



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS

**LIBERACIÓN DE ESPORAS Y RECLUTAMIENTO
EN *Porphyra perforata* (Bangiales, Rhodophyta)**

**T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
O C E A N Ó L O G O
PRESENTA**

GERARDO BOLAÑOS ARIAS

Ensenada, Baja California, Noviembre de 2003

Resumen.

Se determinó la influencia de la irradiancia, temperatura, fotoperíodo y deshidratación e hidratación en la liberación de cigotosporas en la fase foliar de *Porphyra perforata* J. Agardh de las costas del Pacífico de Baja California. Láminas reproductivas se colocaron bajo condiciones controladas de irradiancia (5, 75, 150 y 300 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$), fotoperíodo (8:16; 12:12 y 16:8 Luz:Oscuridad) y temperatura (15, 18, 21 y 25°C). La temperatura y el fotoperíodo tuvieron un efecto significativo en la liberación. La mayor liberación de cigotosporas se observó a 15°C y fotoperíodo (16:8). Mensualmente, láminas en reproducción se colocaron bajo condiciones controladas de irradiancia (50 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura (18°C) y fotoperíodo (16:8) para cuantificar la fecundidad diaria y mensual, hasta que las plantas dejaran de liberar cigotosporas y espermacios. Durante los primeros 10 días, el tejido reproductivo liberó del 60% al 90% de cigotosporas y espermacios. La mayor liberación de cigotosporas y espermacios se detectó entre junio y noviembre. El número de cigotosporas liberadas fue mayor que el de espermacios (2.7×10^6 vs 1.6×10^6). El estado reproductivo de la fase foliar se detectó a lo largo de todo el año al observarse láminas reproductivas, sin embargo, sólo plantas colectadas entre abril y enero liberaron cigotosporas y espermacios. Los resultados sugieren que durante los meses de verano (por un incremento en los eventos de surgencias o durante los años de La Niña) pudiera presentarse una alta liberación de cigotosporas y espermacios. Los resultados del efecto de la deshidratación e hidratación *in situ* en la liberación masiva de cigotosporas de *P. perforata* indican que no hay una diferencia significativa para establecer una relación directa entre la liberación de cigotosporas y la deshidratación e hidratación de *P. perforata*. Aparentemente el estrés físico que experimenta *P. perforata* no es el detonador biológico que induce a la planta para una mayor liberación. Reclutamiento de la fase *Conchocelis in situ* se detectó de mayo a septiembre y de la fase foliar entre noviembre y enero.

LIBERACION DE ESPORAS Y RECLUTAMIENTO
EN *Porphyra perforata* (Bangiales, Rhodophyta)

TESIS
QUE PRESENTA
GERARDO BOLAÑOS ARIAS

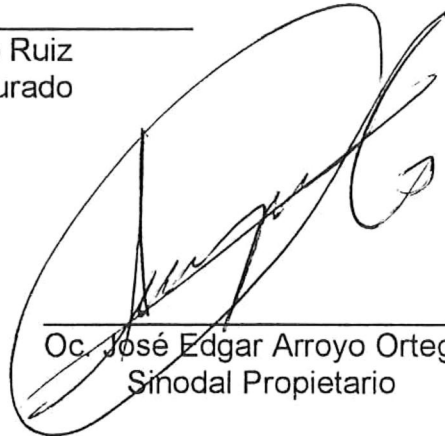
Aprobada por:



Dr. Isai Pacheco Ruiz
Presidente del Jurado



Dr. Alejandro Cabello Pasini
Sinodal Propietario



Oc. José Edgar Arroyo Ortega
Sinodal Propietario

Agradecimientos

A mi director de tesis el Dr. Isaí Pacheco Ruiz por su valiosa y ~~desinteresada~~ ayuda en la realización este trabajo, así como por su amistad, paciencia, comprensión y tiempo.

Al Biol. Alberto Gálvez Telles por sus asesorías, por su altruismo, tiempo, esfuerzo y palabras de ánimo.

Al Oc. José Edgar Arroyo Ortega por su ayuda en los experimentos, por compartirme de sus conocimientos, comentarios de apoyo y recomendaciones.

Al Biol. Mar. Juan Manuel López Vivas por su ayuda en los experimentos, por su disposición generosa asesorarme.

A mi amada esposa Raquel, por su apoyo, amor y sacrificio de nuestro valioso tiempo para cumplir este objetivo.

A mi principito, gerardito, que sin darse cuenta con su amor y ternura me sirvió de motivación.

A mi padre quién me ha dado lo mejor de él, su amor, ayuda y que ha sido para mí una fuente de admiración.

A mi madre por su amor incondicional, por su ánimo y por enseñarme a ver en la vida que todo se puede lograr.

Índice

Resumen _____	ii
Página de aprobación _____	iii
Agradecimiento _____	iv
Lista de figuras _____	vii
Lista de tablas _____	ix
1. Introducción _____	1
2. Hipótesis _____	7
3. Objetivos _____	8
4. Area de estudio _____	9
5. Materiales y Métodos _____	12
5.1 Liberación de cigosporas bajo condiciones controladas _____	12
5.1.1 Análisis estadístico para el experimento de liberación de cigosporas en el laboratorio _____	14
5.2 Cuantificación de Fecundidad _____	14
5.3 Reclutamiento _____	14
5.3.1 Análisis estadístico para el experimento de reclutamiento _____	15

5.4 Variación estacional del estado reproductivo_____	15
5.5 Efecto de la deshidratación en la liberación de cigotosporas <i>in situ</i> _____	15
6. Resultados _____	19
6.1 Liberación de cigotosporas bajo condiciones controladas _____	19
6.1.1 Análisis estadístico para el experimento de liberación de cigotosporas bajo condiciones controladas _____	19
6.2 Cuantificación de Fecundidad _____	21
6.3 Reclutamiento _____	32
6.3.1 Análisis estadístico para el experimento de reclutamiento_____	32
6.4 Variación estacional del estado reproductivo_____	32
6.5 Efecto de la deshidratación en la liberación de cigotosporas <i>in situ</i> _____	32
7. Discusión _____	35
8. Literatura citada _____	46

Lista de Figuras

Figura 1. Vista superficial de cigotosporangios en <i>P. perforata</i> . _____	2
Figura 2. Vista superficial de espermatangios en <i>P. perforata</i> . _____	2
Figura 3. Localización de la zona de estudio y colecta de <i>Porphyra perforata</i> . _____	10
Figura 4. Litoral de campo Kennedy formado por playas compuestas por canto rodado. _____	11
Figura 5. Láminas con cigotosporangios de <i>Porphyra perforata</i> . _____	12
Figura 6. Vista superficial de filamentos de la fase <i>Conchocelis</i> de <i>P. perforata</i> . _____	16
Figura 7. Vista superficial de reclutas (plántulas) de la fase foliar de <i>P. perforata</i> . _____	16
Figura 8. Base de espuma de poliuretano donde se sujetaron los frascos con tejido reproductivo de <i>P. perforata</i> en Punta Kennedy. _____	18
Figura 9 Liberación de cigotosporas en láminas reproductivas de <i>Porphyra perforata</i> durante septiembre (n=3; \pm E.S.). _____	20
Figura 10 Liberación espermacios y cigotosporas (\pm E.S.; n=3). _____	26
Figura 11. Liberación diaria de espermacios entre mayo a octubre de 1999 (\pm E.S. n=3). _____	27
Figura 12. Liberación diaria de espermacios entre noviembre 1999 y mayo 2000 (\pm E.S. n=3). _____	28
Figura 13. Liberación diaria de cigotosporas entre mayo a octubre de 1999 (\pm E.S. n=3). _____	29

