

Comunidades aereoterrestres de la microalga *Klebsormidium* (Klebsormidiophyceae, Streptophyta) en costras biológicas del desierto costero Peruano

Aeroterrestrial communities of the microalga *Klebsormidium* (Klebsormidiophyceae, Streptophyta) in biological soil crusts of Peruvian coastal desert

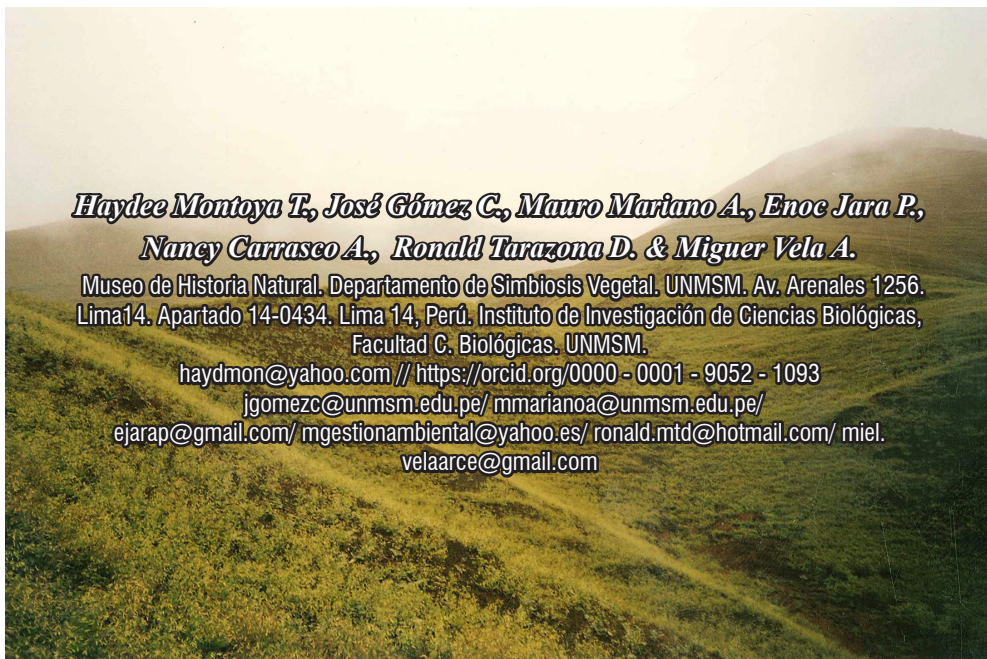
***Haydee Montoya T., José Gómez C., Mauro Mariano A., Enoc Jara P.,
Nancy Carrasco A., Ronald Tarazona D. & Miguier Vela A.***

Museo de Historia Natural. Departamento de Simbiosis Vegetal. UNMSM. Av. Arenales 1256.
Lima 14. Apartado 14-0434. Lima 14, Perú. Instituto de Investigación de Ciencias Biológicas,
Facultad C. Biológicas. UNMSM.

haydmon@yahoo.com // <https://orcid.org/0000-0001-9052-1093>

jgomez@unmsm.edu.pe / mmarianoa@unmsm.edu.pe /

ejarap@gmail.com / mgestionambiental@yahoo.es / ronald.mtd@hotmail.com / miel.velaarce@gmail.com



Resumen

Los ecosistemas áridos del mundo abarcan aproximadamente el 40% de la superficie terrestre parte del cual es colonizado por las costras biológicas del suelo. Las colecciones de costras biológicas se realizaron en las lomas costeras de Pachacamac e Iguanil del desierto Peruano costero central en Sudamérica. Ellas fueron tipificadas como comunidades aereoterrestres epilíticas y edáficas con la caracterización de las morfoespecies de la estreptofita del género *Klebsormidium*. Las especies *K. fluitans*, *K. flaccidum* y *K. crenulatum* son primeros reportes para nuestra flora microalgal que extienden su distribución y similitud a otras regiones biogeográficas de nuestra biosfera. Las especies exhibieron plasticidad fenotípica reconocido por los morfotipos transicionales y estrategias reproductivas (aplanosporas, fragmentación) para su dispersión y propagación en respuesta a las condiciones de estrés por desecación.

Palabras clave: aereoterrestre, costras biológicas, desecación, morfotipos

Abstract

The dryland ecosystems in the world comprise about 40% of the earth terrestrial surface where the biological soil crusts (BSCs) are a major colonizers. Collections of the soil crusts were carried out at the coastal lomas of Pachacamac and Iguanil at the central Peruvian coastal desert in South America. Aereoterrestrial communities were typified as epilittics and edaphics with their morphospecies characterization of the streptophyte *Klebsormidium*. The species *K. fluitans*, *K. flaccidum* and *K. crenulatum* are first reports for the Peruvian microalgal flora and increase their distribution and similitud to other biogeographic regions of our biosphere. They showed phenotypic plasticity with transitional morphotypes and reproductive strategies (aplanospores, fragmentation) for dispersion and propagation as desiccation stress responses.

Keywords: aereoterrestrial, biological soil crusts, desiccation, morphotypes.

Citación: Montoya, T.; J. Gómez; M. Mariano; E. Jara; N. Carrasco; R. Tarazona & M. Vela. Comunidades aereoterrestres de la microalga *Klebsormidium* (Klebsormidiophyceae, Streptophyta) en costras biológicas del desierto costero Peruano. *Arnaldoa* 26(3): 1105-1124 2019

doi:<http://doi.org/10.22497/arnaldoa.263.26317>

Introducción

La región Sudamericana comprende varias eco-regiones de ecosistemas como el Complejo Desértico Pacífico Costero de condiciones xéricas. El territorio Peruano costero presenta una variedad de ecosistemas tropicales áridos y semiáridos que a nivel mundial desarrollan costras biológicas o biofilms que comprenden hasta el 70% de la cobertura terrestre (tierras áridas). Ellas son comunidades complejas microbióticas especializadas por ser pioneras en la colonización de hábitats terrestres de la biosfera desde el trópico a la region polar y con la presencia

de cianobacterias, microalgas, hongos, líquenes, entre otros. El desierto costero Peruano con formaciones vegetales denominadas lomas y el desarrollo de costras biológicas aereoterrestres son favorecidas periodicamente por la humedad del invierno, tienen roles ecológicos multifuncionales en la productividad primaria, procesos biogeoquímicos de nutrientes, balance energético, retención de agua, fertilidad y estabilización de suelos, entre otros (Johansen 1993; Belnap & Lange, 2001; Lewis 2007; Weber *et al.*, 2016; Pushkareva *et al.* 2016; Rutherford *et al.* 2017; Ferrenberg *et al.* 2017).

Las comunidades aereoterrestres del desierto han sido evaluadas en su composición en forma restringida en nuestro país con reportes escasos de cianobacterias, algunas de las cuales estuvieron asociadas con líquenes (Aguilar 1985; Montoya *et al.*, 1998; 2017; Arana *et al.*, 2016). Las microalgas del género *Klebsormidium* es uno de los taxa mejor distribuido en los ecosistemas terrestres y constituye un linaje monofilético de las Archaeplastida perteneciente a las Streptophyta y cercanía filogenética con las plantas superiores terrestres (Embriophyta). *Klebsormidium* forma parte de las costras biológicas del suelo con tolerancia a la desecación que facilitó su transición del ecosistema acuático al terrestre (Becker & Marin 2009; Karol *et al.*, 2001; Rindi *et al.*, 2008). Los biomas desérticos están amenazados por perturbaciones con una reducción en la producción primaria regional debido a los escenarios del cambio global que predicen su vulnerabilidad con la intensificación de la desertificación. El objetivo de la investigación fue evaluar las estreptofitas de las comunidades aereoterrestres de las costras desérticas costeras en las lomas de Iguanil y Pachacamac, departamento de Lima, caracterizando las morfoespecies del *Klebsormidium*, así como, sus cianobacterias y otras microalgas asociadas, sus estrategias de reproducción, adaptación, tolerancia y sobrevivencia a la desecación en el desierto Peruano.

Material y métodos

El área de colección del desierto Peruano se realizó entre los 11° y 12° de latitud sur con una elevación entre los 237 y 746 m.s.n.m. en noviembre 1997 y agosto del 2011y 2012. Las lomas de Iguanil (11° 23' 47.03"S, 77° 13' 59.25"O) están

localizadas a 103 km al norte de la ciudad de Lima y las lomas de Pachacamac (12° 11' 14.10"S, 76° 50' 36.08"O) localizadas a 42 km al sur de Lima.

