



FACULTAD DE FARMACIA

Grado en Farmacia

ESTADO DE LA TAXONOMÍA DE CIANOBACTERIAS; EL EJEMPLO DE STIGONEMATALES

Memoria de Trabajo Fin de Grado

Sant Joan d'Alacant

Diciembre 2020

Autor: Miriam Vegara Martínez
Modalidad: Revisión bibliográfica
Tutor/es: Esther Berrendero Gómez
Antonia Dolores Asencio Martínez

ÍNDICE

RESUMEN	3
1. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES.....	4
1.1. CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LAS CIANOBACTERIAS	4
1.2. CLASIFICACIÓN Y TAXONOMÍA	5
1.3. STIGONEMATALES	7
2. OBJETIVOS.....	10
3. METODOLOGÍA	11
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	14
4.1. TAXONOMÍA MODERNA CIANOBACTERIANA	14
4.2. CRITERIOS TAXONÓMICOS ESTABLECIDOS PARA EL GRUPO STIGONEMATALES.....	24
4.3. PROYECCIÓN FUTURA.....	29
5. CONCLUSIONES	31
6. BIBLIOGRAFÍA	32
ANEXO	41

RESUMEN

Las cianobacterias son organismos procariontes que realizan la fotosíntesis oxigénica. Son consideradas las responsables de la oxigenación de la atmósfera primitiva, permitiendo así la vida de los organismos aerobios.

En la mayoría de los estudios se utilizan criterios tradicionales, como el análisis de la morfología, para clasificar a estos organismos, pero cada vez son más los investigadores que emplean técnicas moleculares modernas, como los análisis de secuencias específicas. Una de las más estudiadas es el gen que codifica para el 16S ARN ribosómico, que permite establecer las relaciones filogenéticas existentes entre los organismos procariontes. Numerosas propuestas de clasificación se han publicado bajo distintos códigos de nomenclatura a lo largo de los años. Sin embargo, hoy en día todavía no se ha alcanzado un consenso en la comunidad científica, siendo necesario llevar a cabo una revisión del tema.

Palabras claves: cianobacteria, Stigonematales, ramificación verdadera, heterocito, gen ARNr 16S.

ABSTRACT

Cyanobacteria are prokaryotic organisms carrying out oxygenic photosynthesis. They were responsible for the accumulation of oxygen, in the primitive atmosphere, allowing aerobic organisms to live on the Earth. In the majority of studies, traditional criteria, as morphological analysis, are used for identifying these organisms. Although, modern molecular techniques, as specific sequence analysis, are every time more common. The 16S ribosomal RNA gene is the most used sequence, because allowing to establish the existing phylogenetic relationships between prokaryotic organisms. Many classification proposals have been published under different nomenclature codes over the years. However, a consensus has not been reached yet, therefore, it is necessary to carry out a review of the taxonomy of cyanobacteria.

Key words: cyanobacteria, Stigonematales, true branching, heterocyte, 16S rRNA gene.

1. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

1.1. CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LAS CIANOBACTERIAS

Las cianobacterias (filo Cyanobacteria), también conocidas como cianofíceas o cianoprocariontes, son organismos procariontes que se caracterizan por realizar la fotosíntesis oxigénica, es decir, contienen pigmentos captadores de luz que absorben dióxido de carbono y liberan oxígeno ⁽¹⁾ ⁽²⁾. Están presentes en la Tierra desde hace más de 3500 millones de años ⁽³⁾ y actualmente, se pueden encontrar en una gran variedad de hábitats, desde acuáticos hasta terrestres, e incluso son capaces de vivir en los ambientes extremos ⁽⁴⁾ ⁽⁵⁾ ⁽⁶⁾. Las cianobacterias se agrupan en aproximadamente 390 géneros y se han descrito más de 1500 especies con una amplia variedad morfológica ⁽⁷⁾, ya que pueden ser unicelulares o filamentosas que, pueden vivir libremente o bien asociarse para formar colonias ⁽⁸⁾ ⁽⁹⁾.

La reproducción de las cianobacterias es asexual, generalmente por fisión binaria, por bipartición o fragmentación de los filamentos. En el caso de las cianobacterias filamentosas, se pueden generar unas estructuras denominadas hormogonios en la parte terminal de los filamentos, originados por la ruptura de los tricomas. Los hormogonios suelen ser móviles, juegan un papel importante en la dispersión de la estirpe y no todos los géneros los producen. Además, en muchas cianobacterias filamentosas se desarrollan células especializadas denominadas acinetos y heterocitos. Los acinetos son células o formas de resistencia que se desarrollan en circunstancias ambientales adversas mientras que, el heterocito es la célula especializada en la fijación del nitrógeno atmosférico, que se forma en ausencia de fuente de nitrógeno combinado en el medio externo.

Las cianobacterias presentan tanto características similares a las bacterias como a las algas eucariotas. En relación con las bacterias, las características más destacadas son la ausencia de orgánulos rodeados de membranas y la presencia de una pared celular típica de las bacterias gramnegativas ⁽¹⁰⁾ ⁽¹¹⁾. Por otra parte, tienen en común con las algas eucariotas la presencia de clorofila *a*, la estructura

de tilacoides que absorben los fotones de la luz solar y la participación como productores primarios en ambientes acuáticos ⁽²⁾ ⁽¹²⁾.

1.2. CLASIFICACIÓN Y TAXONOMÍA

La clasificación taxonómica es el método principal utilizado para evaluar la biodiversidad de los organismos. En el caso de las cianobacterias, el sistema de clasificación es muy dinámico ya que ha estado sometido a revisiones constantes. Los cambios todavía continúan gracias a las aportaciones de los estudios taxonómicos basados en análisis moleculares, fisiológicos, bioquímicos, etc. ⁽⁸⁾ ⁽¹³⁾ ⁽¹⁴⁾ ⁽¹⁵⁾ ⁽¹⁶⁾ ⁽¹⁷⁾ ⁽¹⁸⁾.

Uno de los mayores retos que hay que enfrentarse es el de decidir el tratamiento taxonómico de las cianobacterias. Tradicionalmente, las cianobacterias eran consideradas algas verde-azules y, por ello, a la hora de clasificarlas, los investigadores seguían las pautas del Código Internacional de Nomenclatura Botánico (ICBN). Este Código es utilizado para registrar la diversidad cianobacteriana en la naturaleza en base principalmente a sus características morfológicas y, para ello, emplea como referencia taxonómica muestras fijadas y preservadas, como muestras de herbarios, que permiten comparaciones posteriores ⁽¹⁹⁾. Esta aproximación tradicional botánica es la mayoritaria y bajo este código, se han publicado y aceptado alrededor de 2000 especies de cianobacterias.

Bornet & Flahault ⁽²⁰⁾ y Gomont ⁽²¹⁾ ⁽²²⁾ escribieron los primeros manuales completos para la determinación de especies de cianobacterias filamentosas, siendo considerados el punto de partida del sistema de clasificación botánico de las cianobacterias con heterocitos y de las cianobacterias sin heterocitos respectivamente. Numerosos trabajos se han publicado siguiendo esta aproximación desde entonces, entre los que destacamos los trabajos de Geitler ⁽²³⁾ ⁽²⁴⁾ ⁽²⁵⁾, quién llevó a cabo una completa revisión taxonómica de las cianobacterias, reconociendo 1300 especies, clasificadas en 145 géneros, 20 familias y 3 Órdenes y los trabajos de Anagnostidis y Komárek ⁽²⁶⁾ ⁽²⁷⁾ ⁽²⁸⁾ ⁽²⁹⁾ ⁽³⁰⁾, que establecieron un

sistema de clasificación de 5 Órdenes: Chroococcales, Pleurocapsales, Oscillatoriales, Nostocales y Stigonematales, basándose en criterios morfológicos, ecológicos, bioquímicos, fisiológicos y ultraestructurales.

En la década de los 70, con el reconocimiento de las características bacterianas de este grupo, surgió un nuevo sistema de clasificación, basado en los criterios establecidos por el Código Internacional de Nomenclatura Bacteriológica (ICNB) ⁽¹⁰⁾. Este sistema se apoya en características morfológicas, fisiológicas, citológicas y bioquímicas de cultivos axénicos de especies aisladas ⁽²⁾, por tanto, como referencia taxonómica requiere muestra viva, que sea cultivada en una de las colecciones de cianobacterias oficiales existentes en el mundo siguiendo los criterios de esta aproximación ⁽³¹⁾.

Rippka et al. ⁽³²⁾, reorganizó a las cianobacterias en cinco secciones: I (= Chroococcales), II (= Pleurocapsales), III (= Osciladores), IV (= Nostocales) y V (= Stigonematales), que constituyeron la base para la clasificación no nomenclatural propuesta en el *Manual de Bergey de Sistemática Bacteriana* ⁽³³⁾. En este manual se estableció un sistema, todavía vigente, para clasificar a cianobacterias en cultivo, basado principalmente en interpretaciones filogenéticas de secuencias del gen que codifica para el ARN ribosómico del 16S (ARNr 16S).

La introducción de métodos modernos en las últimas décadas para el aislamiento, purificación y cultivo de cianobacterias, para la realización de investigaciones ecológicas y análisis ultraestructurales, pero particularmente métodos moleculares, han estimulado el desarrollo de la investigación sobre las cianobacterias y han provocado avances importantes en la taxonomía de este grupo. Esto ha permitido, por ejemplo, abordar los estudios taxonómicos con un nuevo enfoque denominado “enfoque polifásico” ⁽³¹⁾ ⁽³⁴⁾, en el que se combinan caracteres moleculares, ultraestructurales, fenotípicos y ecológicos para desarrollar una clasificación taxonómica mejorada de las cianobacterias ⁽³⁵⁾ ⁽³⁶⁾. Siguiendo este enfoque Komárek y Anagnostidis ⁽³⁶⁾ ⁽³⁷⁾ y Komárek ⁽³⁸⁾ publicaron varios trabajos monográficos que sirven de guía para la identificación de cianobacterias, donde han quedado reflejados la amplia reestructuración que ha sufrido la clasificación de

cianobacterias debido a los análisis filogenéticos en datos de secuencias moleculares. A pesar de los avances, es evidente que ciertos órdenes y familias continúan siendo problemáticos y requieren más revisiones, por eso la clasificación debe ser cambiada, corregida y reevaluada continuamente hasta desarrollar un sistema clasificatorio más adecuado.

1.3. STIGONEMATALES

A pesar de que las cianobacterias se encuentran en la Tierra hace millones de años, todavía no se ha llegado a determinar la posición taxonómica de todos los grupos. Hay grupos, como por ejemplo el grupo Stigonematales, de los que se dispone de poca información. Una de las razones es porque sus miembros son difíciles de cultivar en el laboratorio además de, por su complejidad morfológica que dificulta la extracción de ADN.

Se trata de un grupo de cianobacterias filamentosas con ramificaciones verdaderas, perteneciente al Orden Stigonematales (según la clasificación tradicional) y sección V (según la clasificación bacteriológica) (Figura 1).

