancho \times 4.9-9.8 μm de largo.

Hábitat. Terrestre en rocas húmedas (Komárek, 2013).

Distribución. Puerto Rico, Argentina y Guayana Francesa (Komárek, 2013). Primer reporte para México en Bonampak (BA338 y BA427).

14. *Scytonema (Myochrotes) myochrous* (Dillwyn) C. Agardh ex Bornet et Flahault 1886

= *Scytonema cataracta* Wood 1869; *Scytonema brandegeei* Wolle 1877

Tabla 5, Lámina 7, Fig. 9, Fig. 19

Forma tapetes extensos, textura como fieltro húmedo de fácil desprendimiento, superficies verde grisáceo a marrón oscuro, verdes brillantes o gelatinosas. Filamentos solitarios y largos con ramas falsas, de color pardusco, de 28.2-38.1 μm de ancho. Vainas con lamelación divergente, amarillenta pardusca. Tricomas verde amarillento a verde azul de 6.6-13.2 μm de ancho, las células presenta constricciones ligeras, son más anchas que largas de 4.9-11.6 μm ; granulación en las células. Heterocitos intercalares, rectangulares y cuadrados; la relación de los heterocitos es de 8.8-13.2 de ancho \times 8.3-19.9 μm de largo. Son más cortos o delgados en filamentos viejos o deshidratados. Hormogonios con pseudovacuola.

Hábitat. Epilíticas, bentos, edáfica; frecuentemente habita en lugares intensamente húmedos como en suelos, rocas y paredes; menos habitual en sitios acuáticos (río y mar) de corriente lenta o sumergidas en aguas tranquilas; comúnmente se encuentra en roca caliza; presenta bajos niveles de conductividad y de calcio. Es considerada cosmopolita de las regiones tropicales y hacia el norte, pero muy polimórfica y posiblemente contiene varios genotipos. Usualmente las poblaciones tropicales, subtropicales del hemisferio sur, difieren ligeramente en la morfología (Guzmán, 2009; Komárek, 2013).

Distribución. Europa: Bretaña, Alemania, Rumania, China, España, Luxemburgo, República Checa. Australia y Nueva Zelanda: Nueva Gales del Sur, Nueva Zelanda, Queensland, África ecuatorial, India, Islas del Pacífico: Estados Federales de Micronesia, Islas de Hawaii, Islas Marshall, Nueva Caledonia, América del sur: Brasil, Argentina, Perú, Venezuela, Puerto Rico. América del norte: EU y México (Guiry & Guiry, 2014a; Komárek, 2013; LACET, 2014). Segundo reporte para México en Palenque, Chiapas (BA13 y BA88).

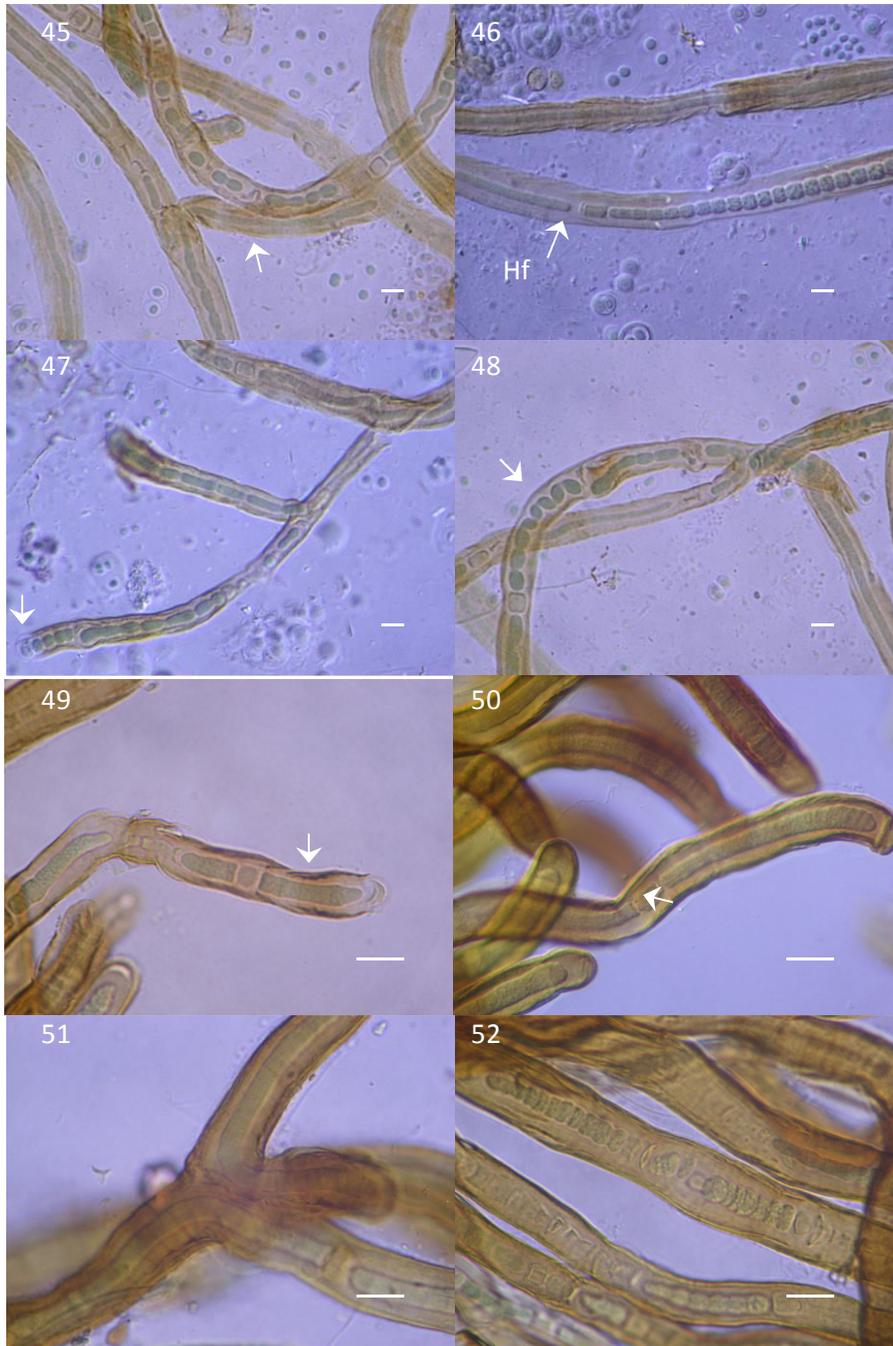


Lámina 6. *Scytonema minus* (45-48) preparación permanente (BA169) de Palenque 45. ramificación falsa con una sola rama, 46. heterocito rectangular, células cuadradas, 47. hormogonio en la parte apical del filamento 48. células redondas y células alargadas. La barra indica 10 μm . ***Scytonema (M.) multiramsum*** (49-52) preparación permanente (BA338 y BA427) de Bonampak 49. parte apical del filamento, lamelación divergente, 50. heterocito rectangular, 51. ramificación falsa doble, 52. tricoma toruloso. La barra indica 20 μm .

15. *Scytonema ocellatum* (Dillwyn) Lyngbye ex Bornet et Flahault 1887

= *Conferva ocellata* Dillwyn 1809; *Scytonema cinereum* Meneghini 1837; *Scytonema murale* Zeller 1873; *Scytonema ocellatum f. minor* Bharadwaja 1934

Tabla 5, Lámina 7, Fig. 7

Crecimiento de color pardo y aterciopelado, poca adherencia al sustrato. Filamentos 11.6-16.6 μm de ancho. Vainas firmes, delgadas y homogéneas, de color amarillento y hacia las orillas anaranjado rojizo; a veces hialino hacia el ápice; rugoso por fuera por las incrustaciones de CaCO_3 . Tricomas cilíndricos verde azul a verde olivo, de 6.6-7.9 μm de ancho, células redondeadas más cortas que anchas sin constricciones de 13.2 μm de largo; con granulaciones. Difícil observar heterocitos, la mayoría son rectangulares y cuadrados; la relación de los heterocitos es de 7.2-5.2 de ancho \times 19.1-6.6 μm de largo.

Hábitat. Sobre rocas a nivel del agua, rocas húmedas, macetas, también ha sido registrado en suelos y corteza de árboles (regiones tropicales); considerado cosmopolita (Guiry & Guiry, 2014b; Komárek, 2013).

Distribución. Raramente en Europa, en Bretaña, Rumania, España y Roma. Comúnmente en América del Norte, EUA: Florida, Arizona, Illinois, Maryland, Massachusetts y Pennsylvania. América del Sur, Brasil: Bosque Atlántico, Paraná and São Paulo y Distrito Federal, Pernambuco, Pará, Venezuela, Zona del Canal, Panamá y México. Islas del Pacífico: Islas de Hawaii y Islas Marshall. También en India, China, Vietnam, Nueva Zelanda, URSS e Israel (Guiry & Guiry, 2014b; Komárek, 2013; LACET, 2014). Segundo reporte para México en Palenque (BA712).

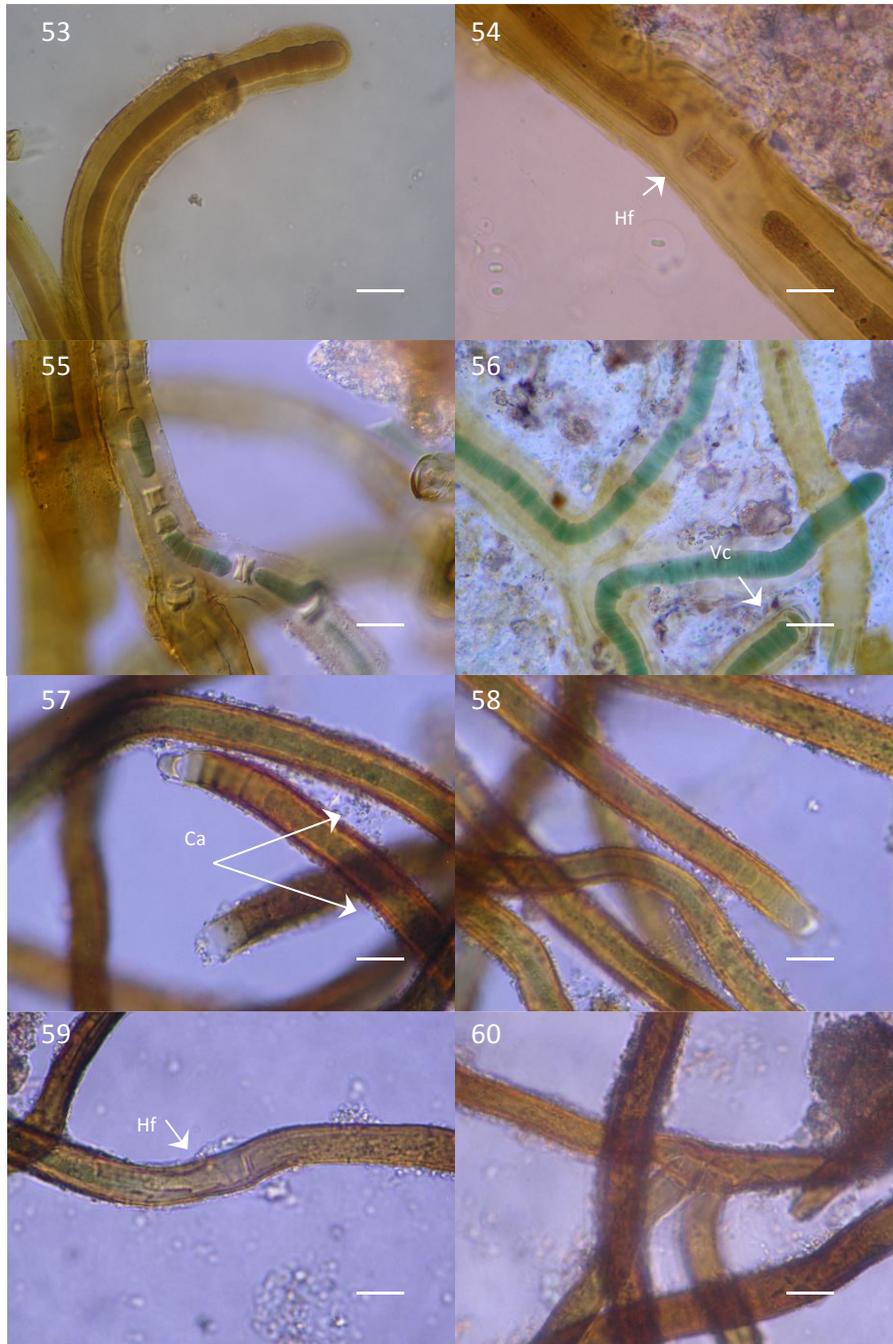
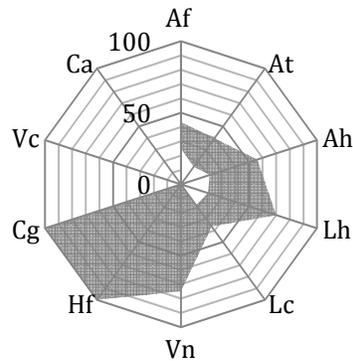
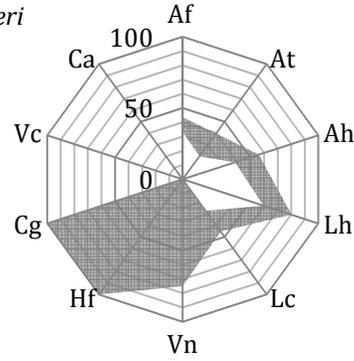


Lámina 7. *Scytonema (Myochrotes) myochrous* (53-56) preparación permanente (BA13 y BA88) de Palenque 53. lamelación paralela y divergente, menos lamelación hacia el ápice, 54. heterocito rectangular (Hf), 55. ramificación falsa con una sola rama, 56. ramificación falsa doble; pseudovacuola apical (Vc). ***Scytonema ocellatum*** (57-60) preparación permanente (B712) de Palenque 57. parte apical del filamento, incrustaciones en la vaina (Ca), 58. lamelación paralela muy homogénea, 59. heterocito cuadrado (Hf), 60. ramificación falsa doble. La barra indica 20 μm .