Muestras de comunidades aereoterrestres con costras desérticas frágiles o compactas fueron colectadas en forma directa mediante el raspado de la superficie edáficas o epilíticas (rocosas) con crecimiento algal y cianobacterial favorecido por las garuas de las lomas costeras. Las costras biológicas fueron analizadas en su composición con la caracterización morfológica, datos morfométricos así como la secuencia de microfotografías de los estados vegetativos, reproductivos y estados de desecación (latentes) éstos últimos en respuesta las condiciones de sequía del desierto. Las morfoespecies fueron identificadas con bibliografía especializada (Ettl & Gartner 1995; Lokhorst 1996; Mikhailuyk *et al.*, 2015). El aislamiento y cultivo de *Klebsormidium* de las costras biológicas de las lomas de Pachacamac fueron obtenidos en el medio BBM (Bischoff & Bold 1963). Los cultivos iniciales fueron en medio líquido y el crecimiento algal de los filamentos algales seleccionados fueron transferidos a medio semisólido agarizado (1,5%) en placas petri y mantenidos en el laboratorio a aproximadamente 20 - 26°C e iluminación proporcionada por lámparas fluorescentes frías (Sylvania 40 W) dispuestos horizontalmente en pares a una distancia de 40 cm y establecidos con un fotoperiodo de 16:8 h. Los cultivos también fueron iluminados con luz natural indirecta mediante una ventana. Los cultivos unialgales de *Klebsormidium* y sus morfotipos de Pachacamac fueron evaluados. No fue posible cultivar las especies de costras de las lomas de Iguanil.

Resultados

Area de estudio

El desierto costero peruano esta ubicado al este de las vertientes occidentales de la cordillera de los Andes siendo su topografía mas bien plana u ondulada con colinas y cerros que interceptan las neblinas provenientes del Oceano Pacífico y se concentran en invierno en sus laderas (junio - setiembre). El suelo heterogéneo es franco arenoso, de neutro a alcalino. La fisonomía topográfica desértica contrasta con la presencia de sustrato rocoso que contribuye a la condensación de la neblina. La disponibilidad del agua mediante la escasa e irregular precipitación anual conocida como garúa estacional oscila entre 0,5 y 150 mm aunada a la humedad (estratos nebulosos frecuentes) y garúas esporádicas de invierno) permiten el desarrollo de las costras biológicas o matas filamentosos que en condiciones de sequía son expuestas en verano (diciembre-marzo) e inicios de otoño (abril) como costras secas. Este patrón estacional costero es acentuado por la presencia del fenómeno del Niño por el incremento irregular de las precipitaciones costeras. El clima de las lomas es moderado y estable con un promedio anual de temperatura entre 12 y 32°C, la humedad relativa alcanzo entre 80 y 99% en invierno y de 30 a 36% en verano. Las condiciones ambientales y climáticas de la zona de estudio con fluctuaciones estacionales, gradientes abióticas como fluctuaciones en temperatura e impacto de erosión eólica en la zona contribuyen a la sequía y abrasión en las costras desérticas.

Comunidades cianobacteriales y microalgales en lomas costeras

La distribución de las comunidades microbióticas algales y cianobacteriales complejas de diversa composición y

estructura en las lomas del desierto (Iguanil y Pachacamac) es dependiente de la disponibilidad de agua, la tolerancia al estrés hídrico y sobrevivencia. La complejidad de las costras biológicas epilíticas o saxícolas y edáficas fue evidenciada por su versatilidad ecológica formando una asociación con partículas de suelo, las cuales están sobre o en la superficie (2-3milímetros). Sin embargo, también ocupan microambientes dentro de la matrix de la costra donde son protegidos de la radiación y donde las algas aereoterrestres son expuestas a los efectos de deshidratación y rehidratación del ecosistema desértico.

Klebsormidium, eucarionte fotosintético presente en las costras biológicas de la costa Peruana pertenece a la clase Klebsormidiophyceae, orden Klebsormidiales y familia Klebsormidiaceae. El crecimiento algal macroscópico de los filamentos de algas verdes estreptofitas, aereoterrestres de *Klebsormidium* como masas gelatinosas verdosas o verde amarillentas edáficas y epilíticas en laderas rocosas. La estructura comunitaria con la distribución espacial de matas de capas en la superficie o entrelazados en los milímetros superiores del suelo, distribución que facilita el sombreado asi como la reducción en la perdida de agua.

Algas verdes filamentosas estreptofitas en superficie del suelo como *Klebsormidium* y especies cianobacteriales con talos mucilaginosos cohesivos formados por *Nostoc commune*, *Microcoleus vaginatus*, *Pleurocapsa entophysaloides*, *Pseudophormidium tenue* y *Scytonema* sp. Tambien *Klebsormidium* forma asociación en masas coloniales con desmidias como *Cylindrocystis* sp. Otras clorofitas como *Closteridium* sp. entre otras cocoides

verdes. Las comunidades aereoterrestres dominadas por tres morfoespecies de *Klebsormidium*: *K. fluitans* (Gay) Lokhorst, *K. flaccidum* (Kützing) Silva, Mattox & Blackwell y *K. crenulatum* (Kützing) Lokhorst son descritas con sus variaciones, significancia taxonómica de sus características fenotípicas así como sus estrategias de tolerancia a la desecación.

Caracterización de morfoespecies de *Klebsormidium*

Klebsormidium fluitans (Gay) Lokhorst. Figs.1-7

Filamentos de *K. fluitans* que forman las costras biológicas en las lomas de Pachacamac tuvieron una tonalidad verde amarillenta o verde pálida. Filamentos vegetativos uniseriados, largos o cortos, curvados o rectos, no ramificados y sin diferenciación en la porción basal. Células vegetativas cilíndricas, isodiamétricas, cortas o elongadas, rectas o curvadas, no constrictas o ligeramente constrictas. Células vegetativas de 7,5 a 10 μm de diámetro y de (3,7) 4,8-19,2 μm de longitud. En forma excepcional se detectaron células curvadas que alcanzaron hasta 37,4 μm de longitud a nivel del área curvada del filamento. Célula apical convexa redondeada y elongada. Pared celular lisa, delgada o gruesa, rodeada de capa mucilaginosa delgada externa donde generalmente se adhieren partículas del suelo, el espesor de la pared celular alcanzó entre 0,8 y 0,9 μm . Cloroplasto de forma variable, laminar parietal, curvado o en forma de banda, en posición central o parietal lateral, de margen lobulado, crenulado o irregularmente contraído que le proporciona el aspecto disectado y pirenoide mediano rodeado de capas de almidón. Los filamentos que en los biofilms estuvieron expuestos en las capas

superficiales a gradiente de desecación exhibieron contracción leve del citoplasma y cloroplasto, de esta manera se fue alterando la forma del cloroplasto con el desarrollo de márgenes lobulados e irregulares llegando a tener aspecto disectado.

K. fluitans se reproduce vegetativamente en forma frecuente por fisión celular y por fragmentación del filamento asexual que llega a desintegrarse y originar filamentos de pocas células que inclusive son liberados en las partes terminales de los filamentos. También, se liberan células aisladas de forma esférica u ovoide o bicélulas, éstas se elongan y por fisiones sucesivas forman filamentos cortos y adultos posteriormente. Un mismo filamento puede presentar células cortas o largas según su estado de reproducción vegetativa o latencia. La fisión es frecuente en la mayoría de filamentos que proliferan por fragmentación del talo mediante la formación de discos mucilaginosos bicóncavos (cortos o alargados) o células contraídas pálidas o grisáceas de contenido uniforme que desarrollan en posición intercalar en un mismo filamento y favorecen su fragmentación. Los discos bicóncavos mucilaginosos o formas adquiridas por células decoloradas y contraídas o muertas como casquetes celulares aislados o consecutivos favorecieron la fragmentación de los filamentos. Filamentos asexuales de células cilíndricas o isodiamétricas alternan con células vacías (aplanosporangial) con aperturas inconspicuas originadas por la liberación de aplanosporas redondeadas u ovoides, de 4,2 a 5,4 μm de diámetro que posteriormente se dividen y originan bicélulas y luego filamentos cortos por la germinación unipolar con la producción de mucilago tenue sobre la superficie del

filamento.