Figura 14. Liberación diaria de cigotosporas entre noviembre 1999 y mayo 2000 (\pm E.S. n=3).	30
Figura 15. Variación de temperatura durante período de 1999 a 2000.	31
Figura 16. Reclutas fase <i>Conchocelis</i> y fase foliar de <i>Porphyra perforata</i> sobre conchas de moluscos y fotoperíodo (\pm = E.S.; n \geq 30).	33
Figura 17. Porcentaje de plantas reproductivas y no reproductivas en láminas de <i>Porphyra perforata</i> (n \geq 150).	34
Figura 18. Irradiancia ambiental en Punta Kennedy durante los experimentos de deshidratación.	36
Figura 19. Humedad ambiental en Punta Kennedy durante los experimentos de deshidratación.	37
Figura 20. Velocidad del viento en Punta Kennedy durante los experimentos de deshidratación	38
Figura 21. Temperatura ambiental en Punta Kennedy durante los experimentos de deshidratación.	39
Figura 22. Temperatura superficial del agua en Punta Kennedy durante los experimentos de deshidratación.	40

Lista de tablas

- Tabla 1. Prueba de no aditividad, en la liberación de esporas de *Porphyra perforata*._____ 22
- Tabla 2. ANOVA multifactorial sin réplica, para determinar efecto de temperatura, irradiancia y fotoperíodo en la liberación de esporas de tejido reproductivo de *Porphyra perforata*. _____ 23
- Tabla 3. Prueba Tukey que compara el efecto del fotoperíodo en la liberación de esporas de *Porphyra perforata*._____ 24
- Tabla 4. Prueba Tukey que compara el efecto de la temperatura en la liberación de esporas de *Porphyra perforata*._____ 25

1. Introducción.

Porphyra perforata J. Agardh es una alga roja del orden de las Bangiales, que se distribuye geográficamente por la costa del Océano Pacífico, desde Alaska hasta en Bahía Magdalena Baja California Sur, México (Abbott y Hollenberg, 1977, Scagel *et al.* 1989).

Las estructuras reproductoras de su fase foliar de *P. perforata* se han descrito ampliamente. Agardh encontró la formación de lo que denominó bolas inflamadas de esporas (Fig. 1, 2) a lo largo de los márgenes del talo (Conway, 1974). Smith (1944), describió dos tamaños de esporas en los márgenes de las láminas. Dawson (1960), reporta a la especie como monóica, con espermacios en paquetes de 128 y cigotosporangios en paquetes de 32 (Fig. 1, 2) sobre láminas monostromáticas. Las cigotosporas se desarrollan entre primavera y verano (Cole y Conway 1977) y recientemente se han descrito monosporas en su fase foliar bajo condiciones controladas de cultivo (Salgado-Rogel y Zertuche-González, 2000).

P. perforata presenta una historia de vida bifásica, con una fase foliar y otra filamentosa ampliamente estudiada, la cual produce conchosporangios y conchosporas (Hollenberg, 1958; Cole y Conway, 1977).

Existe mucha información sobre las fases filamentosas en varias especies de *Porphyra*, que describen condiciones óptimas para la generación de conchosporangios y liberación de conchosporas (Krishnamurthy, 1969, Cole y Conway, 1977, 1980, Waaland *et al.*, 1987, Waaland *et al.*, 1990, Salgado-Rogel y Zertuche-González, 2000). Sin embargo, poco se ha hecho sobre su fase foliar. En *Porphyra leucostica* Thuret (fase foliar), se encontró liberación de

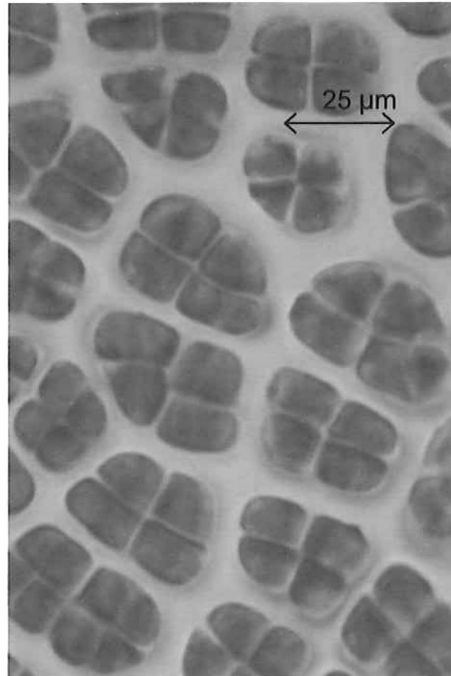


Fig. 1. Vista superficial de cigotosporangios en *P. perforata*.

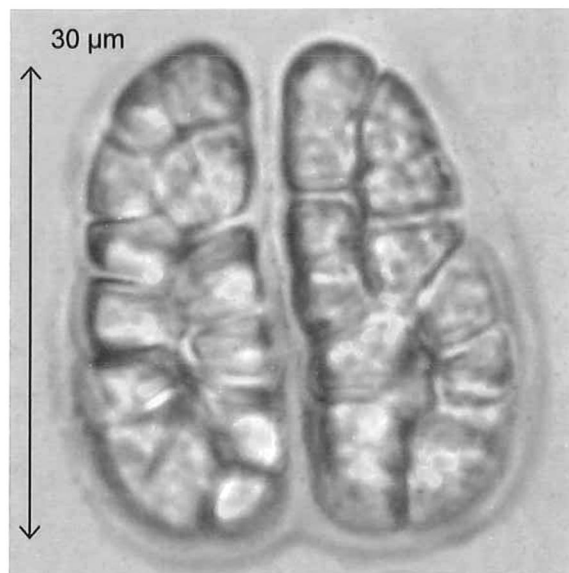


Fig. 2. Vista superficial de espermatangios en *P. perforata*.

cigotosporas entre los 5 y 10 primeros días, con una mayor influenciada en la liberación por fotoperíodo e irradiancia que por temperatura; bajas irradiancias ($30 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) provocaron que se extendiera el tiempo entre liberaciones y esta se redujo al incrementarse de 44 a $56 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$; variaciones en el fotoperíodo de 14 a 16 horas luz, tuvieron poca influencia en la liberación de cigotosporas (Sindirelli-Wolff, 1992). En *Porphyra variegata* (Kjellm.) Hus, se reporta inducción a la liberación de cigotosporas en pequeños trozos de láminas a bajas temperaturas e irradiancias ($10 \text{ }^\circ\text{C}$, $8 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y fotoperíodo neutro (12:12, Luz:Oscuridad) (Pueschel y Cole, 1985). Sin embargo, no existe información sobre liberación de cigotosporas o espermacios en la fase foliar de *P. perforata*.

En las costas de Baja California, *P. perforata* está limitada a la banda de +50 a +150 cm por arriba del nivel medio de marea, por lo cual, sus láminas se someten diariamente al estrés de la deshidratación e hidratación (Zertuche-González *et al.*, 2000). Las algas que se encuentran en esta banda son capaces de tolerar la desecación y poseen un amplio intervalo de resistencia osmótica contra la dilución y concentración de agua de mar, también toleran altas irradiancias y es relevante la duración que soportan a la exposición del calor (Biebl, 1971). Biebl (1971), demostró que la mayor temperatura que *Porphyra tenera* soporta es al tiempo de la mayor desecación y que la desecación ocurre lentamente mientras que el enfriamiento y la inmersión ocurren muy rápidamente. Investigaciones realizadas en *P. perforata* muestran que es resistente a la fotoinhibición por medio de varias adaptaciones de su aparato

fotosintético (Herbert, 1990; Herbert y Waaland, 1998). Producto de lo anterior, este trabajo analizará si existe algún efecto en la liberación de cigotosporas y espermacios de *P. perforata*, por cambio drásticos en la deshidratación e hidratación *in situ*, en la fase foliar.

El tópico, "liberación de cigotosporas en *Porphyra*," poco se aborda, y es especialmente importante porque la fase foliar es limitada en el campo y su presencia es estacional (Pacheco-Ruíz *et al.*, 1986). Además, *P. perforata* se usa en forma cotidiana para alimentar abulones (*Haliotis* sp) cultivados en granjas de Baja California (Abulones Cultivados S.A. de C.V., Edgar Arroyo, comunicación personal* , por sus altos niveles de proteína (25-50%), vitamina C y minerales traza (Yaris, 1998, Brynn y Cook, 1998). Su uso como alimento, su baja disponibilidad y su estacionalidad hacen factible pensar en su cultivo como alternativa indispensable para mantener en forma exequible este recurso. Pero, para implementarlo es indispensable conocer qué factores ambientales inducen la liberación de cigotosporas, que son "la semilla", es decir, el medio para obtener la fase microscópica, *Conchocelis rosea* Batt., que es la base del cultivo de la fase foliar de *Porphyra* a nivel mundial (Oohusa, 1993). Sin embargo, poco se ha hecho sobre fecundidad bajo condiciones controladas en fases foliares de *Porphyra* (Sindirelli-Wolff, 1992; Pueschel y Cole, 1985) y nada se conoce sobre fecundidad en *P. perforata*.