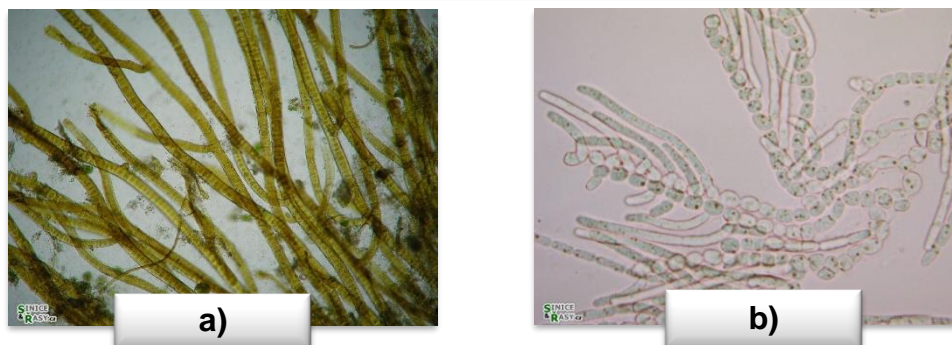


Figura 1. Microfotografías de algunos de los miembros que componen el Orden Stigonematales: **a)** **Especie:** *Stigonema ocellatum* THURET ex BORNET & FLAHAULT; **Autor:** Jan Kaštovský; **Lugar:** Murmansk, Rusko (2004), **b)** *Nostochopsis cf. lobatus* WOOD em. GEITLER; **Autor:** Louis Henrique Branco; **Lugar:** Department of Zoology and Botany, UNESP ⁽³⁹⁾.

El talo de las estigonematales es morfológicamente complicado ya que se compone generalmente de un eje principal progresivo y ramas secundarias erectas. Presenta ramificaciones verdaderas lateralmente de forma irregular (ramificaciones tipo T y Y) (Figura 2). Contiene heterocitos intercalares, solitarios y raramente laterales y, además, la presencia de acinetos es desconocida. La reproducción se lleva a cabo por hormogonios tras la rotura del tricoma.

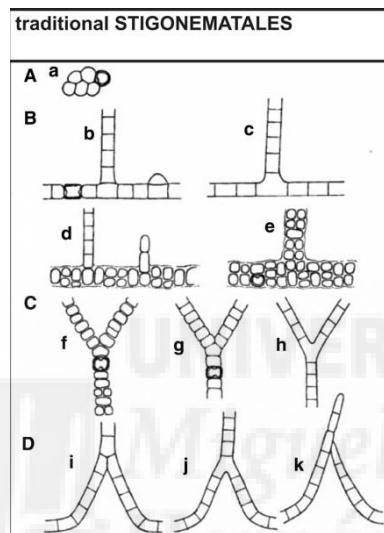


Figura 2. Diversos tipos de ramificación verdadera, considerado en la taxonomía tradicional como el rasgo característico del Orden Stigonematales ⁽²⁸⁾.

Se encuentran distribuidas por todo el mundo, pero generalmente son escasas y aparecen en biotopos especiales (extremos) ⁽³⁰⁾. Por lo tanto, sus hallazgos tampoco son comunes y su conocimiento es menor que el de los otros Órdenes.

Para la revisión de su sistema se utilizaron principalmente los criterios análogos, valiosos en otros grupos de cianobacterias. Sin embargo, la taxonomía se basa todavía en los caracteres morfológicos. El Orden Stigonematales comprende 48 géneros (varios de los cuales no están definidos con claridad), clasificados en 8 familias: 1. Chlorogloeopsaceae, 2. Capsosiraceae, 3. Stigonemataceae, 4. Fischerellaceae, 5. Borzinemataceae, 6. Loriellaceae, 7.

Nostochopsaceae y 8. Mastigocladaceae (subfamilias Mastigocladoideae, Brachytrichioideae), que se diferencian en la estructura de los filamentos, el tipo de ramificación, la posición de los heterocitos y los procesos de reproducción.

Siguiendo la aproximación botánica, Geitler ⁽²³⁾ propuso por primera vez el Orden Stigonematales junto con otros 6 Órdenes nuevos (Chroococcales, Entophysalidales, Pleurocapsales, Dermocarpales, Siphononematales, Nostocales). Sin embargo, siete años después, en 1932 cambió de opinión y ya no incluía Stigonematales: Chroococcales, Chamaesiphonales, y Hormogonales ⁽²⁴⁾.

No es hasta 1959 cuando Desikachary volvió a hablar del grupo Stigonematales y siguió a otros autores al unir los taxones de cianobacterias filamentosas no ramificadas en un único Orden, aunque a este Orden lo denominó Nostocales ⁽⁴⁰⁾. Reconoció 7 familias: Capsosiraceae, Pulvinulariaceae, Nostochopsidaceae, Diplonemataceae, Mastigocladaceae, Mastigocladopsidaceae y Stigonemataceae ⁽⁴¹⁾.

Dentro del grupo Stigonematales incluyó el género *Chlorogloeopsis* y *Fischerella* (= *Mastigocladus*), que se caracterizaron por su capacidad de formar heterocitos (principalmente terminales y laterales) y acinetos en algunas especies ⁽³²⁾. Al igual que, Castenholz en 1989 reconoció y describió en la última edición del *Manual de Bergey de Sistemática Bacteriana* los géneros anteriormente nombrados además de, *Stigonema* y *Geitleria* (aunque el último género no se conoce ningún cultivo).

La clasificación de este grupo ha sido modificada en los últimos años con la introducción de nuevos métodos moleculares. Además, su género de referencia es *Stigonema* ya que es el que da nombre a la familia y de este género no existe mucha información, de ahí la dificultad para poder establecer los límites de su localización.

2.OBJETIVOS

El objetivo principal de este trabajo se basa en valorar la situación del grupo de cianobacterias Stigonematales para establecer los límites de su localización y posicionarlo en la clasificación taxonómica.

Los objetivos específicos son:

- Conocer el estado taxonómico actual, discrepancias y distintos enfoques.
- Analizar la importancia de la necesidad de cambio en la clasificación de las cianobacterias con los nuevos métodos moleculares.
- Valorar los métodos utilizados para la clasificación de las cianobacterias, en especial del grupo estudiado en este trabajo, Stigonematales.

3. METODOLOGÍA

Se ha llevado a cabo una revisión bibliográfica basada en la búsqueda de información para valorar si la última clasificación propuesta para cianobacterias es la más adecuada.

Al iniciar el trabajo, se hizo una búsqueda general sobre toda la información disponible de este grupo (ecología, identificación, toxicidad, etc.), ya que la idea inicial del trabajo era analizar su estado actual. Como había poca información, nos centramos en taxonomía que era el campo del cuál se disponía más información.

La revisión se ha basado en una búsqueda múltiple siguiendo los siguientes métodos:

- Base de datos del grupo de investigación: el contenido es una extensa literatura sobre cianobacterias con un total 500 artículos, 22 libros y la bibliografía completa (1972 – actualidad) del Profesor Jiří Komárek del Instituto de Botánica de la ASCR y de la Facultad de Biología de la Universidad de Bohemia del Sur (referente mundial en la taxonomía de cianobacterias).
- Base de datos de internet: se han consultado bases de datos como Pubmed, Web of Science y Google Académico-Google Scholar.
 - a) **PubMed** → se ha utilizado la siguiente ecuación de búsqueda:
 - ("Cyanobacteria"[Mesh]) AND "Classification"[Mesh]) se obtuvieron 1864 resultados.
 - ("Cyanobacteria"[Mesh]) AND "Classification"[Mesh]) AND "Phylogeny"[Mesh] se obtuvieron 1852 resultados.
 - Al añadir como filtro adicional: review, se obtuvieron 99 resultados.
 - Finalmente, se añadió el descriptor "Stigonematales" porque al inicio de la búsqueda no aparecían resultados.
 - ("Cyanobacteria"[Mesh]) AND "Classification"[Mesh]) AND "Phylogeny"[Mesh] AND "Stigonematales" se obtuvieron 17 resultados.

- b) **Web of Science** → se ha utilizado la siguiente ecuación de búsqueda:
- TEMA: (cyanobacteria) TEMA: (classification) se obtuvieron 5017 resultados.
 - TEMA: (cyanobacteria) TEMA: (classification) AND TEMA: (phylogeny) se obtuvieron 1823 resultados.
 - Tras añadir la palabra clave “Stigonematales” se obtuvieron 31 resultados.
- c) **Google Académico-Google Scholar** → se utilizaron las mismas palabras claves que en las bases de datos anteriores y filtro de años de 2004 a 2020 porque es la fecha a partir de la cual el grupo de estudio sufre la modificación en el sistema de clasificación y, se obtuvieron un total de 823 resultados de los cuales, 8 fueron los artículos escogidos.

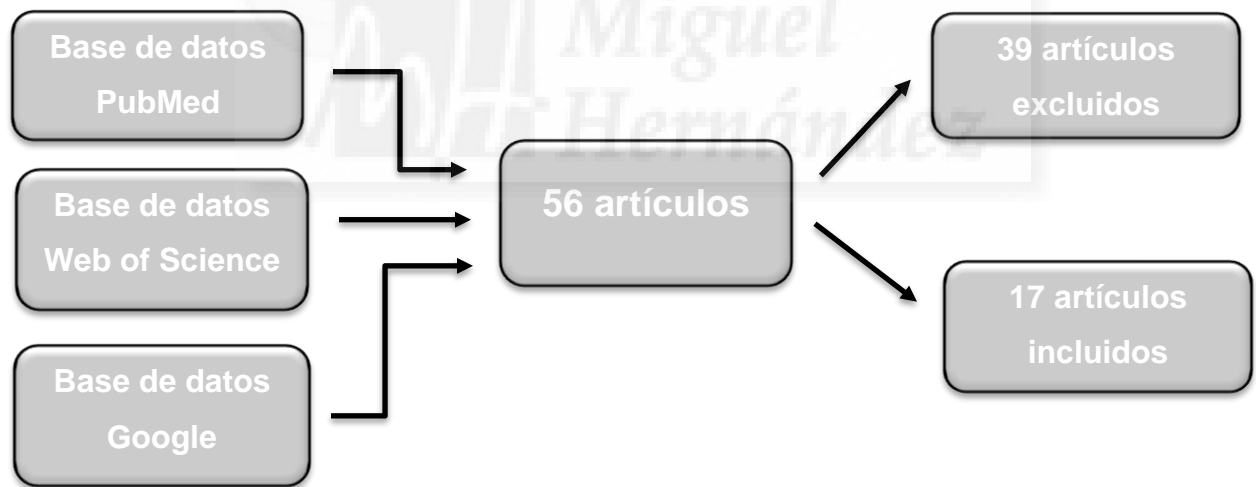


Figura 3. Diagrama de flujo de la búsqueda realizada en bases de datos de internet.

- Además, se ha completado la búsqueda con páginas de interés como:
 - a) Algaebase: Es una base de datos global de especies de todos los grupos de algas, además de un grupo de plantas marinas con flores. En ella se encuentra la descripción de géneros, especies y familias

de cianobacterias aceptadas actualmente por el Código Internacional de Nomenclatura Botánica (ICBN).

b) www.cianodb.cz: es una base de datos para taxonomistas y otras personas interesadas en la taxonomía, cuyos datos están propuestos, pero no aceptados por el Código Internacional de Nomenclatura Botánica. Creada por un grupo de profesionales checos liderado por el Profesor Komárek. Además, contiene datos de la diversidad de cianobacterias y proporciona revisiones con datos moleculares de referencia.

- Guías taxonómicas:

a) La guía taxonómica de referencia ha sido: “*Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. 19/3: Cyanoprokaryota 3. Teil / 3rd part: Heterocytous Genera*” de Komárek 2013, donde sólo se habla de cianobacterias con heterocitos. Este libro, junto con los otros volúmenes de la serie sobre cianobacterias de *Süßwasserflora von Mitteleuropa (Komárek & Anagnostidis 1998 -Chroococcales; Komárek & Anagnostidis 2005 -Oscillatoriales)*, incluye la clasificación taxonómica de cianobacterias en base a la aproximación botánica aceptada.

