

Plasticidad fenotípica y distribución de las especies cianobacteriales *Nostoc pruniforme* y *N. verrucosum* en humedales altoandinos de los Andes Centrales del Perú

Phenotypic plasticity and distribution of cyanobacterial species *Nostoc pruniforme* and *N. verrucosum* in high altitude wetlands of Peruvian Central Andes

Haydee Montoya T.^{1,2} 
<https://orcid.org/0000-0001-9052-1093>

Cristóbal Noriega C.³
<https://orcid.org/0000-0003-3143-7865>

José Gómez C.¹
<https://orcid.org/0000-0001-8488-4445>

Sofía Rodríguez V.¹
<https://orcid.org/0000-0002-0998-7222>

- 1 Museo de Historia Natural. Departamento de Simbiosis Vegetal. Facultad de C. Biológicas, UNMSM
Av. Arenales 1256. Lima 14. PERÚ
haydmon@yahoo.com
- 2 Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Ricardo Palma. Lima-PERÚ
- 3 Universidad San Martín de Porras (USMP).

Recibido: 26.05.2024

Aceptado: 01.09.2024

Publicado (en línea): 30.06.2025

Montoya, H.; C. Noriega; J. Gómez & S. Rodríguez.
2024. Plasticidad fenotípica y distribución de las especies cianobacteriales *Nostoc pruniforme* y *N. verrucosum* en humedales altoandinos de los Andes Centrales del Perú. *Arnaldoa* 31(2): 241 - 253.
<http://doi.org/10.22497/arnaldoa.312.31202>

Resumen: Los humedales de los Andes Centrales del territorio peruano en la región tropical de América del Sur albergan una flora cianobacterial y microalgal relacionada con la biomasa y productividad de los ecosistemas acuáticos andinos. Colecciones cianobacteriales de la laguna Churiacocha (altitud: 4500 - 4650 m) en la región Junín, fueron realizadas en invierno y del río Nupe (altitud: 3200 - 3260 m) en la región Huánuco en otoño. Talos de macrocolonias planctónicas y sumergidas de *N. pruniforme* demostraron su plasticidad fenotípica con el desarrollo de morfotipos (hormogonios encapsulados y pigmentados, microcolonias). Estrategias adaptativas en su ciclo de vida aunada a su capacidad diazotrófica permite su colonización y sobrevivencia a la desecación (acinetos, mucilago) y radiación (scitonemina) en humedales con régimen hídrico anual fluctuante. Se extiende la distribución geográfica de la morfoespecies, epilítica ribereña *N. verrucosum* y la especie lacustre *N. pruniforme* que evidencia su colonización andina exitosa.

Palabras clave: morfoespecie, plasticidad fenotípica, epilítica, cianobacteria

Abstract: The Peruvian Central Andes wetlands of the tropical region at South America with cyanobacterial and microalgal flora related with their biomass and productivity of aquatic Andean ecosystems. Standard cyanobacterial collections of Churiacocha lagoon (elevation: 4500-4650 m) at Junin region were carried out in winter, and from the Nupe river (elevation: 3200 - 3260 m) at Huanuco region, in fall. Planktonic and submerged macrocolonies thalli of *Nostoc pruniforme* showed their phenotypic plasticity with morphotypes development (capsulated and pigmented hormogonios, microcolonies). Strategies adaptations in life cycle of the studied *Nostoc* species as well as their diazotrophic capacity are related with their colonization and survival to the desiccation (acinetes, mucilage) and radiation (scytonemin) in hydric fluctuating wetlands. Their extended of geographic Andean distribution showed successful colonization of epilithic river *N. verrucosum*, and the lacustrine *N. pruniforme* species

Key words: morphospecie, phenotypic, plasticity, epilithic, lotic.



INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas tropicales de alta montaña como los humedales andinos tienen una diversidad de ambientes acuáticos (lagos, ríos, bofedales, pozas) donde las cianobacterias y algas contribuyen a su dinámica trófica y brindan servicios ecosistémicos como biomasa y productividad de su microflora fotoautotrófica. La diversificación adaptativa y sobrevivencia cianobacterial en un rango de nichos ecológicos se atribuye a mecanismos evolutivos (transferencia genética) que les ha conferido ventajas en su adaptación ecológica e interacciones bióticas en diferentes hábitats (Meng-Yun et al., 2021). No obstante, los humedales andinos se encuentran amenazados en forma significativa por el cambio climático y las perturbaciones antropogénicas que han inducido respuestas al estrés con la aclimatación microalgal y restauración de su homeostasis favoreciendo su colonización (Ruiz et al., 2012; Borowitzka, 2018).

El género cianobacterial *Nostoc*, taxa fototrófico, coloniza ecosistemas acuáticos de agua dulce, salobres y semiterrestres en regiones tropicales, templadas y en zonas polares (norte y sur). Las macrocolonias de *Nostoc* son complejas por las formas de crecimiento e incluye especies formando colonias polimorfas desde esféricas, laminares e irregulares (Dodds et al., 1995; Vincent, 2007; Komárek, 2013; Lindskov et al., 2014). *Nostoc* y los géneros afines (Nostocaceae) son importantes en humedales tropicales y subtropicales por su participación en la fertilidad de cultivos agrícolas (arroz) y son fuente potencial de metabolitos de importancia económica y medicinal. Además, su habilidad de filtrar la radiación ultravioleta en hábitats acuáticos planctónicos y bénticos superficiales aunada a su capacidad de dispersión han favorecido la distribución cosmopolita de varias especies (Rastogi & Madamwar 2015).

Las macrocolonias de *Nostoc* requieren adaptaciones especiales para obtener suficiente iluminación y nutrientes así como sobrevivir a variaciones extremas de temperatura, flujo y abastecimiento hídrico e irradiación (Tamaru et al., 2005). *N. commune* es la especie mejor distribuida en hábitats terrestres y acuáticas, formando costras biológicas periódicamente inactivas que toleran desecación, congelación en estaciones extremas (Potts, 2000; Rossi & De Philippis, 2015; Montoya et al., 2019). Así mismo, existen registros de su sobrevivencia por más de 100 años para el desierto de Sonora en Arizona (Cameron, 1962). Las cianobacterias y algas son empleadas en la alimentación humana desde épocas milenarias, reportes del consumo humano de *Nostoc* por la población de China desde hace aproximadamente 2000 años han sido citados por Spolaore et al., (2006). Sin embargo, el desarrollo de la biotecnología algal (sistemas de producción) ha facilitado sus aplicaciones comerciales. En nuestro país, a lo largo del Camino Real de los Incas (Qhapaq Nan) que atraviesa el territorio Peruano se presentan numerosos humedales andinos colonizados por *Nostoc*. Investigaciones de la plasticidad fenotípica en colonias de *N. pruniforme* y *N. verrucosum* con su caracterización morfoecológica, morfotipos o formas de crecimiento de su ciclo de vida, reproducción, resistencia y hábitats son reportados proporcionando evidencia de su colonización en los humedales andinos peruanos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Colecciones en la laguna altoandina de Churiacocha localizada a una altitud de 4500 - 4650 m entre los 12° 08'25" latitud sur y 75°35'15" longitud oeste, distrito de San Juan de Jarpa, Provincia de Chupaca, Región Junín, en los Andes Centrales fueron realizadas en época de invierno (julio, 2002). Colonias macroscópicas planctónicas y sumergidas, de diferentes dimensiones de *Nostoc pruniforme* del litoral de la laguna, fueron muestreadas directamente y mantenidas en su propia agua lacustre hasta su transferencia al laboratorio. Secciones de las colonias fueron obtenidas para reconocer la estructura superficial e interna así como la distribución de los tricomas y su pigmentación.

Colonias macroscópicas de *Nostoc verrucosum* del río Nupe localizado a una altitud de 3200 - 3260 m, próximo a las fuentes termales Baños del Inca, provincia de Lauricocha, región de Huánuco, fueron obtenidas en otoño (mayo 2001). Ellas fueron obtenidas mediante el raspado del sustrato rocoso y piedras sumergidas en aguas lólicas de la zona andina ribereña. Las muestras están depositadas en el Herbario San Marcos (USM) del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Observaciones microscópicas de los talos coloniales fueron realizadas con el registro de la estructura, organización y distribución de tricomas en el mucílago colonial. Así mismo, el desarrollo de los filamentos con mucílago individual y colonial, la presencia de células especializadas (heterocistos y acinetos) fueron evaluadas con mediciones morfométricas y obtención de microfotografías las cuales fueron posteriormente comparadas con bibliografía especializada (Fremy, 1930; Geitler, 1932; Mollenhauer, 1988; Mollenhauer et al., 1999; Komárek, 2013; Komárek et al., 2014).