* Edgar Arroyo Ortega (edgar@uabc.mx)

Respecto a la influencia que puedan tener los cambios estacionales en la generación de propágulos y la influencia de los factores ambientales como irradiancia, fotoperíodo y temperatura, en la liberación de cigotosporas y espermacios en la fase foliar, se hacen las siguientes preguntas:

¿En que época del año se presenta mayor producción y liberación de cigotosporas y espermacios *in situ*?; ¿Cuál de las tres variables (irradiancia, fotoperíodo y temperatura) puede tener mayor influencia en la liberación de propágulos?

Por otra parte, la domesticación de especies de *Porphyra* para su cultivo, implica considerar otros factores de la dinámica de la población además de la fecundidad, estado reproductivo, esfuerzo reproductivo, fertilidad, reclutamiento etc. En Chile, se han hechos estudios en *Porphyra columbina* (Mont.) orientados a sentar las bases para el cultivo artificial de esta especie, mediante determinar los cambios estacionales en su fertilidad y reclutamiento de la fase foliar. Se reporta que las poblaciones de *P. columbina* se hacen fértiles un mes después de su aparición y el reclutamiento alcanza sus niveles más alto entre primavera y el verano temprano (Santelices, 1986). Por otra parte, en Sudáfrica, se ha detectado incrementos en el reclutamiento de *Porphyra* entre primavera y otoño. (Griffin *et al.*, 1999). Por lo anterior, en esta investigación se plantea la siguiente pregunta:

¿Cuándo se presenta reclutamiento de la fase foliar y filamentosa *in situ*?

La respuesta a estos cuestionamientos, permitirá tener un conocimiento más amplio sobre las estrategias reproductoras no descritas de la fase foliar de *P. perforata*, e incluso, los resultados podrán dictar estrategias básicas para el cultivo de ambas fases, foliar y filamentosa.

2. Hipótesis.

1. *P. perforata* puede ser inducida a liberación masiva de cigosporas por cambio de temperatura, irradiancia y fotoperíodo.
2. Las cigosporas se liberan en mayor cantidad cuando la planta pasa de deshidratación a hidratación *in situ*.
3. La mayor liberación de cigosporas se presenta de primavera a verano y en este período debe detectarse reclutamiento de la fase *Conchocelis in situ*.
4. El mayor reclutamiento de la fase foliar se presenta en invierno.

3. Objetivos.

1. Determinar la variación estacional del estado reproductivo de la fase foliar.
2. Definir bajo condiciones controladas de irradiancia, fotoperíodo y temperatura, las condiciones óptimas para la liberación masiva de cigotosporas, con tejido sumergido en agua.
3. Evaluar el efecto de la deshidratación e hidratación *in situ*, en la liberación masiva de cigotosporas de *P. perforata*.
4. Cuantificar la fecundidad diaria y mensual en la fase foliar (cigotosporas y espermacios).
5. Estimar el reclutamiento *in situ* de la fase foliar y filamentosa.

4. Área de estudio.

La zona de estudio y de colecta se localizó en Campo Kennedy (Fig. 3) municipio de Ensenada, B.C. México, donde la línea del litoral, forma una pequeña bahía. La zona se ubica en la parte exterior de Bahía de Todos Santos, en la península de Punta Banda ($31^{\circ} 42.11' N$ y $116^{\circ} 41.08' W$). El litoral la zona de estudio, lo constituyen cantos rodados y rocas volcánicas prebatolíticas que forman cantiles con alturas de ≈ 10 m, donde hay tres pequeñas playas de bolsillo compuestas por canto rodado (Fig. 4). A una distancia de 15 metros del nivel medio de marea (NMM), se localiza la isobata de los 8 metros y de ahí en adelante la pendiente es pronunciada, encontrándose los 30 m de profundidad a una distancia de 100 m (NMM). El oleaje que incide en la zona proviene del suroeste y en verano son comunes las surgencias en la zona (Chávez de Ochoa, 1975).

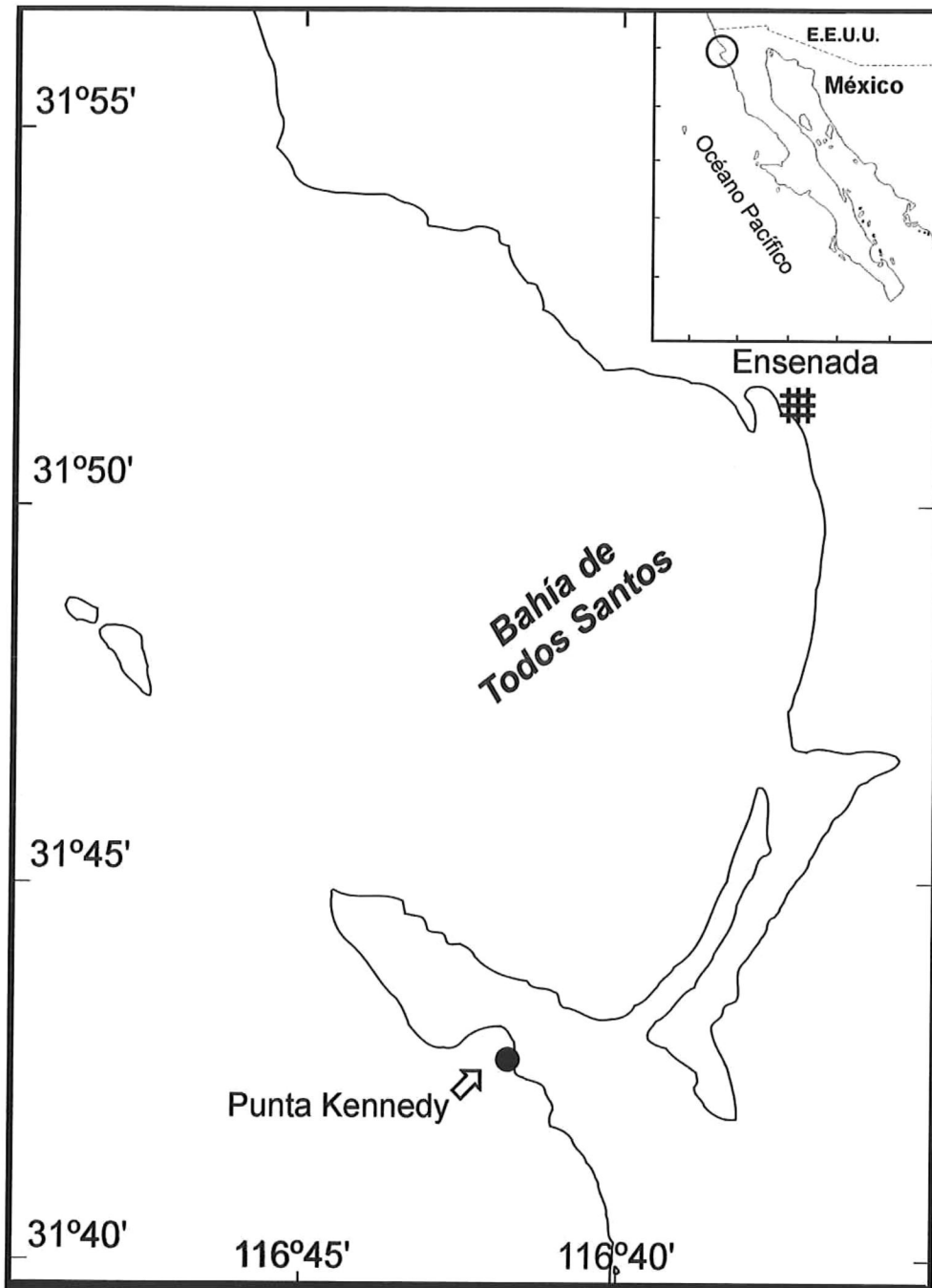


Fig. 3. Localización de la zona de estudio y colecta de *Porphyra perforata*.