Además, se ha consultado:

a) *Manual de Bergey de Sistemática Bacteriana* (Castenhloz, 2001): enfocado en el sistema de clasificación bacteriológico.

b) Libros como: “*The biology of cyanobacteria*” (1982) de Carr y Whitton y “*The cyanobacteria. Molecular biology, Genomics and Evolution*” (2008) de Herrero y Flores han sido de gran utilidad para conocer de forma resumida la historia de las cianobacterias y su diversidad.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. TAXONOMÍA MODERNA CIANOBACTERIANA

Se puede decir que las cianobacterias son uno de los microorganismos más importantes de la Tierra por su distribución mundial y abundancia, así como por su contribución al oxígeno atmosférico. Se han llevado a cabo numerosos estudios biológicos, ecológicos y evolutivos además de, producirse numerosas discusiones sobre nomenclatura en las que participaron botánicos y microbiólogos (y sus respectivos códigos taxonómicos) durante casi dos siglos. Myxophyceae, cyanophyceae, algas verdiazules, oxifotobacterias y cianoprocariotas son algunos de los calificativos que se han utilizado para nombrar este grupo de microorganismos fotosintéticos evolutivamente distintos y fácilmente reconocibles.

El método principal utilizado para evaluar la diversidad de todos los grupos biológicos de organismos es la clasificación taxonómica. Sin embargo, es complicado en cianobacterias fototróficas procarióticas, ya que son organismos evolutivamente muy antiguos con una gran variedad de formas, desde formas simples (cianobacterias unicelulares) a formas complejas (cianobacterias multicelulares) con un talo diferenciado y diversificado ⁽⁹⁾. Durante mucho tiempo, la clasificación taxonómica de las cianobacterias se basó solo en criterios morfológicos (y raramente ecológicos), pero la morfología por sí sola parece ser una herramienta insuficiente en la taxonomía moderna ⁽⁹⁾ ⁽³⁶⁾.

Desde que Linneo concibió su sistema científico, los criterios de clasificación han ido cambiando continuamente con el paso de los años. La taxonomía se ha transformado de un sistema que simplemente colocó taxones morfológicamente similares, en un sistema jerárquico de clasificación que refleja las relaciones evolutivas. Si bien en sus inicios la clasificación sistemática era algo arbitraria y artificial, ahora se puede discutir que refleja relaciones filogenéticas y, por tanto, llegar a la conclusión de que cuando la clasificación no coincide con la evidencia filogenética, es necesario revisarla ⁽⁴⁰⁾.

Con la introducción de la microscopía electrónica y de métodos moleculares y genéticos para la caracterización de taxones de cianobacterias cambió radicalmente el sistema taxonómico. El resultado de este avance en los estudios taxonómicos fue la creación y definición de muchos géneros nuevos de cianobacterias, basados exclusivamente en sus posiciones aisladas o separadas en árboles filogenéticos ⁽⁴²⁾.

Las cianobacterias fueron revisadas continuamente desde el trabajo de Francis Drouet ⁽⁴³⁾, con propuestas muy diferentes que se hicieron durante los últimos cincuenta años ⁽⁴⁰⁾. Así se distinguió un primer grupo de investigadores, encauzado por Drouet, que querían simplificar la clasificación sistemática reduciendo sustancialmente el número de taxones. En esta corriente destacan los trabajos de Drouet ⁽⁴³⁾ ⁽⁴⁴⁾, Bourrelly ⁽⁴⁵⁾ y Otsuka et al. ⁽⁴⁶⁾. El segundo grupo, optó por la precaución y recomendó un tiempo en la revisión taxonómica hasta que hubiera una evidencia mucho más molecular ⁽⁴⁷⁾. Esta corriente, trató de descartar la definición nomenclatural de órdenes, familias, géneros y especies y reemplazarlos por subsecciones, "familias" y "géneros de formas" que no refleja la historia evolutiva ni proporciona una nomenclatura válida en el tiempo, pero se trata de un método adecuado y estable para referirse a cepas de cianobacterias ⁽³³⁾ ⁽⁴⁰⁾.

Siguiendo esta línea, Hoffmann et al. ⁽⁴⁸⁾ ⁽⁴⁹⁾ recomendó el uso de una sistemática de nivel superior más moderno (ver Figura 1, ANEXO), dividiendo la clase Cyanophyceae en cuatro subclases. Este sistema refleja la filogenia y es radicalmente diferente a los sistemas pasados, es decir, reconoce que los linajes cocoides (antes Chroococcales) y los linajes filamentosos (antes Oscillatoriales) se mezclan hasta cierto punto (similar a lo visto en trabajos que siguen la aproximación botánica como ⁽⁴⁰⁾ ⁽⁵⁰⁾).

El tercer grupo se trata de la corriente que presenta mayor apoyo y propuso dividir tanto las especies como los géneros (y de hecho todos los taxones de nivel superior) basándose en resultados previos de análisis filogenéticos y patrones ultraestructurales de tilacoides, con el fin de lograr la monofilia en todos los grupos taxonómicos como se puede observar en la Figura 4 ⁽³⁷⁾ ⁽⁴⁰⁾ ⁽⁵¹⁾ ⁽⁵²⁾ ⁽⁵³⁾ ⁽⁵⁴⁾ ⁽⁵⁵⁾.

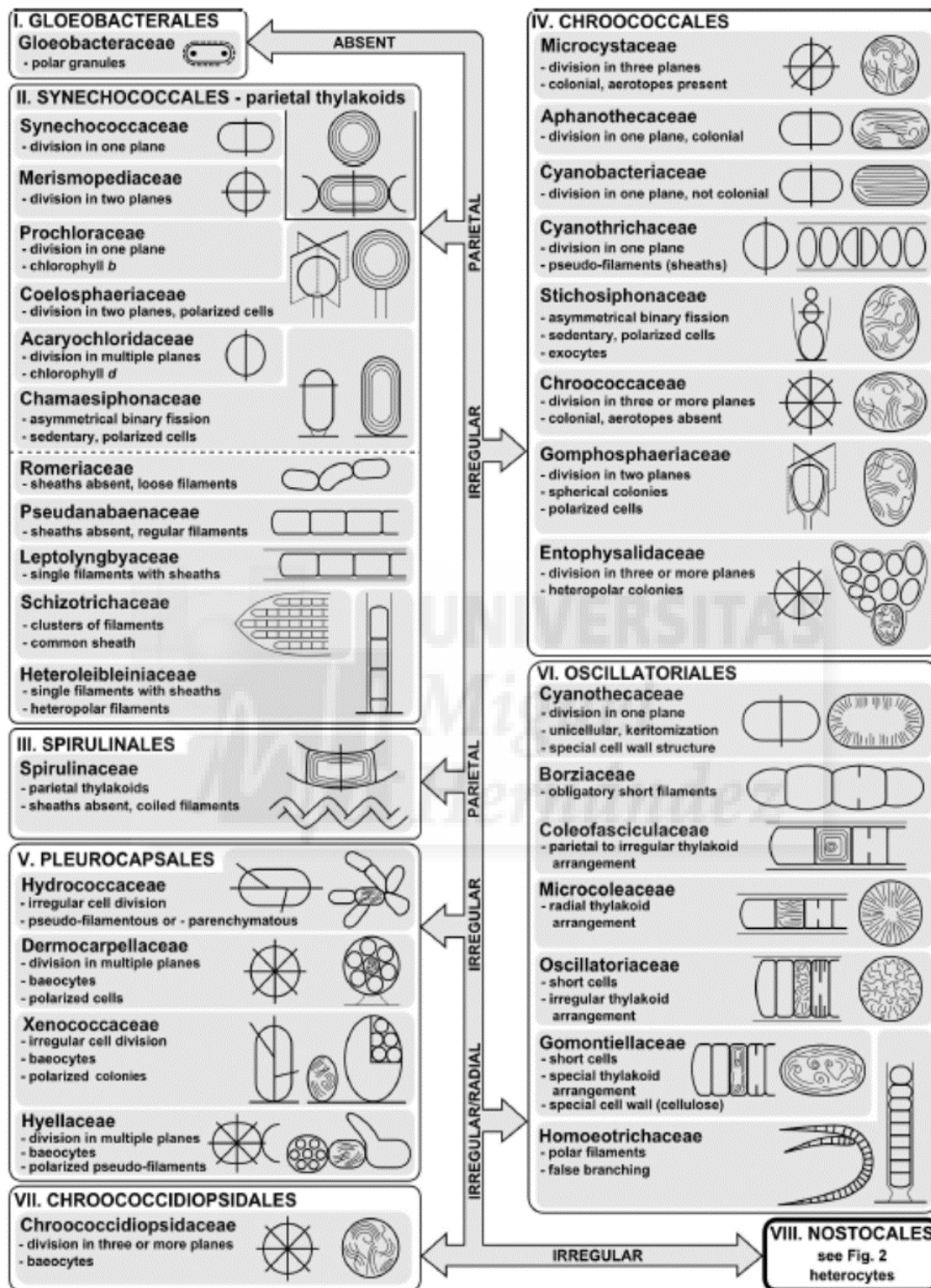


Figura 4. Esquema de Órdenes y familias de cianobacterias, y los caracteres taxonómicos importantes utilizados para distinguirlas ⁽⁴⁰⁾.

El modelo a seguir para la clasificación taxonómica de taxones cianobacterianos es la aplicación de un enfoque polifásico, donde la evaluación genética constituiría la base, que se combinaría con otros criterios diagnósticos como, por ejemplo, análisis morfológico, ecofisiológico y ecológico. Estos métodos secundarios deberían elegirse de acuerdo con la naturaleza de las muestras y el conocimiento de qué criterios proporcionarían los marcadores de diagnóstico más fiables para delimitar los grupos taxonómicos. Es el método más moderno utilizado para obtener una correcta revisión de la diversidad de cianobacterias. Ejemplos de varios estudios taxonómicos que han utilizado los resultados de estudios polifásicos combinados de cianobacterias son los de ^{(14) (40) (50) (56) (57) (58)}. Sin embargo, este método tampoco está libre de problemas y muchos grupos especiales de cianobacterias deben estudiarse combinando y seleccionando diferentes métodos. Esto también podría significar que las especies descritas anteriormente deben ser revisadas continuamente de acuerdo con nuevos hallazgos y metodologías ⁽⁹⁾.

Un problema añadido es que todavía no existen reglas de nomenclatura universalmente aceptadas y esto contribuye a un sistema de cianobacterias confuso que ha provocado una discusión durante muchos años y claramente necesita una definición ^{(9) (19)}. Otro problema importante es, que no todos los caracteres de las cianobacterias se expresan de la misma manera por varios taxones ⁽⁹⁾.

Se cree que es mejor tener géneros claramente definidos, aparentemente monofiléticos (que provienen de un ancestro común), cada uno de los cuales contiene relativamente pocas especies, que los géneros polifiléticos (no provienen de un ancestro común) grandes y mal definidos que contienen muchas especies no relacionadas. Este sistema taxonómico aún no está disponible, sin embargo, se ha realizado un considerable trabajo de revisión en los últimos años ^{(26) (27) (28) (29) (30) (59)}, y se han descrito muchos géneros y especies nuevos. En consecuencia, aunque todavía no se ha llegado a una revisión completa y estable, el sistema clásico y el enfoque de los investigadores de cianobacterias más importantes del siglo XX ^{(24) (41) (60) (61)} es tan antiguo e incorrecto que sin la adopción de un sistema taxonómico provisional que refleje más claramente la evidencia moderna no se lograrán más

avances ⁽⁴⁰⁾. Cabe destacar que hay una actualización de la clasificación menos conocida propuesta por Komárek en 2019 y comentada en 2020 ⁽⁴²⁾.