En cultivos líquidos, los filamentos vegetativos se presentaron como penachos flotantes libres, sin embargo no fue posible reconocer la producción de zoosporas biflageladas. En cultivos de *K. fluitans* (placas de agar) el crecimiento filamentosos de aspecto linear, ondulado, contorneado, circular y lobulado estuvo representado por talos filamentosos agregados y superpuestos de color verde intenso. Los filamentos en su mayoría cortos y largos por su buen crecimiento en los cultivos jóvenes (> 2 semanas). Células vegetativas isodiamétricas, cilíndricas, algo discoidales, ligeramente constrictas, alcanzando el diámetro celular entre 8,5 y 9,6 μm y longitud entre 4,8 a 12 μm . Cloroplasto laminar parietal o en forma de banda parietal, de margen liso y lobulado ocupando parcialmente la célula y con pirenoide notorio. Filamentos curvados con paredes transversales onduladas o ligeramente convexas en sus extremos sugieren un grado de flexibilidad. Cultivos viejos en agar (> 2 meses) con crecimiento periférico de tonalidad verdosa mientras que los filamentos internos exhibieron decoloración con células vacías a nivel de las cuales se fragmentaron los filamentos viejos.

Los talos filamentosos de *K. fluitans* en las costras biológicas de las lomas de Pachacamac presentaron un alto grado de plasticidad fenotípica reconocido por la variabilidad celular y sus cambios estructurales como paredes transversales flexibles curvadas como estrategia para la tolerancia a la desecación, la variabilidad en la morfología de los cloroplastos así como, el rango de sus dimensiones celulares que se relacionan con las condiciones inestables que experimentan las costras biológicas en las lomas del desierto. Los filamentos verde

pálidos o verde amarillentos expuestos a radiación de las poblaciones naturales de *K. fluitans* contrastaron con los filamentos de coloración verde intensa de los cultivos, aunque en los cultivos senescentes los filamentos se tornaron incoloros. En la región del desierto Pacífico costero, las poblaciones naturales de *K. fluitans* forman biofilms notorios en las lomas periódicas influenciadas por la humedad de neblinas del invierno, sin embargo, sus capas superiores exhiben signos de desecación por el período estacional del verano e inicio de otoño así como a finales de la estación de primavera e inicio del verano. En las poblaciones de *K. fluitans*, la reducción en la humedad (que alcanza un promedio entre 80 y 99% en invierno) fue evidenciado en las células adultas con un contenido celular irregular por una leve contracción del citoplasma y cloroplasto y vacuolización celular. Las paredes celulares transversales comúnmente perpendiculares al eje del filamento se tornaron curvadas (apariencia ondulada) e irregulares, esta deformación de la pared transversal evidenció su flexibilidad y facilitó la gradual reducción del diámetro celular en periodo de deshidratación. La desecación se reconoció en las células vegetativas jóvenes sucesivas donde el engrosamiento de sus paredes celulares fue notorio que no le permitieron su elongación para alcanzar la longitud promedio de las células adultas. También las células intercalares algunas de las cuales se tornaron incoloras formando discos claros u oscuros (casquetes) que fragmentan los filamentos y permanecen como costras desecadas en capas superficiales o enterradas en el suelo hasta el siguiente periodo invernal. La reactivación (hidratación) de células latentes (pálidas) protegidas por mucilago

se evidenció por el cambio a tonalidad verdosa y posterior fisión cuando se realizaron los cultivos.

Klebsormidium flaccidum (Kütz.) Silva, Mattox & Blackwell. Figs. 8-10.

Las poblaciones de *K. flaccidum* en las costras biológicas en las lomas de Iguanil exhibieron morfotipos transicionales que demostraron su plasticidad fenotípica con morfotipos que oscilaron entre filamentos delgados y los de mayor diámetro celular que fueron reconocidos en un mismo filamento y en los fragmentos filamentosos desprendidos que facilitaron su dispersión y propagación. Los morfotipos de filamentos delgados de *K. flaccidum* fueron largos o cortos, rectos o curvados, formados por células no constrictas, cilíndricas, ovoides y algo elongadas. Los mismos filamentos también presentaron células isodiamétricas u ovoides, más bien cortas por las fisiones frecuentes. Células vegetativas de (4,8) 6,4 - 6,9 (7,5) μm de diámetro por (3,2) 5,3 - 7,5 (13,9) μm de longitud. Las células cilíndricas elongadas alcanzaron de (13,9) 14,9 a 16,0 (17,1) μm de longitud. Estas formas celulares elongadas se presentaron en casos excepcionales en filamentos expuestos a condiciones climáticas secas y también en inusuales días soleados durante el invierno, con gradiente de estrés hídrico y retraso o cese de la división celular. Pared celular delgada a moderadamente gruesa. Cloroplasto laminar, denso y parietal, cubriendo parcial o casi íntegramente la célula, orientado hacia las paredes en la mayoría de casos, con pirenoide tenue. Células gradualmente constrictas con reducción del diámetro y distribuidas en forma intercalada en los filamentos, algunas de ellas decoloradas o aparentemente muertas que facilitaron la fragmentación del filamento.

Las células aisladas de forma ovoide u elongadas, de (5,4) 6,9 - 8,6 (9,6) μm de diámetro por (7,4) 9,6 - 12,8 (18,2) μm longitud. Células en pares o bicelulares ovoides o cilíndricas, que emergen por crecimiento unipolar o bipolar alcanzaron de 5,3 - 6,4 μm de diámetro por (5,3) 8,5 - 11,7 (13,4) μm de longitud. Los fragmentos juveniles de 3 a 5 células o más alcanzaron de 5,3 - 6,9 μm de diámetro y 6,4 - 12,8 (14,9) μm longitud celular. El desprendimiento de fragmentos con pares celulares también se evidenció en células isodiamétricas en vías de desecación. Los morfotipos con filamentos de mayores dimensiones de *K. flaccidum* se detectaron en un mismo filamento por su plasticidad morfológica. Filamentos cortos y curvados de ápices redondeados, presentaron células isodiamétricas en su mayoría, de (5,3) 5,8 - 8,5 (9,0) μm de diámetro y (3,2) 5,3 - 9,6 (14,9) μm de longitud. Sin embargo, un mismo filamento presentó células isodiamétricas y cilíndricas, de 6,4 a 6,9 μm de diámetro y 8,5 - 13,9 μm de longitud y células en forma de barril ligeramente constrictas, de 5,3 a 7,5 μm de diámetro por 5,8 a 6,4 (14,9) μm de longitud.

Los filamentos presentaron células vegetativas de color verde intenso y otras verde pálidas o verde parduzcas, estas últimas con señal de inicios de condiciones de desecación. Las paredes contiguas entre células en condiciones normales fueron rectas proporcionándoles el aspecto rectangular o tuvieron los bordes redondeados cuando se inicia la desecación de las células seguido por el desprendimiento de fragmentos celulares ó de células aisladas. En algunas células, los cloroplastos laminar parietales y verdosos se tornaron contraídos y de borde irregular que le proporcionaron un aspecto lobulado o crenulado en filamentos en desecación.

También, se presentaron filamentos con células verdes contraídas gradualmente que alternan con células turgentes en los filamentos y con las células modificadas casi en su integridad exhibiendo coloración parduzca. Células pálidas y reducidas en sus dimensiones con apariencia de estar moribundas o muertas llegaron a formar estructuras consecutivas verde pálidos u incoloros por desecación. Estos fenotipos no homogéneos de los filamentos con células dañadas o muertas fué notorio en aquellos filamentos viejos y de mayor longitud. Ellas facilitan el desprendimiento gradual en fragmentos filamentosos y de células ovoides con cloroplasto tenue o pálido y reducción del diámetro celular (en promedio hasta 4,2 μm de diámetro). Algunas células se tornan incoloras adquiriendo el aspecto de discos bicóncavos, algunos de ellos alargados que facilitan la fragmentación de los filamentos. Filamentos con células ligeramente constrictas, vacías, algunas contiguas (consecutivas) con apertura inconspícua y la liberación de aplanosporas ovoides de 4,8 a 8,5 μm de diámetro por 5,3 a 9,0 μm de longitud. Las formas celulares esféricas en su mayoría agregadas constituyen aplanosporas liberadas de 5,8 - 8,5 μm de diámetro que gradualmente se elongan y forman filamentos juveniles por crecimiento unipolar o bipolar en forma de V, que evidencia la polaridad basi-apical de los filamentos.