Fig. 4. Litoral de campo Kennedy, formado por playas compuestas por canto rodado y rocas volcánicas prebatolíticas que forman cantiles.

5. Materiales y métodos

5.1 Liberación de cigotosporas bajo condiciones controladas:

Frondas reproductivas de *P. perforata* se colectaron en junio de 2000, en Punta Kennedy, al sur de Bahía de Todos Santos (Fig. 3 y 4). En el laboratorio se cortaron los márgenes con cigotosporangios (Fig. 5) y se limpiaron siguiendo la metodología descrita por Pacheco-Ruíz (1999).

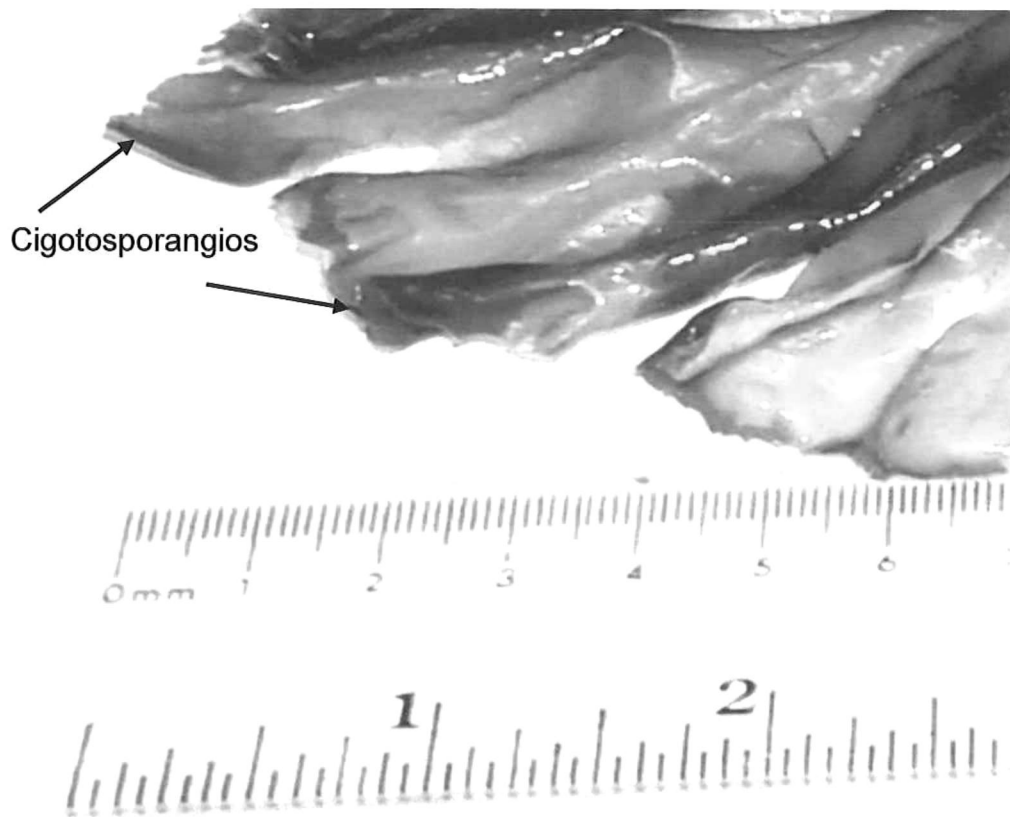


Fig. 5. Láminas con cigotosporangios de *Porphyra perforata*.

El material se “homogenizó” y separó al azar en 48 fracciones de un gramo peso húmedo cada uno. Cada gramo se colocó en una caja de Petri estéril (15 x 60 mm) con medio Provasoli. Con este material se diseñó un experimento factorial de 4 x 4 x 3 sin réplica, para probar efecto en la liberación bajo diferentes irradiancias (5, 75, 150 y 300 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperaturas (15, 18, 21 y 25 °C) y fotoperíodos [16:8, 12:12 y 8:16; Luz:**O**scuridad (L:**O**)], sobre tres placas de gradiente (Lee y Brinkhuis, 1988) durante 24 horas. Posteriormente, el agua de mar de las cajas se decantó, las cigotosporas liberadas se recolectaron despegándose del fondo de la caja con un pincel de cerdas finas y junto con el agua de mar se depositaron en un tubo de ensayo que se colocó sobre un agitador eléctrico por tres minutos para homogeneizar la muestra. El número de cigotosporas y espermacios se cuantificó utilizando un hematocitómetro y microscopio compuesto (Guillard, 1973). La cantidad de esporas por mililitro se extrapolaró a la cantidad de líquido del tubo de ensayo, para obtener el total de esporas liberadas en 24 horas, por gramo de planta peso húmedo. Por separado, se calculó el error por manejo (0.5%), mediante conteo de estructuras reproductoras drenadas con el agua que se decantó, las que quedaron adheridas al fondo de la caja o entre las cerdas del pincel.

Para cuantificar el esfuerzo reproductivo, solo en septiembre del 2000 y junio del 2001, se recortaron tres gramos de tejido fértil de 25 plantas siguiendo el procedimiento del experimento anterior. Con ayuda del microscopio estereoscópico, se separaron las áreas de cigotoesporangios y espermantangios de cada gramo de material fértil y se pesaron en húmedo.

5.1.1 Análisis estadístico para el experimento de liberación en el laboratorio

A los resultados de liberación, se les aplicó una prueba de no aditividad y posteriormente un ANOVA sin réplica (Winer *et al.*, 1991; Zar, 1997).

5.2 Cuantificación de Fecundidad:

Para determinar la fecundidad (número total de esporas producido por un organismo), en la zona de estudio (Punta Kennedy), se colectaron mensual y aleatoriamente, 15 plantas en reproducción entre mayo 1999 a mayo 2000. En el laboratorio se separaron tres plantas. Estas se limpiaron (Pacheco-Ruíz, 1999) y colocaron por separado en cajas de Petri (95 x 75 mm) con medio Provasoli. Para cuantificar su fecundidad, se colocaron en un incubador a 18 °C (temperatura), 50 $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (irradiancia) y a un fotoperíodo de 16:8 (L:O). Las plantas se cambiaron de caja cada 24 horas (medio aclimatado a 18 °C) y se colocaron de nuevo en el incubador, esto se repitió hasta que las plantas dejaron de liberar estructuras reproductoras. Se cuantificó el número de cigotosporas y espermacios liberados con un hematocitómetro (Guillard, 1973) y los resultados se expresaron en número de cigotosporas y espermacios por gramo de planta peso húmedo por día.

Se instaló un termógrafo en el submareal nivel medio durante el período de mayo de 1999 a diciembre de 2000.

5.3 Reclutamiento:

Para determinar el período de reclutamiento *in situ* en ambas fases de *P. perforata*, se colocaron 30 conchas de ostión de 4.5 ± 0.5 cm de diámetro (lavadas y esterilizadas) por mes, las que se recolectaban después de este tiempo; éstas se adhirieron sobre una red en la zona media de distribución de la

fase foliar (+100 cm por arriba del nivel medio de marea), entre octubre de 1999 y diciembre de 2000. Una vez recolectadas las conchas, se transportaron al laboratorio en hieleras, dónde se analizaron bajo un microscopio estereoscópico buscando filamentos de *Conchocelis* (Fig. 6) y/o reclutas de *P. perforata* (Fig.7). El monitoreo por concha se realizó al azar, usando una unidad de muestreo de 1 cm². Los resultados se expresaron en número de plántulas por cm² (fase foliar) y porcentaje de cobertura por cm² (fase filamentosa).

5.3.1 Análisis estadístico para el experimento de reclutamiento:

A los resultados se les aplicó una correlación para establecer la relación entre reclutamiento *in situ* de ambas fases (foliar y filamentosa) y las horas luz.