Aunque se están produciendo cambios en el sistema de clasificación de las cianobacterias todavía hay que solucionar varias cuestiones en relación con la nomenclatura y metodología empleada ⁽⁶²⁾.

Los simposios IAC, que se organizan cada 3 años desde hace más de 50 años, son reuniones importantes de especialistas en cianobacterias, que discuten los problemas, los nuevos métodos y los avances en la taxonomía de las cianobacterias ⁽⁶²⁾. Uno de los más importantes fue el 8º simposio de 1979 donde, Stanier y sus colaboradores propusieron que la nomenclatura de las cianobacterias se regiría por las disposiciones del Código Internacional de Nomenclatura de Bacterias, pero no suplieron adecuadamente las necesidades de ese Código ⁽¹⁰⁾. Como resultado, surgió un sistema especial de nomenclatura en el que las cianobacterias han sido nombradas tanto de acuerdo con las disposiciones del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (ICBN) como del Código Internacional de Nomenclatura de Bacterias / Código Internacional de Nomenclatura de Procariotas (ICNB / ICNP), aunque su estatus bajo este último Código es incierto ⁽⁶³⁾.

Las disputas entre los diferentes enfoques (botánico y bacteriológico) aún se mantienen, siendo un tema discusión dentro de los diferentes simposios de la IAC que se han celebrado hasta la fecha.

La introducción de métodos moleculares en el estudio de la diversidad de cianobacterias desatendió en algunos casos el sistema botánico cianobacteriano, especialmente en todas las especies basadas únicamente en la diversidad morfológica y la ecología de las poblaciones naturales. Además, no se propuso ningún procedimiento sobre cómo trasladar el conocimiento tradicional, basado en el sistema botánico, bajo la organización de reglas bacteriológicas. La antigua nomenclatura binomial se utiliza tanto en la investigación ecológica como en la bacteriológica moderna y su eliminación es imposible, aunque lamentablemente, se utiliza habitualmente de forma muy arbitraria, especialmente en estudios

experimentales y da lugar a numerosas malas interpretaciones (ej: *Anacystis*, *Synechocystis*, *Cyanothece*, *Fremyella diplosiphon*, *Spirulina platensis*)⁽⁶²⁾.

Los problemas derivados del uso de dos códigos de nomenclatura son los siguientes:

- Definición de especie, especie tipo o referencia. Las principales complicaciones surgieron de los diferentes métodos de tipificación, es decir, métodos de elección de especie o género de referencia ya que, no son especialmente homogéneos y, a menudo, se descuidan por completo. La tipificación bacteriológica se basa en cepas cultivadas y, sin embargo, no existe ninguna cepa tipo de casi todas las especies de cianobacterias descritas hasta ahora. La tipificación bajo el código botánico tampoco está exenta de problemas, puesto que se han aplicado diferentes conceptos de especie a lo largo de los años: morfoespecies, ecoespecies y criptoformas. Además de, la dificultad de determinar la especie tipo de referencia⁽⁶²⁾. Según Komárek, si bien los géneros pueden separarse en principio por las líneas genéticas después de la secuenciación, el concepto de especie se complica en las cianobacterias procarióticas, fototróficas y, a veces, multicelulares diversificadas⁽⁹⁾.
- Uso de nombres incorrectos y arbitrarios de los organismos aislados. Uno de los mayores problemas en la taxonomía cianobacteriana moderna es el uso de identificaciones y designaciones irresponsables y arbitrarias de cepas de cianobacterias aisladas en varios estudios y colecciones, quizás basándose en similitudes morfológicas seleccionadas al azar y por nombres incorrectos y seleccionados accidentalmente (por ejemplo, sobre *Synechococcus*, *Pseudanabaena*, *Anabaena*, etc.), que no corresponden a los nombres válidos originales de los genotipos relacionados con los organismos estudiados⁽⁹⁾.
- Cambios a nivel del filo. La confusión ha llegado a tal punto que algunos investigadores siguiendo la corriente bacteriológica, se han replanteado no sólo cómo deberíamos llamar a las cianobacterias, sino también como son en realidad. Se ha basado en un estudio llevado a cabo por Soo et al.⁽¹⁷⁾ donde análisis filogenéticos en base al genoma de diferentes microorganismos han

demostrado que tienen una alta similitud con dos grupos de bacterias (Melainabacteria y Sericytochromatia), no fotosintéticas y han concluido que comparten un ancestro común con las cianobacterias. Soo et al. ⁽¹⁷⁾ incluyó a estas bacterias dentro del phylum Cyanobacteria al que renombró posteriormente el nombre de Cyanobacteriota ⁽¹⁸⁾. Recientemente en la nueva edición del *Manual de Bergey de Sistemática Bacteriana* se ha cambiado el epíteto de las cianobacterias tradicionales a oxifotobacterias, término que ha tenido poco uso y se considera sinónimo de cianobacterias ⁽⁶⁴⁾ y se ha degradado el Phylum Cyanobacteria a una clase, obviando alternativas para un tratamiento sistemático de estos tres grupos filogenéticamente distintos. Este cambio tan importante no debería llevarse a cabo por la escasez de análisis de más organismos hermanos. Claramente, el grado de parentesco no constituye una razón necesaria para rebajar las cianobacterias tradicionales a un rango de clase, o agruparlas junto con su clado hermano en un solo filo ⁽⁶⁵⁾.

La desunión entre los métodos clásicos y bacteriológicos en los resultados taxonómicos relacionados con las cianobacterias llevaron a divulgar la idea de construir dos sistemas paralelos, ficológico (basado en taxones tradicionales y un enfoque morfológico y ecológico) y bacteriológico (basado en cepas y métodos moleculares). La existencia de dos sistemas para identificar a las cianobacterias no debería de existir, de manera que la labor de los taxónomos debería ir encaminada a elaborar un único sistema que describa e ilustre exactamente toda la diversidad de cianobacterias y que pueda ser aceptado por científicos orientados tanto a la experimentación como a la ecología, sin que la taxonomía experimental ignore las poblaciones naturales y viceversa ⁽⁶²⁾.

La combinación de estos métodos modernos con el estudio de la diversidad morfológica y ecológica tradicional además de, la reevaluación y redefinición de los caracteres y marcadores típicos modernos de entidades cianobacterianas en varios hábitats se han visto necesarios para llevar a cabo la clasificación de las cianobacterias ⁽⁹⁾.

Las cianobacterias son un grupo especialmente difícil de clasificar. Su larga y posiblemente compleja historia evolutiva es difícil de distinguir simplemente a partir de la morfología. Varios de los caracteres morfológicos utilizados para definir taxones superiores (forma, polaridad, tipos de ramificación, dimensiones, presencia de acinetos, etc.) aparentemente han surgido y / o se han perdido varias veces durante la evolución de las especies y géneros modernos ^{(38) (40) (47) (66)}. Sin embargo, los datos moleculares a menudo indican un sistema taxonómico de cianobacterias que no es consistente con su morfología, aunque ambos son caracteres importantes para la evaluación final ⁽⁹⁾.

Los caracteres ultraestructurales, como son la disposición de los tilacoides y el tipo de división celular, siguen siendo fundamentales para identificar divisiones evolutivas ^{(67) (68)} pero también, se ha podido saber que aparentemente hay más variabilidad en estos caracteres de lo que se pensaba anteriormente y, es probable que las subclases se fragmenten aún más en el futuro cuando un mayor muestreo de taxones proporcione una imagen más clara de la diversidad a nivel de orden y subclase ⁽⁴⁰⁾.

La aplicación de la secuenciación molecular y el estudio de otros marcadores cianobacterianos (morfológicos, bioquímicos, ultraestructurales, ecológicos, etc.) no es posible sin técnicas de cultivo. Además, es necesaria la identificación de las cepas de referencia unida con una entidad filogenética, morfológica y ecológica distinta ⁽⁶²⁾.

Tiene especial relevancia el aislamiento de cianobacterias genotípicas o morfológicamente diferentes en cultivos ya que, las cepas monoespecíficas permiten una secuenciación molecular más concreta y la investigación de propiedades genéticas, bioquímicas y ecofisiológicas, junto con el estudio de la variabilidad en condiciones ecológicas descritas. Sin embargo, el trabajo con aislamientos también puede ser confuso en las evaluaciones taxonómicas. La transferencia y el cultivo prolongado de cianobacterias en colecciones y laboratorios pueden provocar cambios, que a menudo dan como resultado una morfología cambiada, propiedades fisiológicas e incluso genotipos modificados y por tal razón,

la pérdida de características que fueron el resultado de la adaptación a las condiciones del biotopo. Como ejemplo de estudio que detalla estos cambios podemos encontrar el trabajo llevado a cabo por Komárek & Kaštovský ⁽⁵⁰⁾. Si trabajamos con cepas, debemos asegurarnos de que corresponden al genotipo original ⁽⁹⁾. Sin embargo, este método también tiene muchas complicaciones ya que es imposible reconocer todos los genotipos mediante observación microscópica además de que, la transferencia de todos los taxones reconocidos a cepas monoespecíficas, cultivadas normalmente en condiciones estandarizadas, nunca podrá realizarse ⁽⁶²⁾.

Es importante también destacar que hay investigadores como Komárek que no están de acuerdo con los cambios propuestos, en base a las cepas de cultivo, porque es difícil extrapolarlos a las poblaciones naturales ⁽⁴²⁾.

En la actualidad, la mayoría de los estudios nuevos se han esforzado por unir la taxonomía morfológica clásica con los resultados de estudios filogenéticos ⁽⁶⁹⁾, usando el gen ARNr 16S y múltiples genes conservados, descubriendo multitud de taxones nuevos ^{(16) (63) (70)}. Un tratamiento bacteriológico alternativo de la diversidad de cianobacterias se ha basado en un examen detallado de cepas puras incluyendo el análisis de genomas completos ⁽⁷¹⁾. El último enfoque parece adaptarse mejor a la naturaleza bacteriana de los organismos estudiados, pero, hasta ahora no ha sido posible proponer una solución para su tratamiento taxonómico moderno ⁽⁷²⁾.

Las diferencias evidentes en la posición del árbol filogenético basadas en las secuencias del gen del ARNr 16S (menos de aproximadamente el 95% de similitud genética), más la presencia de características autapomórficas (aquellos caracteres que difieren del ancestral y que solo aparecen en un grupo), se consideran el criterio esencial. Ambos marcadores deben ser obligatorios, pero otros criterios, como son los caracteres bioquímicos y ecofisiológicos, también pueden aceptarse en la evaluación final. Queda el problema de los "criptogéneros", que casi no son reconocibles morfológicamente, pero su posición filogenética es claramente diferente como, por ejemplo, los géneros *Rivularia* y *Cyanomargarita* ⁽⁷³⁾.

El límite del 95% de similitud molecular utilizado para separar entidades genéricas según Wayne et al.⁽⁷⁴⁾, Stackebrandt y Goebel⁽⁷⁵⁾ y Stackebrandt y Ebers⁽⁷⁶⁾ plantea problemas. No existen límites definidos en biología, y este criterio solo es útil cuando la similitud está por debajo de los límites y, por tanto, cuando es informativo. Cuando está por encima del límite, no se puede utilizar como prueba evidente de identidad taxonómica. Este método ha sido ampliamente criticado (⁽⁶⁹⁾⁽⁷⁷⁾ y otros) pero, sin embargo, este marcador puede al menos ser parte de la evidencia polifásica para evaluar una separación genérica justificada en la taxonomía de cianobacterias⁽⁴⁰⁾.