RESULTADOS

Morfoespecie de *Nostoc pruniforme* (L.) Agardh ex Bornet et Flahault

Talos coloniales adultos de *N. pruniforme* sumergidos y flotantes, esféricos o subesféricos, ovoides u ovoide elongados, de textura firme, coriácea y gelatinosa, de 8 a 10 cm de diámetro (Figs.1- 4). Las colonias ovoides lobuladas y elongadas exhiben una leve constricción para formar colonias nuevas que luego se liberan (Fig.4). En general, las colonias jóvenes y adultas tienen superficie colonial es lisa y uniforme, de coloración pardo oscuro o pardo verdosa. Las gradientes de tonalidades en coloración de las colonias fueron notorias desde la superficie pardusca, pardo verdusca, verdosa a verde pálido hacia el interior colonial (Fig.5). En la mayoría de colonias, los tricomas de disposición radial, curvados, ondulados o enrollados están embebidos en un mucílago colonial y densamente distribuidos en la porción periférica colonial con estuche individual pardusco, pardo claro o incoloro (Figs.7- 8). El borde o límite colonial liso formado por una matriz gelatinosa (polisacáridos extracelulares) fue evidenciado por un mucílago incoloro a pardo claro que coadyuva a la forma y protección colonial, alcanzando de 5.4 a 10.7µm de espesor (Fig.6). En algunas colonias se reconocieron filamentos densos, curvados, enrollados y embebidos en estuche o mucílago pardusco a pardo

claro en la parte colonial externa. El interior colonial pardo claro o azul verde pálido exhibió filamentos largos, laxos, curvados, superpuestos, con células azul verdes embebidos en estuche individual y colonial (Figs.9-10). Filamentos heterocistados, elongados, ondulados, parduscos verdosos, de distribución radial hacia el interior colonial. Los filamentos de 6.4 a 7.5 µm de diámetro rodeados de estuche marrón estratificado, generalmente alcanzan un espesor entre 2.1 y 10.7 µm. Tricomas con células vegetativas ovoides o globosas comprimidas, discoidales o en forma de barril, pardo claras o azul verdes, de (3.2) 3.7 - 4.3 (5.9) µm de diámetro por (1.0) 1.6- 4.3 (5.4) µm de longitud, rodeadas de estuche individual tenue e incoloro, de 2.1 -2.4 µm de espesor (Figs.11-13). Heterocistos ovoides, esféricos y hemiesféricos, de (4.3) 4.8 - 5.6 (6.4) µm de diámetro por 4.8 a 5.4 (6.4) µm de longitud. Acinetos en formación, ovoides alargados, cilíndricos y contenido granular (sustancias de reserva), de 3.7 a 4.3 µm de diámetro por 6.4 a 7.5 µm de longitud (Fig.12).

En las colonias jóvenes y adultas de la morfoespecie *N. pruniforme* fue posible reconocer estados de transición o formas de crecimiento del ciclo de vida con dos morfotipos I y II del talo colonial. El morfotipo I (Figs.6,9,10) es reconocido en las colonias superficiales (interface agua /aire) y frecuente en las porciones periféricas coloniales pardo oscuras donde forman agregados celulares como hormogonios encapsulados de estructuras ovoides latentes, densas, rodeadas de estuche rígido o cápsula estratificada, pardo oscuro, embebidos en el mucílago colonial pardusco (Fig.6). Estas estructuras latentes con aspecto de microcolonias encapsulados en potencia, alcanzan de 8.6 a 22.5 µm de diámetro y algunas están conectadas por heterocistos ovoides u esféricos intercalares. Los hormogonios encapsulados, con estuche grueso estratificado o cápsula pardusca se reactivan mediante el hinchamiento (interior colonial acuoso) del estuche seguido por las divisiones celulares secuenciales desarrollando tricomas cortos y largos, curvados, retorcidos y superpuestos (aspecto de boa). Los tricomas en su mayoría se rodean de mucílago individual formando filamentos, sin embargo, en un inicio retienen la cápsula rígida y pardusca (scitonemina) en el interior del mucílago colonial (Fig.9). Algunos filamentos curvados, enrollados y superpuestos o como paquetes celulares parduscos coloniales latentes se hidratan y activan con divisiones celulares sucesivas en diferentes planos. Los filamentos curvados por su rápida proliferación son liberados del estuche colonial pardusco (microcolonias) y permanecen embebidos en el estuche estratificado pardusco que luego se diluye facilitando su desarrollo rodeados del mucílago colonial. Células vegetativas azul verdes, que se desenrollan originalmente partir de las microcolonias encapsuladas, esféricas u ovoides de (3.2) 3.5 - 4.3 (5.4) µm de diámetro por (1.6) 2.1 - 3.2 (4.3) µm de longitud (Fig.10).

El morfotipo II (Figs. 11-13) se reconoció en el interior colonial con una menor densidad de tricomas curvados, dispersos, densos y laxos, superpuestos y embebidos en mucílago colonial verde pálido. Tricomas elongados con células azul verdes, globosas u ovoides elongadas a discoidales de (3.2) 3.5 a 4.3 (5.5) µm de diámetro y (1.5) 3.2 - 4 (5.4) µm de longitud. Las células con sustancias de reserva notorias alcanzan mayor diámetro siendo su mucílago individual tenue (Figs. 11,13). Heterocistos esféricos a hemiesféricos, de 4.2 a 5.4 µm de diámetro. En los filamentos

laxos se reconocieron los acinetos ovoides alargados o cilíndricos (Fig.12). En colonias adultas desintegradas en la naturaleza por acción los vientos fuertes y de herbívoros (microcrustáceos y protozoarios) se reconocieron algunos hormogonios libres y filamentos en su mayoría curvados, pardo verdosos, de 6.4 a 7.5 µm de diámetro. Los filamentos con divisiones celulares consecutivas o frecuentes en diversos planos en algunos casos se presentan rodeados de mucílago y embebidos en estuche colonial pardo claro. Los heterocistos terminal o intercalares, ovoides u esféricos alcanzaron de 4.3 a 5.4 µm de diámetro.

Habitat: Colonias dominando las comunidades sumergidas asociadas con el bentos aunque ocasionalmente forman masas planctónicas o flotantes en las áreas del litoral y sublitoral de laguna de aguas lénticas dulces. En época seca la laguna se relaciona con los niveles hídricos bajos correspondiente a la estación de invierno (julio 2002), con rango de pH 6 -7.5 y la temperatura promedio del agua entre 11 -13°C.

Morfoespecie de *Nostoc verrucosum* Vaucher ex Bornet et Flahault

Colonias macroscópicas pardo oscuras, coriáceas, de superficie irregular ondulante lobulada con depresiones leves y aspecto reniforme o verrucoso. Los talos próximos coalescen formando talos lobulados, membranosos y coriáceos sobre el sustrato sólido, alcanzando hasta 3 cm de longitud. Colonias de borde colonial ondulado, denso y firme, alternando con escaso mucílago incoloro, pardo claro o pardo oscuro que adquiere forma de montículos estratificados firmes en la periferia, alcanzando de 21.4 a 24.6 µm de espesor. Tricomas numerosos curvados, ondulados, entrelazados, rectos, embebidos en mucílago colonial. Algunos de distribución radial y formación de hormogonios. Células vegetativas esféricas u ovoides, de 3.7 a 4.8 µm de diámetro y de (1.6) 2.1 - 4.8 µm de longitud, siendo más cortas las recién divididas, algunas con protoplasto granulado por la acumulación de sustancias de reserva. Tricomas rodeados de estuche individual definido, ondulado, algunos difluentes con el mucílago colonial, alcanzando de (1.1) 8.6 - 10.7- (16.0) µm de diámetro. Heterocistos esféricos u ovoides, aislados o en cadenas (serie de 3), de 5.4 - 6.4 µm de diámetro por 7.5 µm de longitud. Acinetos en formación, esféricos, de 6.4 a 7.5 µm de diámetro (Figs.14 -16).

Habitat: Colonias bénticas, epilíticas o saxícolas adheridas a sustrato pedregoso como rocas y piedras calizas, en aguas lólicas transparentes con flujo superficial del río andino Nupe. La especie ribereña *N. verrucosum* de demostró su adaptación a fuerzas hidrodinámicas del flujo hídrico donde la velocidad de la corrientes de las aguas que rodean al sustrato rocoso favorece la formación de la superficie colonial firme y ondulada y la fuerza de adhesión de *N. verrucosum* evidenciaron las variaciones microambientales que experimentan sus colonias.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las cianobacterias heterocistadas como las especies de *Nostoc*, forman colonias variables, fijadoras de nitrógeno atmosférico y poseen tricomas con células vegetativas

fotosintéticas y especializadas en el interior de una matriz colonial compleja. Los talos coloniales libres de *N. pruniforme* fueron inicialmente reportados con proliferaciones ocasionales, formación de hormogonios, velocidad de crecimiento baja y sin registro de acinetos, ellos colonizaron hábitats lénticos flotantes o sumergidos siendo considerados como colonias longevas que alcanzan la madurez después de varios meses. Posteriormente, Mollenhauer (1970, 1988, 1999) y Tamaru et al. (2005) indicaron que *N. pruniforme* con capacidad de fijación de nitrógeno, producción de acinetos y hormogonios así como adaptaciones a la desecación, resistencia al congelamiento y fluctuaciones ambientales resistieron cambios en la calidad del agua, temperatura y humedad (oscilaciones en los niveles hídricos) según las estaciones anuales que también están relacionadas con la morfoespecie andina *N. pruniforme*.