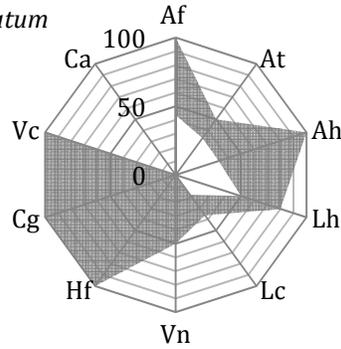
P) *Sc. bohneri*



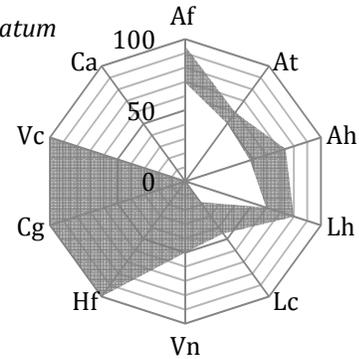
Q) *Sc. bohneri*



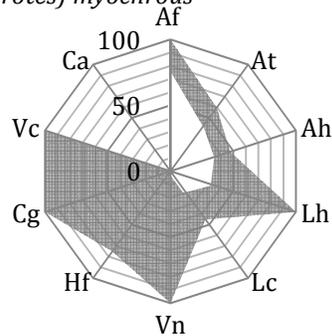
R) *Sc. cincinnatum*



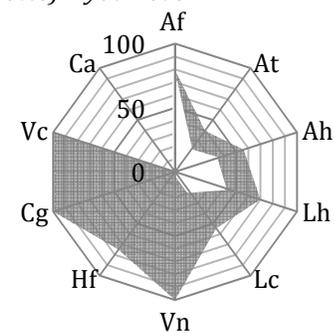
S) *Sc. cincinnatum*



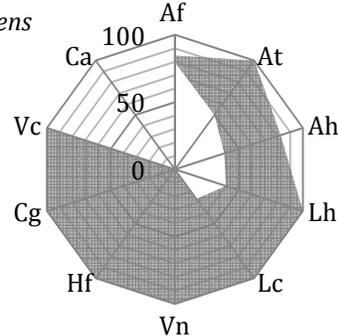
T) *Sc. (Myochrotes) myochrous*



U) *Sc. (Myochrotes) myochrous*



V) *Sc. evanescens*



W) *Sc. evanescens*

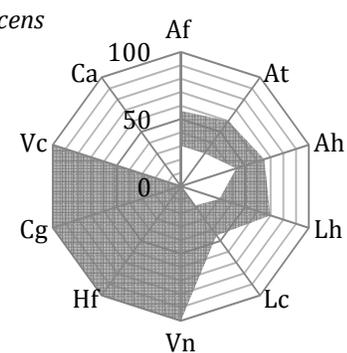


Fig. 9 Diagramas de radar representando las variaciones morfológicas cualitativas y cuantitativas de cuatro especies de *Scytonema*. P-Q) *Sc. bohneri* R-S) *Sc. cincinnatum* T-U) *Scytonema (Myochrotes) myochrous* V-W) *Sc. evanescens*. Leyenda de los ejes: Af= ancho de la célula, At= ancho del tricoma, Ah= ancho del heterocito, Lh= largo del heterocito, Lc= largo de la célula, Vn= lamelación divergente o divergente o ambas, Hf= número de formas del heterocito, Cg= granulación en la célula, Va= pseudovacúolas presentes, Ca= incrustaciones de calcio.

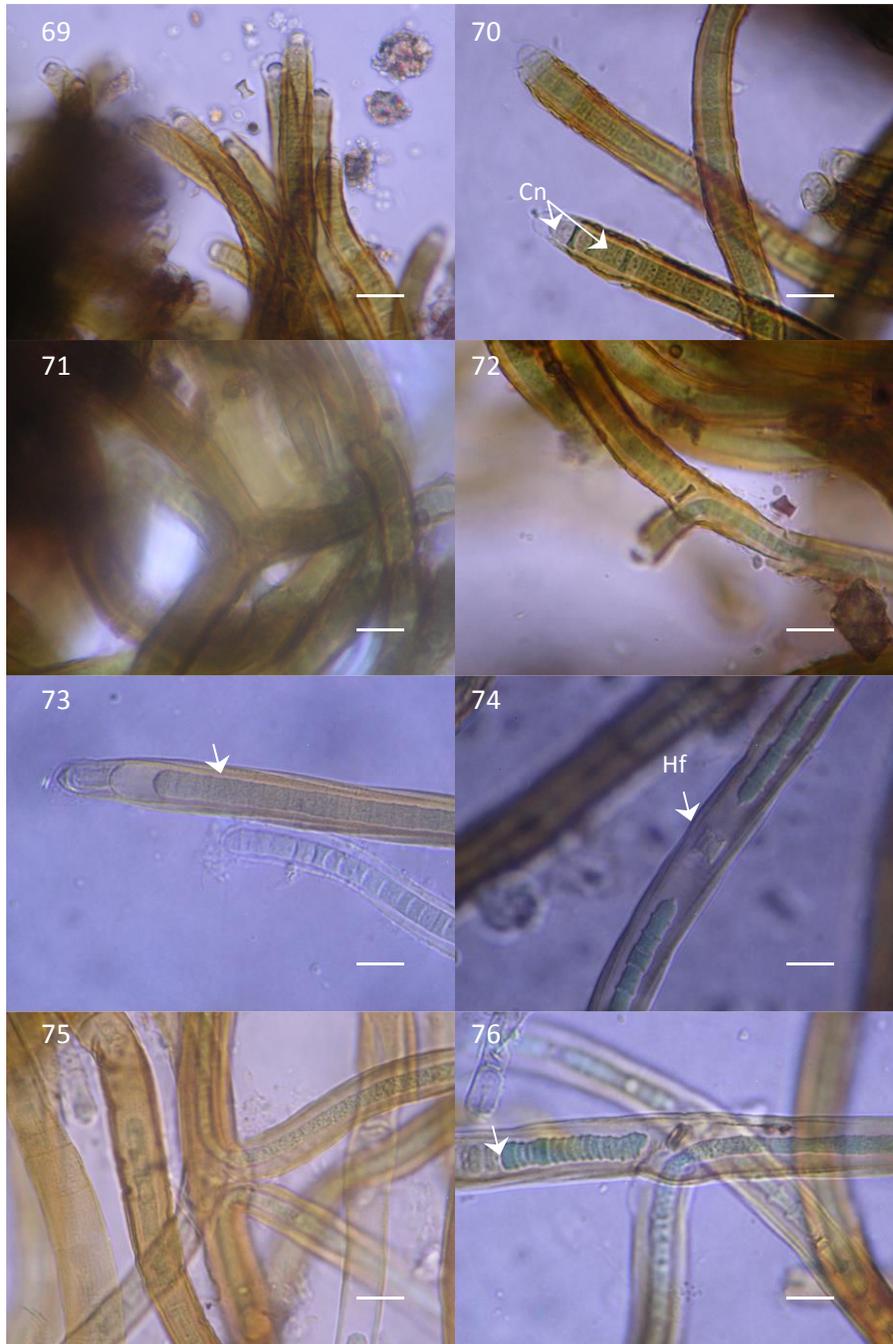


Lámina 8. *Scytonema (Myochrotes) tolypotherioides* (69-72) preparación permanente (BA830) de Palenque 69. parte apical de los filamentos erectos 70. lamelación paralela y ligeramente divergente, células necrédicas (Cn), 71. ramificación falsa doble 72. ramificación falsa con una rama. *Scytonema varium* (73-76) preparación permanente (BA252) de Palenque 73. lamelación paralela, 74. heterocito cuadrado (Hf), 75. ramificación falsa doble, 76. ramificación falsa con una rama, células del tricoma más anchas que largas. La barra indica 20 μm .

16. *Scytonema (Myochrotes) tolypothrichoides* Kützing ex Bornet & Flahault 1886

Tabla 5, Lámina 8, Fig. 7

Crecimiento de color negro, textura fieltro, adherido al sustrato. Filamentos cortos de 11.6-13.2 μm de ancho. Vainas lamelada, verde pardusco, lamelación paralela y divergente hacia fuera. Tricomas verde olivo de 4.9-8.3 μm de ancho; largo de las células 3.3-4.9 μm ; granulaciones en las células, constricciones en los septos. Heterocitos oblongos, cuadrados; la relación entre los heterocitos es de 4.9-7.4 de ancho \times 3.3-6.6 μm de largo.

Hábitat. Flotando en aguas estancadas, en lagos no contaminados, estanques y tuberías, la mayoría en aguas tranquilas, menos frecuente entre vegetación acuática cerca de las orillas y suelos húmedos (Komárek, 2013).

Distribución. En zonas templadas de Europa: Rumania, USA Arkansas (Smith 2010), Wisconsin y Michigan; tal vez en China, Nueva Zelanda, Queensland, Australia, Islas del Pacífico: Islas Hawaianas (Guiry & Guiry, 2014b; Komárek, 2013). Primer reporte para México en Palenque, Chiapas (BA830).

17. *Scytonema variium* Kützing ex Bornet et Flahault 1887

Tabla 5, Lámina 8, Fig. 7, Fig. 14

Crecimiento subaéreo, tapetes de color pardo. Filamentos de 14.9-18.2 μm de ancho. Vainas gelatinosas de color amarillento y sin color en parte apical del filamento; lamelación paralela y ligeramente divergente hacia fuera. Tricomas verde azul, de 4.9-6.6 μm de ancho; constricciones en las células, de 3.3-7.4 μm de largo. Heterocitos rectangulares; la relación entre los heterocitos es de 6.6-9.9 de ancho \times 6.6-13.2 μm de largo.

Hábitat. Terrestre y de agua dulce, se encuentra en suelos húmedos, rocas de sombra, entre musgos, en rocas húmedas por gotas de cascadas, en rocas de pequeños charcos superficiales (Komárek, 2013).

Distribución. Nueva Zelanda y las Islas del Pacífico: Hawaii (Guiry & Guiry, 2014b). Primer registro para México en Palenque, Chiapas (BA252).

6.3 Variaciones morfológicas

Los diagramas de radar muestran las diferencias cualitativas y variaciones en las dimensiones de las poblaciones y especies. Las especies de *Petalonema* (Fig. 6) presentaron principalmente variación en la dimensión de las vainas que son más prominentes con lamelación divergente en forma de embudo hacia el final y pseudovacúolas apicales con respecto a *Scytonema*.

Entre las especies del género *Scytonema* se presentaron varias diferencias cualitativas y cuantitativas. Estas variaciones morfológicas se agruparon de acuerdo a la similitud en los diagramas de radar. En la Fig. 7 se representan las variaciones morfológicas de las especies *Sc. hofmannii*, *Sc. ocellatum*, *Sc. drilosiphon*, *Sc. varium*, *Sc. (Myochrotes) tolypothrichoides*, *Sc. minus*. Estas especies presentan las dimensiones más pequeñas con respecto a todas las especies de *Scytonema* descritas. Las dos especies que con incrustaciones de calcio en la vaina son *Sc. ocellatum* y sus principales diferencias son el largo de células, largo de los heterocitos con respecto a *Sc. drilosiphon* que presenta un mayor ancho en el filamento, tricoma, heterocito.

En la Fig. 8 se representan las variaciones morfológicas de *Scytonema (Myochrotes) amplum*, *Sc. javanicum*, *Sc. kwangsiense* y *Sc. (M.) multiramosum*. Las principales diferencias entre los diagramas de *Sc. (M.) multiramosum* son el ancho del filamento y ancho del tricoma. En la Fig. 9 se representan las variaciones de *Scytonema bohneri*: diferencia en el ancho del heterocito largo del heterocito, *Sc. cincinnatum*: ancho del filamento y ancho del heterocito, *Sc. (Myochrotes) myochrous*: ancho del filamento, *Sc. evanescens*: diferencias en las dimensiones de los datos cuantitativos.

6.4 Variaciones ambientales

Las variables ambientales evaluadas entre 2003 y 2012 para Palenque, Bonampak y Yaxchilán están situadas en la Tabla 1. Estos datos se analizaron de acuerdo a la fecha de recolecta en la temporada de seca y de lluvia de acuerdo (Tabla 2).

6.4.1 Temporada de seca

La distribución espacial de las especies de *Petalonema* fue la siguiente: *Petalonema crassum* y *Petalonema incrustans* en temporada de lluvia; *Petalonema densum* en temporada de lluvia (Fig. 10). Los valores de temperatura para las tres especies no es mayor de los 30 °C; mientras que la humedad relativa de los tres sitios no es menor al 65 %; la radiación luminosa en el Palacio (E) donde se encontró a *Petalonema crassum* y *Petalonema incrustans* es mayor que en el Edificio 21 (N) donde se localizó a *Petalonema densum*.

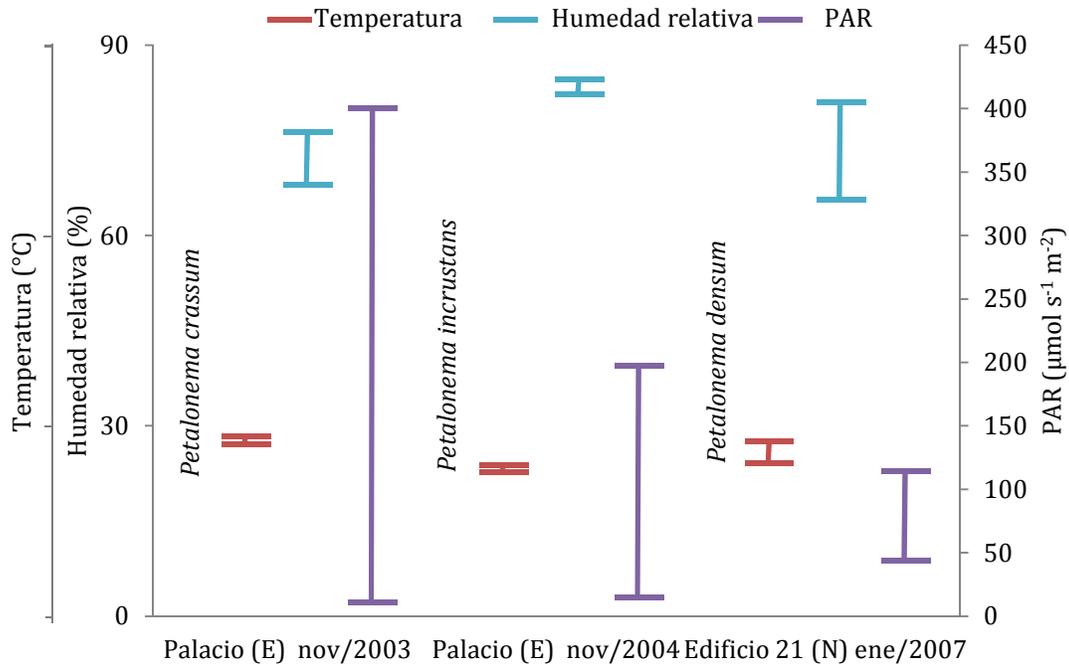


Fig. 10. Datos ambientales de temperatura, humedad relativa (ejes primarios) y la radiación luminosa (PAR) en (eje secundario) donde se reporta a *Petalonema crassum* y *Petalonema incrustans* en Palacio con orientación este y *Petalonema densum* en el Edificio 21 con orientación norte, en los meses de temporada de seca en Palenque, Chiapas.

Scytonema (Myochrotes) amplum se distribuye en Palacio (S) y la temperatura del sitio puede alcanzar más de los 40 °C (Fig.11); valor más elevado que en Palacio con orientación oeste (Fig. 18). El Palacio (S) puede alcanzar casi el 80 % de humedad relativa; la radiación luminosa más de los 1300 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$.