La descripción de los morfotipos transicionales de *K. flaccidum* de las lomas de Iguanil demostró su plasticidad fenotípica con el desarrollo de ecomorfos frente a los efectos graduales de desecación que experimentaron cerca a finales de invierno (época húmeda). La deshidratación de los talos filamentosos de *K. flaccidum* condujo a un proceso de contracción celular con la visualización de células cilíndricas contraí-

das e irregulares, verde pálidas o parduzcas y distribuidas en los talos filamentosos como señal de desecación. La reducción del diámetro celular estuvo entre 61 a 69% considerando las células normales turgentes (sin deficiencia de agua) por su distribución en el biofilm o matriz de la costra biológica. Los filamentos rectos, curvados o entrelazados pueden transformarse total o parcialmente en cadenas de células desecadas con un diámetro entre (4,2) 5,8- 7,4 (8,5) μm de diámetro y (4,8) 5,3 - 11,7 (17,1) μm de longitud. Estas alteraciones morfológicas inducidas por la desecación a nivel celular evidenció la flexibilidad celular y tolerancia a la desecación. La reactivación de células aun viables como las verde pálidas o parduzcas o latentes protegidas por mucílago (con adhesión de partículas de suelo) se evidenció por el cambio a tonalidad verdosa y posterior fision celular. Además, se reconoce la viabilidad de las células de filamentos desecados *K. flaccidum* porque no todas han sido dañadas permitiendo la continua colonización en las lomas costeras desérticas.

Klebsormidium crenulatum (Kützing)
Lokhorst. Figs.11-12.

Talos de *K. crenulatum* de las lomas de Iguanil presentaron filamentos de coloración verde intensa, largos o cortos, rectos o curvados. Células cilíndricas, isodiamétricas, de (11,2) 11,7 a 12,8 (13,4) μm de diámetro por (6,4) 7,5 -19,2 (21,9) μm de longitud. Cloroplasto denso laminar parietal curvado en ambos lados, margen lobulado, con un pirenoide. Pared celular lisa o engrosada en las células adultas con aspecto crenulado y rodeada de un tenue mucílago, incoloro o parduzco por la adhesión de partículas de suelo. Filamentos de células cilíndricas con ligera constricción en las paredes transversales

y extremos redondeados. En general, cuando los filamentos están en condiciones hídricas óptimas las células están turgentes no constrictas. Sin embargo, a inicios del periodo de desecación (fines de primavera) los filamentos presentaron células ligeramente constrictas (barril) que evidencia la curvatura y la flexibilidad de la pared celular con mayor notoriedad en células senescentes.

Fragmentación de filamentos por formación de discos mucilaginosos intercalares que son fácilmente oscurecidos por adhesión de partículas de suelo que le proporcionan el aspecto de casquetes en las partes terminales. También se fragmentaron a nivel de células vacías o necróticas facilitados por la curvatura de las paredes y de los filamentos. Unicélulas o bicélulas formadas en filamentos decadentes fueron desprendidos al desintegrarse la pared celular. Reproducción asexual por aplanosporogenesis en células consecutivas e intercalares, formación y liberación de aplanosporas ovoides de 7,4 a 10,7 μm de diámetro por 11,7 a 16,0 μm de longitud. Apertura oval conspicua. En sus formas iniciales los talos filamentosos cortos, curvados, con pocas células (4-5) isodiamétricas, elongadas, de 7,4 a 8,6 μm de diámetro, evidenciando su crecimiento unipolar. Estados germinales de desarrollo con elongación y crecimiento unipolar con pocas células y más delgadas, seguidos con la germinación de aplanosporas que pueden formar dobletes celulares. Extremos de los filamentos en formación con células apicales convexas que pueden acarrear partículas de suelo adheridas al mucílago de sus paredes celulares.

Discusión y Conclusiones

El complejo de especies eucariontes de *Klebsormidium*, es considerado como

algas verdes estreptofitas colonizando ecosistemas terrestres y acuáticos. La circunscripción de las *Klebsormidiales* al igual que otros grupos algales viene cambiando con el transcurrir del tiempo según los nuevos descubrimientos. Los datos moleculares han confirmado las conclusiones basadas en la ultraestructura celular con un buen soporte de la posición de *Klebsormidium* y los taxa del linaje de estreptofitas (Becker & Marin 2009; Guiry & Guiry 2019). Debido a su estructura morfológica, los taxa de *Klebsormidium* pueden ser identificados en varios linajes con una plasticidad fenotípica relacionada con las condiciones ambientales y el estado fisiológico de las especies. Los investigadores sugieren que en este grupo de origen reciente (radiación activa) los límites de las especies aun no están bien delimitados por el alto grado en variación genética y diferenciación ecotípica de especies crípticas de la morfoespecie asexual de *Klebsormidium* (Lokhorst *et al.* 1996; Rindi *et al.* 2011; Skaloud & Rindi 2013; Kitzing *et al.* 2014).

Entre los datos morfológicos para la taxonomía de *Klebsormidium* e identificación de especies tenemos: el diámetro y longitud de filamentos, forma celular, textura de pared celular y presencia ausencia de estuche mucilaginoso, formación de piezas en forma de H de la pared, forma del cloroplasto y pirenoide, entre otros. En la presente investigación se dió énfasis a las dimensiones de diámetro celular por cuanto la longitud celular es muy variada y responde al estado de desarrollo de las especie en las costras desérticas. Debido a las diferencias entre los autores respecto a la presencia de piezas en forma de H de la pared celular se está considerando éste como un carácter secundario opcional para las especies de *Klebsormidium* avalando los

criterios de Skaloud (2006), Rindi *et al.* (2011) y Mikhailyuk *et al.* (2015).

La cepa de *K. fluitans* de las lomas de Pachacamac desarrolló discos bicóncavos mucilaginosos ó células muertas incoloras (similar a necridios) que facilitan la separación de células, fragmentación y dispersión de sus filamentos en las costras desérticas humedecidas temporalmente por las escasas gáruas estacionales (invernales). Siguiendo este criterio, las especies de *Klebsormidium* afines a la especie *K. fluitans* de Pachacamac pueden considerarse morfotipos transicionales.

K. fluitans de las lomas de Pachacamac tiene relación cercana con los datos morfo-ecológicos y microfotografías reportadas por Lokhorst (1996) que estan en concordancia con los de Rindi *et al.* (2011). Mikhailyuk *et al.* (2015) luego de sus investigaciones filogenéticas y moleculares caracterizaron a *K. fluitans* por la similitud morfoecológica con los morfotipos transicionales correspondientes a *K. dissectum*, *K. subtile*, *K.elegans* y *K. bilatum*, posteriormente considerando pruebas moleculares y evaluaciones de caracteres morfológicos *K. bilatum* fue propuesto como sinónimo de *K. elegans*.

La colonización de *K. fluitans* en las costras biológicas de la costa desértica del Pacífico durante las estaciones de invierno son avalados por Skaloud (2006) quien reconoce la influencia del habitat en la morfología de las especies por ejemplo, la longitud de los filamentos varia de cortos a muy largos (> de 1000 células por filamento). La longitud celular en las cepas de *Klebsormidium* generalmente excede su diámetro y la proporción diámetro/longitud es variable a través del ciclo de vida. En cultivos jóvenes, los filamentos en su mayoría son cortos y

rectos mientras que en cultivos viejos son curvados y desintegrados fácilmente en fragmentos de pocas células. Además, las células normalmente cilíndricas se tornan ligeramente constrictas en las paredes transversales (doliformes) en cultivos viejos. Estas variaciones fenotípicas en *K. fluitans* sobre las longitudes celulares también fue demostrada en *Klebsormidium* en la presente investigación con la reducción en longitud celular por una intensa división celular y la desintegración de los filamentos en pocas células. En la especie terrestre *K. fluitans* el orificio o apertura de salida de la aplanospora es inconspicua y difiere con el de cepas acuáticas (microbiotopo) de *Klebsormidium* a quien Skaloud (2006) le atribuye en forma predominante aperturas inconspicuas, por lo tanto, éste carácter para su generalización requiere más estudios en cultivo. Existe similitud entre los cloroplastos de cepas de *Klebsormidium* europeas y los cloroplastos de *K. fluitans* de lomas de Pachacamac por cuanto el cloroplasto laminar parietal cubre aproximadamente de 40 a 70% (80) el volúmen celular y el margen del cloroplasto generalmente liso se torna lobulado en poblaciones viejas a lo largo de su eje longitudinal. Cada cloroplasto con 1 o 2 pirenoides, cubiertos por una capa de granos de almidón y con la edad del cultivo los granos de almidón son mayores.