La reproducción por hormogonios planctónicos liberados al final de la etapa de crecimiento (otoño) de *N. pruniforme* que fue establecido por Mollenhauer et al. (1999) también puede atribuirse para la especie andina con registros de colonias adultas desintegradas en la naturaleza. Mollenhauer (1988) esquematizó los estados de ciclo de vida de *Nostoc* compilando estudios de campo y laboratorio. En lo correspondiente a *N. pruniforme* el autor enfatizó el rol de los hormogonios móviles que a su vez pueden fragmentarse y actuar como propágulos. Así mismo, la secreción de mucílago en el entorno de los hormogonios cortos y posterior formación de los filamentos ondulados y contorneados que incrementaron el tamaño del talo colonial fueron semejantes al crecimiento de las microcolonias luego de la activación de los hormogonios encapsulados como se describe para la especie andina *N. pruniforme*. También Kantz & Bold (1969) presentaron las formas de crecimiento del ciclo de vida de especies de *Nostoc* obtenidas en su mayor parte de las colecciones (herbario) y establecieron dos tipos(*piscinale* y *commune*). Las microcolonias descritas para la especie andina *N. pruniforme* son denominadas como estados primordios donde las divisiones intercelulares permiten el crecimiento de los tricomas y la formación de estuche gelatinoso lo asemejan a las formas de crecimiento de *N. punctiforme*. La variabilidad fenotípica en dimensiones se puede atribuir también al estado juvenil o adulto. Según Mollenhauer et al. (1999) los estados del ciclo de vida de las especies de *Nostoc* aún son poco conocidos, las descripciones no han permitido la identificación de especies al igual que para las cepas de colecciones de cultivos siendo necesaria la reexaminación de las características biosistemáticas específicas. La formación de colonias ovoides lobuladas que originan nuevas colonias también han sido reportadas por Dodds & Castenholz (1987) quienes citaron que la mayoría de colonias inician su crecimiento a partir de las colonias grandes que llegan a liberarse conforme incrementan en tamaño. Este reporte también fue corroborado en la especie andina *N. pruniforme* con colonias parduscas que crecen mejor luego de las lluvias de verano en el territorio andino.

Varios autores han reportado especies de *Nostoc* con colonias esféricas de menores dimensiones que semejan a las colonias juveniles de *N. pruniforme*. Así tenemos a *N. sphaericum* (hasta 3 cm de diámetro), *N. sphaeroides* (hasta 3-4 cm de diámetro) y *N. parmelioides* (hasta 2 cm de diámetro)

que pueden ser consideradas como estadios coloniales iniciales de *N. pruniforme*. Estas observaciones fueron avaladas por Mollenhauer et al. (1999) quienes reconocieron que talos juveniles de *N. parmelioides* y *N. pruniforme* desarrollan como esferas diminutas considerando que éstas especies han sido mal identificadas como *N. sphaericum*. Por lo cual se sugiere que la identificación de las especies de *Nostoc* deben ser realizadas en talos adultos donde es posible encontrar estados de desarrollo como la presencia de acinetos, con reportes de su variación complementadas con su caracterización polifásica.

Las formas adultas de *N. pruniforme* con talos esféricos del tamaño de huevo de gallina o mayor, rara vez llegan a ser irregulares en las colonias viejas (Freymy 1930; Mollenhauer et al. 1999). Las colonias adultas de la especie andina de *N. pruniforme* están entre las de mayor tamaño (8-10 cm de diámetro) y semejan a las colonias de *N. pruniforme* reportadas por Dodds & Castenholz (1987) con colonias mayores a 10 cm (hasta 22 cm) de diámetro y biomasa de 2.6 Kg. Además señalaron que el tiempo de vida cotidiano es de 2 años, sin embargo experimentos de crecimiento indicaron que a las colonias mayores les corresponde entre 9.4 y 14.3 años de vida. Colonias de *N. pruniforme* de mayores dimensiones (5 - 6 cm de diámetro) han sido citadas por Prescott (1951) y solo hasta 5 cm de diámetro por Komárek (2013). Las células vegetativas de las colonias de *N. pruniforme* tienen un rango entre 4 - 6.7 (7.5) μ m de diámetro (Komárek (2013), sin embargo Freymy (1930) reportó células menores, de 4 - 6 μ m de diámetro, mientras que para los heterocistos las dimensiones en diámetro (6 a 7 μ m) son similares para ambos autores. Estas dimensiones celulares y de los heterocistos también son muy próximas con especie andina *N. pruniforme*. Sin embargo, los autores citados reportaron acinetos esféricos de 10 μ m de diámetro en comparación con los registrados para la cepa andina que fueron acinetos en formación ovoides elongados (3.7 a 4.3 μ m de diámetro; hasta 7.5 μ m de longitud).

Komárek (2013) reportó para *N. sphaericum* colonias esféricas u ovoides, de superficies lisas y de menores dimensiones (hasta 3 cm de diámetro). Algunas veces irregulares o aplanadas, con densos filamentos de células en forma de barril e isodiamétricas, de 3.5 a 5 μ m de diámetro. Los heterocistos y acinetos son ligeramente mayores que los citados para la morfoespecie altoandina siendo las células vegetativas muy similares. Para esta laguna andina se ha reportado *N. sphaericum* lo que puede explicarse por la presencia de especies coexistentes con *N. pruniforme* (Becerra 2014) siendo frecuente su utilización en la alimentación. Aldave (1985) reportó *N. pruniforme* y *N. sphaericum* como recurso hidrobiológico alimentario para el poblador andino desde épocas ancestrales. Además, con la presente investigación se extiende la distribución geográfica de *N. pruniforme* en los Andes peruanos.

Además, entre las especies de *Nostoc* de colonias esféricas de menores dimensiones que semejan a colonias juveniles de *N. pruniforme* tenemos a *N. sphaeroides* y *N. parmelioides*. *N. sphaeroides* de colonias esféricas u ovoides, de superficie lisa, alcanzaron de 3-4 cm de diámetro. Las dimensiones de células y heterocistos son semejantes a la morfoespecie andina *N. pruniforme* siendo los acinetos de *N. sphaeroides*

de mayores dimensiones. Las colonias esféricas de *N. parmelioides* alcanzan hasta 2 cm de diámetro, algunas veces irregularmente esféricas y aplanadas, de superficie lisa en aguas con corriente (Komárek 2013) y según Geitler (1932) las colonias de *N. parmelioides* sólo alcanzan hasta 3 cm. No obstante, las dimensiones de células, heterocistos, acinetos son bastante semejantes a las de la especie andina *N. pruniforme*. Adicionalmente a la morfología y tamaño de *N. pruniforme* su fisiología ha sido investigada por Raun et al. (2009), Lindskov et al. (2014) y Sand-Jensen (2009; 2014). Lindskov et al. (2014) evaluaron las diferencias morfológicas, el crecimiento y metabolismo de las especies acuáticas *N. pruniforme* y *N. zetterstedtii* y de la semiterrestre *N. commune*, las 3 especies fueron colectadas en Dinamarca y Suecia. Los talos coloniales esféricos y lisos de *N. pruniforme* son comparados con la forma del durazno o ciruela. Considerando el rango de temperatura de evaluación (6 - 43°C), la temperatura óptima fue de 25°C siendo la temperatura límite alrededor de 33°C. Estos datos son más altos que el promedio y las temperaturas máximas en la mayoría de los hábitats de *N. pruniforme* y *N. zetterstedtii* sugieren que su distribución no refleja la temperatura de su preferencia. Diferencias interespecíficas en crecimiento y fotosíntesis se reconocieron para *N. pruniforme* que creció mucho más rápido que *N. zetterstedtii* en las mismas condiciones. Así mismo, el sombreado de los tricomas en las colonias grandes, la disminución del crecimiento y velocidad fotosintética con el incremento del peso o biomasa seca/área superficial de las colonias y el incremento del tamaño colonial reflejó los mayores costos respiratorios en relación a la absorción nutrientes (Raun et al. 2009; Sand-Jensen et al., 2009, 2014).

El mucílago colonial en *Nostoc* es considerado como un protector de estrés ambiental y de herbivoría en las interacciones bióticas. La liberación de mucílago incoloro dentro de la colonia parental y su pigmentación gradual por la síntesis de la scitonemina como compuesto protector de la radiación por los filamentos de muchas especies de *Nostoc*. Las algas generalmente son más sensibles a la fotoinhibición a bajas temperaturas lo que también produce mecanismos de protección como cambios en la proporción de pigmentos (Tang et al 1997; Rastogi 2015; Zhong et al. 2021). En la morfoespecie andina *N. pruniforme* de superficie colonial lisa el mucílago pigmentado (pardo oscuro) y la gradiente de tonalidades parduscas por la síntesis gradual de la scitonemina, fue notorio en las colonias superficiales como protección a la radiación ultravioleta de altos niveles en zonas andinas. La exposición colonial frente a la radiación intensa fue evidente cuando el nivel del agua de la laguna disminuye durante el periodo de sequía por la escasez de lluvias en los Andes.

En el morfotipo I de la especie andina *N. pruniforme* se reconoció la activación de estados latentes denominados hormogonios encapsulados con la desintegración gradual del estuche estratificado ó cápsula pardusca y diseminación gradual de la scitonemina. Las cianobacterias producen sustancias poliméricas extracelulares (EPS) como heteropolímeros de alto peso molecular (Rosi & De Philippis 2015; Otero & Vincenzini 2004). Los autores citados indicaron que las fracciones más condensadas son los polisacáridos capsulares (CPSs) o cápsula estructurada (glicocalix) que rodean las células o grupos celulares siendo distinguidas

por su espesor y consistencia como se presentaron en los hormogonios encapsulados de la especie andina de *N. pruniforme*. Sand-Jensen (2014) reportaron que las especies de *Nostoc* tienen la habilidad de entrar en estados quietos o latentes, desecados o congelados que rápidamente reactivan su metabolismo cuando son rehidratados y los costos metabólicos de éstos procesos biológicos como la frecuente desecación, congelamiento y rehidratación así como la producción de polisacáridos extracelulares en colonias gelatinosas grandes se registraron en la especie andina *N. pruniforme*. En la porción periférica de los talos coloniales expuestos de *N. pruniforme* se reconocieron estrategias de supervivencia del ciclo de vida con la formación de estructuras latentes como los hormogonios encapsulados, semejante a los hormocistos con mucílago o estuche estratificado, firme y denso denominado cápsula pardo oscura a pardo negruzca (morfotipo I). Estas estructuras latentes, que pueden ser consideradas como hormoquistes que se activan previa hidratación con la formación de tricomas o elongación de algunos de ellos mediante divisiones celulares sucesivas y producción de mucílago individual y luego colonial originando las microcolonias juveniles en el interior colonial. La proliferación sincronizada de microcolonias de diferentes dimensiones puede estar relacionada con la disponibilidad de nutrientes disueltos y favorecidos por las lluvias periódicas que hidratan las colonias. Inicialmente, la multiplicación celular en tricomas con predominancia de células azul verdes se presenta con un leve adelgazamiento celular (menor diámetro) por las sucesivas divisiones que experimentan en las microcolonias. En la etapa inicial de formación de los tricomas y la liberación de mucílago incoloro y su posterior estratificación formaron los filamentos (con estuche), la diferenciación gradual es aún incipiente con la formación de pro-heterocistos en la parte interna colonial. Sin embargo, la diferenciación de heterocistos maduros como los heterocistos intercalares, demostraron su importancia en la nutrición diazotrófica de las colonias activas antes de la formación de los hormogonios encapsulados como se reconoció en los talos adultos de la especie andina de *N. pruniforme*. La activación de los hormogonios (grupos celulares) avala el criterio de Mollenhauer (1988) quien los consideró como propágulos vegetativos en el ciclo de vida.