Cuando se conoce la filogenia, muchas veces, se pueden encontrar caracteres morfológicos y ecológicos que coinciden con los datos moleculares y luego resulta relativamente fácil reconocer géneros nuevos. Sin embargo, la situación se complica cuando no hay rasgos morfológicos claros que puedan usarse para separar estos grupos filogenéticamente distintos. Se recomienda que algunos de los géneros tradicionales (por ejemplo, *Anabaena* y *Nodularia*) se conserven de forma eventual hasta que se generen un número suficiente de cepas y secuencias para poder hacer una recomendación estable para una nueva clasificación⁽⁴⁰⁾.

Aunque Mares⁽⁷⁸⁾ presenta una filogenia de los principales linajes de cianobacterias basada en 23 proteínas conservadas codificadas en todos los genomas analizados, los marcadores conservados utilizados en su estudio no son aplicables para la delimitar especies de cianobacterias que se relacionan⁽⁷²⁾.

El resultado de solo utilizar métodos moleculares basados en la filogenia es que ahora tenemos muchos géneros y especies nuevos y la identificación de los cuales es casi imposible sin repetir el mismo método molecular y las mismas cepas, como las utilizadas por el autor original. Solo la posición en el árbol filogenético es insuficiente para la taxonomía y posterior identificación. Por lo tanto, suele ser imposible comparar estos nuevos taxones (cepas y poblaciones) con el sistema tradicional e identificarlos⁽⁴²⁾. Komárek es uno de los autores que no está a favor de los cambios en taxonomía basados solo en filogenia, sino que deben apoyarse en la especie tipo y basarse en la morfología.

Con respecto a la importancia de las cianobacterias en la investigación ecológica, recientemente se ha utilizado la aplicación de métodos moleculares modernos en un estudio de la diversidad de cianobacterias en hábitats naturales y no ha resultado satisfactorio, debido a que suele haber una porción demasiado corta de las secuencias de genes. Sin embargo, numerosos genotipos se designan a menudo como "clon no cultivado" o "cianobacterias no cultivadas" en tales estudios. La información que se dispone sobre distribución de ecotipos de cianobacterias es muy baja ⁽⁶⁾ ⁽⁶²⁾.

Se complica la aplicación de cualquier sistema cuando se moderniza. Las cianobacterias son importantes a la hora de trabajar en ecología, hidrobiología, prácticas aplicadas como son la agricultura y el cultivo masivo de algas para diferentes fines, toxicología, etc., y diversos laboratorios experimentales de bioquímica y biología molecular. Por lo tanto, la aprobación de todas las revisiones por parte de los taxónomos y los cambios confirmados y probados deben introducirse continuamente en las disciplinas prácticas y de laboratorio ⁽⁴⁰⁾.

4.2. CRITERIOS TAXONÓMICOS ESTABLECIDOS PARA EL GRUPO STIGONEMATALES

Las cianobacterias con heterocitos presentan un alto grado de complejidad morfológica (contiene tipos no ramificados e isopolares, y falsa o verdadera ramificación) y se agrupan dentro del Orden Nostocales ⁽⁴⁰⁾. Las relaciones entre las diferentes cianobacterias heterocíticas están en su mayor parte sin resolver como sucede por ejemplo con los géneros *Rivularia* ⁽⁵⁾, *Calothrix* y *Tolypothrix* ⁽⁷⁹⁾ y, por tanto, son necesarios nuevos estudios, en los que se utilicen nuevas técnicas y se analicen más muestras naturales procedentes de una gran diversidad de ambientes (Figura 5).

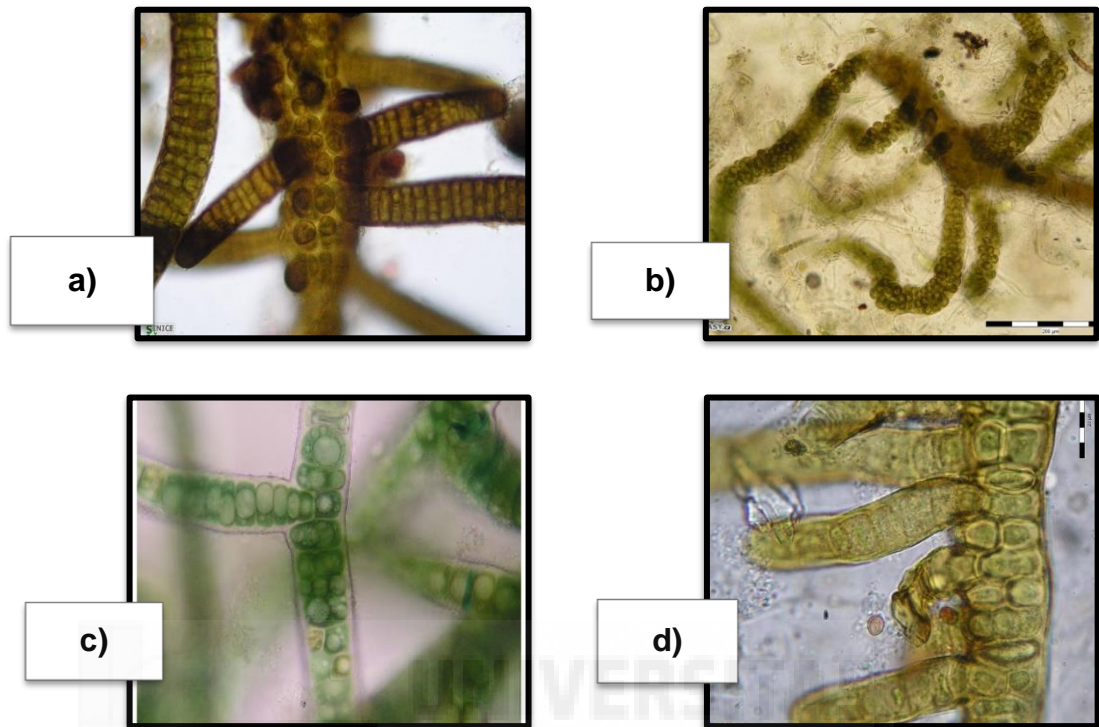


Figura 5. Fotografías de géneros relacionados con Stigonematales: **a) Especie:** *Stigonema mamillosum* C. AGARDH ex BORNET & FLAHAULT; **Autor:** Jan Kaštovský; **Lugar:** NPOulanka, Finlandia (2004), **b) Especie:** *Stigonema turfaceum* COOKE ex BORNET & FLAHAULT, **Autor:** Jan Kaštovský; **Lugar:** República Checa (2007), **c) Especie:** *Stigonema ocellatum* THURET ex BORNET & FLAHAULT; **Autor:** Jan Kaštovský; **Lugar:** SAG 48.90 (2005), **d) Especie:** *Stigonema tomentosum* HIERON 1895; **Autor:** Eva Žišková, **Lugar:** Paranapiacaba, Mata Atlántica (2005). (Departamento de Botánica, Universidad de Bohemia del Sur) ⁽³⁹⁾.

Parte de las cianobacterias con heterocitos son capaces de desarrollar ramificaciones verdaderas complejas, al dividirse una de las células del tricoma de forma longitudinal o bien oblicuamente a lo largo del eje. Este carácter morfológico fue considerado como un rasgo esencial para separar estas cianobacterias en un grupo independiente del resto de cianobacterias con heterocitos, denominado Subsección V según la aproximación bacteriológica ⁽³²⁾ o el Orden Stigonematales según la tradición botánica ⁽⁸⁰⁾.

Uno de los trabajos más importantes fue el llevado a cabo por Gugger & Hoffmann ⁽⁸¹⁾ donde se concluyó que la ramificación verdadera no era un carácter taxonómico importante como para separar las cianobacterias en dos Órdenes

diferentes: el Nostocales y el Stigonematales. Aunque en la familia Nostocaceae, se considera como rasgo distintivo la ausencia de ramificaciones verdaderas, estos autores encontraron que algunos géneros (*Nostoc*, *Umezakia*, *Sphaerospermopsis*) desarrollaron ramificaciones de tipo T en cultivo o como anomalías de forma excepcional.

Otra característica morfológica distintiva es la polaridad de los tricomas. Por ejemplo, para las familias Scytonemataceae y Nostocaceae los tricomas característicos son isopolares y para la familia Rivulariaceae los tricomas indicativos son heteropolares. Sin embargo, actualmente existen algunos géneros en el que se incluyen ambos tipos, y su estado filogenético aún no está claro, como es el caso del género *Stigonema* que contiene especies con talos polarizados o talos isopolares ⁽³⁸⁾.

Los análisis moleculares han confirmado repetidamente que las cianobacterias con heterocitos representan un clado monofilético ^{(31) (82) (83) (84)} es decir, todos los organismos incluidos en este grupo han evolucionado a partir de una población ancestral común, y todos los descendientes de ese ancestro están incluidos en el mismo grupo. A similar conclusión llegaron Gugger & Hoffman ⁽⁸¹⁾ cuando analizaron las secuencias de ADNr de 20 cultivos de cianobacterias con ramificaciones verdaderas. De este modo, estos autores consideraron que la clasificación de todos los morfotipos ramificados verdaderos en un taxón superior (el Orden Stigonematales) es incorrecta y que deberían incluirse en el grupo Nostocales. Sin embargo, a diferencia de lo que han sugerido los estudios previos, estos autores demostraron que las Stigonematales eran polifiléticas y podían separarse en al menos dos grupos principales definidos por su tipo de ramificación: el primer grupo con ramificación en forma de T y el segundo grupo con ramificación en forma de Y. También, observaron que las cianobacterias con heterocitos intercalares y sin ramificación o con ramificación falsa formaban grupos separados. De esta manera, los datos obtenidos en este estudio no se correlacionaron con las clasificaciones tradicional (botánica) ni bacteriológica, que distinguen las cianobacterias

filamentosas heterocíticas con o sin ramificación verdadera (Stigonematales y Nostocales respectivamente).

A pesar de los hallazgos realizados, son necesarios revisiones importantes dentro de este grupo y llevar a cabo más estudios filogenéticos, en los que se analicen tanto muestras naturales como cultivos de especies representativas de este grupo. Hasta el momento, se han conseguido aislar y cultivar muy pocas cepas cianobacterianas con morfología similar a las estigonematales, de manera que la enorme variación morfológica encontrada en la naturaleza está infrarrepresentada en cultivo ⁽³²⁾ ⁽⁸¹⁾. De hecho, solo uno de los cultivos analizados hasta ahora pertenece al género *Stigonema* (género tipo del Orden Stigonematales) y la especie no se corresponde con la especie de referencia, que es *Stigonema mamillosum* C.Agardh ex Bornet & Flahault (Ver Anexo, Figura 3).

Esta situación ha provocado que la resolución filogenética del gen ARNr 16S para este grupo sea limitada e insuficiente para resolver las relaciones entre los organismos de este grupo ⁽⁵²⁾. En Komárek ⁽³⁸⁾, se reconocen varias familias en función de la morfología de heterocitos, pero tras los análisis filogenéticos se ha podido saber que géneros están estrechamente relacionados y confundidos morfológicamente. Por ejemplo, en la propuesta de clasificación de Komárek ⁽⁴⁰⁾ ha incluido las familias Fischerellaceae y Nostochopsidaceae dentro de Hapalosiphonaceae y Microchataceae, posiblemente pertenece al grupo Rivularaceae.