Gray *et al.* (2007) sugirieron que en las costras biológicas de los desiertos de Norte América, las algas verdes pueden ocupar microambientes dentro de la matrix de la costra donde las especies de *Klebsormidium* están protegidas contra la deshidratación que aquellas algas que viven solitarias. La colonización exitosa de *Klebsormidium* en la costa Peruana es avalada por Kitzing *et al.* (2014), quienes reportan como los

filamentos aereoterrestres de *K. fluitans* forman estructuras como matas multicapas espaciales sobre o entrelazados o agregados en las capas superiores (mm) de las costras que contribuyen al sombreado de los filamentos individuales al interior de su comunidad. Además, las cepas de *Klebsormidium* de los Alpes demostraron su alta tolerancia a la radiación ultravioleta que contribuye al estilo de vida aereoterrestre de las comunidades de costras biológicas del suelo a nivel mundial (Karsten & Holzinger 2014; Kitzing *et al.* 2014).

La peculiaridad de sus costras biológicas desérticas facilitó la colonización de los filamentos de *K. fluitans* formando las matas ó biofilms edáficas y epilíticas, de los filamentos de *K. flaccidum* asociados con el mucílago de desmicias epilíticas y de los filamentos epilíticos de *K. crenulatum* protegidos estacionalmente bajo el árbol *Caesalpinia pubescens*, la especie prosperó asociada con cianobacteria colonial *Microcoleus vaginatus*. En las tres especies de *Klebsormidium* la retención del agua en las costras biológicas favoreció la tolerancia a la desecación y supervivencia de las especies que en épocas actuales están siendo expuestas a los eventos del cambio climático (desertificación). El contenido de agua en *K. flaccidum* determinó el abastecimiento del dióxido de carbono y por lo tanto, la velocidad de fotosíntesis según De Winder *et al.* (1990) y los datos ecofisiológicos de Karsten *et al.* (2010) para *K. crenulatum* explican su distribución en las costras biológicas con datos de crecimiento óptimo y alta eficiencia fotosintética en condiciones de baja intensidad luminosa como se presentó en la distribución de costras epilíticas verde parduzcos de *K. crenulatum* de Iguanil en condiciones sombreadas “*in situ*” en el

desierto costero.

La tolerancia a la deshidratación ha sido descrita para las algas verdes del género *Klebsormidium* en costras biológicas. Los mecanismos de tolerancia a la desecación en las algas verdes fueron ventajosos para la transición de las algas del estilo de vida acuática al terrestre. En el desierto Peruano el rango de estrategias como los cambios estructurales y fisiológicos en relación con tolerancia a la desecación de las 3 especies de *Klebsormidium* citadas han sido explicado mediante sus características fenotípicas como las de la pared celular son avalados por Holzinger & Karsten (2013) quienes reportaron que especies de *Klebsormidium* que habitan parcial o en forma permanente en condiciones aereoterrestres experimentan deshidratación y evidencian su tolerancia a la desecación por la flexibilidad mecánica de las paredes celulares transversales onduladas y la mantención de su integridad estructural que permite mantener la presión de turgencia por periodo de tiempo prolongado durante el proceso de deshidratación y una rápida recuperación después de la rehidratación (homeostasis). Holzinger *et al.* (2011) registraron para *K. crenulatum* cambios estructurales que evidenciaron la flexibilidad de sus paredes celulares en los filamentos desecados (aproximadamente 60% de su diámetro) y regulación en la retracción en el lumen celular y mantenimiento de la integridad de los organelos por lo tanto la estrategia en la tolerancia al estrés por desecación y rehidratación así como la sobrevivencia son de interés por su transición al ambiente terrestre y relación con las plantas superiores.

K. flaccidum es considerada la especie más común en regiones templadas europeas por Rindi *et al.* (2008) quienes

evaluaron la composición y variabilidad espacial de comunidades algales verdes terrestres. Rindi *et al.* (2011) evaluaron la filogenie de *Klebsormidium* y taxa relacionados concluyendo que la especie tipo *K. flaccidum* es polifiletica y con adaptaciones fisiológicas para sobrevivir en hábitats terrestres según el análisis del genoma (Hori *et al.*, 2014). *K. flaccidum* es considerada especie tolerante a desecación en las lomas de Iguanil debido al incremento de la radiación solar diurna estacional desecando las costras de suelo y que ha sido refrendado por DeWinder *et al.* (1990) y Karsten *et al.* (2010). La deshidratación de *K. flaccidum* de las lomas de Iguanil condujo a un proceso de contracción con la reducción del diámetro celular entre 61 a 69% considerando a las células normales turgentes. Este hallazgo fue corroborado por los investigadores Holzinger *et al.* (2011) y Karsten & Holzinger (2014) quienes reportaron una reducción de aproximadamente 50 - 60% de su valor original en células de *Klebsormidium* e indicaron que la deshidratación inhibe la fotosíntesis si el contenido de agua cae por debajo del umbral especie-específico aunque un alto contenido de agua (supersaturación en intensa garua) limita la difusión del CO₂ reduciendo la actividad fotosintética (Karsten *et al.*, 2017).

Los talos de *K. flaccidum* de las lomas de Iguanil tuvieron un alto nivel de plasticidad fenotípica (filamentos delgados y medianos en tamaño) relacionada con la variabilidad de sus filamentos como diámetro celular, forma del cloroplasto, reproducción y grado de desintegración de los filamentos. Las dimensiones celulares oscilaron entre 5 y 14 μm de diámetro para *K. flaccidum* (Lokhorst 1969; Ettl & Gardner 1995). La presencia

de células de menor longitud (cortas) puede atribuirse a las divisiones celulares frecuentes relacionado con las condiciones naturales, correspondiente a las estaciones de primavera y verano (inicio del periodo de desecación). Los cloroplastos laminar parietales de margen liso y lobulados son muy parecidos a la cepa Iguanil aunque el pirenoide es tenue. Esta condición poco perceptible puede atribuirse a la utilización de reserva en las divisiones celulares frecuentes. El margen irregular que exhibieron algunos cloroplastos también se puede considerar como el inicio de las condiciones de desecación en las lomas.

Mikhailyuk *et al.* (2015) consideraron como morfotipos transicionales de la especie *K. flaccidum* a *K. nitens*, *K. dissectum* y *K. elegans* lo que evidencia la problemática en la delimitación de especies. Tradicionalmente, las especies *K. flaccidum* y *K. nitens* son diferenciadas por su diámetro celular siendo *K. nitens* más delgada (< 6 μm de diámetro celular). Sin embargo, para Skaloud (2006) el diámetro celular varía durante el ciclo de vida por lo cual es una característica significativa entre especies aunque también existen variaciones dependientes de algunas condiciones ambientales (humedad e intensidad luminosa). El diámetro celular en la cepa de *K. flaccidum* de las lomas Iguanil con los morfotipos de filamentos delgados y los morfotipos de filamentos mayores coincide con lo establecido para las cepas de *K. flaccidum* con diámetro de 6 μm o > 6 μm .

K. flaccidum y *K. nitens* están entre las especies más investigadas del género *Klebsormidium* y la similitud en su morfología condujo a varios autores a considerar a *K. nitens* como una variedad de *K. flaccidum*. Posteriormente, Lokhorst (1996) las consideró especies

separadas con diferente combinación de tipos zoosporangiales y germinación de zoosporas. Skaloud (2006) reconoce que la delimitación de las especies delgadas de *Klebsormidium* (*K. flaccidum* y *K. nitens*) en condiciones de cultivo es aun problemática, debido a su similaridad morfológica y variabilidad. En filamentos con células en forma de barril y próximos a desintegrarse se reconoció mejor las células constrictas así como en el cloroplasto lobulado y pirenoide pequeño. No obstante la proximidad con *K. nitens*, la cepa de Iguanil se mantiene como *K. flaccidum* por sus dimensiones (diámetro celular > 6µm).

Lokhorst (1996) caracterizó a *K. crenulatum* que habita en diferentes ambientes terrestres y en cultivos donde en forma frecuente los penachos se entrelazaban en forma espiralada e indicó que durante el ciclo de vida de *K. crenulatum* los filamentos son ligeramente menores que los hallados en *K. crenulatum* de Iguanil. Rindi *et al.* (2011) describieron a *K. crenulatum* con filamentos largos, fuertes, gruesos, algunas veces creciendo en agregados como soguilla, con dimensiones celulares de (9) 13 - 15 (18) µm de ancho, siendo los filamentos gruesos y viejos mayormente > de 10 µm hasta 20-23 µm, en general son próximas a las dimensiones de *K. crenulatum* de Iguanil.