Entre las estrategias de la especie andina *N. pruniforme* para alcanzar las mayores dimensiones coloniales se reconoció el material de reserva (granulaciones) en las células vegetativas (morfotipo II). Esta acumulación de biomasa cianobacterial para sobrevivir (viabilidad) en periodos de fluctuaciones estacionales (bajo nivel de agua) que se presentó en lagunas altoandinas también ha sido sugerido para las comunidades de ecosistemas de aguas dulces polares (Dodds et al 1995, Tang et al. 1997). El tamaño colonial con la proliferación de los tricomas y el incremento del mucílago colonial donde confluyen los mucílagos individuales está relacionado con el aumento del diámetro colonial liso que explica las mayores dimensiones coloniales de *N. pruniforme*.

La estructura colonial de gran tamaño de *Nostoc* con abundante matriz mucilagínosa por el aprovechamiento de la radiación luminosa y en la ruta de difusión interna para la absorción de nutrientes (carbono inorgánico disuelto y iones nutritivos) del agua circundante desde la superficie colonial hasta los tricomas embebidos en el mucílago (Raun

et al. 2009; Lindschow et al. 2014; Zhong et al. 2021). Las rutas de iluminación y su atenuación por sustancias estructurales en colonias de *Nostoc* reduce la eficiencia y asimilación de radiación (quantum). Las especies gelatinosas grandes requieren adaptaciones especiales para sobrevivir a variaciones extremas en temperatura, abastecimiento de agua e irradiación incluyendo a las especies de suelos desnudos y superficies rocosas (Tamaru et al. 2005; Sand-Jensen 2014). Estas condiciones se pueden comparar con las que se presentan anualmente en el litoral de nuestras lagunas altoandinas cuando las colonias de *Nostoc* son expuestas al reducirse el nivel de agua en épocas de desecación (sequía). En las colonias sumergidas esféricas y grandes de *Nostoc* con filamentos fotosintéticos embebidos en la matriz gelatinosa se ejercen fuerzas limitantes en sus aspectos funcionales. *Nostoc* absorbe el 96% de la iluminación incidente en la superficie colonial por la alta densidad de pigmento scitonemina. La distribución espacial de tricomas dentro de la colonia de tamaño mayor es importante y *N. pruniforme* continua creciendo aun en baja condiciones de iluminación bajo el hielo en invierno y los talos son reactivados después de la congelación (Dodds & Castenholz 1987). La distribución de tricomas en la periferia colonial de *N. pruniforme* maximiza la utilización de la radiación luminosa disminuyendo el efecto del sombreado colonial. Las colonias en su mayoría esféricas tienen una cubierta coriácea, lisa y firme, con tricomas densamente entrelazados que rodean el área central colonial formado por un gel translúcido y acuoso (Raun et al. 2009; Sand-Jensen 2014). Los filamentos en la parte externa colonial se sombrean mutuamente entre ellos en mayor proporción que en los filamentos internos. En secciones transversales de las colonias de la especie andina *N. pruniforme* se reconoció la polarización en la distribución de tricomas donde se presentaron más concentrados y pigmentados en la periferia colonial de superficie lisa y similar a la especie *N. pruniforme* de Oregon.

Conforme las colonias incrementan en tamaño, la difusión gradual de sustancias disueltas externas llega a ser menos eficiente (Sand-Jensen, 2014). El incremento de tamaño de las colonias esféricas predictivamente induce a velocidades más bajas de crecimiento y fotosíntesis (Lindschow et al. 2014). Las comunidades sumergidas de *N. pruniforme* distribuidas próximas a los sedimentos y expuestas a la mineralización se benefician con la absorción de nutrientes que enriquecen las aguas mesotróficas lacustres. Este hábitat es similar al de la especie andina de *N. pruniforme* donde las colonias esféricas están sumergidas sobre sustrato rocoso y restos de macrófitas y otros organismos acuáticos. También se ha establecido que los filamentos de la parte interna colonial, tienen menor disponibilidad de nutrientes por su baja difusibilidad hasta el interior colonial. Las colonias esféricas y grandes por la baja proporción del área superficial relativa al volumen colonial (SA/V) causa limitaciones en el transporte con la absorción de nutrientes. Sin embargo, esta disminución de la proporción SA/V puede ser compensada en parte optimizando la absorción del carbono inorgánico y desarrollando estrategias de almacenamiento en colonias grandes. (Raun et al. 2009; Sand-Jensen 2014; Lindschow et al. 2014). *N. pruniforme* eleva su proporción SA/V funcional considerablemente para los tricomas cianobacteriales principalmente los de distribución periférica. La distribución de los tricomas más concentrados

en la porción externa mucilaginoso del interior colonial y la distribución menos densa de tricomas en el interior colonial. Por lo tanto, las colonias acumulan el carbono inorgánico disuelto y la eficiente utilización del bicarbonato para la fotosíntesis reduciendo la limitación del transporte (nutrientes) en las colonias mayores. De esta manera, *N. pruniforme* eleva su área superficial/volumen funcional en forma considerable para los tricomas de la cubierta externa (periferia) con excepción de la parte interna colonial mucilaginoso. Así, el tamaño colonial tiene un efecto menor en la fotosíntesis y la adquisición de nutrientes que lo esperado por el bajo SA/V y estos hallazgos pueden explicar la distribución cosmopolita de *N. pruniforme*.

La presencia dominante de las colonias esféricas de *N. pruniforme* en lagos templados del hemisferio norte es favorecida por la temperatura constante de manantiales en primavera (4- 5°C) y pH 7.6 del estado de Oregon (County Klamath: Mare's Egg Spring), en el oeste de Estados Unidos. *N. pruniforme* también colonizó la región de glaciares (rango de montañas) y en las tierras bajas de Europa Central. Las colonias grandes también han sido halladas en lagos transparentes fríos en Groenlandia. En adición a su gran tamaño y persistencia, ellos difieren de los lagos templados daneses alcalinos por tener una superficie sólida y el gel colonial más denso (Sand-Jensen 2009). *N. pruniforme* está ampliamente distribuido en ambientes de aguas dulces o continentales oligo y mesotróficos de regiones templadas y subárticas, siendo su crecimiento activo en el rango de temperatura de 0 a 35°C (Sand-Jensen, 2014). Entre los biotopos registrados para *N. pruniforme* se encuentran en Alemania, Noruega, Suecia. Así mismo, colonias esféricas macroscópicas de *N. pruniforme* de diferentes tamaños fueron muestreados del lago superficial Esrum, Dinamarca de aguas mesotróficas, alcalinas (pH: 8 - 8.5), con sedimento superficial arenoso, colectadas a 2 m de profundidad en verano y otoño (Raun et al. 2009; Sand-Jensen 2009). Sin embargo, *N. pruniforme* disminuyó en abundancia con la eutroficación de sus principales lugares de crecimiento en lagos oligotróficos y mesotróficos. La eutroficación reduce la transparencia de las aguas e incrementa la competencia de algas filamentosas de rápido crecimiento (Mollenhauer et al 1999; Sand-Jensen et al. 2009).

El material tipo de *N. verrucosum* fue recolectado por Vaucher en los alrededores de Suiza en un paisaje con lecho rocoso rico en carbonato de calcio. Posteriormente, fue obtenido en ríos de aguas duras adheridos a material rocoso en Francia y en zonas montañosas a lo largo de los ríos Rhin y Mosel en Alemania y ríos del parque Shishiku, Japón así como en caídas de agua y manantiales (Mollenhauer et al., 1999; Inoue-Sakamoto et al., 2018). Hegewald et al. (1976) reportaron *N. verrucosum* creciendo sobre rocas en riachuelo del norte de Perú con alta concentración de calcio y alta alcalinidad. La presencia de la especie andina *N. verrucosum* sumergida en aguas lólicas altoandinas del río Nupe corrobora el tipo de hábitat preferido por la especie.

Talos de *N. verrucosum* de 5 cm de diámetro confluyen y se aglomeran llegando a alcanzar los 10 cm de diámetro según las descripciones reportadas (Fremy 1930; Geitler 1932; Prescott 1951; Komárek 2013). Las dimensiones celulares, de heterocistos (oval a esféricos) y acinetos reportados por los autores citados son muy próximas a las citadas para la especie

andina *N. verrucosum* además de los hábitats lóticos como ríos y riachuelos. Entre los escasos cultivos de *N. verrucosum* con colonias rugosas y glomeruladas ellas fueron consideradas pertenecientes al ciclo de desarrollo del tipo *piscinale* con las células en forma de barril, cilíndricas o elipsoidales de 3 a 5 µm de diámetro, heterocistos de esféricos o elipsoidales de 3 a 5 µm de diámetro y acinetos esféricos o elipsoidales de 6-9 µm de diámetro por Kantz & Bold (1969). Estas dimensiones en cultivo son bastante próximas a las reportadas por los autores citados a excepción de las células vegetativas que son menores (3-3.5 µm) según Geitler (1932) y Freymy (1930). También las dimensiones indicadas por los reportes de Kantz & Bold (1969) respecto a las células vegetativas y heterocistos (ambos de 3 a 5 µm de diámetro) son similares a la especie andina ribereña *N. verrucosum*.