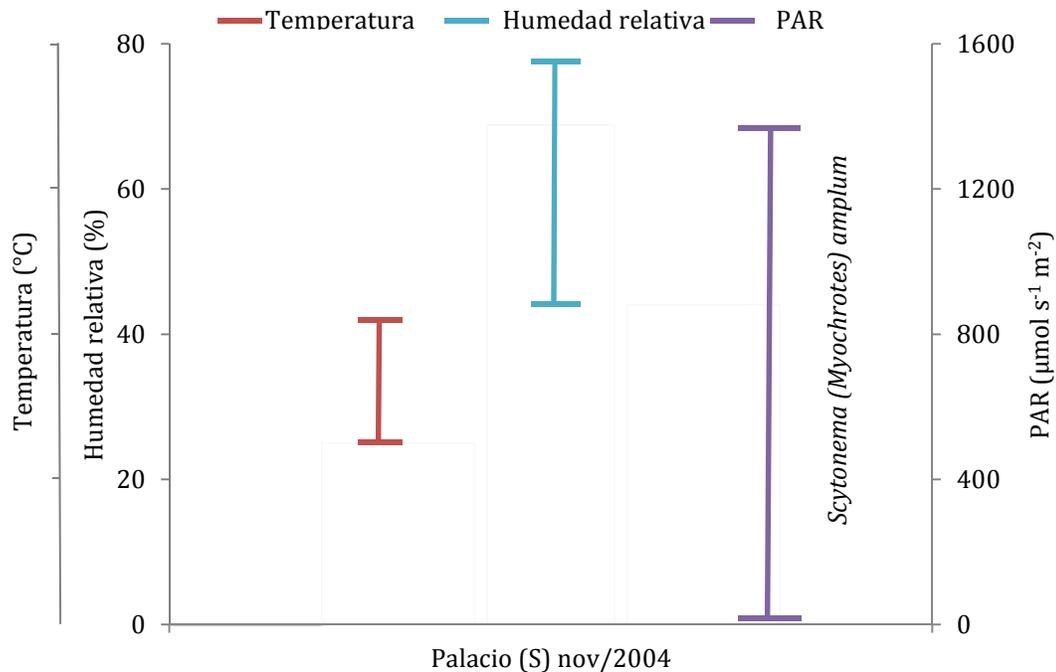


Fig. 11. Datos ambientales de temperatura, humedad relativa (ejes primarios) y la radiación luminosa (PAR) en (eje secundario) donde se reporta a *Scytonema (Myochrotes) amplum* en Palacio con orientación sur, en temporada de seca (noviembre) en Palenque, Chiapas.

Scytonema cincinnatum también se distribuye en Palacio (S) los valores de temperatura y humedad (Fig. 12) son similares a los datos registrados para el sitio donde se encuentra *Sc. (Myochrotes) amplum* (Fig. 11). Sin embargo, las condiciones de *Sc. cincinnatum* en Palacio subterráneo son menores en cuanto a temperatura e iluminación, pero con una humedad relativa elevada (Fig. 12). *Sc. javanicum* se ubica en Palacio (E), la temperatura del sitio está entre 25-35 °C, la humedad relativa mayor al 40 % y la iluminación alcanza los 330 μmol s⁻¹ m⁻² (Fig. 13).

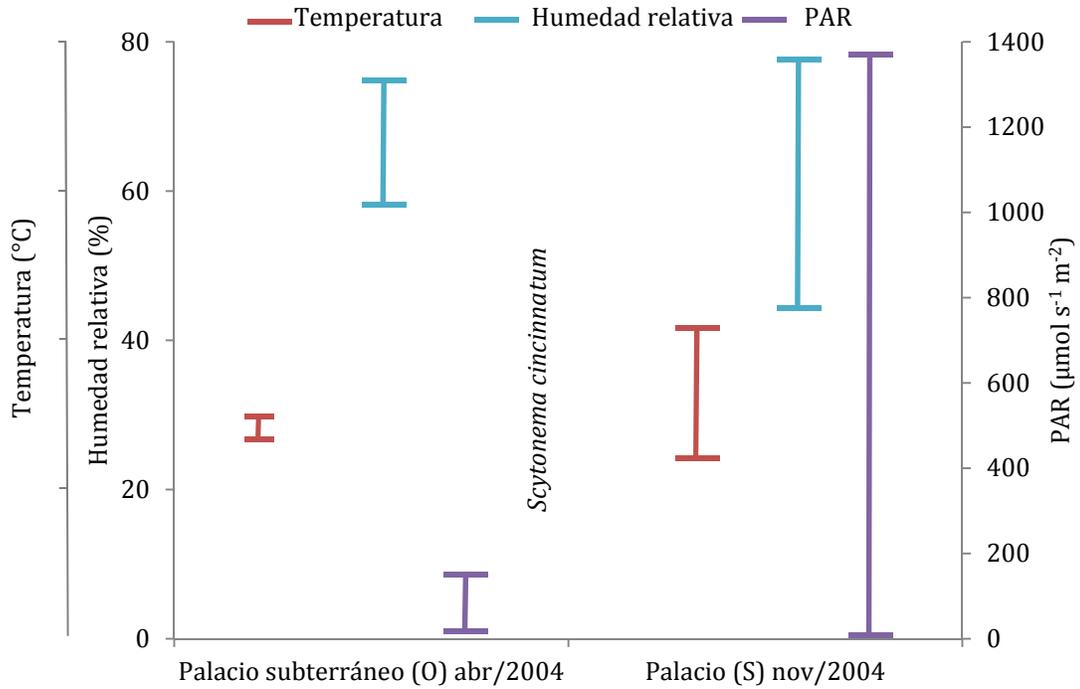


Fig. 12. Datos ambientales de temperatura, humedad relativa (ejes primarios) y la radiación luminosa (PAR) en (eje secundario) donde se reporta a *Scytonema cincinnatum* en Palacio subterráneo con orientación oeste y Palacio con orientación sur en temporada de seca (abril y noviembre) en Palenque, Chiapas.

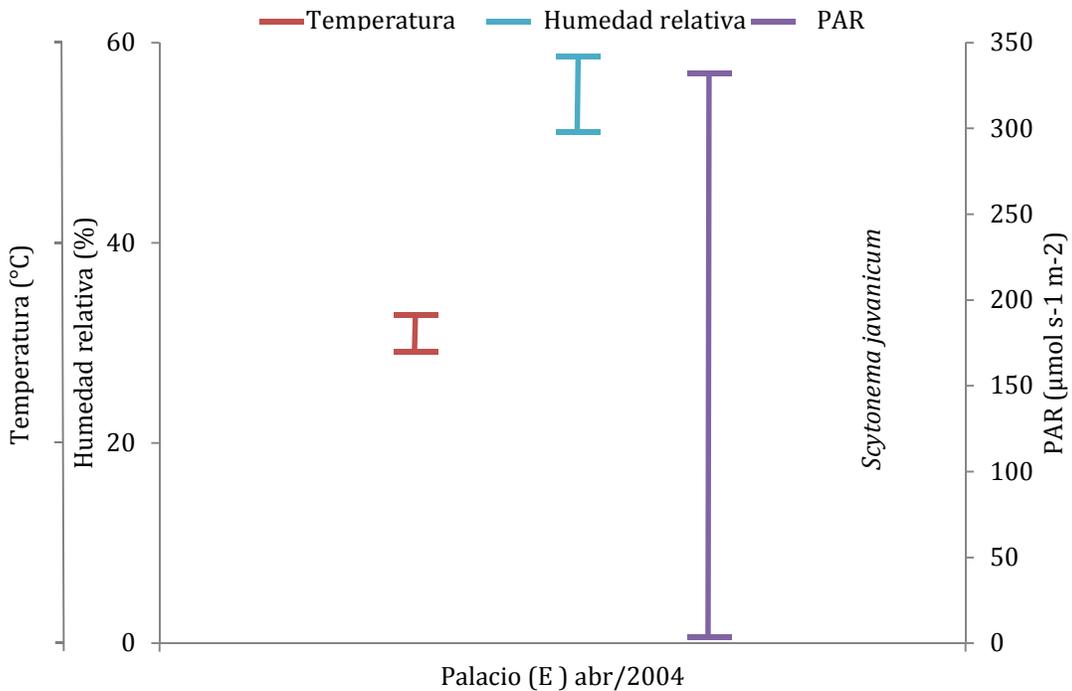


Fig. 13 Datos ambientales de temperatura, humedad relativa (ejes primarios) y la radiación luminosa (PAR) en (eje secundario) donde se reporta a *Scytonema javanicum* en Palacio con orientación este en temporada de seca (abril) en Palenque, Chiapas.

Mientras que *Scytonema varium* habita en los muros de la 4ta pilastra del Pasillo de los Esclavos en Palacio (E), la temperatura oscila entre los 30 °C, la humedad relativa esta entre 70-90 % (Fig. 14) mayor que en Palacio (E) donde crece *Sc. javanicum* (Fig. 13), pero la radiación luminosa está por debajo de los 160 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ que en Palacio (E).

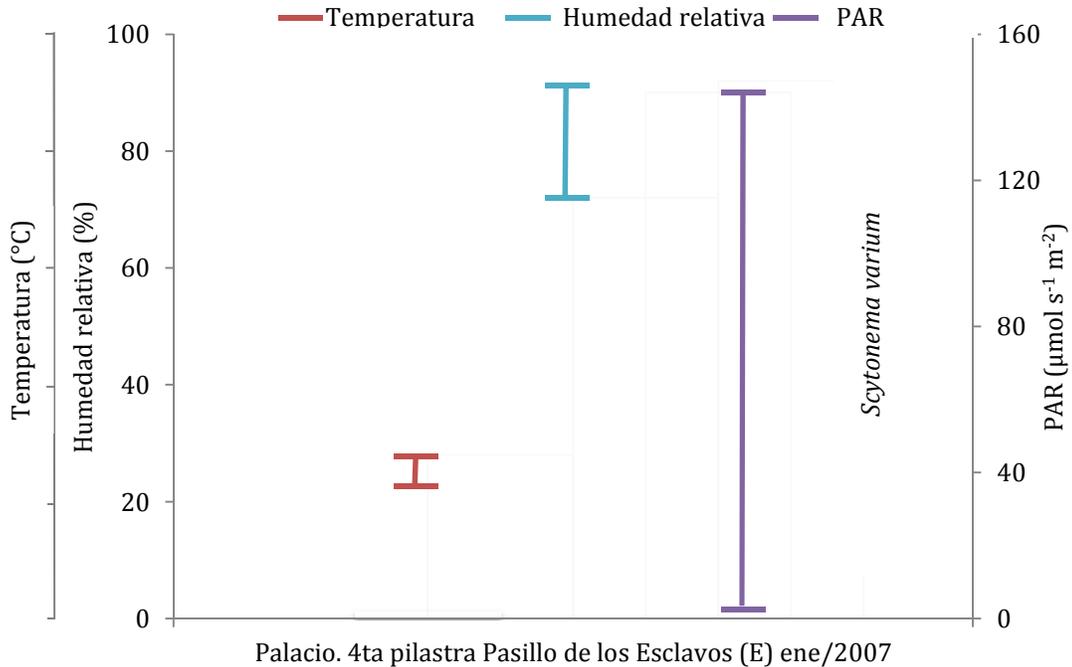


Fig. 14. Datos ambientales de temperatura, humedad relativa (ejes primarios) y la radiación luminosa (PAR) en (eje secundario) donde se reporta a *Scytonema varium* en la 4ta pilastra del Pasillo de los Esclavos en Palacio con orientación este en temporada de seca (enero) en Palenque, Chiapas.

En esta temporada de seca, *Scytonema drilosiphon* (Fig. 13) se encontró creciendo en la cubierta superior del Edificio 21 (N) en Yaxchilán con registros de temperatura menor a los 30 °C, humedad relativa entre 60-90 % y radiación luminosa entre 40-120 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$. Por otro lado, *Sc. kwangsiense* crece en el Edificio 4 con orientación (E) en Bonampak, con temperatura que oscila los 30 °C, humedad relativa mayor al 60 % y menor al 80 %, con una radiación luminosa baja entre 4-30 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$.

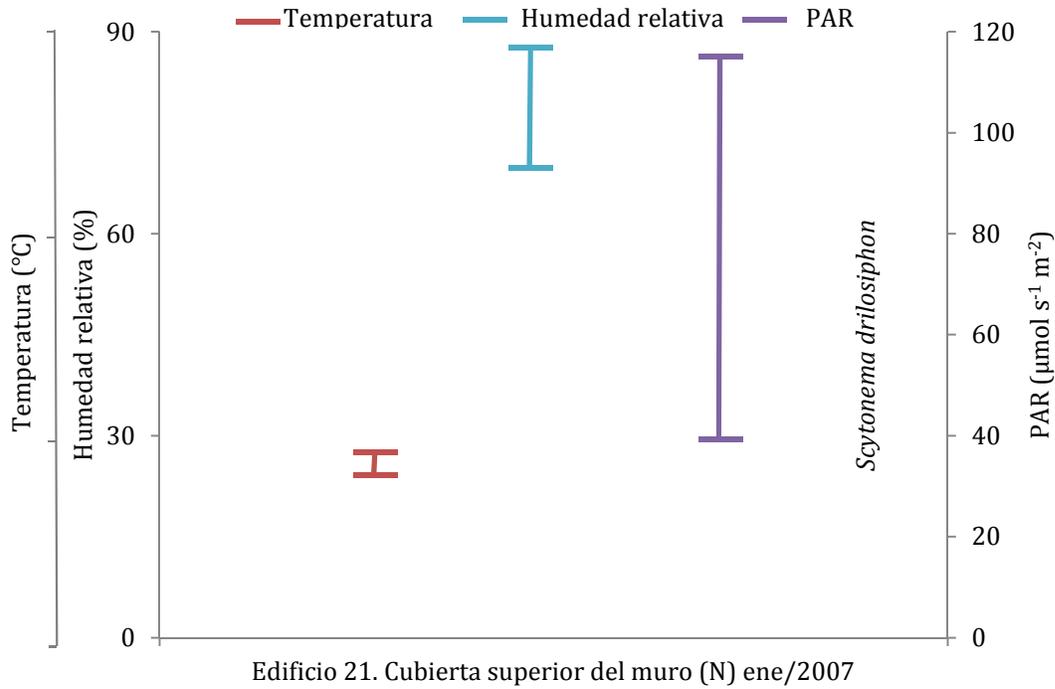


Fig. 15. Datos ambientales de temperatura, humedad relativa (ejes primarios) y la radiación luminosa (PAR) en (eje secundario) donde se reporta a *Scytonema drilosiphon* en la cubierta superior del Edificio 21 con orientación norte en temporada de seca (enero) en Yaxchilán, Chiapas.

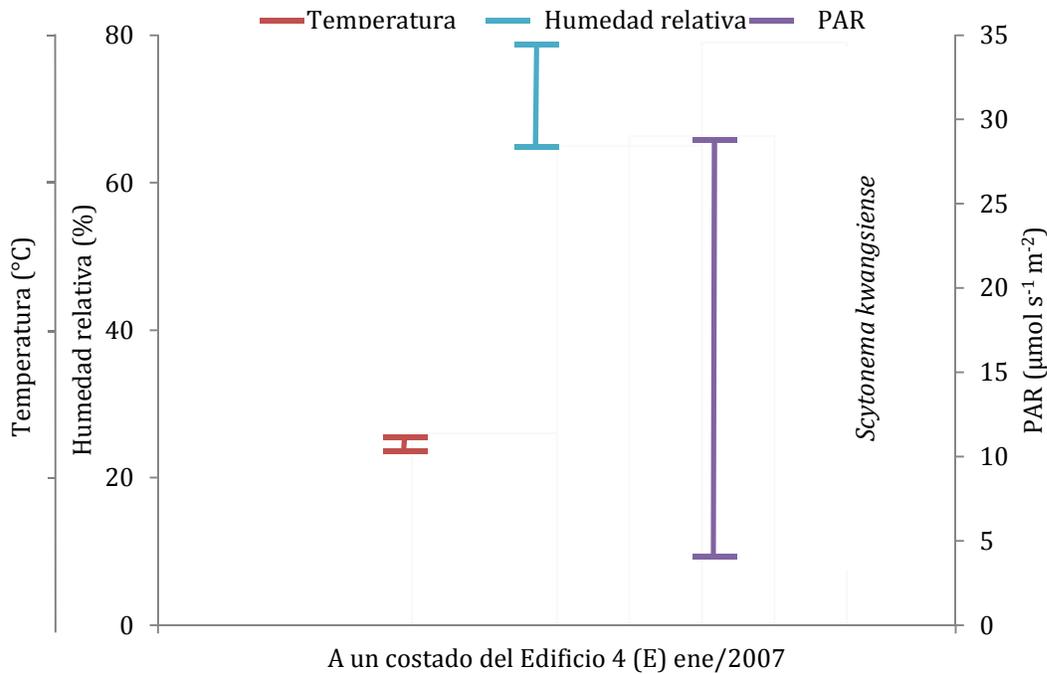


Fig. 16. Datos ambientales de temperatura, humedad relativa (ejes primarios) y la radiación luminosa (PAR) en (eje secundario) donde se reporta a *Scytonema kwangsiense* en el Edificio 4 con orientación este en temporada de seca (enero) en Bonampak, Chiapas.