La especie *K. mucosum* que es la más próxima a *K. crenulatum* con sus filamentos orientados en forma de espiral y alcanzan de 12,1 a 13 µm de diámetro aunque los filamentos adultos son de mayores dimensiones, de 14 - 19,5 (23,3) µm según Lokhorst (1996). Rindi *et al.* (2011) consideraron a *K. mucosum* de morfología muy similar con filamentos gruesos y reproducción por fragmentación. Sin embargo, Mikhailyuk *et al.* (2015) reportaron para la cepa de *K. mucosum*

filamentos más delgados, no excediendo de 20,2 µm aunque la descripción original registra 23,3 µm de diámetro y considerando que la cepa de Iguanil alcanzó hasta 21,9 µm de diámetro.

Por consiguiente, se incrementa la diversidad de especies en las costras biológicas desérticas con mayor distribución altitudinal de las microalgas estreptofitas *Klebsormidium* asociadas con cianobacterias y otras microalgas. Las comunidades de *K. fluitans* de las lomas de Pachacamac, *K. flaccidum* y *K. crenulatum* de las lomas de Iguanil exhibieron plasticidad fenotípica reconocido por sus morfotipos transicionales en respuesta a las condiciones extremas estacionales como la desecación (verano) y la hidratación (invierno) del hábitat que colonizan. La flexibilidad de las paredes celulares fue reconocida en las especies *K. flaccidum*, *K. fluitans* y *K. crenulatum* que se registran por primera vez para las costras biológicas (Iguanil y Pachacamac) del desierto Peruano en América del Sur. La distribución y comparación de la tolerancia a la desecación de las cepas de *Klebsormidium* en comunidades aereoterrestres de las costras biológicas del desierto Peruano se extiende a otras zonas biogeográficas como la región de los Alpes (costras alpinas).

Agradecimientos

La presente investigación forma parte del proyecto Biodiversidad Cianobacterial y Microalgal del Perú del laboratorio de Simbiosis Vegetal, MHN, UNMSM. Por lo cual se hace extensivo el agradecimiento a los colegas Severo Baldeón M., Benjamín Collantes M. y Mario Benavente P. que colaboran en la ejecución del proyecto.

Contribución de los autores

H.M.; J.G.; M.M.; E.J.; N.C.; R.T. & M.V. han contribuido en forma equitativa en los diferentes aspectos de la investigación (logística, colección, selección del material de estudio o biofilms, datos morfométricos, descripción, macro y microfotografías, revisión bibliográfica) hasta la elaboración final del artículo científico.

Conflictos de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses

Literatura citada

- Aguilar, P.** 1985. Fauna de las lomas costeras del Perú. *Bol. de Lima*. 7(41):17-28.
- Arana, C.; T. Carlo & L. Salinas.** 2016. Biological soil crust in Perú: First record and description. *Zonas Áridas* 16(1):112-119.
- Becker, B. & B. Marin.** 2009. Streptophyte algae and the origin of embryophytes. *Ann. Bot.* 103: 999 - 1004.
- Belnap J. & O. Lange.** 2001. Biological soil crusts: structure, function and management. *Ecological Studies* 150. Springer Verlag, Berlin. 503p.
- Bischoff, H. & H. Bold.** 1963. Some soil algae from Enchanted Rock and related algal species. *Phycological Studies IV*. Univ. Texas Publ. 6318:1-95.
- Budel, B. & M. Veste.** 2008. Biological crusts. In: Sand dune ecosystems in the Negev Desert. S. Breckle et al. (eds.). 149-155p. *Ecological Studies*. 200. Springer. Berlin.
- De Winder, B.; H. Matthijs & L. Mur.** 1990. The effect of dehydration and ion stress on carbon dioxide fixation in drought-tolerant phototropic microorganisms. *FEMS Microbiol. Ecol.* 74:33-38.
- Ettl, H. & G. Gardner.** 1995. *Syllabus der Boden, Luft und Flechtenalgen*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Germany. 721p.
- Ferrenberg, S.; C. Tucker & S. Reed.** 2017. Biological soil crusts: diminutive communities of potential global importance. *Front Ecol. Environ.* 15(3):160'-167.
- Gray, D.; L. Lewis & Z. Cardon.** 2007. Photosynthetic recovery following desiccation of desert green algae (Chlorophyta) and their aquatic relatives. *Plant Cell Environ.* 30:1240-1255.
- Guiry, M. D. & G. M. Guiry.** 2019. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication. National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on November 2019.
- Holzinger, A. & U. Karsten.** 2013. Desiccation stress and tolerance in green algae: consequences for ultrastructure, physiological and molecular mechanisms. *Front. Plant Sci.* 4:327. doi: 10.3389/fpls.2013.00327
- Holzinger, A.; C. Lütz & U. Karsten.** 2011. Desiccation stress causes structural and ultrastructural alterations in the aeroterrestrial green alga *Klebsormidium crenulatum* (Klebsormidiophyceae, Streptophyta) isolated from an alpine soil crust. *J. Phycol.* 47:591-602.
- Hori, et al.** 2014. *Klebsormidium flaccidum* genome reveals primary factors for plant terrestrial adaptation. *Nat. Commun.* 5:3878.
- Johansen, J. R.** 1993. Cryptogamic crusts of semiarid and arid lands of North America. *J. Phycol.* 29: 140- 147.
- Karol, K.; R. McCourt; M. Cimino & C. Delwiche.** 2001. The closest living relatives of land plants. *Science* 294:2351-2353.
- Karsten, U. & F. Rindi.** 2010. Ecophysiological performance of an urban strain of the aeroterrestrial green alga *Klebsormidium sp.* (Klebsormidiales, Klebsormidiophyceae). *Eur. J. Phycol.* 45 (4): 426-435.
- Karsten, U.; K. Herburger & A. Holzinger.** 2017. Photosynthetic plasticity in the green algal species *Klebsormidium flaccidum* (Streptophyta) from a terrestrial and a freshwater habitat. *Phycologia* 56(2):213-220.
- Karsten, U. & A. Holzinger.** 2014. Green algae in alpine biological soil crust communities: acclimation strategies against ultraviolet radiation and dehydration. *Biodivers. Conserv.* 23:1845-1858.
- Karsten, U.; C. Lütz & A. Holzinger.** 2010. Ecophysiological performance of the aeroterrestrial green alga *Klebsormidium crenulatum* (Charophyceae, Streptophyta) isolated from an alpine soil crust with an emphasis on desiccation stress. *J. Phycol.* 46:1187-1197.

- Kitzing, C.; T. Pröschold U. Karstene. 2014.** UV-induced effects on growth, photosynthetic performance and sunscreen contents in different populations of the green alga *Klebsormidium fluitans* (Streptophyta) from alpine soil crusts. *Microb. Ecol.* 67:327-340.
- Lewis, L.A. 2007.** Chlorophyta on land: Independent lineages of green eukaryotes from arid lands. In: J. Seckbach. (ed.). *Algae and Cyanobacteria in extreme environments.* 571-582. Springer. Dordrecht.
- Lokhorst, G. M. 1996.** Comparative taxonomic studies on the genus *Klebsormidium* (Charophyceae) in Europe. *Cryptogamic Stud.* Vol.5:1-132. Gustav Fischer.Stuttgart.
- Mikhailyuk et al. 2015.** Biodiversity of *Klebsormidium* (Streptophyta) from alpine biological soil crusts (Alps, Tyrol, Austria, and Italy. *J.Phycol.* 51:750-767.
- Montoya, T.; J. Gómez; D. Medina & G. Vera. 1998.** Cultivo de cianobacterias de costras algal liquénicas de las lomas de Pachacamac, Lima. *Biotempo.* Vol.3:7-16. Lima.
- Montoya, T.; J. Gomez; M. Mariano; E. Jara; E.Mayta & M. Benavente. 2017.** Diversidad fenotípica de la cianobacteria *Pseudophormidium tenue* (Oscillatoriales, Microcoleaceae), nuevo reporte para el Perú. *Arnaldoa* 24(1): 369 – 382.
- Rindi, F.; T. Mikhailyuk; H. Sluiman; T. Friedl & J. Lopez-Bautista. 2011.** Phylogenetic relationships in *Interfilum* and *Klebsormidium* (Klebsormidiophyceae, Streptophyta). *Mol. Phylogenet. Evol.* 58:218-231.
- Rindi, F.; M.D. Guiry & J. Lopez-Bautista. 2008** Distribution, morphology and phylogeny of *Klebsormidium* (Klebsormidiales, Charophyceae) in urban environments in Europe. *J. Phycol.* 44:1529-1540
- Rutherford, W. A. et al. 2017.** Albedo feedbacks to future climate via climate change impacts on dryland biocrusts. *Sci. Rep.* 7.44188.
- Skaloud, P. & F. Rindi. 2013.** Ecological differentiation of cryptic species within an asexual protist morphospecies: A case study of filamentous green alga *Klebsormidium* (Streptophyta). *J. Eukaryotic Microbiol.* 60:350-362.
- Skaloud, P. 2006.** Variación and taxonomic significance of some morphological features in European strains of *Klebsormidium* (Klebsormidiophyceae, Streptophyta). *Nova Hedwigia* 83 (3-4): 533-550.
- Pushkareva, E.; J. Johansen & J. Elster. 2016.** A review of the ecology, ecophysiology and biodiversity of microalgae in Arctic soil crust. *Polar Biol.* 39:2227-2240.
- Weber, B.; J. Belnap & B. Büdel. 2016.** Synthesis on biological soil crust research. In: *Biological soil crusts: An organizing principle in drylands.* B.Weber et al. (eds.). *Ecological Studies* 226: 527-534. Springer Intern. Publ. Switzerland.