Similarmente a lo indicado en la discusión previa para la especie *N. pruniforme*, las colonias juveniles de *N. verrucosum* tienen la forma esférica que semejan a los talos de *N. sphaericum*. Sin embargo, los talos coloniales adultos y coriáceos son lobulados verrucosos que coalescen con aspecto de talos ondulados. Es necesario incrementar investigaciones polifásicas sobre la especie acuática *N. verrucosum* debido a la similitud con un ecotipo de *N. zetterstedtii*. Existe proximidad entre las especies *N. parmeloides* y *N. verrucosum* que habitan el bentos y tienen una distribución amplia en Norteamérica y otras localidades. Inoue-Sakamoto et al., 2018 reportaron colonias macroscópicas en ríos, (Ishikawa, Japón) sensible a la desecación y presencia de aminoácidos similares a la micopsporina (MAAs) que actúan como pigmentos de protección.

La evaluación de las especies que forman macrocolonias como *Nostoc pruniforme*, *N. zetterstedtii*, *N. commune*, *N. microscopium*, *N. verrucosum*, *N. caeruleum* y *N. parmeloides* han sido investigadas por Mollenhauer et al. (1999). Ellos enfatizaron su distribución global y regional en la biosfera (clima, niveles de lagunas, flujo hídrico en ríos, eutrofización, contaminación) así como el impacto de factores antropogénicos y las amenazas en los ecosistemas acuáticos. Aún existen pocos datos ecológicos sobre las cianobacterias bénticas y terrestres y la reducción en la biodiversidad cianobacterial. Adicionalmente, los autores indicaron que los datos del ciclo de vida son poco conocidos, descripciones de algunas especies reportadas están mal identificadas y esto se extiende para algunas colecciones de cultivo, por lo que es necesario una re-examinación de las especies. El uso de organismos de colecciones de cultivo sin una evaluación cuidadosa de su identidad taxonómica puede causar confusión y resultados inconsistentes de los experimentos. Es importante las observaciones de campo, así como la evaluación de datos morfoecológicos complementada con cultivos y el enfoque polifásico.

Desde épocas ancestrales en nuestro país es frecuente la utilización en la alimentación de las macrocolonias de *Nostoc*. Entre los nombres vernaculares atribuidos a este recurso como biomasa autotrófica de lagunas altoandinas tenemos a "llullucha" y "cushuro" relacionados principalmente a *N. sphaericum*, *N. commune* y *N. pruniforme* entre otros, que constituyen recursos hidrobiológicos de nuestro país. Entre las algas comestibles, *Nostoc* es un recurso nutricional en las poblaciones andinas (Perú, Ecuador, Bolivia y Chile). A lo largo del Camino del Inca denominado Qhapaq Nan,

que atraviesa una gran extensión del territorio Peruano (Cordillera de los Andes) habita *Nostoc* en ecosistemas acuáticos altoandinos (Aldave 1985; Hegewald 1976; Noriega 2010). En varias lagunas altoandinas (> 3000 msnm) las especies de *Nostoc* son aprovechadas en la alimentación, su consistencia gelatinosa favorece la viscosidad, su cualidad espesante o aglutinante así como su sabor neutro que permite su combinación con otros recursos alimenticios. La valoración de las especies de *Nostoc* se relaciona con su habilidad para la nutrición diazotrófica relacionado con su valor proteico y su contenido de polisacáridos (Brüll et al. 2000). La bioprospección de especies de las macrocolonias de *Nostoc* de lagunas altoandinas del Perú (Rodríguez 2022) y de *Nostoc sp.* de los Andes Ecuatorianos (Cadena et al. (2013) evaluaron su potencial y morfotipos. La mayoría de especies de *Nostoc* dominan las comunidades sumergidas y flotantes en el litoral de las lagunas del territorio altoandino por lo cual es necesario continuar las investigaciones en este recurso cianobacterial.

AGRADECIMIENTO

La presente investigación forma parte del proyecto Biodiversidad Cianobacterial y Microalgal de ecosistemas extremófilos del Perú. Expresamos nuestro agradecimiento a los botánicos Severo Baldeón M. y Mario Benavente P., Benjamin Collantes y a los colegas de la Dirección Regional de Pesquería, Junín por el apoyo brindado en las colecciones de campo.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Los autores contribuyeron en forma similar en los diferentes aspectos de la investigación (logística, colección, registro de datos morfo métricos, descripción, discusión, microfotografías, revisión bibliográfica) hasta la elaboración final del artículo científico.

CONFLICTOS DE INTERESES

Los autores declaran no tener conflicto de intereses

LITERATURA CITADA

- Aldave, A.** 1985. Algas Andino Peruanas como recurso hidrológico alimentario. Bol. de Lima. 37(7):66-73
- Becerra, J.** 2014. Aspectos bioecológicos y biométricos del cushuro *Nostoc sphaericum*. Voz Zootecnista. Ecol. y Medio Ambiente. 4:41-42. Univ. Nac. Centro del Perú.
- Borowitzka, M. A.** 2018. The stress concept in microalgal biology- homeostasis, acclimation and adaptation. J. Appl. Phycol. 30:2815-2825. <https://doi.org/10.1007/s10811-018-1399-0>
- Brüll, L., Z. Huang, J. Thomas-Oates, B.S. Paulsen, E.H. Cohen & T. Michaelsen.** 2000. Studies of polysaccharides from three edible species of *Nostoc* (Cyanobacteria) with different colony morphologies: structural characterization and effect on the complement system of polysaccharides from *N. commune*. J. Phycol. 36:871-881.
- Cameron, R. E.** 1962. Species of *Nostoc* Vaucher occurring in the Sonoran desert in Arizona. Trans. American Microsc. Soc. 81:379-384.