El género de referencia de la familia Stigonemataceae es *Stigonema*, formado por especies que se encuentran en varios biotopos en todo el mundo, generalmente adheridas a un sustrato como la corteza de los árboles o sobre rocas húmedas o en el suelo. No son muy comunes; sin embargo, son muy importantes en los suelos de los hábitats tropicales.

En el artículo de Sant'Anna et al. ⁽⁸⁾, se han descrito morfológicamente varias especies pertenecientes a los géneros *Stigonema* que crecían sobre plantas epífitas (planta que crece sobre otro vegetal), musgos, cortezas de árboles, diversos sustratos de madera, rocas y suelos en la Mata Atlántica, Brasil. Este estudio

permitió conocer más sobre la variabilidad y diversidad morfológica de este género y en él se describen tres especies nuevas *S. fremyi*, *S. corticola* y *S. paralelum*, y una se eleva a nivel de especie (*S. crassivaginatium*). Pero desafortunadamente, los autores no analizaron mediante técnicas moleculares estas muestras.

Durante los últimos años se han incorporado técnicas moleculares nuevas en los estudios taxonómicos. Una de ellas es la técnica que permite la amplificación directa de secuencias específicas a partir de un solo filamento o célula. Gracias a ella, se ha conseguido analizar muestras ambientales de cianobacterias sin necesidad de cultivarlas para extraer su material genético. Esta técnica está siendo especialmente ventajosa para estudiar a las estigonematales ya que son cianobacterias difíciles de aislar y cultivar en laboratorio. Utilizando esta técnica, Mares et al. ⁽¹⁵⁾, consiguió secuenciar el gen ARNr 16S de cianobacterias terrestres con grandes vainas mucilaginosas, para poder determinar la posición filogenética de miembros típicos de los géneros *Stigonema*.

Los resultados obtenidos mostraron que el género *Stigonema* formaba un grupo filogenético coherente único, ya que ni las especies uni- a biseriadas (ej: *S. ocellatum*) ni las especies multiseriadas (ej: *S. panniforme* y *S. robustum*) formaron subgrupos monofiléticos dentro del género. Lamentablemente, en este estudio no se incluyó la especie tipo del género *Stigonema*, *Stigonema mamillosum* (Lyngbye) C. Agardh ex Bornet & Flahault 1887 para poder confirmar el carácter monofilético de este grupo. Gracias a este estudio, se amplió sustancialmente el conocimiento de la diversidad molecular dentro del género *Stigonema* y mostró que la técnica de amplificación directa de secuencias específicas a partir de un solo filamento o célula es una herramienta prometedora para una futura revisión de la taxonomía molecular en cianobacterias.

4.3. PROYECCIÓN FUTURA

Muchos de los problemas de la taxonomía moderna de cianobacterias como hemos mencionado anteriormente, deberían abordarse para que se pueda solucionar esta situación que ya perdura muchos años. Para la clasificación de cianobacterias y la evaluación de diferentes unidades de cianobacterias (taxones), se deben llevar a cabo algunas de las siguientes propuestas de mejora:

- Unificar ambos códigos de nomenclatura (botánico y bacteriológico) tanto como sea posible mediante la elaboración de un código especial para las cianobacterias que sea aceptado junto con la evaluación polifásica de taxones ⁽⁹⁾.
- Un complemento útil para las investigaciones de laboratorio basadas en cepas son estudios morfológicos y ultraestructurales como, por ejemplo, análisis bioquímicos y secuenciación de ADN ⁽⁸⁵⁾.
- En los estudios ecológicos, los enfoques basados en una sola célula o en colonias son aplicables a una variedad de cianobacterias que resisten el cultivo. Estas técnicas son útiles para la identificación molecular y el código de barras de morfotipos especiales (ecomorfos) que se manifiestan exclusivamente en condiciones naturales ⁽⁶²⁾.
- Las bases de datos que integran bibliotecas de genes con descripciones de imágenes detalladas e información ecológica sobre taxones y cepas mejoran el conocimiento compartido sobre cianobacterias y reducen no solo la confusión taxonómica y nomenclatural sino también, las contradicciones e incompatibilidades entre diferentes laboratorios e investigadores ⁽⁷²⁾.
- Una propuesta muy sofisticada es la secuenciación completa del genoma, pero la reorganización de toda la taxonomía de cianobacterias es en la actualidad difícilmente posible de esta manera. Debería ser útil publicar la metodología de la transferencia de toda la diversidad de cianobacterias conocida hasta ahora en este nuevo sistema de taxonomía genómica de cianobacterias (CGT) ya que, permite también identificar la taxonomía de todas las poblaciones naturales de

localidades eutrofizadas, poblaciones de hábitats extremos, paredes rocosas mojadas, suelos, etc. ⁽⁴²⁾.

- Según Komárek ⁽⁴²⁾ la forma posible de mejorar esta situación sería con la obligación de observar y mantener las reglas de nomenclatura prescritas para la publicación de nuevos taxones de cianobacterias. Todos los nuevos diagnósticos de cianobacterias deben describir la posición genética (al menos la comparación con la mayoría de los taxones relacionados), pero incluir también los marcadores, según los cuales es posible identificar y reconocer los taxones descritos (no solo las cepas) y deben colocarse en el sistema moderno existente a nivel de especie, género y familia. Los autores deberán elaborar también una propuesta obligatoria que contenga sus nuevos taxones y permita su posterior identificación. Los criptogéneros y criptoespecies deben describirse en relación (comparados o adjuntos) al nombre más antiguo del taxón genérico / específico más relacionado. Todos los resultados sin estos datos no son válidos y no pueden aceptarse ni incluirse en ningún sistema de cianobacterias.

Es necesario encontrar la manera de organizar el sistema moderno cianobacteriano completo, en el que las relaciones genéticas serán la base, pero obligatoriamente completadas con todos los demás marcadores estables, que también deben ser respetados. Este sistema, basado en un enfoque polifásico, debe permitir la orientación y determinación de todas las cianobacterias que ocurren en los ecosistemas naturales, así como las cepas aisladas (que pueden cambiar a menudo sus propiedades y características después de un cultivo prolongado en condiciones de cultivo estables, como se ha comentado antes).

En conclusión, en los géneros modernos, siempre es necesario determinar la posición filogenética de la entidad correspondiente, así como sus caracteres morfológicos (y ecológicos). El registro de criptogéneros y morfogéneros también tiene un papel importante en el avance de la comprensión, pero son solo soluciones provisionales para la descripción de géneros después de la evaluación polifásica.

También es importante seguir las reglas de nomenclatura para llegar a una clasificación satisfactoria de cualquier organismo en un sistema ⁽⁴⁰⁾.

5. CONCLUSIONES

1. Hay que promover una mayor difusión de la taxonomía para poder comprender y explorar mejor el conocimiento de la diversidad de las cianobacterias, no sólo entre los científicos ajenos a este campo sino también hay que ampliarlo a un público poco especializado, así como a profesores y estudiantes de secundaria y bachillerato, ya que mucha de la información de fácil acceso disponible en internet es errónea o no está actualizada. Así, se espera que con este trabajo se resuelvan muchas de las dudas existentes.
2. En un futuro, la secuenciación de nuevos genomas debería proporcionar una mejor comprensión de las relaciones evolutivas (y taxonómicas), mientras tanto, los análisis del gen de ARNr 16S siguen siendo muy útiles en la taxonomía de cianobacterias para poder resolver las relaciones de parentesco entre diferentes taxones, más especialmente en los casos en los que la secuenciación de genoma completo o multilocus no es viable.
3. Los estudios polifásicos, en donde se combinan múltiples métodos como la caracterización morfológica, genética, fisiológica y ecológica, y en los que se incluyen tanto poblaciones naturales como cepas aisladas, son una herramienta muy valiosa en la identificación de las cianobacterias; siendo el mejor camino a seguir para poder elaborar un sistema de clasificación moderno de las cianobacterias.

6. BIBLIOGRAFÍA

1. Carr NG, y Whitton BA. The biology of cyanobacteria.: University of California Press.; 1982.
2. Wilmotte A. Molecular evolution and taxonomy of the cyanobacteria: The molecular biology of Cyanobacteria; 1994.
3. Garcia-Pichel F, Belnap J, Neuer S, Schanz F. Estimates of global cyanobacterial biomass and its distribution: Algological Stud; 2003.
4. Seckbach J. Algae and Cyanobacteria in Extreme Environment; 2007.
5. Berrendero E, Perona E, & Mateo P. Genetic and morphological characterization of *Rivularia* and *Calothrix* (Nostocales, Cyanobacteria) from running water. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2008;(58): p. 447–460.
6. Jungblut AD, Lovejoy C, & Vincent WF. Global distribution of cyanobacterial ecotypes in the cold biosphere. ISME J. 2010;(4): p. 191–202.
7. Hauer T, & Komárek J. CyanoDB 2.0 - On-line database of cyanobacterial genera. - World-wide electronic publication, Univ. of South Bohemia & Inst. of Botany AS CR. [Online].; 2020 [cited 2020 10 5. Available from: <http://www.cyanodb.cz>.
8. Sant'Anna CL, Bohunická M, Mareš J, Hentschke GS, Rigonato J, & Fiore MF. Phenotype diversity and phylogeny of selected *Scytonema*-species (Cyanoprokaryota) from SE Brazil. Fottea 13. (2013a);: p. 173-200.
9. Komárek J. A polyphasic approach for the taxonomy of cyanobacteria: principles and applications. Eur. J. Phycol. 2016; 51(3): p. 346-353.
10. Stanier RY, Siström WR, Hansen TA, Whitton BA, Castenholtz RW, Pfennig N, et al. Proposal to place the nomenclature of the cyanobacteria (blue-green algae) under the rules of the international code of nomenclature of bacteria. Int. J. Syst. Bacteriol. 1978; 28: p. 335-336.

11. Cavalier-Smith T. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa. *Int. J. Syst. Evolut. microbiology*. 2002; 52: p. 297–354.
12. Paerl HW, Otten TG. Harmful Cyanobacterial Blooms: Causes, Consequences, and Controls. *Microb. Ecol.* 2013;(65): p. 995–1010.
13. Herrero A, y Flores E. The cyanobacteria. *Molecular biology, Genomics and Evolution*. : Caister Academic Press Limited.; 2008.
14. Zapomělová E, Mareš J, Lukešová A, Skácelová O, Řeháková K, & Kust A. Extensive polyphyly of non-gas-vacuolate *Anabaena* species (Nostocales, Cyanobacteria) – a challenge for modern cyanobacterial taxonomy. – In: *Book of abstracts, 19th Symposium of the International Society for Cyanophyte Research*, p.51 Cleveland, Ohio.; 2013.
15. Mareš J, Lara Y, Dadáková I, Hauer T, Uher B, Wilmotte A, et al. Phylogenetic analysis of cultivation-resistant terrestrial cyanobacteria with massive sheaths (*Stigonema* spp. and *Petalonema alatum*, Nostocales, Cyanobacteria) using single-cell and filament sequencing of environmental samples. *Journal of Phycology*. 2015; 51: p. 288-297.
16. Berrendero Gómez E, Johansen JR, Kastovsky J, Bohunická M, & Capková K. *Macrochaete* gen. nov. (Nostocales, Cyanobacteria), a taxon morphologically and molecularly distinct from *Calothrix*. *Journal of Phycology*. 2016; 4(52): p. 638-655.
17. Soo RM, Skennerton CT, Sekiguchi Y, Imelfort M, Paech SJ, Dennis PG, et al. An expanded genomic representation of the phylum Cyanobacteria. *Genome Biol. Evol.* 2014; 6: p. 1031–45.
18. Soo RM, Hemp J, & Hugenholtz P. The evolution of photosynthesis and aerobic respiration in the cyanobacteria. *Free Radical Bio. Med.* 2019; 140: p. 200–5.
19. Oren A. A proposal for further integration of the cyanobacteria under the Bacteriological Code.. *Int. J. Syst. Evolut. microbiology*. 2004; 54(5).