Leyenda de figuras

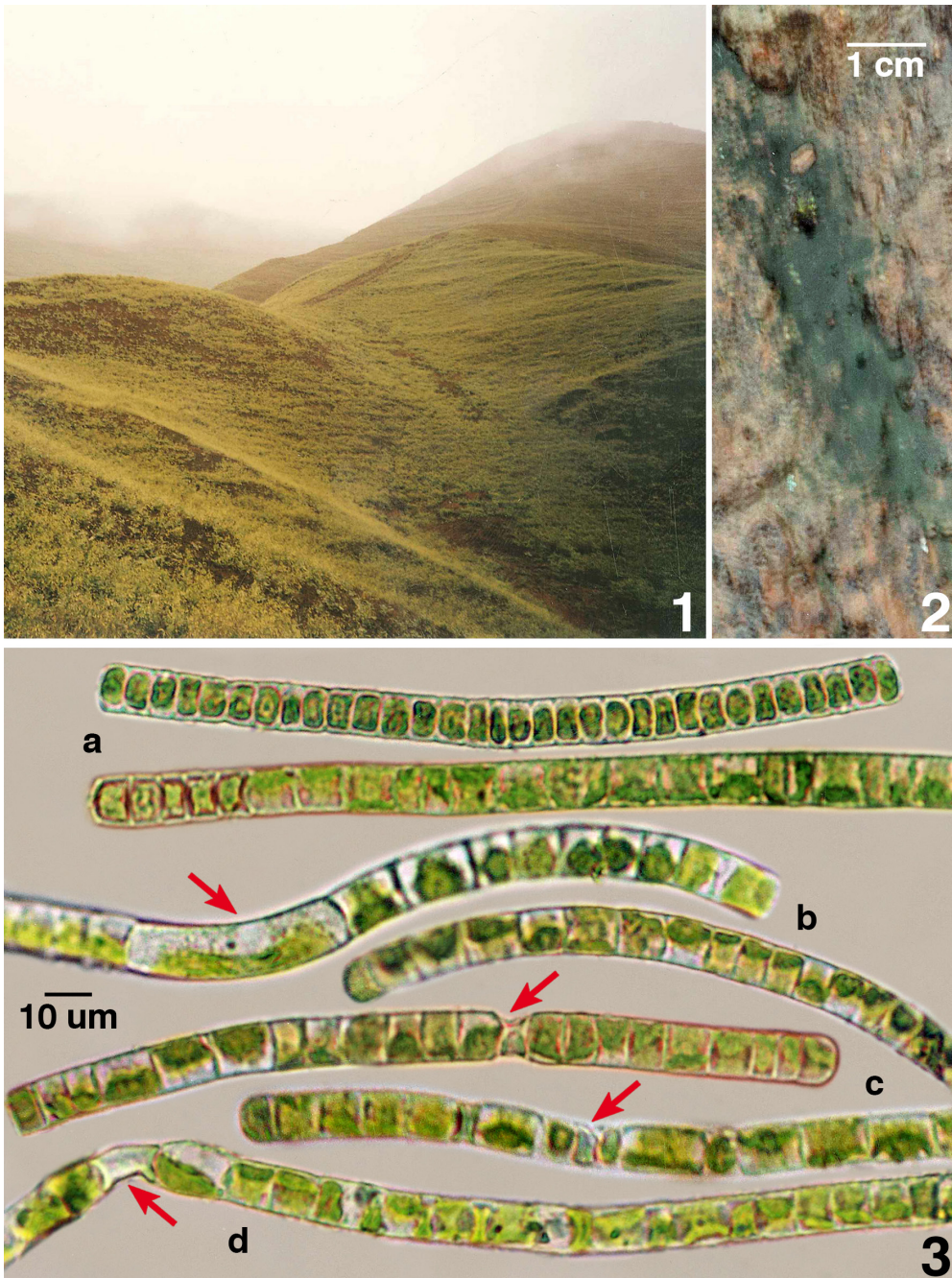


Fig. 1. Vista panorámica de lomas de Pachacamac cubiertas de neblina en invierno. **Fig. 2.** Costra biológica epilítica con dominancia de *K. fluitans* humedecida por garuas. **Fig. 3.** Filamentos de *K. fluitans* con plasticidad fenotípica. a: morfotipos con células cortas e isodiamétricas. b: variabilidad morfológica y célula cilíndrica elongada (flecha). c: filamentos con células contraídas (flecha). d: mucílago biconcavo alargado (flecha). |