6.4.2 Temporada de seca y lluvia

La distribución de las especies que se reportaron para la temporada de seca y de lluvia fueron: *Scytonema evanescens* (Lámina 4), *Sc. (M.) multiramosum* (Lámina 6) y *Sc. (Myochrotes) myochrous* (Lámina 7).

Las condiciones ambientales de los sitios donde habita *Scytonema evanescens* (Fig. 17) ubicados en Yaxchilán, son similares en cuanto a la temperatura máxima y difiere de la mínima, para el primer sitio no está disponible el dato e luz, sin embargo el segundo sitio tiene el intervalo entre los 40-120 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$.

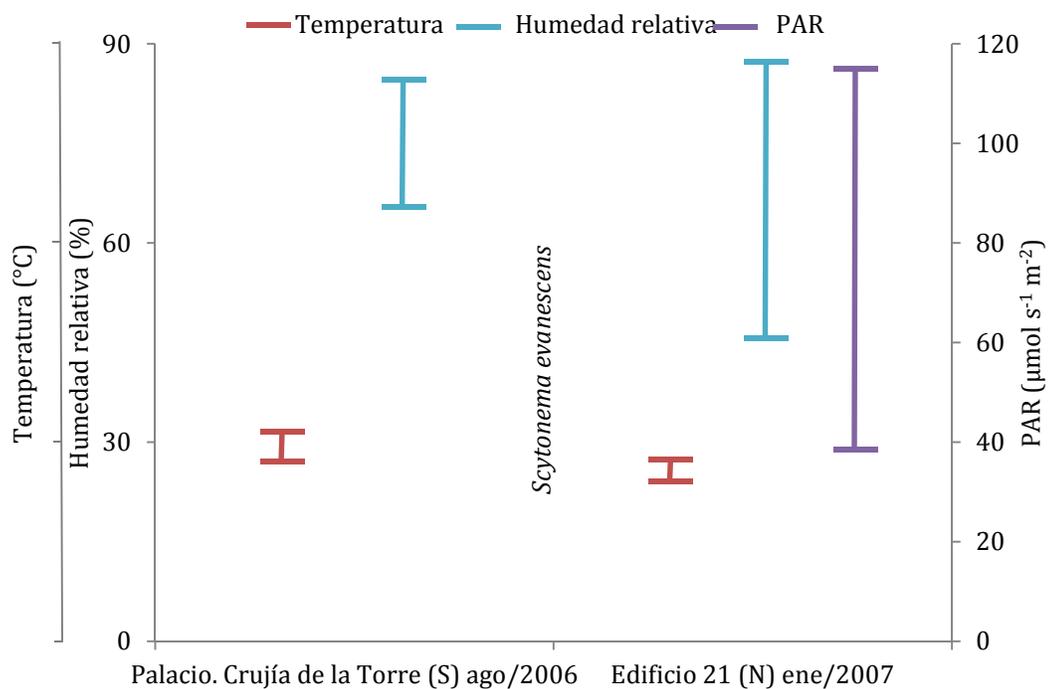


Fig. 17. Datos ambientales de temperatura, humedad relativa (ejes primarios) y la radiación luminosa (PAR) en (eje secundario) donde se reporta a *Scytonema evanescens* en Palacio, Crujía de la Torre con orientación sur en temporada de lluvia (agosto) en Palenque y en el Edificio 21 con orientación norte en temporada de seca (enero) en Yaxchilán, Chiapas.

Las condiciones ambientales de los sitios donde habita *Scytonema (M.) multiramosum* (Fig. 18) en Bonampak, el primero a un costado del Edificio 4 orientación (E) en temporada de seca registra los valores de temperatura y de radiación luminosa menores con respecto al segundo sitio en el exterior del Edificio 7 con orientación (O) en temporada de lluvia con valores elevados de casi 40 °C, humedad relativa cerca del 70 % y radiación luminosa de casi 1400 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$.

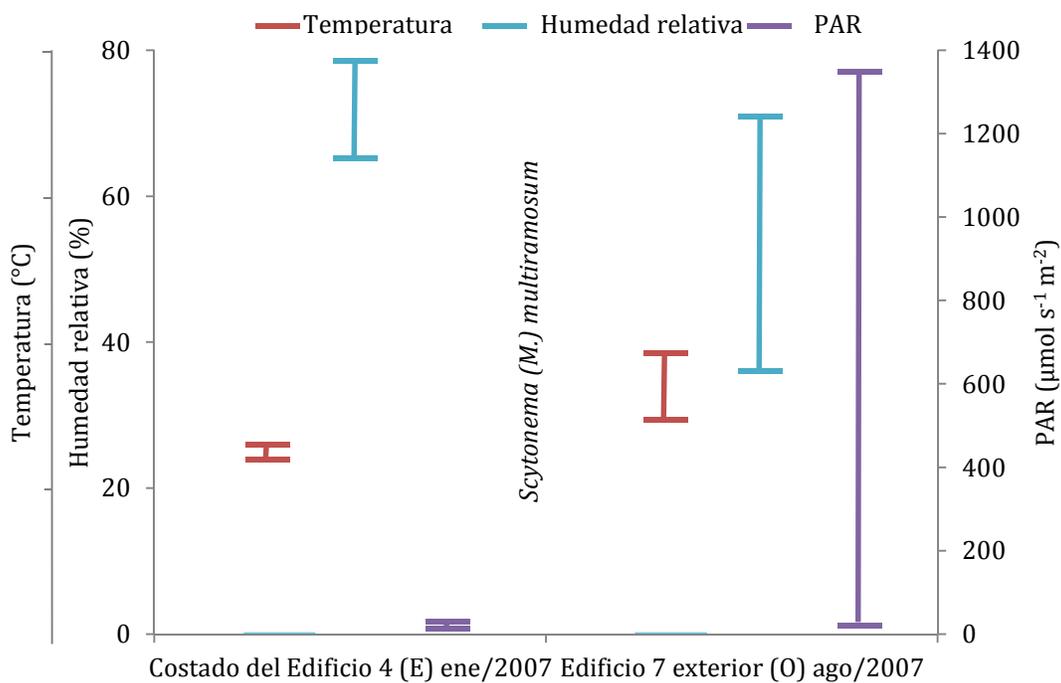


Fig. 18. Datos ambientales de temperatura, humedad relativa (ejes primarios) y la radiación luminosa (PAR) en (eje secundario) donde se reporta a *Scytonema (M.) multiramosum* a un costado del Edificio 4 orientación este en temporada de seca (enero) y en el exterior del Edificio 7 con orientación oeste en temporada de lluvia (agosto) en Bonampak, Chiapas.

Las condiciones ambientales de los sitios donde habita *Scytonema (Myochrotes) myochrous* (Fig. 19) en Palenque, son los valores más elevados. Los datos del primer sitio fueron en época de seca y se registraron valores menor que en el segundo sitio en temporada de lluvia,

la temperatura alcanza los 45 °C, humedad relativa entre 40-60 % y la radiación luminosa mayor a los 2000 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$.

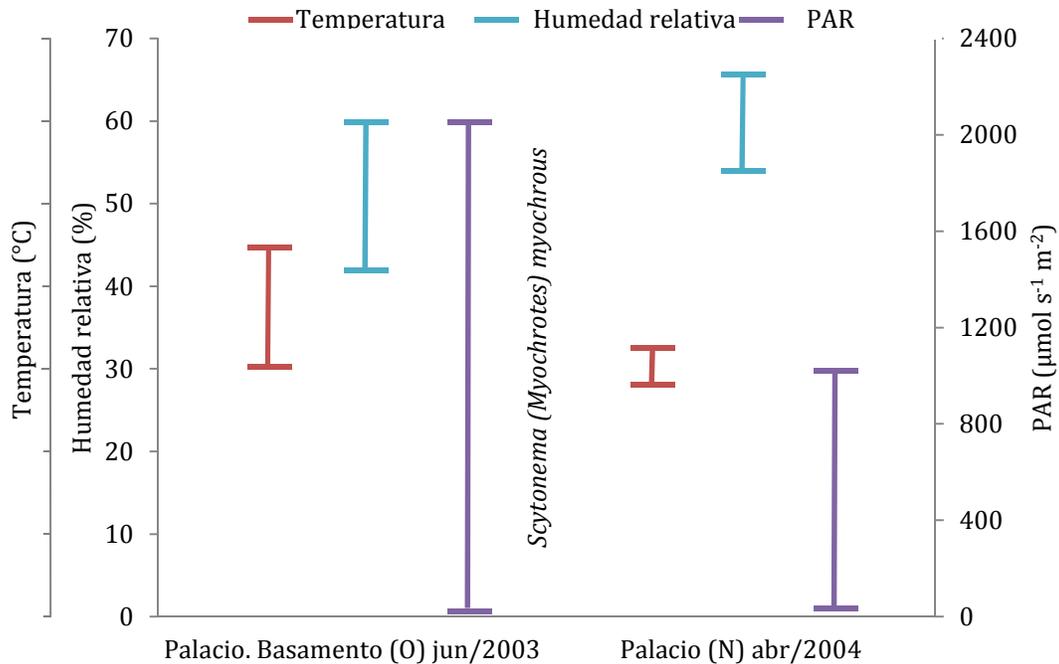


Fig. 19. Datos ambientales de temperatura, humedad relativa (ejes primarios) y la radiación luminosa (PAR) en (eje secundario) donde se reporta a *Scytonema (Myochrotes) myochrous* en el basamento de Palacio con orientación oeste en temporada de lluvia (junio) y en Palacio con orientación norte en temporada de seca (abril) en Palenque, Chiapas.

6.4.3 Temporada de lluvia

Los valores ambientales de la temporada de lluvia no son tan elevados como en la de seca, la distribución de las especies en la temporada de lluvias en Palenque fueron: *Scytonema hofmannii* (Lámina 4) y *Sc. minus* (Lámina 6).

Las condiciones ambientales de la Casa A atrás de Medallones (E) donde crece *Scytonema hofmannii* en temporada de lluvia (Fig. 20) alcanza los 35 °C, la humedad relativa del sitio es casi del 100 % y la radiación luminosa más de los 1700 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$.

Scytonema minus habita en el basamento de la fachada principal de Murciélagos (N) en Palenque. La condiciones ambientales del sitio en la temporada de lluvia (Fig. 21) fueron las siguientes, la temperatura oscila en los 30 °C, la humedad relativa alcanza casi el 90 % y radiación luminosa más de 1200 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$.

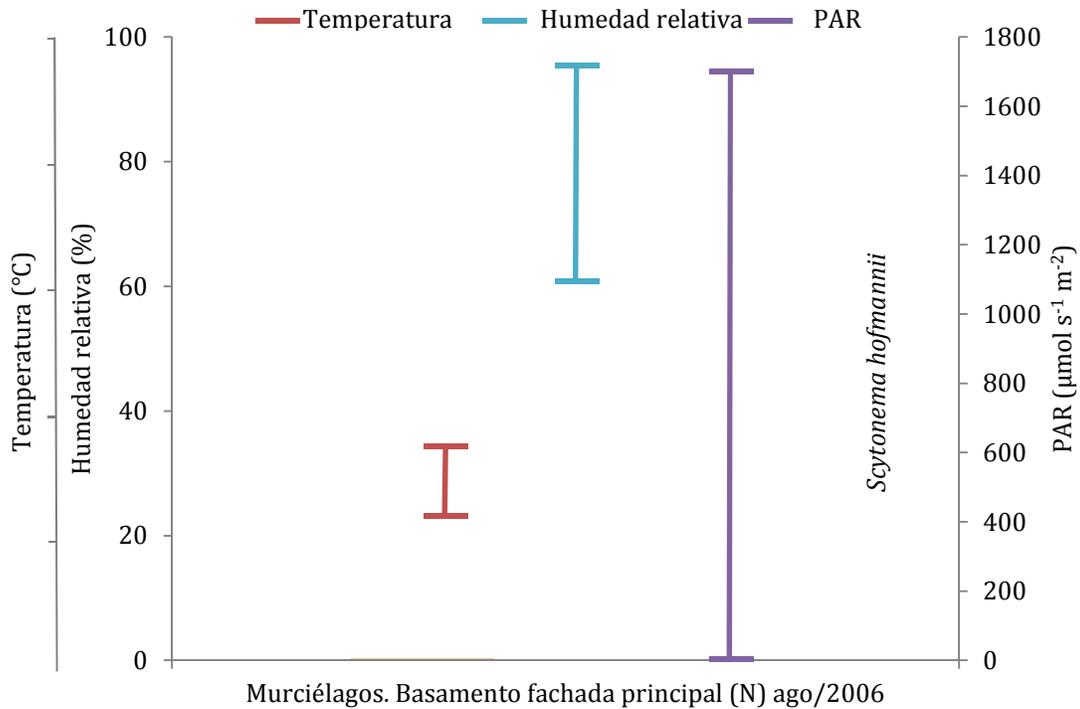


Fig. 20. Datos ambientales de temperatura, humedad relativa (ejes primarios) y la radiación luminosa (PAR) en (eje secundario) donde se reporta a *Scytonema hofmannii* en el basamento de la fachada principal de Murciélagos con orientación norte en temporada de lluvia (agosto) en Palenque, Chiapas.