5.4 Variación estacional del estado reproductivo:

Se realizó un muestreo mensual aleatorio (octubre, 1999-diciembre, 2000) de plantas individuales (n = 150), dentro de la franja de distribución de *P. perforata*. Las plantas se analizaron bajo un microscopio estereoscópico para observar su estado reproductivo, se buscó si presentaban en su parte marginal zonas de coloración rojiza de cigotosporangios o zonas de color verdosas-clara de espermatangios, tomando como base la descripción hecha por Abbott y Hollenberg (1977).

5.5 Efecto de la deshidratación en la liberación de cigotosporas *in situ*:

Para cuantificar el efecto de la deshidratación e hidratación en la liberación de cigotosporas, se realizó un experimento *in situ* (1 agosto del 2001, en Campo Kennedy), entre las 6:30 a.m. y 10:30 a.m. que fue cuando se presentó la marea más baja durante el día. Se colectaron aleatoriamente láminas reproductivas de *P. perforata* y se limpiaron de epífitas y epibiontes manualmente, después se

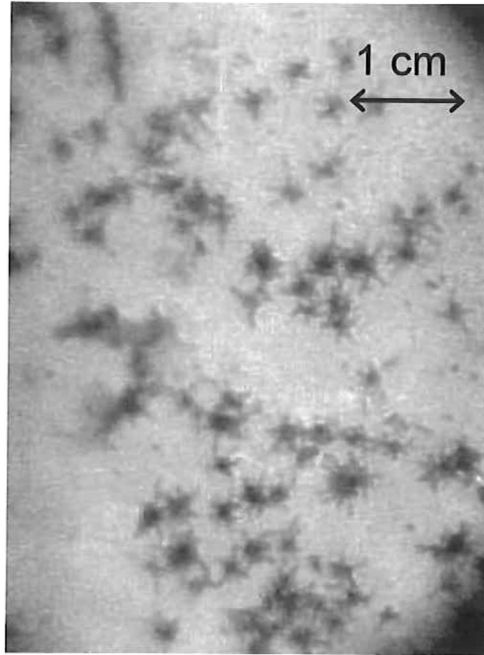


Fig. 6. Vista superficial de filamentos de la fase *Conchocelis* de *P. perforata*.

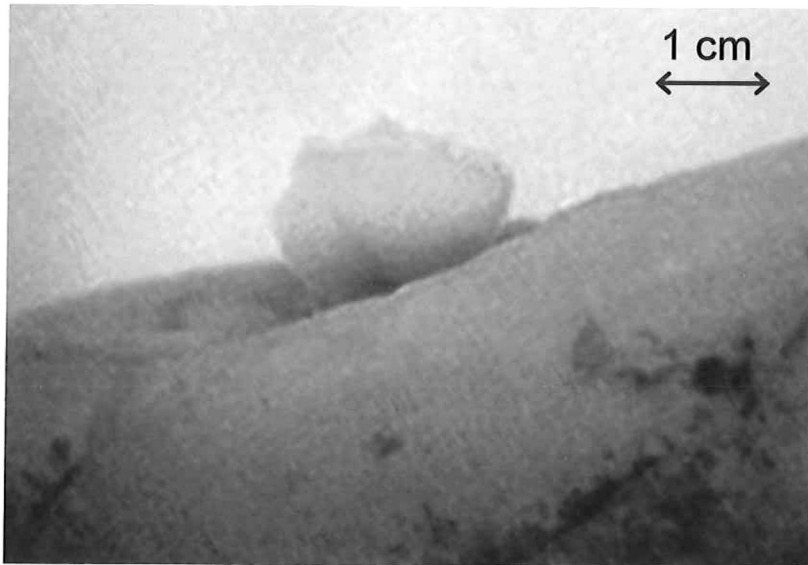


Fig. 7. Vista superficial de reclutas (plántulas) de la fase foliar de *P. perforata*.

dejaron deshidratar por dos horas; se determinó ese tiempo, tomando como base el promedio de exposición de marea para ese mes. Al mismo tiempo y sin dejar deshidratar el tejido, se cortaron seis gramos de material fértil sobre charolas con agua de mar, un gramo de tejido reproductivo se colocó en el interior de un recipiente de capacidad de 75 mililitros y se agregó 40 mililitros de agua de mar filtrada ($0.2 \mu\text{m}$) y aclimatada a la temperatura del agua *in situ*. Seis muestras no deshidratadas se sujetaron a una base de espuma de poliuretano en la superficie del mar (Fig. 8), lo que permitió que se mantuvieran sumergidas en el área de muestreo durante el tiempo que se llevó a cabo el experimento de deshidratación. Se cortaron seis gramos de material fértil de las algas deshidratadas, después de dos horas de deshidratación, el material se sumergió en agua de mar filtrada por 30 minutos. Después de quitar las partes fértiles, las muestras se transportaron al laboratorio para su análisis posterior. La pérdida de agua en el material deshidratado se cuantificó pesando tres plantas en húmedo (antes de iniciar el periodo de desecación) y al finalizar el experimento (deshidratación). Posteriormente, se calculó el porcentaje de deshidratación.

El agua con cigotosporas se dejó reposar (asentamiento) por cuatro horas, posteriormente se contabilizaron mediante un hematocitómetro (Guillard, 1973). A estos resultados se aplicó una prueba de Wilcoxon para determinar la relación entre liberación (esporas), deshidratación e hidratación (Zar, 1996).

Con el propósito de monitorear los parámetros ambientales en la zona de estudio, se instaló una estación meteorológica ANDERRA, la cual registró temperatura ambiental, humedad, velocidad del viento e irradiancia. La temperatura del agua de mar durante el experimento, se registró con un

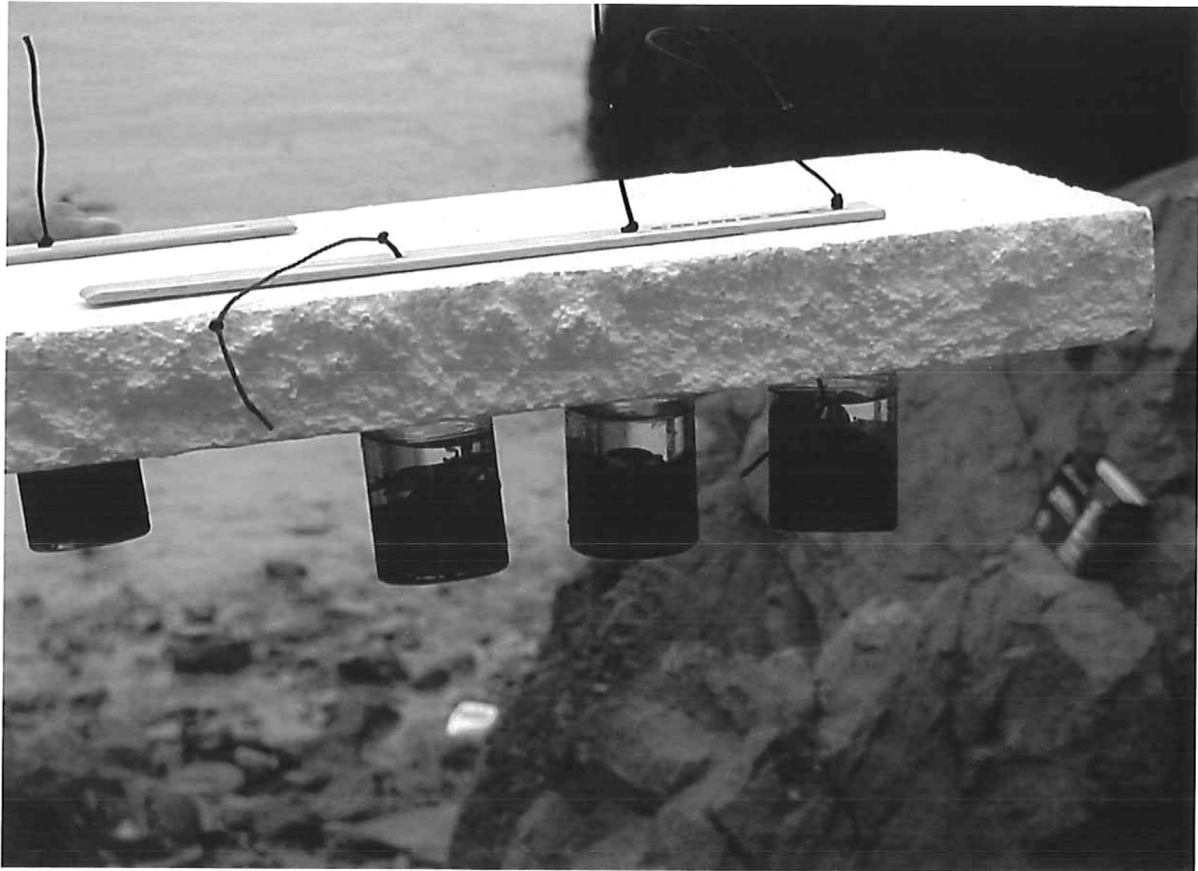


Fig. 8. Base de espuma de poliuretano donde se sujetaron los frascos con tejido reproductivo de *P. perforata* en Punta Kennedy.

termógrafo en los primeros 10 cm de la superficie del agua. Las horas de exposición a la luz teóricas (fotoperíodo), se calcularon tomando como base el programa Tides and Currents en forma mensual.