- Cadena, M., D. Molina, A. Carbajal, D. Ontaneda & E. Morales.** 2013. Bioprospección de macrocolonias de *Nostoc* sp. en los Andes Ecuatoriales. *Acta Bot. Venez.* 36 (2):287-307.
- Dodds, W. & R. W. Castenholz.** 1987. Effects of grazing and light on the growth of *Nostoc pruniforme* (Cyanobacteria). *Br. phycol. J.* 23:219-227.
- Dodds, W. K., D. Gudder & D. Mollenhauer.** 1995. The ecology of *Nostoc*. *J. Phycol.* 31:2-18.
- Fremy, P.** 1930. Les Myxophycées de l'Afrique équatoriale française. *Archives de Botanique*. Tome III. 2:329-359.
- Geitler, L.** 1932. Cyanophyceae. Kryptogamen-Flora von Deutschlands, Österreich und der Schweiz. L. Rabenhorst ed. Akademische Verlagsgesellschaft. m. b. H. Leipzig.
- Hegewald, E., A. Aldave & T. Hakuli.** 1976. Investigations on the lakes of Peru and their phytoplankton 1. Review of literature, description of the investigated waters and chemical data. *Arch. Hydrobiol.* 78 (4):494-506.
- Inoue-Sakamoto et al.,** 2018. Characterization of mycosporine-like aminoacids in the cyanobacterium *Nostoc verrucosum* *J. Gen. Appl. Microbiol.* 64:203-211. doi 10.2323/jgam.2017.12.003
- Kantz, T. & H. Bold.** 1969. IX Morphological and taxonomical investigations of *Nostoc* and *Anabaena* in culture. *Phycological Studies*. Publ. No 6924.
- Komárek, J.** 2013. Cyanoprokaryota. Heterocytous genera. In *Süßwasserflora von Mitteleuropa Freshwater Flora of Central Europe*. B. Büdel et al. eds. 3. Teil/Part 3. Band/Vol 19/3. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 1130p.
- Komárek, J.; J. Kastovsky; J. Mares & J. Johansen.** 2014. Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014, using a polyphasic approach. *Preslia* 86:295-335.
- Lindskov, C. M. Vangsoe & K. Sand-Jensen.** 2014. Comparative growth and metabolism of gelatinous colonies of three cyanobacteria, *Nostoc commune*, *N. pruniforme* and *N. zetterstedtii*, at different temperatures. *Freshwater Biology*. 9:2183 - 2193.
- Meng-Yun C., T. Wen-Kai, L. Zhao, H. Chun-Xiang, Z. Yang-Kai, H. Bo-Ping, S. Li Rong & S. Wen-Sheng.** 2021. Comparative genomics reveals insights into cyanobacterial evolution and habitat adaptation. *The ISME Journal* 15:211-227. <https://doi.org/10.1038/s41396-020-00775-z>
- Mollenhauer, D.** 1970. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Nostoc*. 1. *Nostoc pruniforme* (Linné) Agardh ex Bornet & Flahault (Cyanophyceae: Nostocaceae). *Abh. Senckenb. Naturforsch. Gesellschaft*. 524:1-80. Frankfurt.
- Mollenhauer, D.** 1988. *Nostoc* species in the field. *Algological Studies* 50-53:315-326.
- Mollenhauer, D.; R. Bengtsson & E. Lindstrom.** 1999. Macroscopic cyanobacteria of the genus *Nostoc*: a neglected and endangered constituent of European inland aquatic biodiversity. *Eur. J. Phycol.* 34:349-360.
- Montoya, H., J. Fiestas, R. Cruz, R. Quispe & S. Rodriguez.** 2019. Comunidades criofílicas de los glaciares del nevado Allinapac, Andes del Sur de Perú, departamento de Puno: variabilidad fenotípica de la cianobacteria *Nostoc commune* (Nostocales, Nostocaceae). *Arnaldia* 26 (2):657-674. doi. [org/10.22497/arnaldia.261.26209](https://doi.org/10.22497/arnaldia.261.26209)
- Noriega, C. C.** 2010. Algas comestibles del Perú. El pan del futuro. Fondo Editorial. USMP. 175p.
- Otero, A. & M. Vincenzini.** 2004. *Nostoc* (Cyanophyceae) goes nude: extracellular polysaccharides serve as a sink for reducing power under unbalanced C/N metabolism. *J. Phycol.* 40:74-81.
- Potts, M.** 2000. *Nostoc*. In *The ecology of Cyanobacteria. Their diversity in time and space*. B. A. Whitton & M. Potts (eds.). Kluwer Academic Publ. The Netherlands. 465 - 504p.
- Prescott, G. W.** 1951. *Algae of the Western Great Lakes Area*. Cranbrook Inst. Sci. Michigan. 946 p.
- Rastogi, R. P & D. Madamwar.** 2015. UV-induced oxidative stress in Cyanobacteria: How life is able to survive? *Biochemistry & Analytical Biochemistry*. 4 (2):2-5. <https://doi.org/10.4172/2161-1009.1000173>
- Raun, A., J. Borum & K. Sand-Jensen.** 2009. Active accumulation of internal DIC pools reduces transport limitation in large colonies of *Nostoc pruniforme*. *Aquatic Biology* 5:23-29.
- Rodriguez, S. C. V.** 2022. Caracterización morfoecológica y de pigmentos de macrocolonias de *Nostoc* de lagunas altoandinas del Perú. Tesis para Título Profesional de Bióloga. Facultad de Ciencias Biológicas. UNMSM.
- Rossi, F. & R. De Philippis.** 2015. Role of cyanobacterial exopolysaccharides in phototrophic biofilms and in complex microbial mats. *Life*. 5:1218-1238. doi:10.3390/life5021218
- Ruiz, D., D. Martinson & W. Vergara.** 2012. Trends, stability and stress in the Colombian Central Andes. *Climatic Change*. 112:717-732. doi:10.1007/s10584-011-0228-0
- Sand-Jensen, K., A. Raun & J. Borum.** 2009. Metabolism and resources of spherical colonies of *Nostoc zetterstedtii*. *Limnol. Oceanogr.* 54(4):1282-1291.
- Sand-Jensen, K.** 2014. Ecophysiology of gelatinous *Nostoc* colonies: unprecedented slow growth and survival in resource - poor and harsh environments. *Annals of Botany* 114:17-33.
- Spolaore, P., C. Joannis-Cassan, E. Duran & A. Isambert.** 2006. Commercial Applications of Microalgae. *J. Biosci. Bioeng.* 101(2):87-96. <https://doi.org/10.1263/jbb.101.87>
- Tang, E., R. Tremblay & W. F. Vincent.** 1997. Cyanobacterial dominance of polar freshwater ecosystems: are high-latitude mat-formers adapted to low temperature? *J. Phycol.* 33:171-181.
- Tamaru Y., Y. Takani, T. Yoshida & T. Sakamoto.** 2005. Crucial role of extracellular polysaccharides in desiccation and freezing tolerance in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune*. *Applied and Environmental Microbiology* 71:7327-7333.
- Vincent W. F.** 2007. Cold tolerance in cyanobacteria and life in the cryosphere. In *Algae and Cyanobacteria in extreme environments*. J. Seckbach (ed.). Springer, Heidelberg. 289 -304p.
- Zhong, G., W. Pan, Ziliang Huang, K. Guo, J. Hu, P. Liu, S. Chen, Y. Wang, L. Ai & Zibo Huang.** 2021. Physicochemical and geroprotective comparison of *Nostoc sphaeroides* polysaccharides across colony growth stages and with derived oligosaccharides. *J. Appl. Phycol.* 33(2):939-952. <https://doi.org/10.1007/s10811-021-02383-6>

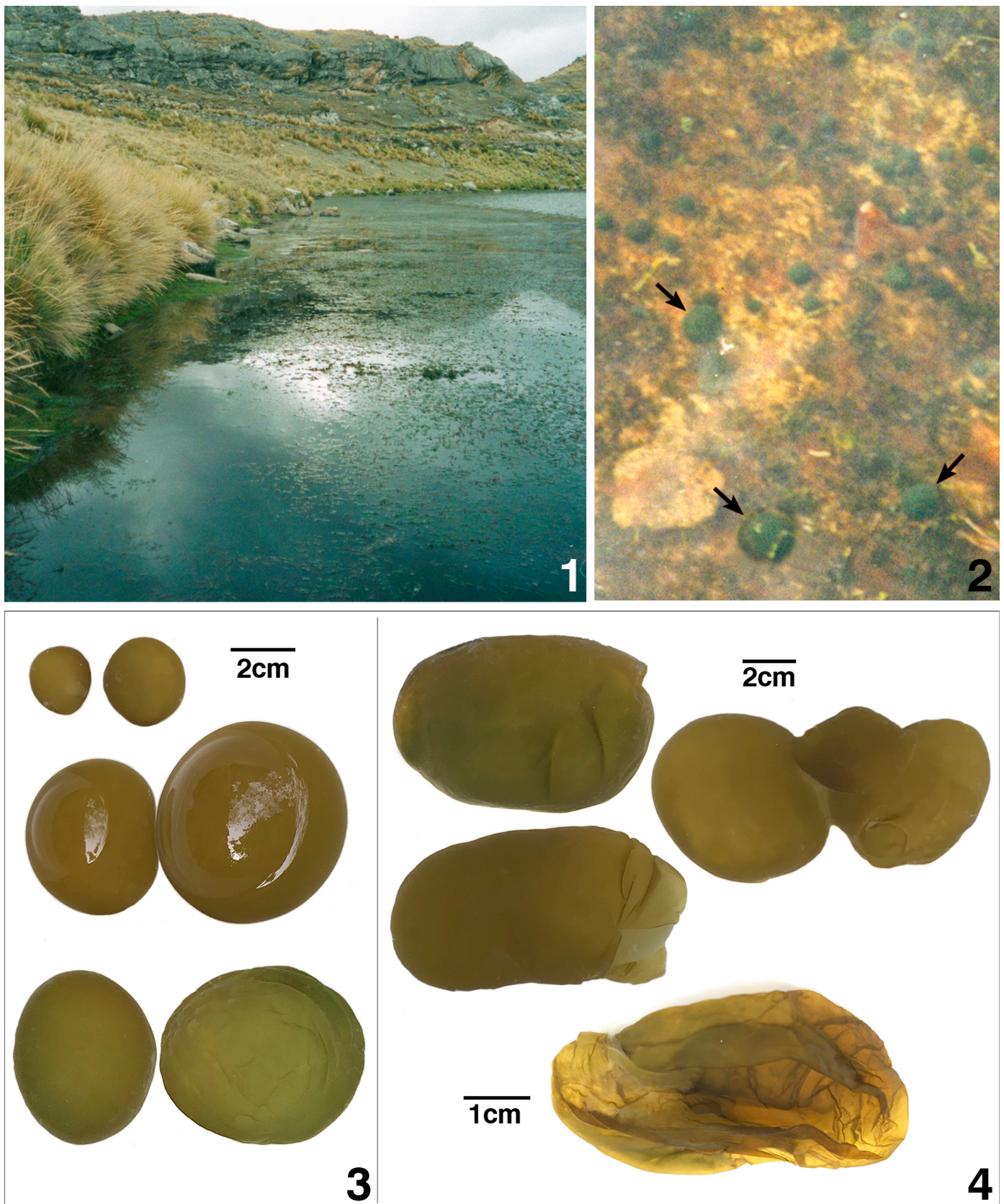


Fig.1. Litoral de laguna altoandina Churiacocha, Junín con bajo nivel hídrico (época de sequía) y comunidades sumergidas de *Nostoc pruniforme* y macrofitas. Fig.2. Colonias sumergidas en fondo rocoso lacustre. Fig.3. Colonias juveniles y adultas. Fig. 4. Colonias maduras ovoides, talo constricto y lobulado para originar colonia hija (derecha) y colonia senescente desintegrada (parte inferior).