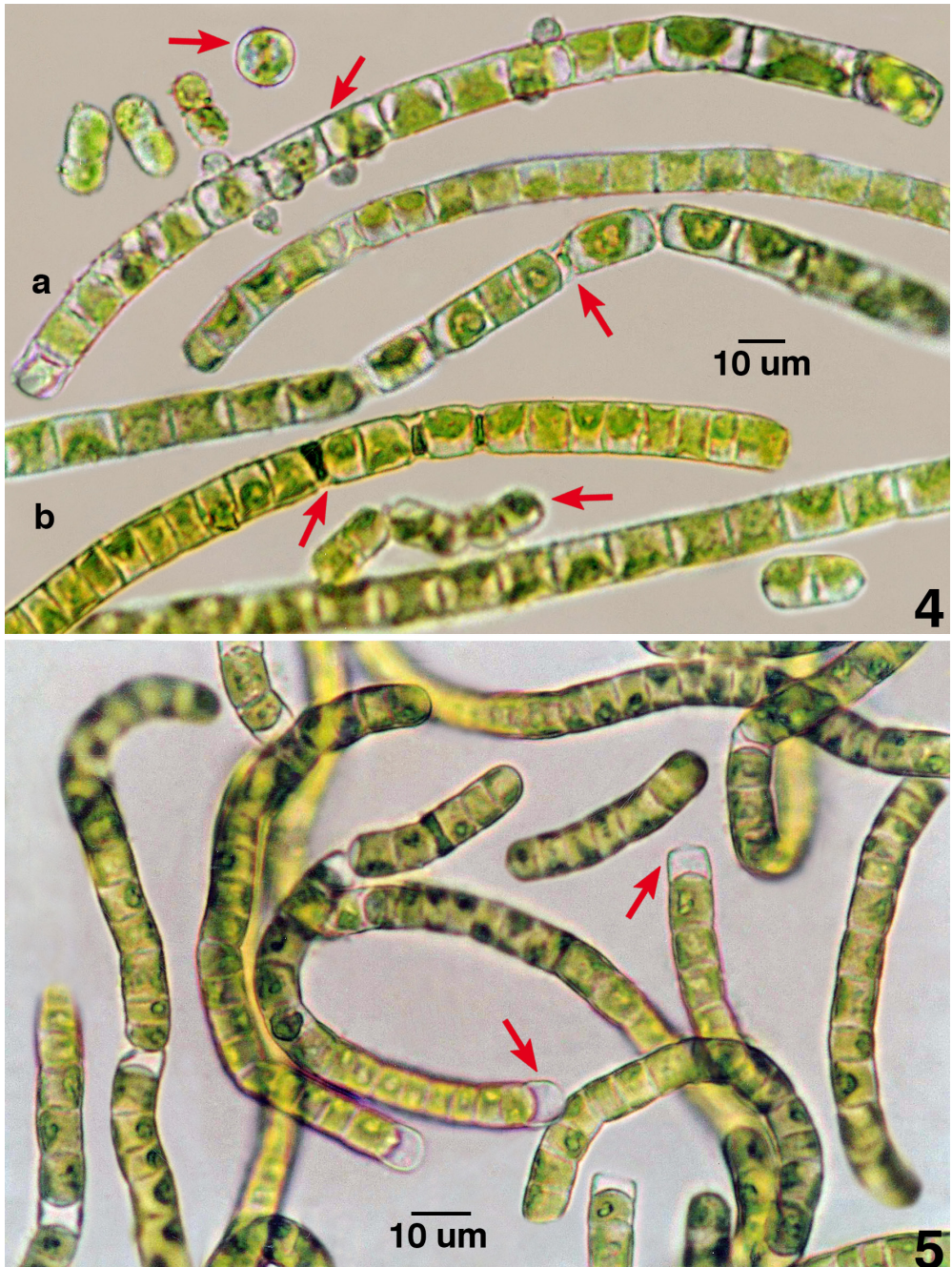
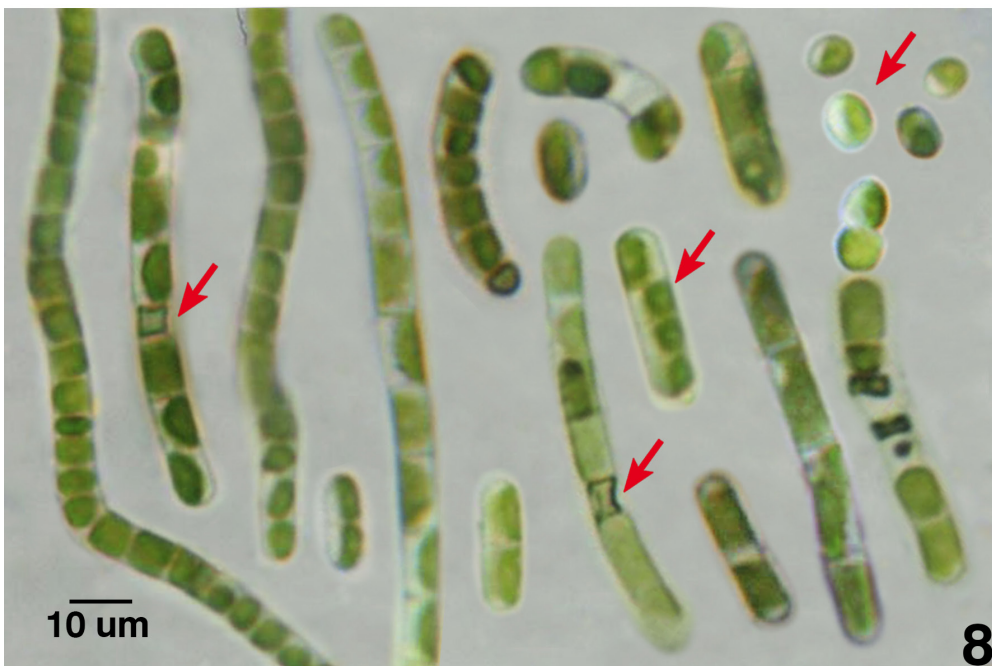
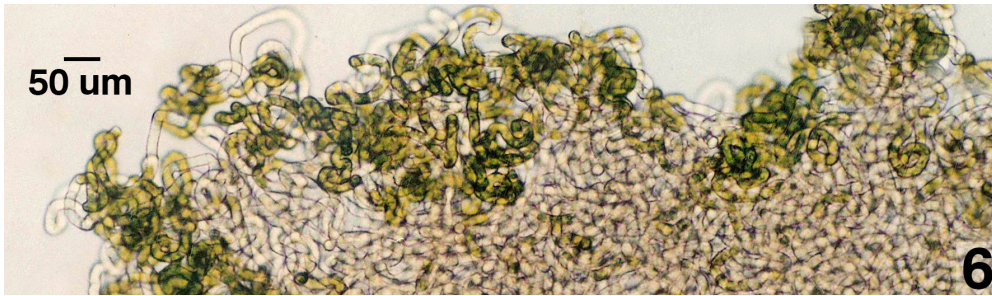


Fig. 4. Población natural de *K. fluitans*. a: liberación de aplanosporas y crecimiento unipolar (flecha). b: fragmentación por mucilago y células contraídas, filamento corto con separación consecutiva de bicélulas (flecha). **Fig. 5.** *K. fluitans* en cultivo de 1.3 meses (agar BBM) con filamentos curvados y fragmentación a nivel de células vacías.



Figs. 6. *K. fluitans* en cultivo de 1.3 meses (agar BBM). Fig.6. Filamentos curvados y superpuestos. **Fig. 7.** Filamentos con células constrictos o no y cloroplasto con pirenoide (flecha). **Fig. 8.** Filamentos con plasticidad fenotípica de *K. flaccidum* de lomas de Iguanil, células aisladas, bicélulas y células contraídas en vías de desecación (flecha).



Fig. 9. Morfotipos de *K. flaccidum*: a: formas bicelulares en crecimiento, agregadas y rodeadas de mucilago y partículas de suelo, formas de crecimiento en V (flecha) y posterior elongación (flecha). b: célula aplanosporangial vacía y apertura inconspícua (flecha). c: plasticidad fenotípica en filamentos y células en vías de desecación (flecha).

Fig. 10. Filamentos de *K. flaccidum* en estado de estrés por desecación con gradual del reducción del diámetro, pared celular deformada, células latentes y desecadas.

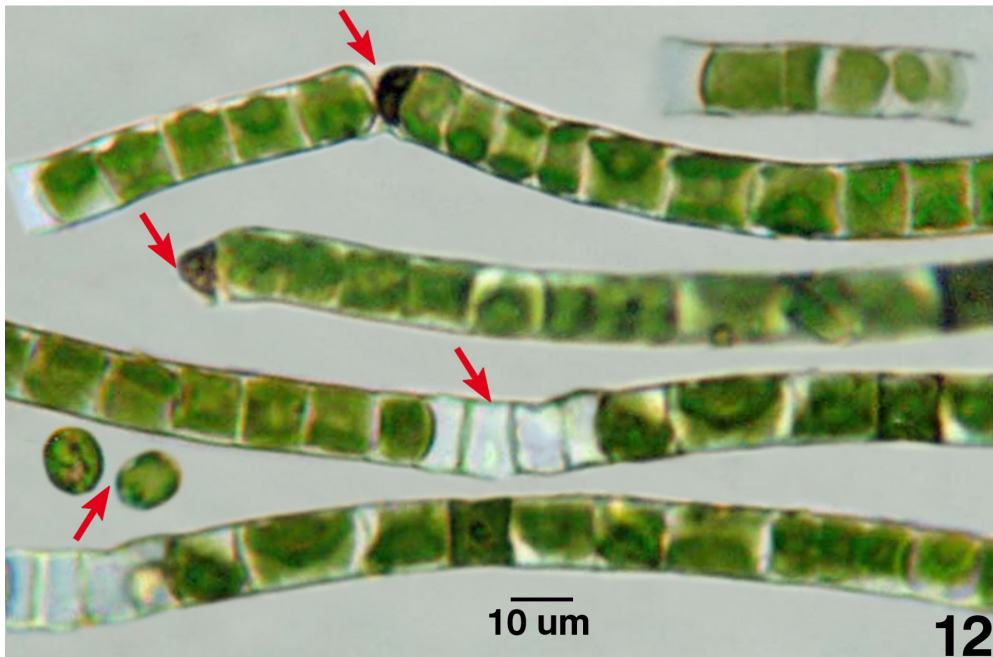


Fig. 11. Filamentos de *K. crenulatum*: morfotipos largos y fragmentados, cloroplasto con pirenoide, células separadas en extremos de filamentos y bicélulas (flecha), mucílago intercalares con partícula de suelo (flecha). **Fig. 12.** Filamentos de *K. crenulatum* con casquetes celulares y mucílago que facilita su fragmentación (flecha), células aplanosporangiales vacías con apertura oval conspicuas y aplanosporas libres (flechas).