6. Resultados

6.1 Liberación de cigotosporas bajo condiciones controladas:

La mayor liberación de cigotosporas (1.9×10^6 g húmedo día¹) se obtuvo a bajas temperaturas (15 °C) y fotoperíodo con mayor exposición de luz (16:8). En el fotoperíodo con menor exposición de luz (8:16) se presentó la más baja liberación ($<6 \times 10^5$) independientemente de la temperatura utilizada (Fig. 9). Durante el experimento factorial, el esfuerzo reproductivo de *P. perforata* fue de 81.3% canalizado a la formación de cigotoesporangios y 18.7% a espermatangios.

6.1.1 Análisis estadístico para el experimento de liberación de cigotosporas bajo condiciones controladas:

En el experimento factorial se demostró la no aditividad (Tabla 1), por ello a los resultados se les aplicó un ANOVA sin réplica (Tabla 2), el cual arrojó diferencia significativa respecto a temperatura y fotoperíodo; dado que la irradiancia no fue significativa, los datos se tomaron como réplicas, comparando la liberación entre fotoperíodos y temperaturas con una prueba Tukey (Zar, 1997). La prueba Tukey que comparó el efecto del fotoperíodo en la liberación, arrojó diferencias significativas solo entre los tratamientos 16:8 vs 8:16 (Tabla 3). No se encontró diferencias significativas en la liberación entre 15 y 18 °C, ni

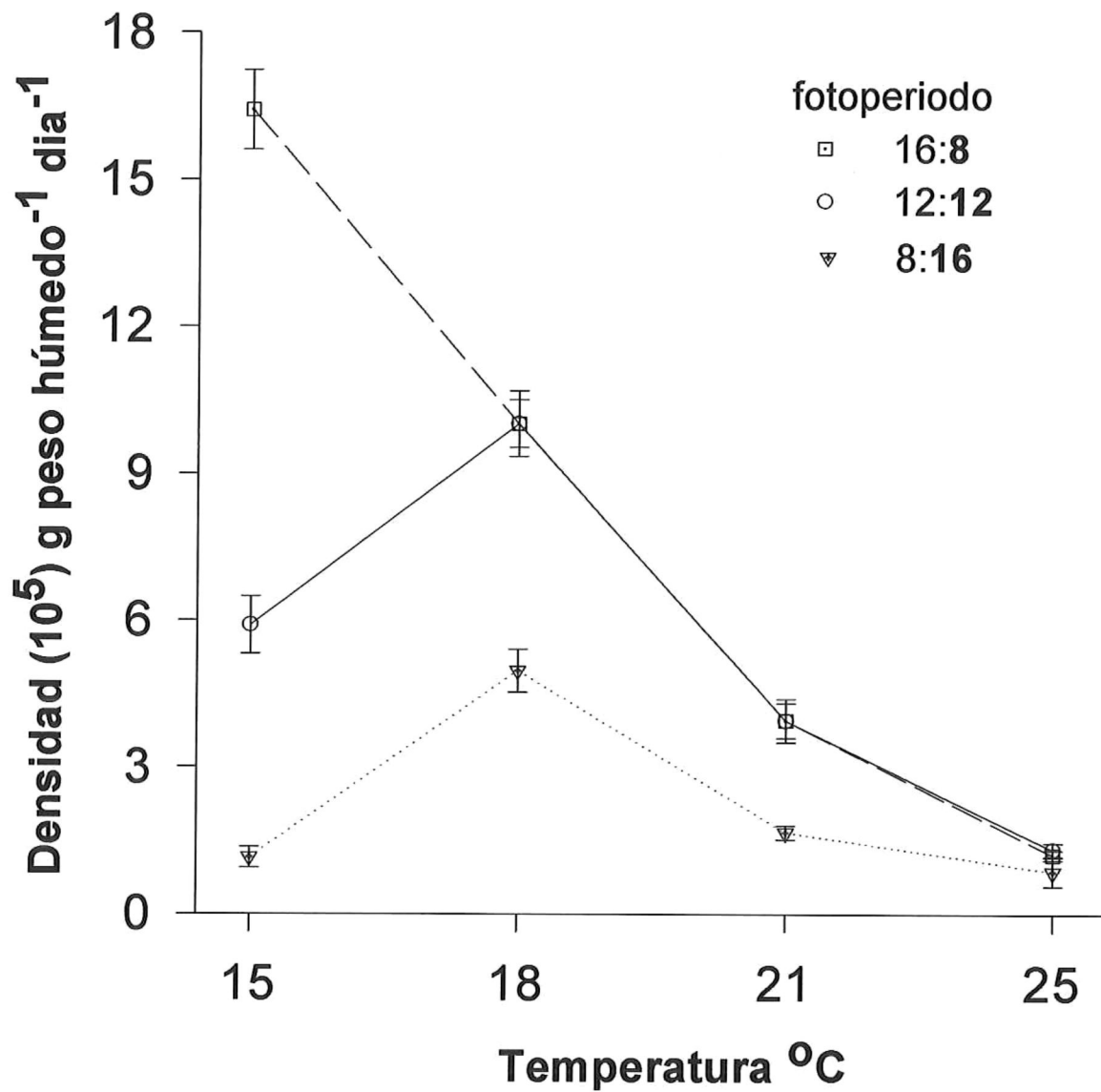


Fig. 9 Liberación de cigotosporas en fragmentos de láminas reproductivas de *Porphyra perforata* durante el mes de junio de 2000 (n=3; \pm E.S.).

entre 21 y 25 °C, sin embargo, ambos grupos de temperaturas fueron significativamente diferentes entre sí (Tabla 4).

6.2 Cuantificación de Fecundidad

Las cigotosporas siempre dominaron sobre los espermacios. No se observó tendencia en la liberación en el tiempo. Mayor liberación de espermacios ($\approx 5 \times 10^6$ g⁻¹ peso húmedo) se detectó en agosto y de cigotosporas ($\approx 9 \times 10^6$ g⁻¹ peso húmedo) en junio. No hubo liberación entre febrero y marzo (Fig. 10). Durante los primeros 10 días, el tejido reproductivo liberó del 60 al 90% de los espermacios y cigotosporas (Figs. 11, 12, 13 y 14). El mayor período de liberación de espermacios se presentó de junio a septiembre, con fluctuaciones de 23 a 37 días; las cigotosporas de mayo a septiembre con 24 a 39 días. Los menores períodos en espermacios de octubre a mayo, con 5 a 12 días; en cigotosporas de diciembre a abril con 7 a 8 días. Se detectaron ritmos de liberación que variaron entre dos, tres, cuatro y 12 días. La fecundidad anual entre cigotosporas y espermacios no fue significativamente diferente ($p=0.524$).

La temperatura superficial del agua a lo largo de todo el experimento presentó un máximo de 23 °C en junio de 1999 y el mínimo entre mayo a junio con 12 °C. En el año 2000, la mayor temperatura se registró de septiembre a octubre con 21 °C y la mínima en marzo con 11 °C (Fig. 15).

Tabla 1. Prueba de no aditividad, en la liberación de esporas de *Porphyra perforata*.