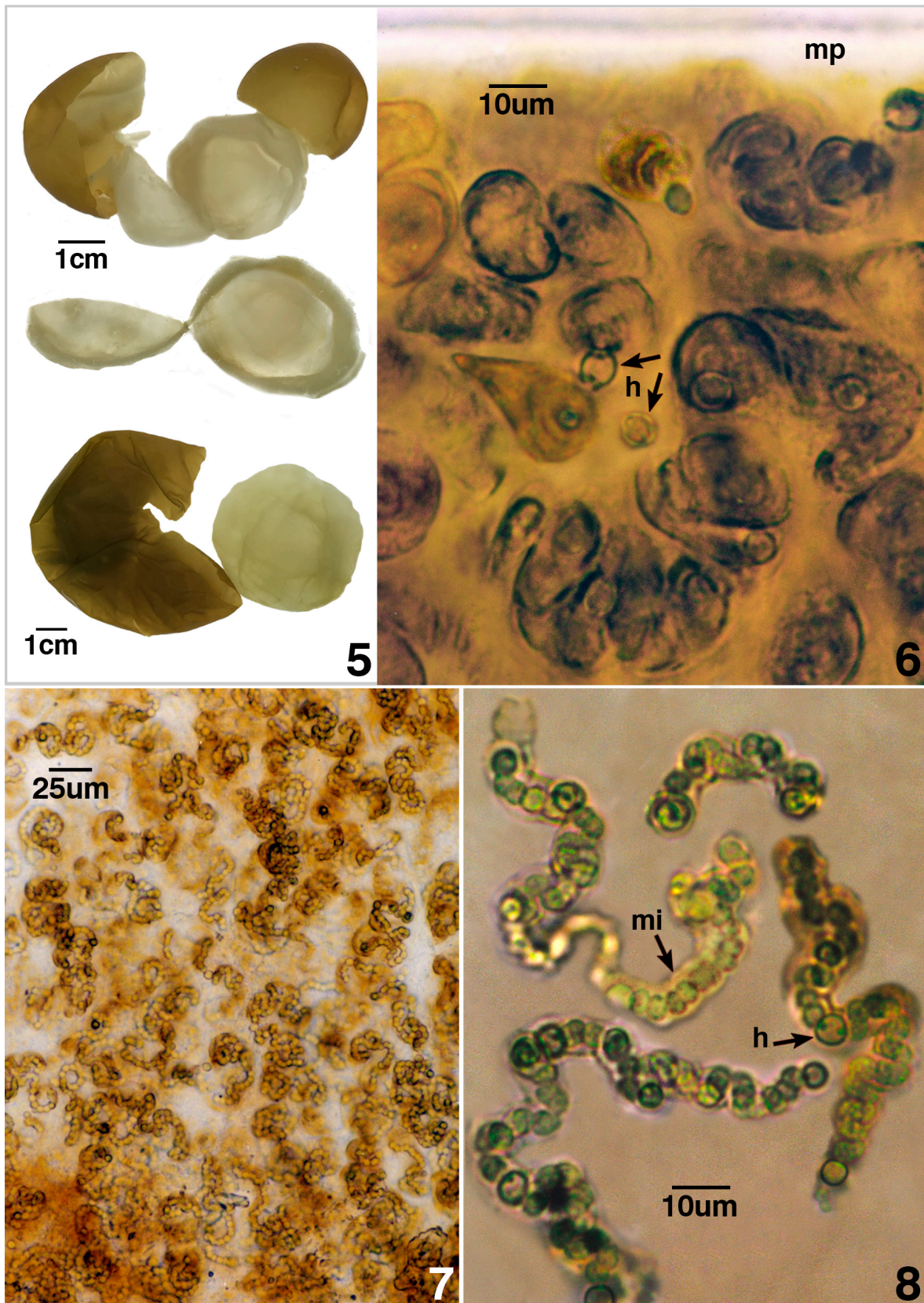


Fig.5. Secciones transversales de colonias de *N. pruniforme* con periferie pardusca y porción interna pardo verdosa rodeando el interior colonial pálido. Fig.6. Morfotipo I de *N. pruniforme*: agregados de hormogonios encapsulados, parduscos, embebidos en mucílago colonial periférico (mp) con heterocistos (h). Fig.7. Tricomas densos y curvados rodeados de mucílago colonial. Fig.8. Filamentos curvados, con divisiones celulares, mucílago individual (mi) y heterocistos (h).

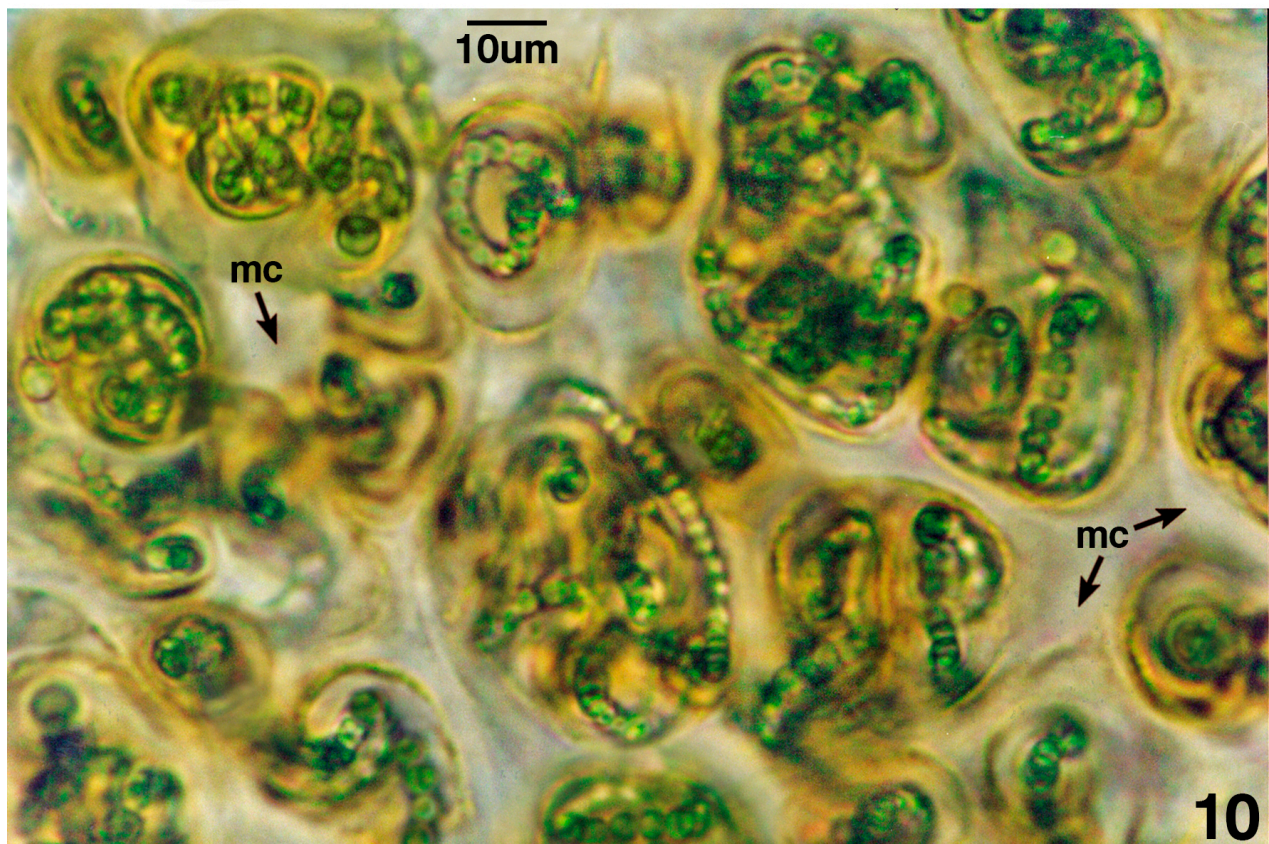
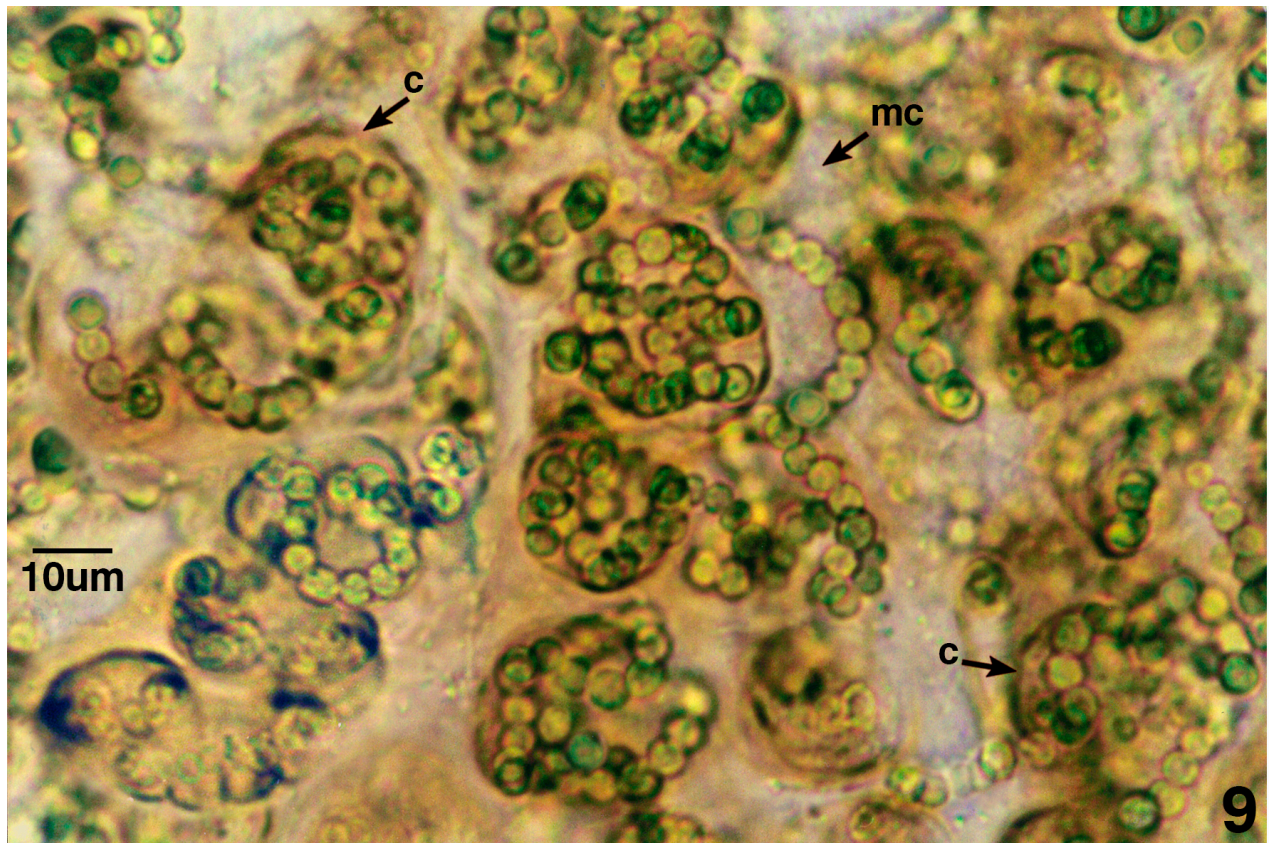


Fig.9. Hormogonios encapsulados activados y rodeados de mucílago colonial (mc), hinchamiento de cápsula (c) y sucesivas divisiones celulares. Fig.10. Crecimiento secuencial de microcolonias con filamentos azul verdes y liberación mucílago individual que confluye con el mucílago colonial (mc).