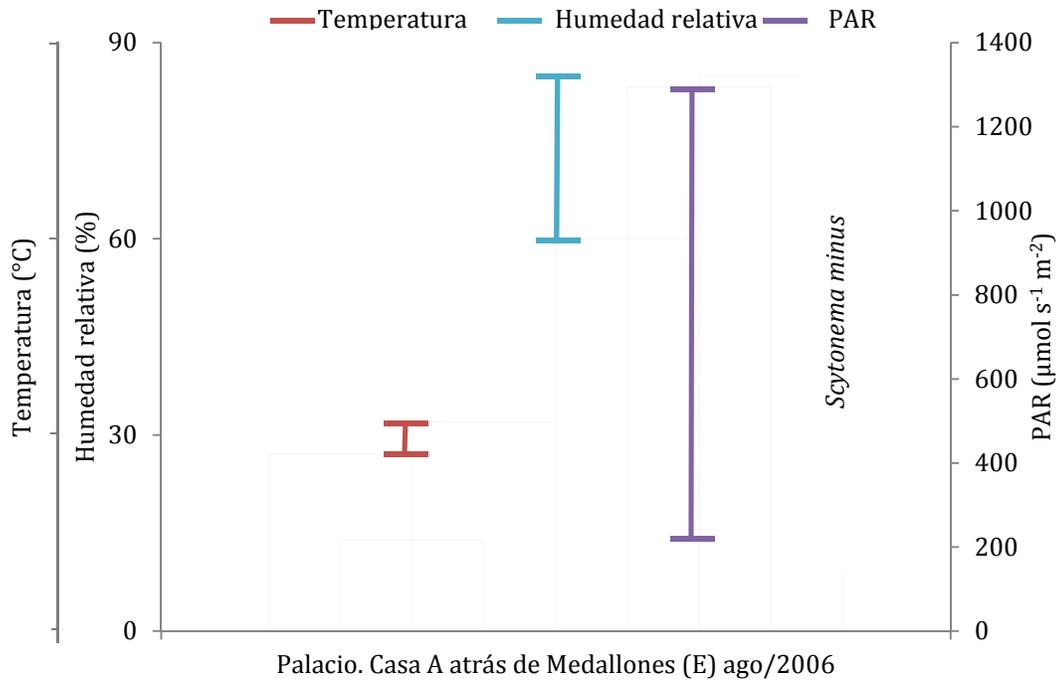


Fig. 21. Datos ambientales de temperatura, humedad relativa (ejes primarios) y la radiación luminosa (PAR) en (eje secundario) donde se reporta a *Scytonema minus* Casa A atrás de Medallones con orientación este en temporada de lluvia (agosto) en Palenque, Chiapas.

VII. DISCUSIÓN

Existen pocos trabajos sobre géneros de la familia Scytonemataceae donde se analicen y se incorporen datos ambientales para su estudio taxonómico. Recientemente Becerra et al. (2013) realizaron el primer acercamiento a un estudio polifásico para la familia Scytonemataceae en México. Dada la complejidad de esta familia, una de las más grandes de las cianoprocariontes, cerca de 106 especies en esta familia y solo 17 están secuenciadas; la mayoría no están identificadas o no cuentan con información morfológica que respalde su identificación (Becerra-Absalón, 2014; Komárek, 2003). Por lo anterior, este trabajo aporta información morfológica y ecológica importantes para el conocimiento de las especies de *Scytonema* y *Petalonema* en sitios específicos de México.

Se documentaron 17 especies para las tres ciudades: *Scytonema (Myochrotes) amplum*, *Sc. bohneri*, *Sc. cincinnatum*, *Sc. drilosiphon*, *Sc. evanescens*, *Sc. hofmannii*, *Sc. javanicum*, *Sc. kwangsiense*, *Sc. minus*, *Sc. (Myochrotes) multiramosum*, *Sc. (Myochrotes) myochrous*, *Sc. ocellatum*, *Sc. (Myochrotes) tolypothrichoides* y *Sc. varium*; del género *Petalonema* se describieron 3 especies, *P. crassum*, *P. incrustans* y *P. densum* (Tabla 2)

La delimitación morfológica de las especies no fue fácil, la información consultada sobre su taxonomía ha tenido ligeros o radicales cambios en su descripción y/o método de clasificación taxonómica, asimismo la disponibilidad de la literatura en varias especies es limitada. Por lo consiguiente, la utilización de otros análisis, como los diagramas de radar con el sistema de Davidson y Stuessy mediante intervalos máximos y mínimos fue útil para diferenciar

a los géneros que habitan las regiones tropicales, siendo que parecen ser muy variables y poco conocidos (Komárek, 1989).

Las observaciones realizadas en este estudio evidenciaron una amplia variación morfológica en los géneros *Scytonema* y *Petalonema* además de aportar información más detallada sobre las especies que habitan en los tres sitios arqueológicos mayas. El diagrama de radar fue utilizado como la herramienta para analizar las variaciones morfológicas de las especies, considerados los caracteres cuantitativos y cualitativos. De esta manera, en este documento queda incluida en el análisis taxonómico la variación de los caracteres de las 17 especies descritas. La correcta identificación de las especies es necesaria para comprender sus interacciones en el espacio donde habita, por lo cual involucrar datos ambientales en un estudio de identificación taxonómica es de suma importancia.

La información sobre *Petalonema* es muy limitada, género que no ha sido muy reportado ni estudiado como *Scytonema*. Actualmente *Scytonema* ha alcanzado el número de 320 especies descritas, a partir de los resultados de análisis filogenéticos recientemente realizados, varias especies fueron reacomodadas al subgénero *Myochrotes*, esta separación fue con base a las observaciones morfológicas y evaluaciones moleculares. Los miembros de esta sección difieren morfológicamente de la especie tipo (*Sc. hofmannii*) en particular la morfología del tricoma y vainas (Komárek, 2013). La supuesta existencia de alguna transición del tipo de lamelación de las vainas con *Scytonema* podría ser considerada como un marcador de fenotipo apomórfico, la cual a veces resulta una identificación errónea del género y especie (Komárek, 2013). Es necesario realizar un análisis más profundo, tomando en consideración que la morfología puede ser influenciada por factores ambientales.

De acuerdo a las últimas revisiones, es probable que 20 especies de *Scytonema* hayan sido bien definidas en la microflora. Cerca de 40 especies están bien descritas fuera de Europa (Komárek, 2013). Para México de las 16 especies de *Scytonema* descritas, se encuentra la secuencia 16S ribosomal 9 especies de estas en GenBank: *Sc. bohneri*, *Sc. chiastum*, *Sc. coactile*, *Sc. hofmannii*, *Sc. javanicum*, *Sc. millei*, *Sc. mirabile*, *Sc. ocellatum* y *Sc. stuposum*.

En este trabajo se describieron tres especies del género *Petalonema* (Tabla 2, Lámina 1) de acuerdo a la literatura consultada se han registrado como especies terrestres tropicales: (1) *Petalonema crassum*; (2) *Petalonema densum*; (3) *Petalonema incrustans*. Las variaciones morfológicas de las especies de *Petalonema* con respecto a *Scytonema* fueron principalmente en las dimensiones, partes centrales más angostas y partes apicales más ensanchadas, la mayoría presentó lamelación paralela y divergente o muy divergente en forma de embudo. La especie que presenta un mayor ancho del filamento es *Petalonema crassum* y *Petalonema densum*, aunque esta última especie está por debajo del promedio del ancho del tricoma de *Petalonema crassum*; mientras que *Petalonema incrustans* presenta filamentos menos anchos (Fig. 6).

La temperatura del sitio donde habitan las tres especies (Fig. 10) oscila en los 30 °C, la humedad relativa de los tres sitios fluctúa entre el 70-90 %; la radiación luminosa que incide en los tres sitios es diferente, en Palacio donde se encuentra *Petalonema crassum* registra el valor máxima de 400 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ y *Petalonema densum* registro el valor mínimo de 116 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$.

Se describieron 14 especies del género *Scytonema*, de acuerdo a la literatura estas especies se han registrado en ambientes tropicales. La distribución espacial de las especies varió en cuanto al sitio y condiciones ambientales particulares y son las siguientes.

1. ***Scytonema (Myochrotes) amplum*** (Lámina 2) habita en la ciudad de Palenque, su fecha de recolecta fue en época de seca (Tabla 1-2). Esta especie no ha sido reportada para México. Los datos ambientales podría indicar que es una especie que puede y/o necesita un considerable nivel de saturación de agua de 80 %; un nivel de radiación solar elevado de casi $1400 \mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ soportando temperaturas de más de los 40 °C.
2. ***Scytonema bohneri*** (Lámina 2) presentó variación morfológica en el largo de la célula; otras características reflejaron gran similitud (Fig. 9). Esta especie fue reportada en Tehuacán, Puebla (Novelo, 2011) como una especie edáfica y epilítica en aguas corrientes y estancadas con una temperatura del agua de 18 °C, pH 7.0. Los datos ambientales del sitio no están disponibles. Sin embargo, la temporada de seca en la que se recolectó en la ciudad de Palenque, presenta precipitaciones bajas y la temperatura de la ciudad oscila entre los 27-30°C.
3. ***Scytonema cincinnatum*** se ha reportado como identificación problemática en zonas tropicales (Komárek, 2013). Para Palenque es su primer registro como especie subaérea; las principales variaciones morfológicas (Fig. 9) de la especie son en el ancho del heterocito, pero las características cualitativas como la forma de los heterocitos o las constricciones en la pared, tipo de lamelación y pseudocavuaolas apicales indican que son la misma especie. El análisis de los datos ambientales (Fig. 12) evidenció las condiciones en las que vive *Sc. cincinnatum* tanto en el Palacio con orientación oeste y en la zona sur. En los dos sitios los valores de humedad ambiental alcanzan hasta un 80 %; en Palacio (S) la incidencia de luz es mayor a los $1400 \mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$; con una

temperatura hasta de 40 °C que son más elevadas que en la zona Oeste, en la parte subterránea de Palacio con una incidencia de luz es menor a los 10 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ y una temperatura entre 20 y 30 °C.

4. ***Scytonema drilosiphon*** (Lámina 3) si bien las características cualitativas difieren ligeramente ancho del filamento y el ancho del tricoma, las cualitativas son muy similares como la forma de los heterocitos, de las células, los colores de las vainas, forma de las células coinciden con la literatura revisada (Fig. 7). Los datos ambientales (Fig. 12) como la temperatura del sitio es menor de los 30 °C, la humedad relativa alcanza un 90 %, la intensidad de luz es muy baja con valores entre 100-140 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$.
5. ***Scytonema evanescens*** (Lámina 4) su clasificación aún no es clara, se propone que se incluya dentro del género *Chakia* (Komárek, 2013). Esta especie presenta filamentos generalmente solitarios o en grupos, las vainas usualmente tienen una transición de ausencia de color a amarillo pardusco. Cuando las vainas no presentan color, el valor del ancho del filamento es menor al valor de lo reportado en la literatura revisada, así que las variaciones de estas especies son principalmente en las características cuantitativas y no cualitativas (Fig. 9). Los datos ambientales de los dos sitios (Fig. 17), indican que la humedad relativa llega hasta el 90 % a pesar de que la fecha de recolecta fue en temporada de secas, la temperatura máxima oscila en los 30 °C; la incidencia de luz está entre 40 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ y menos de 120 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$.
6. ***Scytonema hofmannii*** especie subaérea reportada por Torres (1991) por primera vez en Palenque (Chiapas), observó que crece en los muros interiores del Templo de la Cruz en forma de tapetes de color azul-verde, verde-olivo y pardo; donde el sustrato tiene altos

grados de saturación de agua, expuestos a media y baja iluminación, con una temperatura promedio de 27 °C y humedad relativa de 68 %. Por otra parte, en este estudio *Scytonema hofmannii* se reportó creciendo en el exterior del Templo Murciélagos (Fig. 20) con temperatura máxima de 35 °C, la humedad relativa puede alcanzar un 96 %; con valores de luz muy elevada de 1700 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$. Por lo tanto, esta especie puede crecer tanto en el interior como en el exterior de los dos muros con temperaturas promedio para los climas tropicales, con bajos y altos niveles de radiación solar. Los datos morfológicos descritos por Torres (1991) con respecto a la descripción en este trabajo (Fig. 7) difiere en el ancho del filamento $\pm 2\text{-}8 \mu\text{m}$ y $\pm 2 \mu\text{m}$ en el ancho del tricoma.

7. ***Scytonema javanicum*** (Lámina 5) los datos ambientales del sitio de recolecta de Palacio (orientación E) (Fig. 13) tiene valores de temperatura entre 30-35 °C, una humedad relativa mayor al 60 % y la radiación luminosa del sitio no es menor a 350 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$.
8. ***Scytonema kwangsiense*** (Lámina 5, Fig. 8) especie descrita por primera vez en China (Hu & Wei 2006) y para México es su primer registro en la localidad de Bonampak. Los datos ambientales del sitio indican que la temperatura oscila entre 20 y 30 °C, humedad entre el 65 y 80 %, intensidad de luz menor a los 30 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ (Fig. 16).
9. ***Scytonema minus*** (Lámina 6) esta especie tiene los valores cuantitativos más pequeños con respectos las especies de *Scytonema* revisadas en este trabajo (Fig. 7). Los valores ambientales del sitio son entre 60-85 % de humedad, temperaturas entre 25-35 °C, la intensidad de luz es elevada 1300 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ (Fig. 21).

10. ***Scytonema (Myochrotes) multiramosum*** las principales variaciones morfológicas de esta especie fueron diferencias ligeras en el ancho del filamento y ancho del tricoma (Fig. 8). Los datos ambientales de los dos sitios (Fig. 18) en Bonampak donde se desarrolla esta especie, fueron mayores en el Edificio 7 en temporada de lluvia donde alcanzó una temperatura de 40 °C, humedad relativa alcanza hasta un 80 % y una radiación luminosa baja de 29 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$; en el Edificio 4 en temporada de seca se registro una mínima de 26 °C, la humedad relativa máxima del sitio oscila entre el 65 %, la intensidad lumínica es escasa en este sitio. Para el Edificio 7 se registró una temperatura casi de 40°C, humedad relativa del sitio alcanza un 70 %, la intensidad luminosa de casi los 1300 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$.

11. ***Scytonema (Myochrotes) myochrous*** (Lámina 7) el primer reporte de su distribución en México fue por Torres (1991) en el interior y exteriores de los muros del Templo de las Inscripciones en Palenque, Chiapas. Fueron observados céspedes (tapetes) de color azul-verde. Los datos morfológicos descritos por Torres (1991) con respecto a la descripción en este trabajo difieren en el ancho del filamento y ancho del tricoma (Fig. 9). En la literatura se manifiesta como una especie muy polimórfica y posiblemente contiene varios genotipos, usualmente las poblaciones subtropicales del hemisferio sur difieren ligeramente en la morfología con las poblaciones del hemisferio norte (Komárek, 2013; Guzmán, 2009). Los datos ambientales de los dos sitios donde se desarrolla esta especie son los valores registrados más elevados con respecto a los sitios donde se desarrollan otras especies de *Scytonema* revisadas en este documento (Fig. 19), sin embargo entre los dos sitios muestran diferencias principalmente en Palacio subterráneo, esto podría

indicar que en este sitio la cantidad de luz es menor a la registrada en el primer sitio de recolecta y de la misma manera la época en la que se recolecto (Tabla 2).

12. ***Scytonema ocellatum*** (Lámina 7) de todas las características morfológicas de *Scytonema* en esta especie la vaina rugosa hacia la parte externa por la presencia de incrustaciones de calcio y detritos se diferencia de las demás (Fig. 7). Reportada en temporada de seca, con una humedad relativa de casi un 80 % (Tabla 1).

En el mundo se han reportado otras especies con incrustaciones de partículas inorgánicas como: *Scytonema belizensis*, *Sc. chengii*, *Sc. obscurum*, *Sc. segriefianum*, *Sc. simmeru*, etcétera. (Komárek, 2013). La liberación de estos componentes extracelulares, sobre todo los ácidos orgánicos por estas especies han sido propuestos como dañinos en la composición de la roca, mediante se disolución (Ortega-Calvo & Ariño, 1995). A pesar de estas suposiciones, no se han realizado los análisis necesarios para conocer su mecanismo de acción en la roca. Esto no se podrá afirmar sin estudios previos de fisiología, morfología y taxonomía de las especies que habitan los crecimientos subaéreos de los tres sitios.