Fotoperíodo	F _{cal}	F _{crit}	Significancia
16:8	1.5843	4.76	NS
12:12	1.0603	4.76	NS
8:16	0.3572	4.76	NS

NS = Diferencia no significativa o sin aditividad.
F_{.05} (3, 6).

Tabla 2. ANOVA multifactorial sin réplica, para determinar efecto de temperatura, irradiancia y fotoperíodo en la liberación de esporas de tejido reproductivo de *Porphyra perforata*.

Tratamiento	F_{cal}	F_{crit}	p	Significancia
Fotoperíodo	10.227	3.55	0.001	*
Temperatura	15.834	3.16	<0.001	*
Irradiancia	1.247	3.16	0.322	NS

F_{.05} (2, 3, 3)

NS = Diferencia no significativa

* = Diferencia significativa

Tabla 3.- Prueba Tukey que compara el efecto del fotoperíodo en la liberación de esporas de *Porphyra perforata*.

Tratamiento	Valor calculado	Valor calculado	p	Significancia
	q	q		
16:8 vs 12:12	3.49	4.12	0.059	NS
16:8 vs 8:16	6.387	4.12	<0.001	*
12:12 vs 8:16	2.895	2.895	0.130	NS

$q_{crit}(0.05, 2, 78)$

NS = Diferencias no significativas

* = Diferencias significativo

Fotoperíodo 16:8 = 12:12 = 8:16 \neq 16:8

Tabla 4.- Prueba Tukey que compara el efecto de la temperatura en la liberación de esporas de *Porphyra perforata*.

Tratamiento	Valor calculado q	Valor calculado q	p	Significancia
15°C vs 18°C	0.309	4.625	0.996	NS
15°C vs 21°C	4.432	4.625	0.027	*
15°C vs 25°C	8.051	4.625	<0.001	*
18°C vs 21°C	4.741	4.625	0.017	*
18°C vs 25°C	8.360	4.625	<0.001	*
21°C vs 25°C	3.619	4.625	0.084	NS

$q_{crit}(0.05, 3, 78)$

NS = No significativo

* = Significativo

Temperatura 15°C = 18°C ≠ 21°C = 25°C

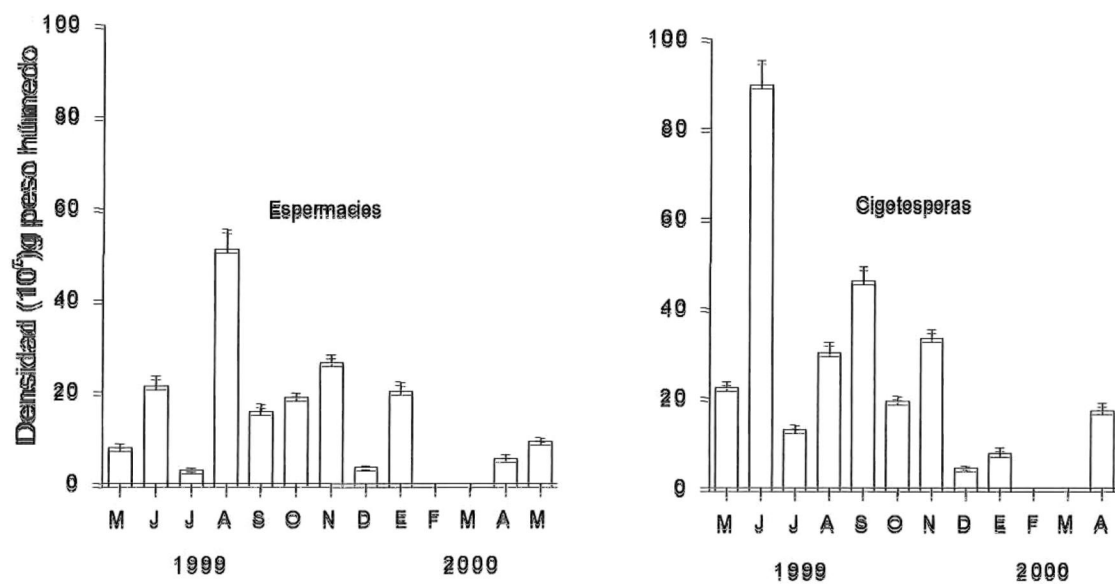


Fig. 10 Liberación espermacios y cigotosperas (\pm E.S.; n=3).

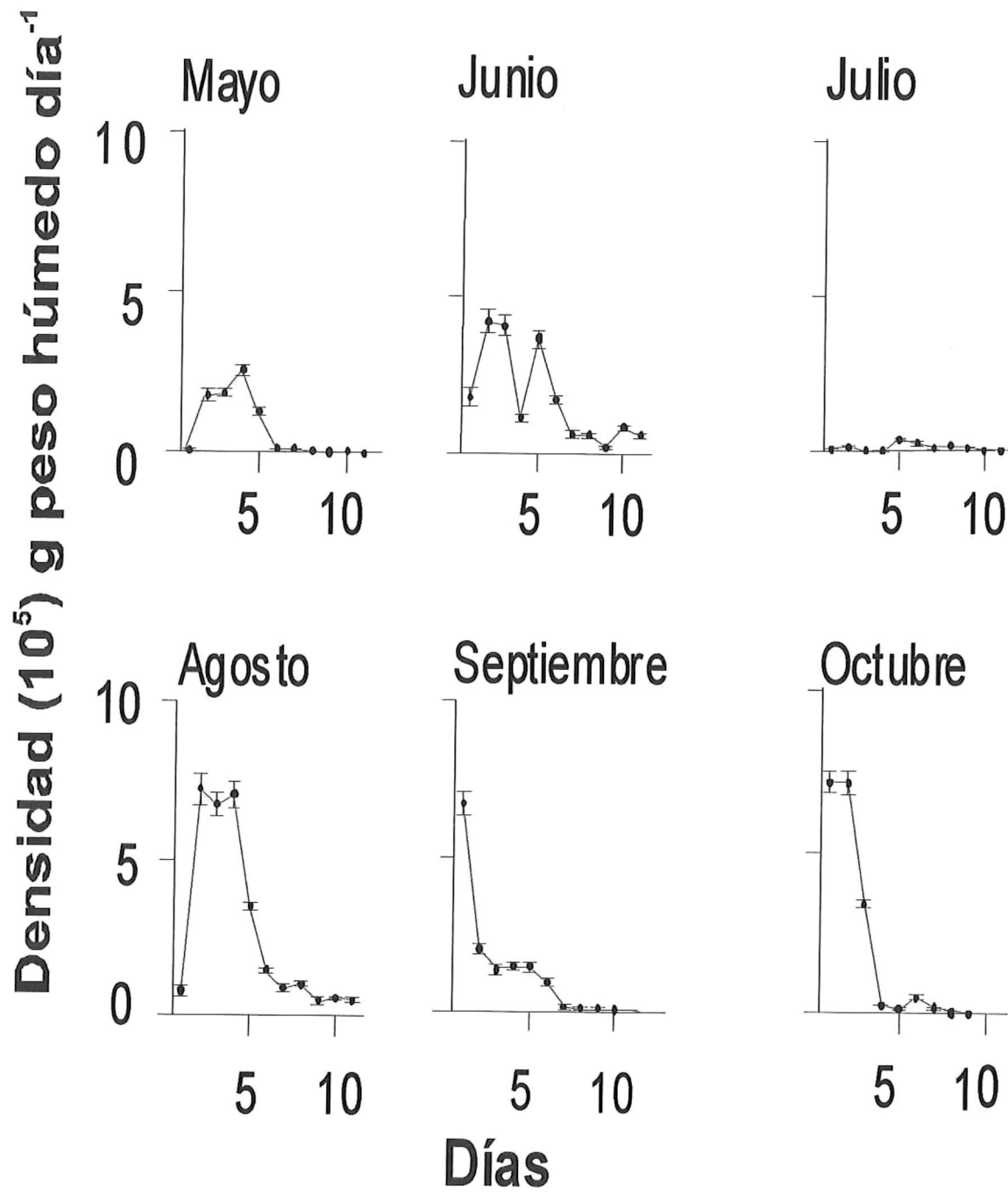


Fig. 11. Liberación diaria de espermios entre mayo a octubre de 1999 (\pm E.S.; $n=3$).