20. Bornet E, & Flahault C. Revision des Nostocacées hétérocystées contenues dans les principaux herbiers de France.. VII ed.: Annales des Sciences Naturelles, Botanique.; 1886-1888.
21. Gomont M. Monographie des Oscillatoriées (Nostocacées homocystées). 16th ed. Cramer, Germany: Ann Sci Nat Bot 15, 263-368; (1982a).
22. Gomont M. Monographie des Oscillatoriées (Nostocacées homocystées). Cramer, Germany: Ann Sci Nat Bot 16, 91–264; (1882b).
23. Geitler L. Cyanophyceae. Pascher A, editor. Gustav Fischer Verl., Jena.: Süswasserflora 12; 1925.
24. Geitler L. Cyanophyceae. In: Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Rabenhorst L, editor. Leipzig: Akad. Verlagsges.; 1932.
25. Geitler L. Schizophyta (Klasse Schizophyceae). Engler A, & Prantl K, editors. Duncker & Humblot, Berlin.: Natürliche Pflanzenfamilien 1b: 1–232; 1942.
26. Anagnostidis K, y Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes.1.Introduction. Arch Hydrobiol Suppl. 71 Algological Studies 38/39. 1985;; p. 291-302.
27. Anagnostidis K, Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3-Oscillatoriales.: Archiv Hydrobiol Suppl.80 (1-4) Algological Studies 50-53.; 1988.
28. Anagnostidis K, Komárek J. Modern approach to the classification system of Cyanophytes 5 - Stigonematales. Arch. Hydrobiol. Suppl. Algological Studies 59. 1990; 86: p. 1-73.
29. Komárek J, & Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes 2 - Chroococcales. Arch. Hidrobiol. Algol. Stud. 1986; 73: p. 157-226.
30. Komárek J, Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes 4 - Nostocales. Arch. Hidrobiol. Algol. Stud. 1989; 56: p. 247-345.

31. Palinska KA, Surosz W. Taxonomy of cyanobacteria: A contribution to consensus approach. *Hydrobiologia*. 2014.
32. Rippka R, Deruelles J, Waterbury JB, Herdman M, Stanier RY. Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria. *J. Gen. Microbiol.* 1979; 111: p. 1-61.
33. Castenholz RW. Phylum BX. Cyanobacteria. *Bergey's manual of systematic bacteriology*. Boone DR, Castenholz RW, editors. New York: Springer; 2001.
34. Hoffmann L, Asencio AD, Schmit C. Towards a taxonomic revision of the genus *Scytonema*: morphological, biochemical and molecular approaches. *Arch Hydrobiol.* 1999; 94: p. 173-174.
35. Komárek J, y Anagnostidis K. Cyanoprokariota: Chroococcales.. Primera ed. Fischer G, editor. Jena Stuttgart Lübeck Ulm, Germany.: In: Süßwasserflora von Mitteleuropa; 1999.
36. Komárek J, Anagnostidis K. Cyanoprocaryota. 2. Oscillatoriales. Süßwasserflora von Mitteleuropa Büdel , Krienitz , Gärtner M, editors. Heidelberg: Elsevier/Spektrum; 2005.
37. Komárek J, Anagnostidis K. Cyanoprocaryota 1. Chroococcales. Ettl H, Gärtner G, Heynig , Mollenhauer D, editors.: Süßwasserflora von Mitteleuropa ; 1998.
38. Komárek J. Cyanoprocaryota. 3. Heterocytous genera. – In: Büdel B., Gärtner G., Krienitz L.&Schagerl M. (eds), Süßwasserflora von Mitteleuropa/Freshwater flora of Central Europe. Berlin, Heidelberg: Springer Spektrum; 2013.
39. <http://galerie.sinicearasy.cz/galerie/cyanobacteria/heterocytozni-heterocytous>. [Online].
40. Komárek J, Kaštovský J, Mareš J, & Johansen JR. Taxonomic classification of cyanoprocaryotes (cyanobacterial genera) 2014, using a polyphasic approach. – *Preslia* 86. 2014;; p. 295-335.
41. Desikachary TV. Cyanophyta. – I.C.A.R. Monographs on Algae, New Delhi. 1959.

42. Komárek J. Quo vadis, taxonomy of cyanobacteria (2019). *Fottea*, Olomouc. 2020; 20(1): p. 104–110.
43. Drouet F. Revision of the classification of the Oscillatoriaceae. Monography of Academy of National Sciences, Philadelphia.; 1968.
44. Drouet F. Revision of the Stigonemataceae with a summary of the classification of the blue-green algae Hedwigia: *Beih. Nova*; 1981.
45. Bourrelly P. Les algues d'eau douce III. – N. Boubée & Cie., Paris.; 1970.
46. Otsuka S, Suda S, Shibata S, Oyaizu H, Matsumoto S, & Watanabe MM. A proposal for the unification of five species of the cyanobacterial genus *Microcystis* Kützing ex Lemmermann 1907 under the rules of the Bacteriological Code. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2001; 51: p. 873–879.
47. Hoffman L, Komárek J, Kaštovský J. System of cyanoprokaryotes (cyanobacteria)-state in 2004. 2005.
48. Hoffmann L, Komárek J, & Kaštovský J. System of cyanoprokaryotes (cyanobacteria) – state in 2004. *Algol. Stud.* 2005a; 117: p. 95–115.
49. Hoffmann L, Komárek J, & Kaštovský J. Proposal of cyanobacterial system – 2004. – In: Büdel B., Süßwasserflora von Mitteleuropa. Elsevier/Spektrum, Heidelberg. 2005b; 19/2: p. 657–660.
50. Komárek J, & Kaštovský J. Coincidences of structural and molecular characters in evolutionary lines of cyanobacteria. *Algol. Stud.* 2003; 148: p. 305-325.
51. Komárek J, Sant'Anna CL, Bohunická M, Mareš J, Hentschke GS, Rigonato J, et al. Phenotype diversity and phylogeny of selected *Scytonema*-species (Cyanoprokaryota) from SE Brazil. *Fottea* 13. (2013a);: p. 173-200.
52. Casamatta DA, Johansen JR, Vis ML, & Broadwater ST. Molecular and morphological characterization of ten polar and near-polar strains within the Oscillatoriales (Cyanobacteria). *J. Phycol.* 2005; 41: p. 421-438.
53. Řeháková K, Johansen JR, Casamatta DA, Xueson L, & Vincent J. Morphological and molecular characterization of selected desert soil

- cyanobacteria: three species new to science including *Mojavia pulchragen.* et sp. nov. *Phycologia* 46. 2007;: p. 481–502.
54. Siegesmund M, Johansen JR, Karsten U, & Friedl T. *Coleofasciculus* gen. nov. (Cyanobacteria): morphological and molecular criteria for revision of the genus *Microcoleus* Gomont1. *J. Phycol.* 2008; 44: p. 572–1585.
55. Perkerson RB, Johansen JR, Kováčik L, Brand J, Kaštovský J, Casamatta DA. A unique pseudanabaenalean (Cyanobacteria) genus *Nodosilinea* gen. nov. based on morphological and molecular data. *J. Phycol.* 2011; 47: p. 1397–1412.
56. Asencio AD, Hoffmann L. Chemosystematic evaluation of the genus *Scytonema* (Cyanobacteria) based on occurrence of phycobiliproteins, scytonemin, carotenoids and mycosporine-like amino acid compounds. *European Journal of Phycology.* 2013; 48(4): p. 331-344.
57. Hoffmann L, Gugger M, & Asencio-Martinez AD. Morphological and molecular characterization of a stigonematalean cyanobacterium isolated from a Spanish cave. *Arch Hydrobiol.* 2003;(148): p. 259–266.
58. Hauer T, Bohunická M, Johansen JR, Mareš J, & Berrendero-Gomez E. Reassessment of the cyanobacterial family Microchaetaceae and establishment of new families Tolypothrichaceae and Godleyaceae. *J. Phycol.* 2014.
59. Büdel B, & Kauff F. Blue-green algae. – In FreyW. (ed.), *Syllabus of plant families, Engler's syllabus der Pflanzenfamilien, part VI.* Borntraeger, Stuttgart; 2012.
60. Elenkin AA. *Monographia algarum Cyanophycearum aquidulcium et terrestrium in finibus URSS inventarum. I et II.,* Izd.Akad. Nauk SSSR, Moskva-Leningrad. I: 684pags, II: 1908 pags; (1936-1949).
61. Frémy P. *Les Nostocacées de la Normandie.* 41st ed.: Not. Mem. Doc. Soc. Agric. Archéol. Hist. nat. Manche; 1929.

62. Komárek J, Kaštovský J, & Jezberová J. Phylogenetic and taxonomic delimitation of the cyanobacterial genera *Aphanothece* Nägeli and *Anathece* (Komárek et Anagnostidis) comb. nova. *Eur. J. Phycol.* 2011; 46: p. 315–326.
63. Hoffmann L. Nomenclature of Cyanophyta/Cyanobacteria: round table on the unification of the nomenclature under the Botanical and Bacteriological Codes. *Algol. Stud.* 2005; 117: p. 13–29.
64. Castenholz RW. Cyanobacteria. *Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria.* 2015;: p. 1-2.
65. Garcia-Pichel F, P. Zehr J, Bhattacharya D, y B. Pakrasi H. What's in a name? The case of cyanobacteria. *Journal of Phycology.* 2020; 56: p. 1-5.
66. Schirrmester BE, Antonelli A, & Bagheri HC. The origin of multicellularity in cyanobacteria. *BMC Evol. Biol.* 2011;(11): p. 45.
67. Komárek J. Delimitation of the family Oscillatoriaceae (Cyanobacteria) according to the modern polyphasic approach (introductory review). *Brazilian Journal Of Botany.* 2018; 41(2): p. 449-456.
68. Mareš J, Strunecký O, Bučínská L, & Wiedermannová J. Evolutionary patterns of thylakoid architecture in Cyanobacteria. *Frontiers in Microbiology.* 2019;(10): p. Article 277 (22 pages).
69. Johansen JR, & Casamatta DA. Recognizing cyanobacterial diversity through adoption of a new species paradigm. *Algol. Stud.* 2005; 117: p. 71–93.
70. Komárek J. Several problems of the polyphasic approach in the modern cyanobacterial system. *Hydrobiologia.* 2018; 811(1): p. 7-17.
71. Shih PM, Wu D, Latifi A, Axen SD, Fewer DP, Talla E, et al. Improving the coverage of the cyanobacterial phylum using diversity-driven genome sequencing. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2013;(USA 110): p. 1053–1058.
72. Rott E, Pentecost A, Mareš J. Introduction: Recent developments in cyanobacterial research with special reference to aquatic habitats, molecular ecology and phylogenetic taxonomy.. *Hydrobiologia.* 2018;(811): p. 1-6.