13. ***Scytonema (Myochrotes) tolypothrichoides*** (Lámina 8) de acuerdo a la descripción morfológica de esta especie hay ligera variación en el ancho de los filamentos respecto a la literatura revisada. No obstante, las características particulares como la presencia de vainas con lamelación paralela y hacia el ápice divergente, el ancho y largo de las células coinciden con la literatura. Su fecha de recolecta fue en temporada de lluvia, la humedad relativa del lugar es de casi un 50 % (Tabla 1).

14. ***Scytonema varium*** (Lámina 8) la morfología en el ancho del filamento con respecto a la literatura revisada, pero el ancho del tricoma y aspectos cualitativos concuerdan con los

datos descritos (Fig. 7). Los datos ambientales del sitio de recolecta (Fig. 14) presentan una humedad relativa de casi el 100 %, temperatura menor a los 30 °C y una intensidad de luz baja, el máximo que alcanza es de los 140 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$.

Frecuentemente las poblaciones de estos dos géneros están asociadas con lugares muy húmedos y alta retención de agua y también otros factores como la temperatura, luz y pH pueden influir en la distribución de cada microorganismo en el monumento, debido a una adaptación delimitada a las condiciones del sitio donde viven (Ortega-Calvo & Ariño, 1995). Los datos ecológicos analizados en este trabajo podría indicar de acuerdo a la temporada de recolecta una presencia y distribución diferente en el mismo sitio y/o en los tres sitios arqueológicos. Las temperaturas y humedades relativas más altas de los sitios resultaron en las fechas que coinciden con la época de lluvia. Por lo contrario varios datos analizados en la temporada de seca alcanzan las temperaturas más bajas (Tabla 1) y este factor dependerá la humedad relativa del sitio.

Aunque este documento no representa toda la información de todas las formas de vida que existe en las tres zonas arqueológicas de Chiapas. La reevaluación de las características morfológicas de manera más detallada de los géneros *Scytonema* y *Petalonema*, permitió identificar a más de una especie y proporcionar condiciones ambientales específicas de los tres sitios donde se encuentran. El esfuerzo de recolecta, la observación y la implementación de varios análisis, documentaron de forma más precisa su estudio.

La compilación de esta información es una primera aproximación al estudio biológico de las especies de *Petalonema* y *Scytonema*. Los siguientes trabajos determinarán de manera más

precisa el conocimiento de las especies de los dos géneros y de igual manera proponer una solución en el biodeterioro estético y esclarecer si su presencia debe interpretarse como parte del biodeterioro o como parte de la bioconservación de los monumentos el papel de estos microorganismos que habitan en las rocas de los monumentos mayas.

El biodeterioro de cada lugar es constante y variable por múltiples factores, asimismo la distribución de las especies (Papida et al., 2001). El desarrollo de las algas no puede evitarse en condiciones naturales pues las estructuras de resistencia, de dispersión e incluso las células vegetativas mismas están presentes en todas partes y son transportadas por distintos medios como el agua, aire, animales, etcétera (Novelo et al., 2007).

Finalmente, en este trabajo se presenta un breve análisis bibliométrico, utilizando dos bases de datos como herramientas de análisis: Web of Science y Scopus. Se realizó una consulta muy general con la palabra "*Scytonema*", el análisis realizado para *Petalonema* no fue incorporado al análisis, porque existen pocos documentos en estas dos bases para este género. Los resultados obtenidos se encuentran en Anexos (Figs. 24-25). La visualización de estos resultados, permitieron ampliar el panorama general del estado en que se encuentra el estudio del género *Scytonema*. Por último, la utilidad de estos resultados es en esencia para representar la importancia de su estudio y futuras propuestas de trabajos en otras áreas de investigación.

VIII. CONCLUSIONES

En este trabajo se documentó la distribución de 14 especies de *Scytonema* y 3 especies de *Petalonema* en las zonas arqueológicas de Palenque, Bonampak y Yaxchilán en Chiapas. A partir de los intervalos de variación de los caracteres morfológicos de ambos géneros se resolvió si en realidad la variación de la especie *Scytonema guyanense* incluía varias morfologías similares a las registradas anteriormente para Palenque, Chiapas. Se concluyó que sí está presente más de una especie de *Scytonema*, también se registró la presencia de especies del género *Petalonema*. La compilación de la información morfológica y los datos ecológicos en condiciones particulares de temporada y la distribución espacial donde habita cada especie son importantes para el conocimiento de las especies que habitan en los tres sitios arqueológicos que forman parte del patrimonio nacional mexicano.

IX. PERSPECTIVAS

Por razones históricas los estudios de diversidad, taxonomía y ecología de las algas subaéreas se han realizado en Europa. Substancialmente, las investigaciones basadas en su estudio morfológico iniciaron a principio de 1800 y 1960. A partir de 1980 se enfocaron en grupos específicos de Cyanoprokaryota de hábitat subaéreo involucradas en el biodeterioro. Sin embargo, en los últimos 20-25 años la sistemática de las algas ha cambiado y continuara haciéndolo con las propuestas e implementación de nuevos análisis para su estudio (Lopez-Bautista et al., 2007). La investigación sobre la diversidad y sistemática de las algas subaéreas llama la atención en varios tipos de hábitats (Albertano, 2012; Komárek, 2013; Lopez-Bautista et al., 2007).

Los principales trabajos sobre los crecimientos algales subaéreos en roca han sido extensamente realizados en Europa Central, América del sur, América del Norte, África y Asia (Komárek, 2013) abordado la problemática existente de estos crecimientos en superficies artificiales por sus efectos de biodeterioro tanto en zonas templadas como en regiones tropicales (Lopez-Bautista et al., 2007; Ortega-Calvo y Ariño, 1995). Sin embargo en las regiones tropicales, el conocimiento de la flora aún es escasa, por lo tanto es necesaria una investigación urgente y amplia (Komárek, 2013).

Un breve análisis bibliométrico de *Scytonema*, reflejó superficialmente el estado del conocimiento de su estudio, de acuerdo dos bases de datos consultadas: Web of Science (WoS) cuenta con 333 documentos y Scopus con 289 documentos que contienen la palabra “*Scytonema*” en título, resumen y palabras clave. La tendencia de su estudio (Fig. 24) a través del número de publicaciones por año evidenció dos importantes picos. En el año de 1993 hubo

un crecimiento, en ese año se publicaron 25 documentos en WoS, mientras que en ese mismo año Scopus cuenta con 289; el segundo pico fue en el año de 2003 WoS cuenta con 24 y Scopus con 22 documentos publicados sobre *Scytonema*.

De acuerdo con este análisis, las cinco áreas que reflejan una mayor actividad en el estudio sobre *Scytonema* en Web of Science (Fig. 25) son: (1) Ciencias de las Plantas con 73 registros, esta área cubre diversos temas: Sistemática, Bioquímica, Agricultura y Farmacéutica de plantas terrestres y acuáticas; (2) Química Orgánica con 63 registros, su estudio está enfocado principalmente a especies tropicales y puede ser considerado altamente especializado en cómo las moléculas proveen una alta efectividad en las drogas o para la evaluación de muchos componentes (Lopez-Bautista et al., 2007); (3) Biotecnología y Microbiología aplicada con 50 registros; (4) Biología Marina y de Agua Dulce con 42 registros y (5) Bioquímica y Biología Molecular (introducida en el año de 1968) con 41 registros. Formalmente los análisis moleculares para Cyanoprokaryota iniciaron a partir del año de 1980, sin embargo su auge fue a partir de 1990 (Fig. 24).

En los últimos 15 años se han incrementado nuevas propuestas para la clasificación la división Cyanoprokaryota, así como el diagnóstico de sus características están siendo reevaluadas a partir de la utilización de análisis moleculares a partir de secuencias de genes conservados (principalmente el gen que codifica el sector 16S rRNA), con este tipo de análisis y otros se propone la realización de una aproximación polifásica (Komárek, 2009; Lopez-Bautista et al., 2007).

La relación congruente entre análisis moleculares y morfológicos de cepas es necesario, por tanto su mantenimiento. La morfología típica debe ser siempre comparable con poblaciones

naturales, porque los resultados de un análisis molecular en muchas ocasiones apuntan en sentidos diferentes, por un lado poblaciones morfológicamente diferentes pertenecen a clados genéticos monofiléticos y por otro, poblaciones morfológicamente iguales aparecen en los cladogramas como polifiléticos.

Así que uno de los primeros pasos para realizar este tipo de aproximaciones polifásicas es la caracterización de cualquier población, en este caso de *Scytonema* y *Petalonema* es el mantenimiento de cultivos de manera precisa y bien documentada la variación morfológica, así como también las condiciones ambientales en las que se presentan los ejemplares. Con esta caracterización se podrán estudiar las variaciones morfológicas y determinar de manera más precisa su situación en la taxonomía y posteriormente realizar estudios multidisciplinarios para enriquecer el conocimiento de su biología.

LITERATURA CITADA

- Albertano, P. (2012). Cyanobacterial Biofilms in Monuments and Caves. In B. A. Whitton (Ed.), *Ecology of Cyanobacteria II. Their Diversity in Space and Time*. (pp. 317–343). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Anagnostidis, K. & Komárek, J. (1988). Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3. Oscillatoriales. *Archiv Für Hydrobiologie*, 80, 327–472.
- Asencio, A. D. & Hoffmann, L. (2010). Chemosystematic evaluation of the genus *Scytonema* (Cyanobacteria) based on occurrence of phycobiliproteins, scytonemin, carotenoids and mycosporine-like amino acid compounds. *European Journal of Phycology*, 48(4), 37–41.
- Ávila, J. (1989). *Ficoflora potencial de suelo húmedo Del Valle de Tehuacán, Puebla*. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Becerra, I. (2002). *Cambios en la comunidad algal relacionados con el ciclo hídrico en un tinal inundable en Quintana Roo*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Becerra-Absalón, I. (2014). *Sistemática de la familia scytonemataceae (Cyanoprokaryota/Cyanobacteria)*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Becerra-Absalón, I. & Tavera, R. (2003). Cambios de la comunidad algal (perifiton) relacionados con el ciclo hidrológico en un tinal anegable en quintana Roo. *Mexican Studies / Estudios Mexicanos*, 19(2), 263–275.
- Berkeley, M. J. (1833). Gleanings of British Algae: being an Appendix to the Supplement to English Botany. C. E. Sowerby, London, 50.
- Bharadwaja, Y. (1934). The taxonomy of *Scytonema* and *Tolypothrix*, including some new records and some new species from India and Ceylon. *Revue Algologique*, 7, 149–178.
- Bornet, É. & Flahault, C. (1886). Revision des Nostocacés Hétérocistées contenues dans les principaus herbiers de France. *Ann. Sci. Nat. Bot.*
- Borzi, A. (1879). *Note alla morfologia e biologia delle Alghe ficocromacee. Famlla. Scytonemataceae* (pp. 347–388). *Nuovo Giorn. Bot. Ital.* 11.

- Bourrelly, P. (1970). *Les Algues d'eau douce. Initiation à la systematique. Tome III: Les algues bleues et rouges. Les Eugléniens, Peridiniens et Cryptomonadines* (p. 512). N. Boubée & Cie, Paris.
- Brodie, J. & Lewis, J. (2007). *Unravelling the algae: the past, present, and future of algal systematics*. (J. Brodie & J. Lewis, Eds.) (p. 376). London, UK: CRC Press Taylor & Francis Group.
- Cantoral, E. A. (1993). *Ecología de comunidades algales del sistema hidrológico El Salto, en la Huasteca Potosina*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cartajena, M. G. (2004). *Taxonomía y distribución de cianofitas filamentosas de la Huasteca, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Copeland, J. J. (1936). Yellowstone thermal Myxophyceae. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 36, 4–223.
- Correns, C. (1889). Ueber Dickenwachstum durch Intussusception bei einigen Algenmembranen. *Flora (Jena)*, 72, 298–347.
- Couté, A., Tell, G. & Thérézien, Y. (1999). Cyanophyceae (Cyanobacteria) aérophiles de Nouvelle-Calédonie. *Cryptogamie Algologie*, 20(4), 301–344.
- Dakal, T. & Cameotra, S. (2012). Microbially induced deterioration of architectural heritages: routes and mechanisms involved. *Environmental Sciences Europe*, 24(1), 1–13.
- Davidson, J. F. (1947). The polygonal graph for simultaneous portrayal of several variables in population analysis. *Madroño*, 9(3), 105–110.
- Desikachary, T. V. (1959). Cyanophyta. *ICAR Monograph on Algae*, 569.
- Ercegovic, A. (1929). *Sur quelques nouveaux types des cyanophycées lithophytes de la côte adriatique* (p. 66: 164–174). Arch. F. Protistenk.
- Fiore, M. F., Sant'Anna, C. L., Azevedo, M. T. P., Komárek, J., Kaštovský, J., Sulek, J. & Lorenzi, A. S. (2007). The cyanobacterial genus *Brasilonema*, gen. nov., a molecular and phenotype evaluation. *Journal of Phycology*, 43, 789–798.
- Flechtner, V. R., Boyer, S. I., Johansen, J. R. & Denoble, M. I. (2002). *Spirirestis rafaensis* gen. et sp. nov. (Cyanophyceae), A New Cyanobacterial Genus from Arid Soils. *Nova Hedwigia*, 74, 1–24.

- Forti, A. (1907). Sylloge algarum omnium hucusque cognitarum. In *Vol. V. Sylloge Myxophycearum* (Vol. 5, pp. 1–761). Patavii [Padova]: Sumptibus auctoris.
- Frémy, P. (1930). Les Myxophycées de l'Afrique équatoriale française. *Archives de Botanique Mémoires*, 3(2), 1–508.
- Garcia-Pichel, F., Belnap, J., Neuer, S. & Schanz, F. (2003). Estimates of global cyanobacterial biomass and its distribution. *Algological Studies*, 109(4), 213–227.
- Geitler, L. (1932). *Cyanophyceae*. (L. Rabenhorst, Ed.) *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz* (Ed. 2., Vol. 14, pp. 1–1196). Leipzig, Germany: Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz.
- Geitler, L. & Ruttner, F. (1935). *Die Cyanophyceen der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition, ihre Morphologie, Systematik und Ökologie*. *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 14, *Tropische Binnengew.* (Vol. 6, pp. 308–483). Schweizerbart.
- Gorbushina, A. (2007). Life on the rocks. *Environmental Microbiology*, 9(7), 1613–1631.
- Gugger, M. & Hoffmann, L. (2004). Polyphyly of true branching cyanobacteria (Stigonematales). *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 54, 349–357.
- Guiry, M. D. & Guiry, G. M. (2014a). *Petalonema*. *AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway*. <http://www.algaebase.org>
- Guiry, M. D. & Guiry, G. M. (2014b). *Scytonema*. *AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway*. <http://www.algaebase.org>
- Guzmán, A. (2009). *Catálogo ilustrado de Cyanoprokaryota mexicanas. Nostocales*. Seminario de Investigación. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hoffmann, L. (1986). Cyanophycées aériennes et subaériennes du Grand-Duché de Luxembourg. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.*, 56, 77–127.
- Hoffmann, L. & Demoulin, V. (1985). Morphological variability of some species of Scytonemataceae (Cyanophyceae) under different culture conditions. *Bulletin de La Société Royale de Botanique de Belgique / Bulletin van de Koninklij*, 2, 189–197.
- Hoffmann, L., Gugger, M. & Asencio-Martinez, A. (2003). Morphological and molecular characterisation of a stigonematalean cyanobacterium isolated from a Spanish cave. *Algological Studies/Archiv Für Hydrobiologie, Supplement Volumes No. 109*, 259–265.