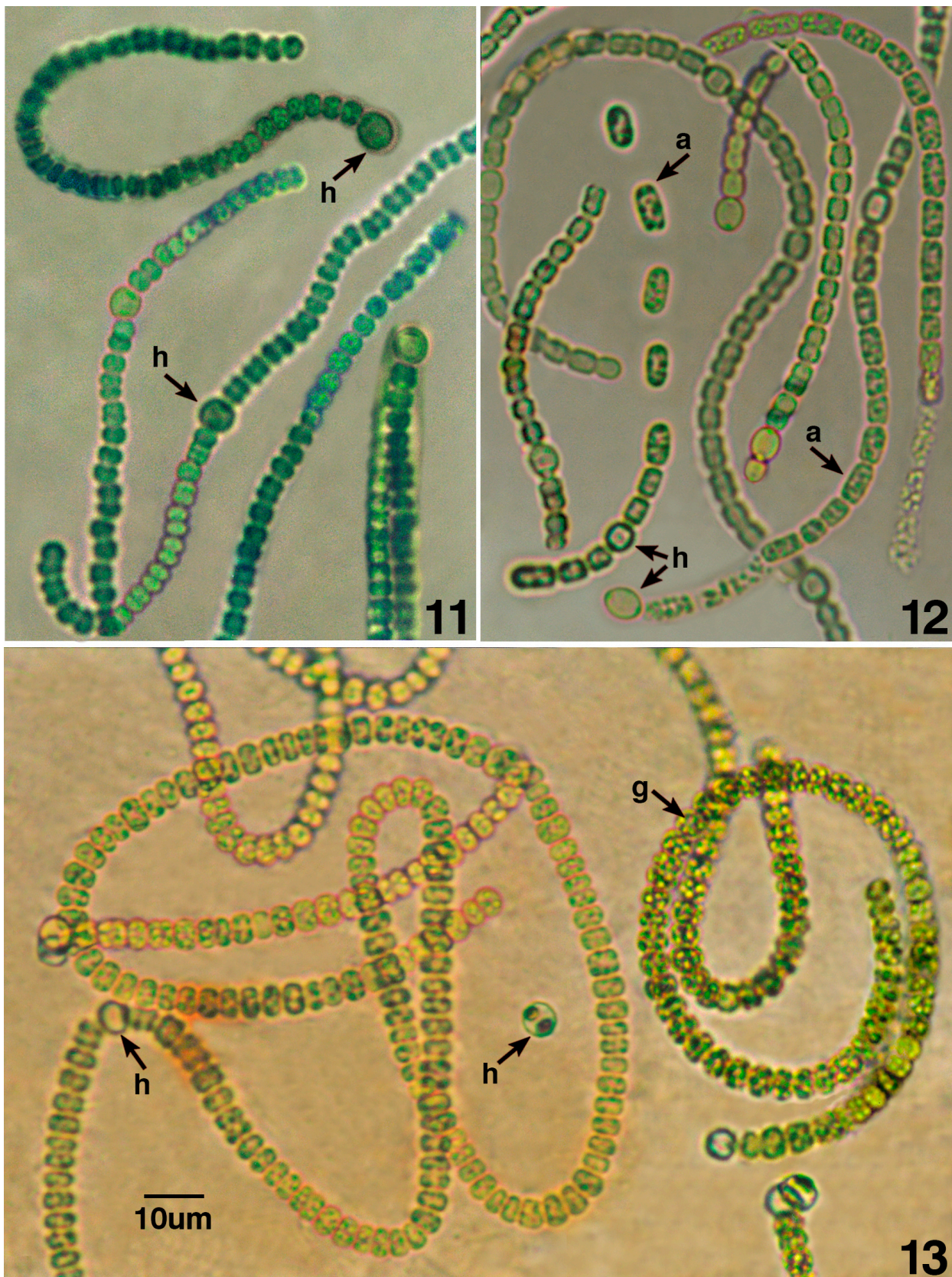
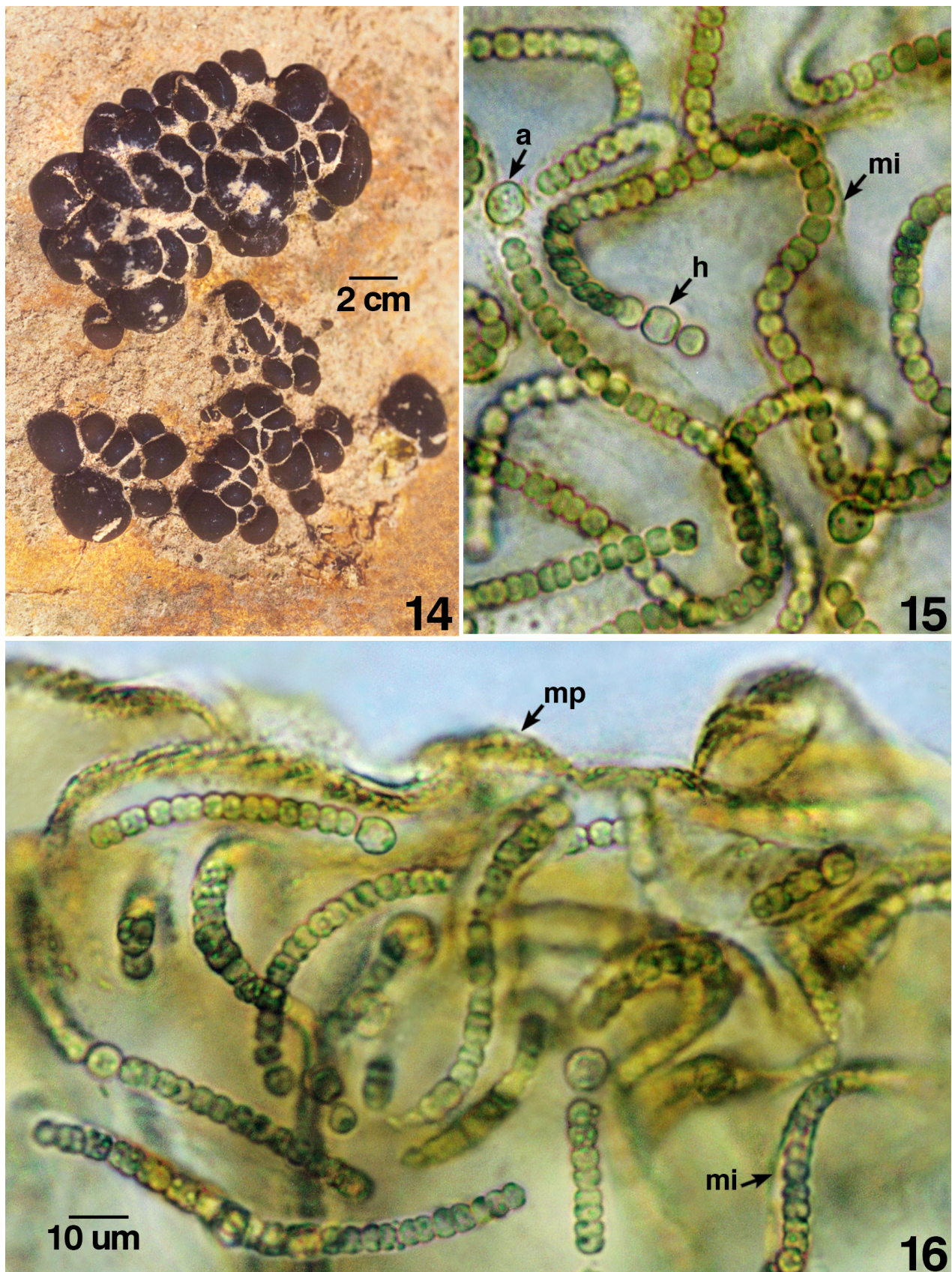


Fig.11. Morfotipo II de *N.pruniforme*: tricomas jóvenes de porción interna colonial con sucesivas divisiones celulares y heterocistos (h). Fig.12. Tricomas de la porción interna con acinetos en formación (a) y heterocistos. Fig.13. Tricomas adultos de células vegetativas con gránulos de reserva (g) y heterocistos (h). Escala en Fig.13 válida para Figs.11-12.



Figs.14-16. *N. verrucosum*. Fig.14.Talos coloniales saxícolas ribereños, lobulados y confluentes Fig.15. Filamentos con mucílago individual (mi), heterocistos y acinetos embebidos en mucílago colonial. Fig.16. Superficie de talo colonial con mucílago periférico lobulado y estratificado (mp). Escala en Fig.16 válida para Fig.15.