73. Shalygin S, Shalygina R, Johansen JR, Pietrasiak N, Berrendero E, Bohunická M, et al. *Cyanomargarita* gen. nov. (Nostocales, Cyanobacteria): convergent evolution resulting in a cryptic genera. *Journal of Phycology* 53. 2017;(53): p. 762–777.
74. Wayne LG, Brenner DJ, Colwell RR, Grimont PAD, Kandler O, Krichevsky M I, et al. Report of the ad hoc committee on reconciliation of approaches to bacterial systematics. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 1987;(37): p. 463-464.
75. Stackebrandt E, & Goebel BM. Taxonomic note: a for place for DNA-DNA reassociation and 16S rRNA sequence analysis in the present species definition in bacteriology. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 1994; 44: p. 846–849.
76. Stackebrandt E, & Ebers J. Taxonomic parameters revisited: tarnished gold standards. *Microbiol. Today.* 2006; 4: p. 152–155.
77. Ward DM. Microbial diversity in natural environments: focusing on fundamental questions. *Antonie van Leeuwenhoek.* 2006; 90: p. 309–324.
78. Mareš J. Multilocus and SSU rRNA gene phylogenetic analyses of available cyanobacterial genomes, and their relation to the current taxonomic system. *Hydrobiologia.* 2017.
79. Berrendero E, Perona E, & Mateo P. Phenotypic variability and phylogenetic relationships of the genera *Tolypothrix* and *Calothrix* (Nostocales, Cyanobacteria) from running water. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2011; 61: p. 3039–3051.
80. Komarek J, & Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of Cyanophytes 4- Nostocales. 1989;: p. 247-345.
81. Gugger M, & Hoffman L. Polyphyly of true branching cyanobacteria (Stigonematales). *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2004; 54: p. 349–357.
82. Giovannoni SJ, Turner S, Olsen GJ, Barns S, Lane DJ, y Pace NR. Evolutionary relationships among cyanobacteria and green chloroplasts. *J. Bacteriol.* 1988; 170: p. 3584-3592.

83. Wilmotte A, & Golubic S. Morphological and genetic criteria in the taxonomy of Cyanophyta/Cyanobacteria. *Algol. Stud.* 1991; 64: p. 1-24.
84. Rajaniemi P, Hrouzek P, Kaštovská K, Willame R, Rantala A, Hoffmann L, et al. Phylogenetic and morphological evaluation of the genera *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Trichormus* and *Nostoc* (Nostocales, Cyanobacteria). *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2005; 55: p. 11-26.
85. Willmotte A, Laughinghouse HD, Capelli C, Rippka R, & Salmaso N. Taxonomic identification of cyanobacteria by a polyphasic approach. 2017.



ANEXO

FIGURA 1. Sistema de clasificación cianobacteriano propuesto por Hoffmann et al. (63).

	Orden	Familia	Géneros
G*	(Gloeobacterales)	Gloeobacteraceae	<i>Gloeobacter</i>
Synecococophycidae	(Synecococcales) cocoide	Synechococcaceae cocoide	<i>Aphanothece</i> (tipo celular pequeño), <i>Cyanobium</i> , <i>Prochlorococcus</i> , <i>Synechococcus</i>
		Merismopediaceae cocoide	<i>Aphanocapsa</i> , <i>Synechocystis</i> (células pequeñas)
		Chamaesiphonaceae cocoide/heteropolar	(<i>Chamaesiphon</i> subg. <i>Euchamaesiphon</i>)
		(Acaryochloridaceae) cocoide	<i>Acaryochloris</i>
	(Pseudanabaenales) filamentosa	Pseudanabaenaceae filamentosa	<i>Geitlerinema</i> , <i>Halomicronema</i> , <i>Limnothrix</i> , <i>Leptolyngbya</i> , <i>Prochlorothrix</i> , <i>Pseudanabaena</i>
	Schizotrichaceae filamentosa	<i>Schizothrix</i>	
Oscillatoriophycidae	Chroococcales cocoide/filamentosa	(Cyanobacteriaceae) cocoide	<i>Aphanothece stagnina</i> (tipo celular alargado), <i>Cyanobacterium</i> , <i>Cyanothece</i> , "Euhalothece", <i>Myxobaktron</i>
		Microcystaceae cocoide	<i>Microcystis</i>
		Gomphosphaeriaceae cocoide	<i>Snowella</i> , <i>Woronichinia</i>
		Prochloraceae cocoide	<i>Prochloron</i>
		Chroococcaceae cocoide	<i>Chroococcus</i>
		Entophysalidaceae polarizada	<i>Entophysalis</i> , <i>Cyanoarbor</i>
		Stichosiphonaceae polarizada	<i>Chamaecalyx</i> , (<i>Chamaesiphon</i> subg. <i>Godlewskia</i>)
		Dermocarpellaceae polarizada	<i>Cyanocystis</i> , <i>Dermocarpella</i> , <i>Stanieria</i>
		Xenococcaceae polarizada	<i>Chroococciopsis</i> , <i>Myxosarcina</i> , <i>Xenococcus</i>
		Hydrococcaceae polarizada	<i>Hyella</i> , <i>Pleurocapsa</i>
		(Spirulinaceae) filamentosa	(<i>Holospirulina</i> , <i>Spirulina</i>)
	Oscillatoriales filamentosa	Borziaceae necridios -	<i>Borzia</i> , <i>Komvophoron</i>
		Phormidaceae necridios +	<i>Arthrospira</i> , <i>Microcoleus</i> , <i>Phormidium</i> , <i>Planktothrix</i> , <i>Symploca</i> , <i>Trichodesmium</i> , <i>Tychonema</i>
		Ammatoideaceae	<i>Ammatoidea</i>
		Oscillatoriaceae necridios +	<i>Blennothrix</i> , <i>Hormoscilla</i> , <i>Lyngbya</i> , <i>Oscillatoria</i>
Gomontiellaceae necridios +		<i>Crinalium</i> , <i>Starria</i>	

* Gloeobacterophycidae

Nostochophycidae	Nostocales con heterocistos	Scytenemataceae isopolar, falsas ramificaciones	<i>Scytonema</i>
		Symphyonemataceae ramificaciones verdaderas	<i>Symphyonema</i> , "Y-Stigonematales"
		Borzinemataceae	<i>Borzinema</i>
		Rivulariaceae heteropolares, pelos	<i>Calothrix</i> , <i>Gloetrichia</i> , <i>Rivularia</i>
		Microchaetaceae heteropolares	<i>Microchaete</i> , <i>Spirirestis</i> , <i>Tolypothrix</i>
		Nostocaceae isopolar, sin ramificaciones	<i>Anabaena</i> -planctónica, <i>Anabaena</i> - bentónica, <i>Anabaenopsis</i> , <i>Aphanizomenon</i> , <i>Cylindrospermopsis</i> , <i>Cylindrospermum</i> , <i>Nodularia</i> , <i>Nostoc</i> , <i>Trichormus</i>
		Chlorogloeopsidaceae ramificaciones verdaderas simples	<i>Chlorogloeopsis</i>
		Hapalosiphonaceae ramificaciones verdaderas	<i>Fischerella</i> , <i>Mastigocladus</i> , "T-Stigonematales"
		Loriellaceae	<i>Loriella</i>
		Stigonemataceae ramificaciones verdaderas, multiseriadas	<i>Stigonema</i>

FIGURA 2. Esquema de las familias que engloban el Orden Nostocales y sus características más relevantes ⁽⁴⁰⁾.

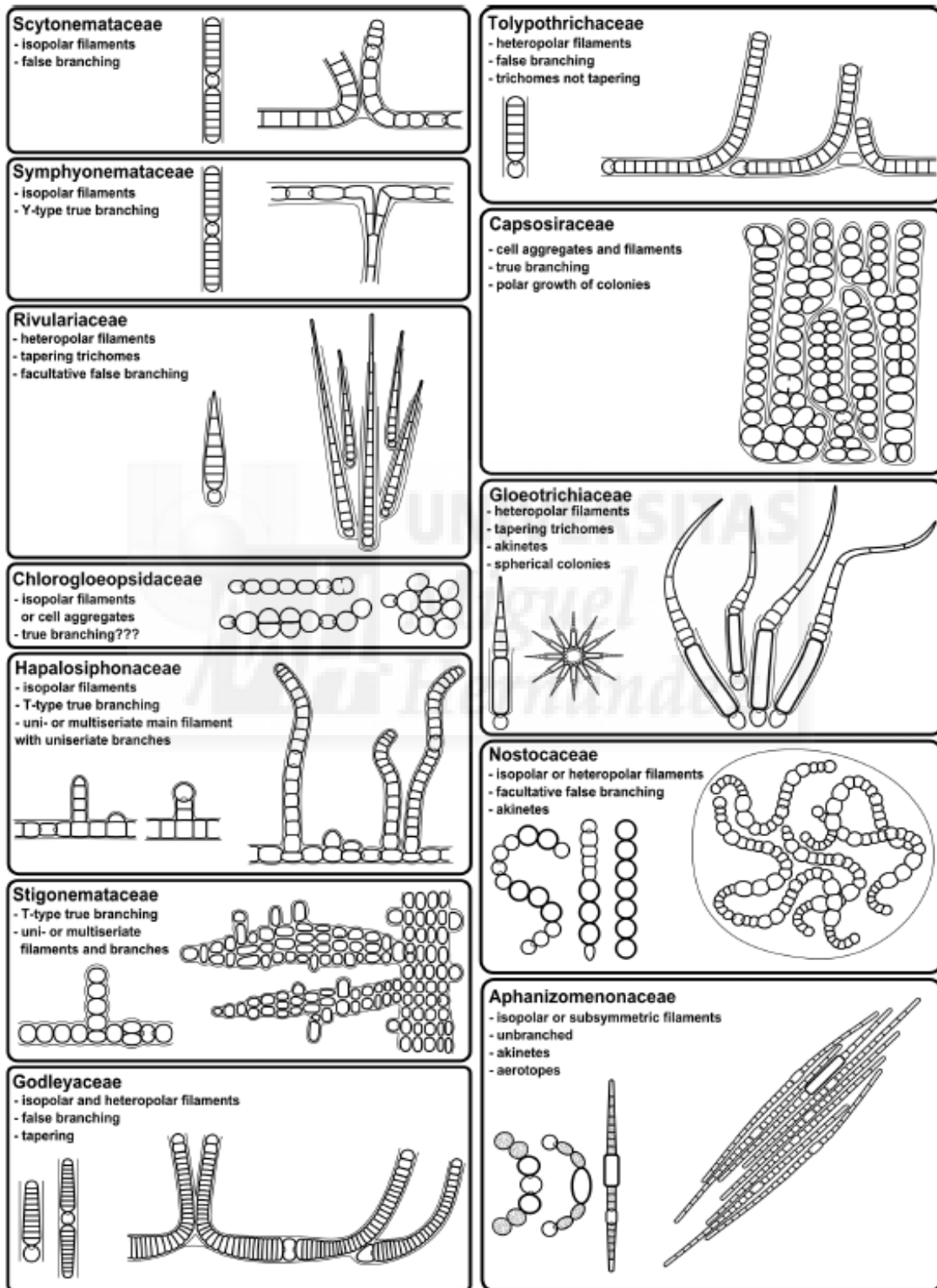


FIGURA 3. Fotografías de diferentes cianobacterias heterocíticas dentro del Orden Nostocales que no está muy clara su posición: **a) Especie:** *Rivularia bullata* (POIR) BARKELEY ex BORNET & FLAHAULT; **Autor:** Alzbeta Hesounova; **Lugar:** pobrezi Brac (2009), **b) Especie:** *Calothrix* sp. C. AGARDH ex BORNET & FLAHAULT; **Autor:** Jan Kaštovský; **Lugar:** brazo ciego del Vltava cerca de Nové Pec (2013), **c) Especie:** *Tolypothrix* sp; **Autor:** Jan Kaštovský; **Lugar:** Murmansk, Rusia. (Departamento de Botánica, Universidad de Bohemia del Sur) ⁽³⁹⁾.