- Instituto Nacional de Antropología e Historia. (2013). Zonas Arqueológicas. <http://www.inah.gob.mx/zonas-arqueologicas>
- Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático. (2007). Monumento Natural Bonampak. *Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca. Instituto Nacional de Ecología. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.* <http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones/libros/2/bonampak.html>
- Jaag, O. (1943). *Scytonema myochrous* (Dillw.) Ag., Formenkreis und Variabilität einer Blaualge. *Boissiera*, 7, 437–454.
- Jaag, O. (1945). *Experimentelle Untersuchungen über die Variabilität einer Blaualge unter dem Einfluss verschieden starker Belichtung* (Vol. 6, pp. 437–454). Eidgenössische Anstalt für Wasserversorgung, Abwasserreinigung und Gewässerschutz an der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich.
- Kämpfer, P. & Glaeser, S. P. (2012). Prokaryotic taxonomy in the sequencing era - the polyphasic approach revisited. *Environmental Microbiology*, 14(2), 291–317.
- Keshari, N. & Adhikary, S. P. (2013). Characterization of cyanobacteria isolated from biofilms on stone monuments at Santiniketan, India. *Biofouling*, 29(5), 525–36.
- Kiseleva, E. I. (1931). About a new bluegreen algae *Scytonematopsis woronichinii*. *Zhurnal Russkago Botanicheskago Obshchestva Pri Akademii Nauk*, 15, 169–174.
- Komárek, J. (1989). Studies on the Cyanophytes of Cuba 4–6. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 24(1), 57–97.
- Komárek, J. (2003). Two *Camptylonemopsis* species (cyanoprokaryotes) from “Mata Atlantica” in coastal Brazil. *Preslia, Praha*, 75, 223–232.
- Komárek, J. (2009). Recent changes (2008) in cyanobacteria taxonomy based on a combination of molecular background with phenotype and ecological consequences (genus and species concept). *Hydrobiologia*, 639(1), 245–259.
- Komárek, J. (2013). *Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. 19/3: Cyanoprokaryota: 3. Teil / 3rd part: Heterocytous Genera*. (B. Büdel, G. Gärtner, L. LKrienitz, & M. Schagerl, Eds.) (p. 1138). Springer Spektrum.

- Komárek, J. & Hauer, T. (2013). *Scytonema*. *CyanoDB. Online database of cyanobacterial genera*. Retrieved December 27, 2013, from <http://www.cyanodb.cz/Scytonema>
- Komárek, J. & Mareš, J. (2012). An update to modern taxonomy (2011) of freshwater planktic heterocytous cyanobacteria. *Hydrobiologia*, *698*(1), 327–351.
- Komárek, J., Sant'Anna, C. L., Bohunická, M., Mareš, J., Hentschke, G. S., Rigonato, J. & Fiore, M. F. (2013). Phenotype diversity and phylogeny of selected *Scytonema*–species (Cyanoprokaryota) from SE Brazil. *Fottea, Olomouc*, *13*(2), 173–200.
- Komárková, J., Zapomělová, E. & Komárek, J. (2013). *Chakia* (cyanobacteria), a new heterocytous genus from Belizean marshes identified on the basis of the 16S rRNA gene. *FOTTEA*, *13*(2), 227–233.
- Kosinskaja, E. K. (1926). De Petalonemate, sectione Scytonematis, monographia. *Notulae Syst. Inst. Crypt. Horti Bot. Principalis U.S.S.R.*, *4*, 59–75.
- Kukk, E., Hällfors, G. & Niemi, A. (2001). *Scytonema alatum* (Carmichael) Borzi (Nostocophyceae, Nostocales) in a lake in Kuusamo, NE Finland. *Algological Studies*, *140*, 47–61.
- LACET. (2014). Bases de datos de algas continentales (TAXFICH). *Laboratorio de Algas Continentales. Ecología y Taxonomía*.
- Ljaljevic-Grbic, M., Vukojevic, J., Subakov-Simic, G., Krizmanic, J. & Stupar, M. (2010). Biofilm forming cyanobacteria, algae and fungi on two historic monuments in Belgrade, Serbia. *Archives of Biological Sciences*, *62*(3), 625–631.
- Lopez-Bautista, J., Rindi, F. & Casamatta, D. (2007). The Systematics of Subaerial Algae. In J. Seckbach (Ed.), *Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments* (pp. 599–617.). Springer Netherlands.
- Loyo, S. (2009). *Distribución de Chroococcales (Cyanoprokaryota) en el Conjunto Murciélagos en la zona Arqueológica de Palenque, Chiapas*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Matern, U., Oberer, L., Falchetto, R. A., Erhard, M., König, W. A., Herdman, M. & Weckesser, J. (2001). Scyptolin A and B, cyclic depsipeptides from axenic cultures of *Scytonema hofmanii* PCC 7110. *Phytochemistry*, *58*(7), 1087–1095.
- McNamara, C. & Mitchell, R. (2005). Microbial deterioration of historic stone. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *3*(8), 445–451.

- Meave, J. A., Romero-Romero, M. A., Valle-Doménech, A., Rincón-Gutiérrez, A., Martínez, E. & Ramos, C. H. (2008). Plant diversity assesment in the Yaxchilán natural monument, Chiapas, Mexico. *Bol. Soc. Bot. Mex*, 83, 53–76.
- Migula, W. (1907). *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Deutsch-Österreich und der Schweiz. Band II. Algen. 1. Teil. Cyanophyceae, Diatomaceae, Chlorophyceae. plain and coloured plates.* (p. 914). Berlin: H. Bergmühler.
- Mireles Vázquez, A. (2012). *Especies de la Familia Pseudanabaenaceae en monumentos mayas de la zona de Palenque, Chiapas. Aspectos ecológicos y de cultivo.* UNAM.
- Montejano, G., Gold-Morgan, M. & León-Tejera, H. (2005). Surveying the diversity of Cyanoprokaryotes in poorly known regions: the case of the central region of Mexico. *Algological Studies/Archiv Für Hydrobiologie*, 117, 329–338.
- Noack-Schönmann, S., Spagin, O., Gründer, K.-P., Breithaupt, M., Günter, a., Muschik, B. & Gorbushina, a. a. (2014). Sub-aerial biofilms as blockers of solar radiation: spectral properties as tools to characterise material-relevant microbial growth. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 86, 286–293.
- Novelo, E. (2011). *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.* (Talleres de S & G, Ed.) (pp. 1–96). Mexico: Instituto de Biología, UNAM.
- Novelo, E., Ramírez, M. & Villalobos, A. (2007). *Las algas epilíticas de las zonas tropicales en los monumentos mayas. Lakamha' Boletín Inform* (pp. 3–7). México.
- Ortega, M. M. (1984). Catálogo de algas continentales recientes de México. *Coordinación de La Investigación Científica, Instituto de Biología, UNAM, México*, 565.
- Ortega-Calvo, J. & Ariño, X. (1995). Factors affecting the weathering and colonization of monuments by phototrophic microorganisms. *Science of the Total Environment*, 167, 329–341.
- Ortega-Morales, O., Gaylarde, C. C., Englert, G. E. & Gaylarde, P. M. (2005). Analysis of Salt-Containing Biofilms on Limestone Buildings of the Mayan Culture at Edzna, Mexico. *Geomicrobiology Journal*, 22(6), 261–268.

- Ortega-Morales, O., Guezennec, J., Hernández-Duque, G., Gaylarde, C. C. & Gaylarde, P. M. (2000). Phototrophic Biofilms on Ancient Mayan Buildings in Yucatan, Mexico. *Current Microbiology*, 40(2), 81–85.
- Papida, S., Murphy, W. & May, E. (2001). Enhancement of physical weathering of building stones by microbial populations, 46(2000), 305–317.
- Potts, M. & Whitton, B. A. (1980). Vegetation of the intertidal zone of the lagoon of Aldabra, with particular reference to the photosynthetic prokaryotic communities. *Proceedings Royal Society of London*, 208, 13–55.
- Prescott, G. W. (1962). *Algae of the Western Great Lakes area*. Dubuque: W.M.C. Brown (p. 977). U.S.A: Dubuque, Iowa, U.S.A.
- Rajkowska, K., Otlewska, A., Koziróg, A., Piotrowska, M., Nowicka-Krawczyk, P., Hachułka, M. & Żydzik-Białek, A. (2013). Assessment of biological colonization of historic buildings in the former Auschwitz II-Birkenau concentration camp. *Annals of Microbiology*.
- Ramírez, M. (2006). *Caracterización de los crecimientos algales causantes del biodeterioro en la zona arqueológica de Palenque (Chiapas, México)*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ramírez, M. (2012). *Biodeterioro algal en monumentos históricos mayas de la zona tropical húmeda: Palenque, Yaxchilán y Bonampak (Chiapas, México)*. Universidad de Barcelona.
- Ramírez, M., Hernandez-Marine, M., Novelo, E. & Roldan, M. (2010). Cyanobacteria-containing biofilms from a Mayan monument in Palenque, Mexico. *Biofouling*, 26(4), 399–409.
- Rivera-Aguilar, V., Montejano, G., Rodríguez-Zaragoza, S. & Durán-Díaz, A. (2006). Distribution and composition of cyanobacteria, mosses and lichens of the biological soil crusts of the Tehuacán Valley, Puebla, México. *Journal of Arid Environments*, 67(2), 208–225.
- Sáiz-Jiménez, C. & Videla, H. (2002). Biodeterioro de monumentos de Iberoamérica, 1–198.
- Sant’Anna, C. L. (1988). Scytonemataceae (Cyanophyceae) from the state of Sao Paulo, southern Brazil. *Nova Hedwigia*.
- Scheerer, S., Ortega-Morales, O. & Gaylarde, C. (2009). *Microbial deterioration of stone monuments--an updated overview*. *Advances in applied microbiology* (1st ed., Vol. 66, pp. 97–139). Elsevier Inc.

- Skuja, H. (1949). Zur Süßwasseralgenflora Burmas. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis*, 14(5), 1–188.
- Stal, L. J. (2007). Cyanobacteria: Diversity and Versatility, Clues to Life in Extreme Environments. In J. Seckbach (Ed.), *Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments* (pp. 659–680). Springer.
- Starmach, K. (1966). *Cyanophyta-Sinice, Glaucophyta- Glaukofity. Flora Slodkowodna Polski*. (K. Starmach, Ed.) (p. 807). Warszawa: Panstwowe Wydawnictwo Naukowe.
- Stuessy, T. D. (1990). *Plant taxonomy: the systematic evaluation of comparative data* (p. 514). New Yorks: Columbia University Press, New York.
- Thérézien, Y. & Coutè, A. (1977). Algues d'eau douce des Iles Kerguelen et Crozet (a l'exclusion des Diatomées). *Bull. Centr. Natl. Fr. Rech. Agron.*, 43:1–91, 19.
- Tiffany, L. H. & Britton, M. E. (1952). *The algae of Illinois* (p. 407). University of Chicago Press.
- Tilden, J. (1910). *Minnesota Algae. I. The Myxophyceae of North America and Adjacent Regions* (p. 302). Minneapolis, Minnesota: University of Minnesota.
- Tomaselli, L., Lamenti, G., Bosco, M. & Tiano, P. (2000). Biodiversity of photosynthetic microorganisms dwelling on stone monuments. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 46(3), 251–258.
- Torres, P. (1991). *La ficoflora de la zona arqueológica de Palenque, Chiapas*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Valadez, F., Carmona, J. & Cantoral, E. (1996). Algas de ambientes lóticos en el estado de Morelos, México. *Anales Inst. Biol. UNAM*, 67(2), 227–282.
- Vandamme, P., Pot, B. & Gillis, M. (1996). Polyphasic taxonomy, a consensus approach to bacterial systematics. *Microbiological Reviews*, 60(2), 407–438.
- Videla, H., Guimet, P. & Saravia, S. de. (2000). Biodeterioration of Mayan archaeological sites in the Yucatan Peninsula, Mexico. In *International Biodeterioration & Biodegradation* (Vol. 46, pp. 335–341).
- Whitton, B. A. (1971). Terrestrial and Freshwater algae of Aldabra. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, 260(836), 249–255.

Whitton, B. A. & Potts, M. (2012). Introduction to the Cyanobacteria. In B. Whitton (Ed.), *Ecology of Cyanobacteria II: Their Diversity in Space and Time* (pp. 1–13). Dordrecht: Springer Netherlands.

Witschey, W. R. T. & Brown, C. T. (2008). Maya Area. *The Electronic Atlas of Ancient Maya Sites: a Geographic Information System (GIS)*.

ANEXO

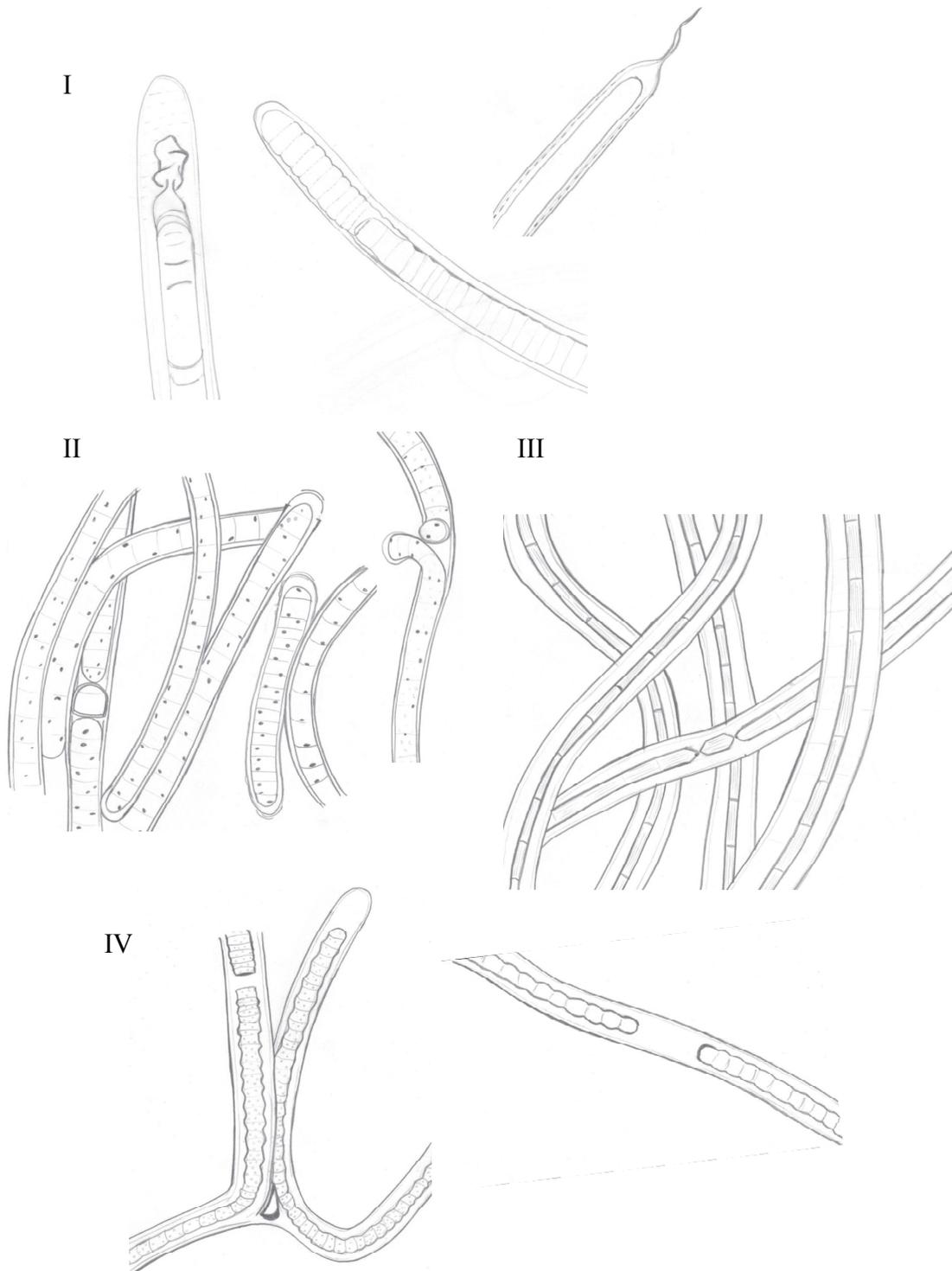


Fig. 22. Esquemas de las especies I. *Sc. bohneri*, II. *Sc. drilosiphon*, III. *Sc. javanicum* y IV. *Sc. kwangsiense*

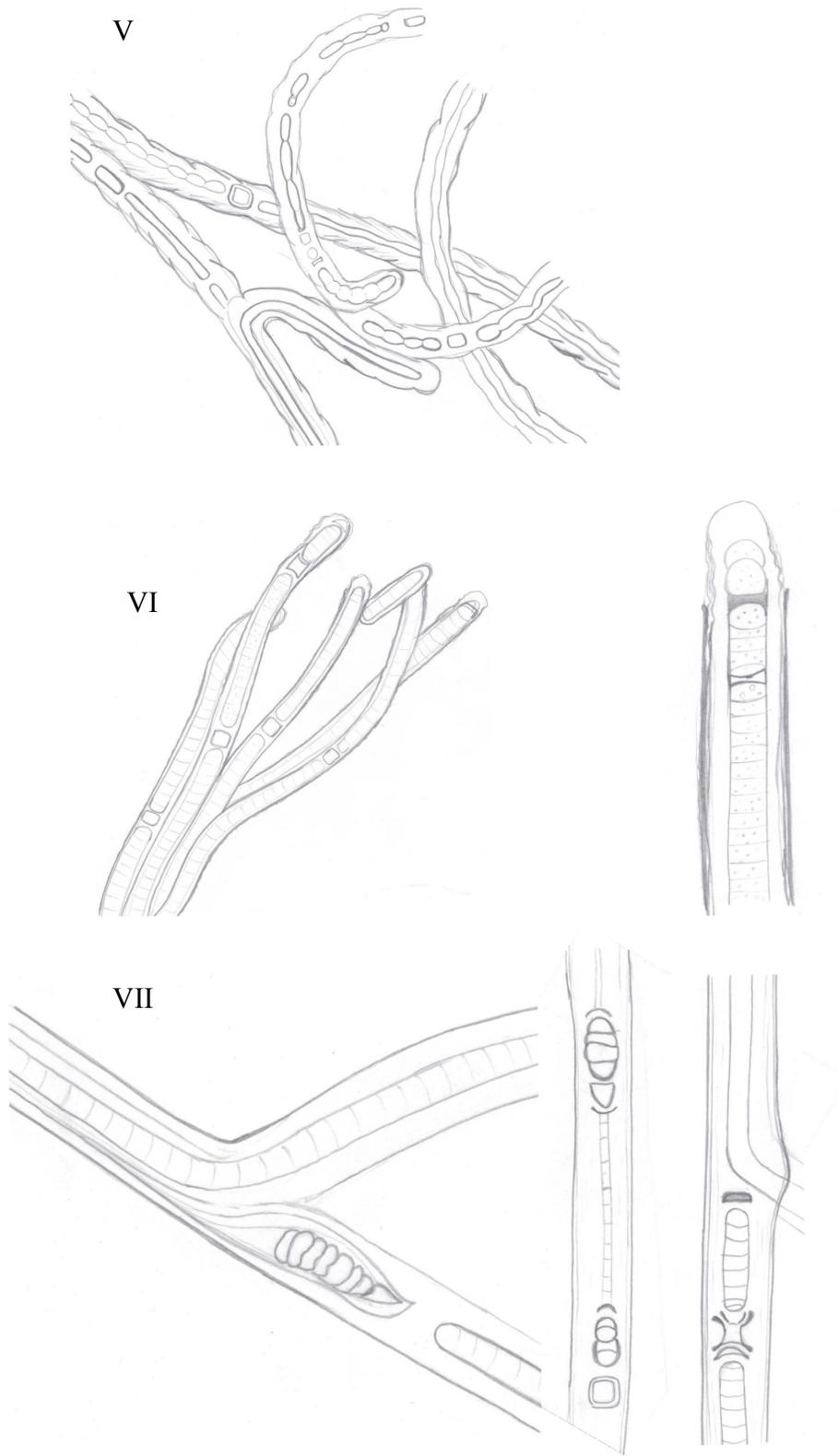


Fig. 23. Esquema de tres especies de *Scytonema*: V. *Sc. minus*, VI *Sc. (M.) tolypothrichoides* y VII. *Sc. varium*.

Breve análisis bibliométrico de “Scytonema”

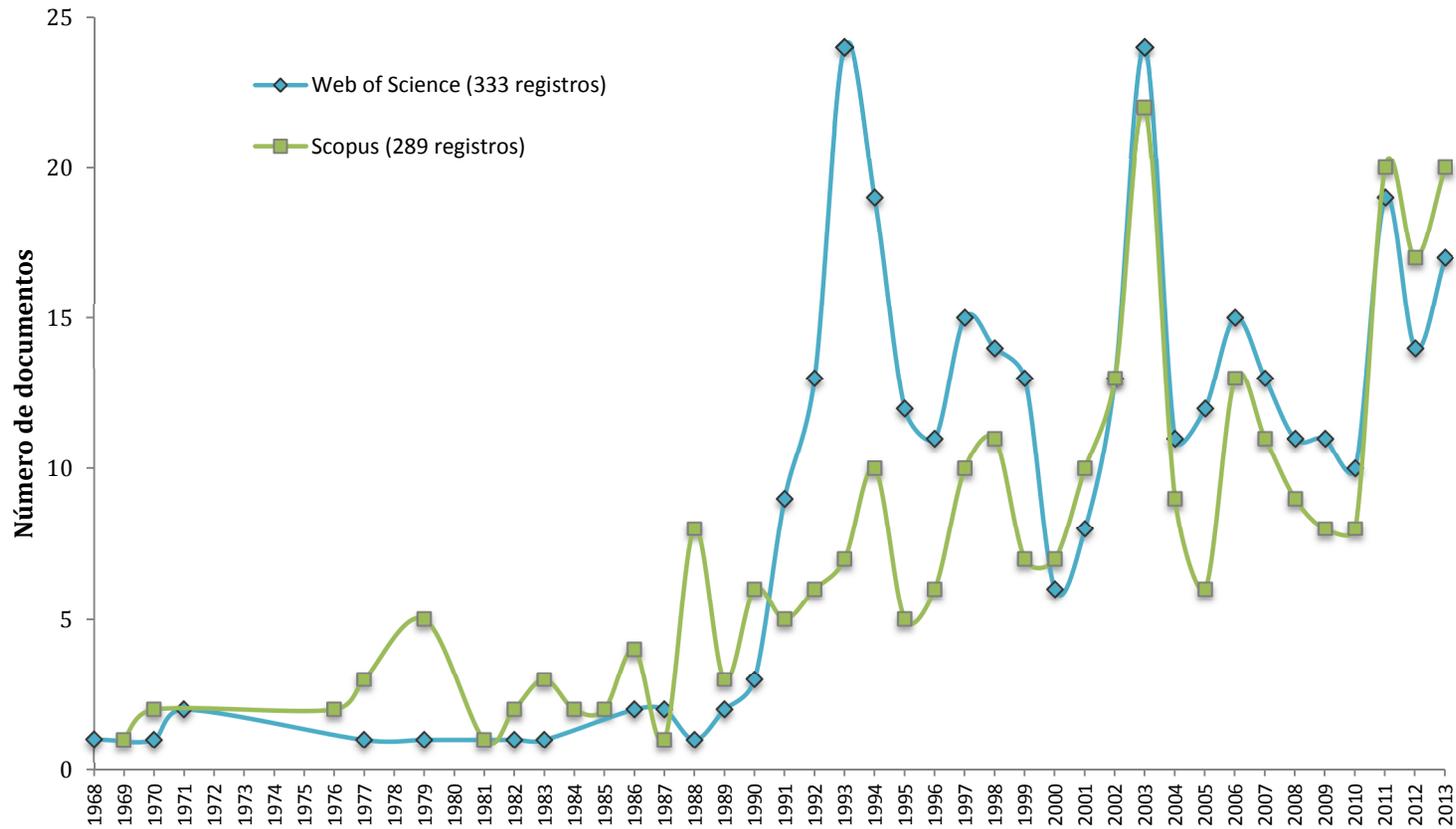


Fig. 24. Comparación del número de documentos en dos base de datos: Web of Science (333 registros) y Scopus (289 registros) con la palabra “Scytonema”. Consulta realizada: 27 de febrero de 2014.

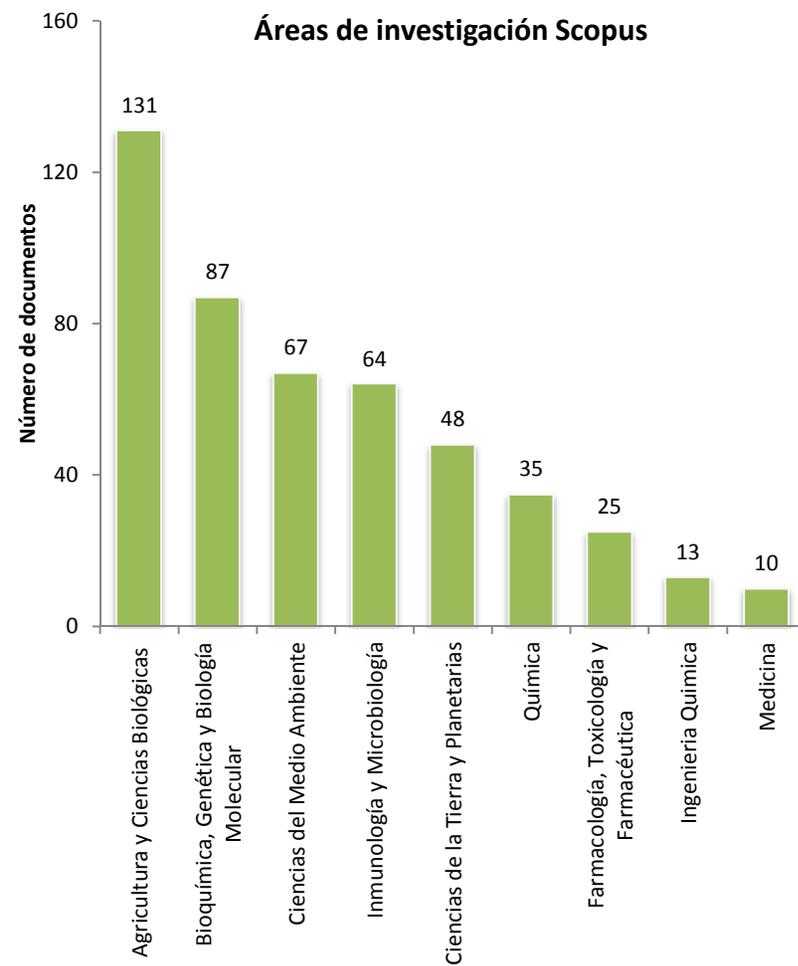
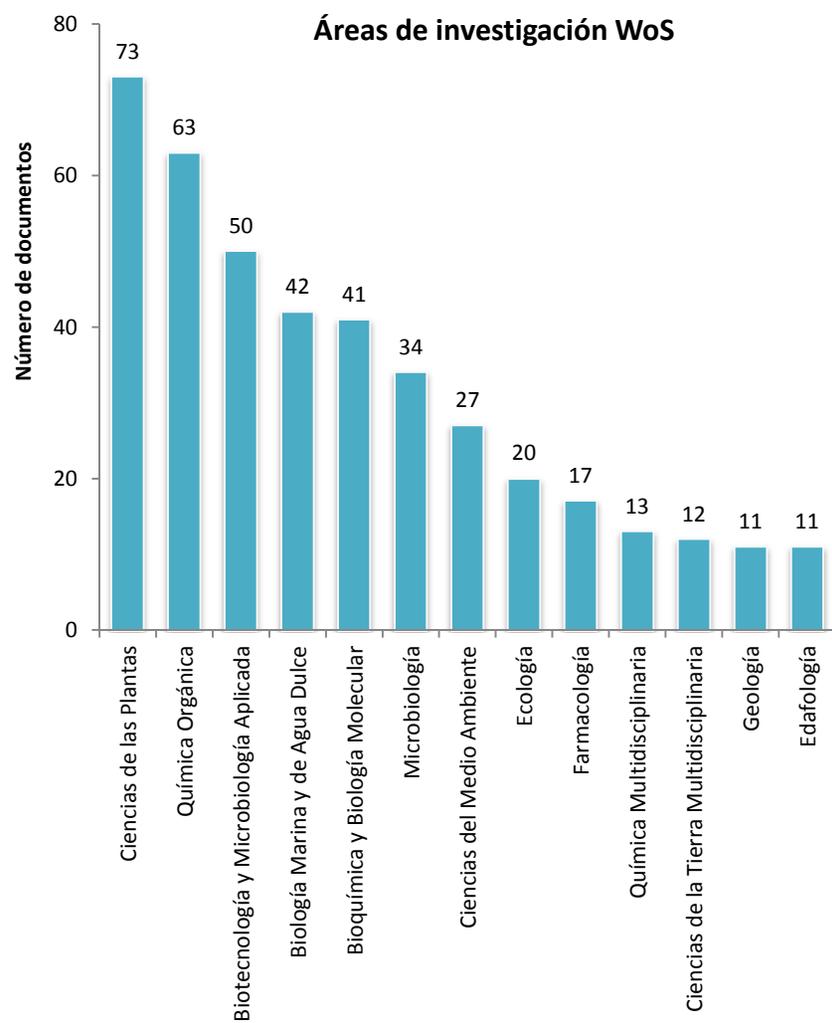


Fig. 25. Comparación de áreas de investigación sobre *Scytonema* en dos bases de datos: Web of Science, representando el 78% de los registros totales y el 95% para Scopus.