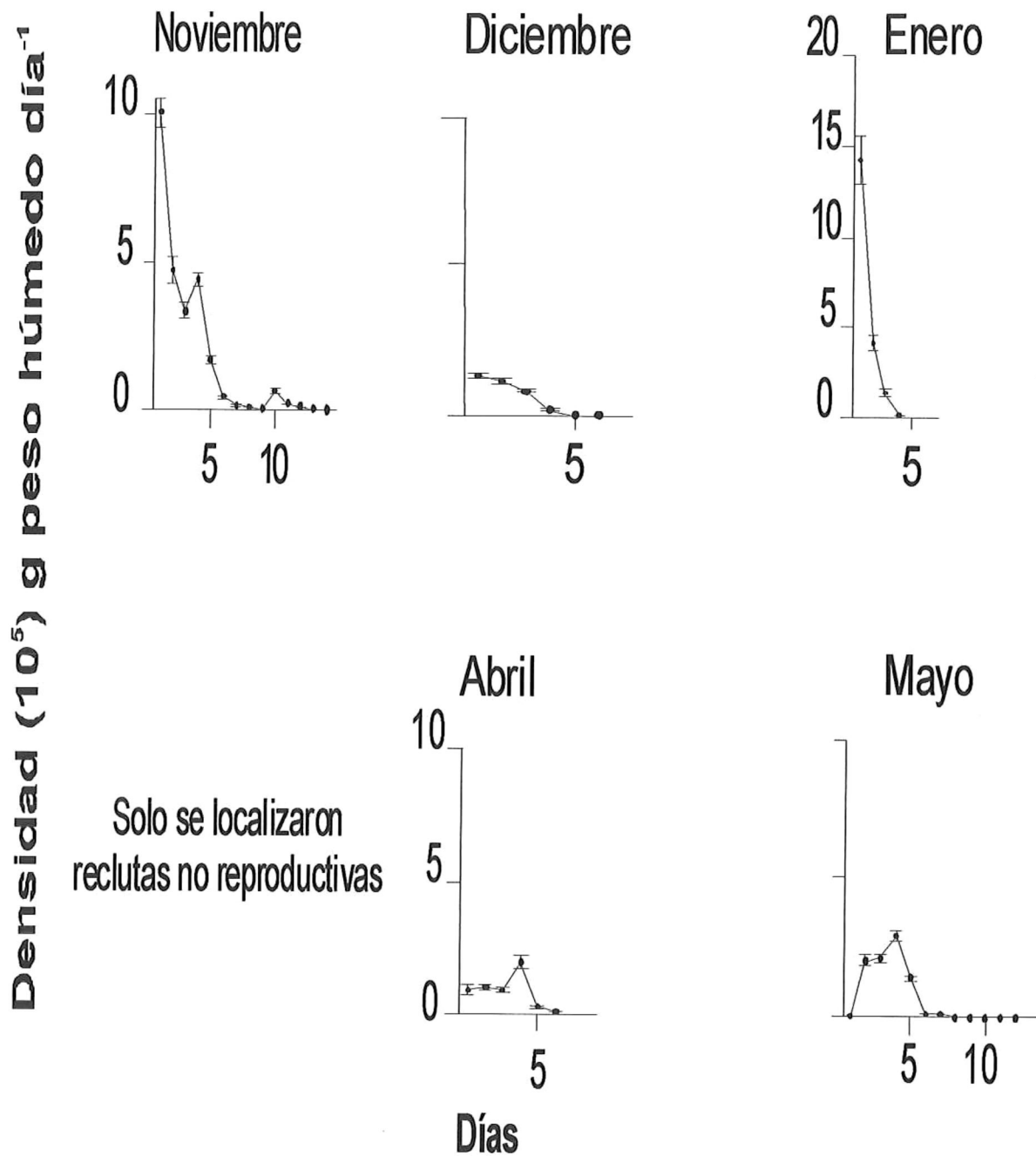


Fig. 12. Liberación diaria de espermios entre noviembre 1999 y mayo 2000 (\pm = E.S.; n=3).

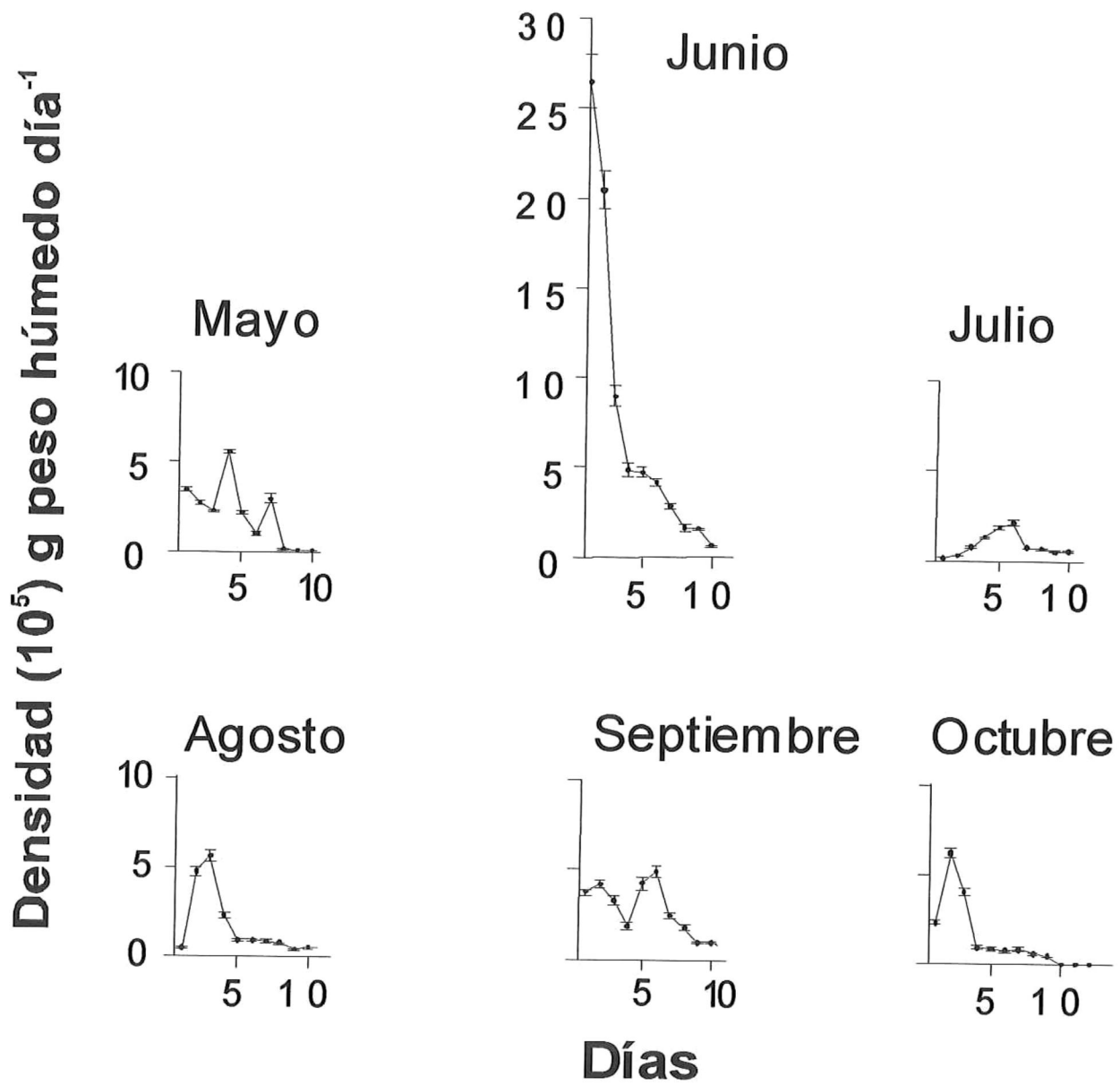


Fig. 13. Liberación diaria de cigotosporas entre mayo a octubre de 1999 (\pm =E.S.; n=3).

Densidad (10^5) g peso húmedo día⁻¹

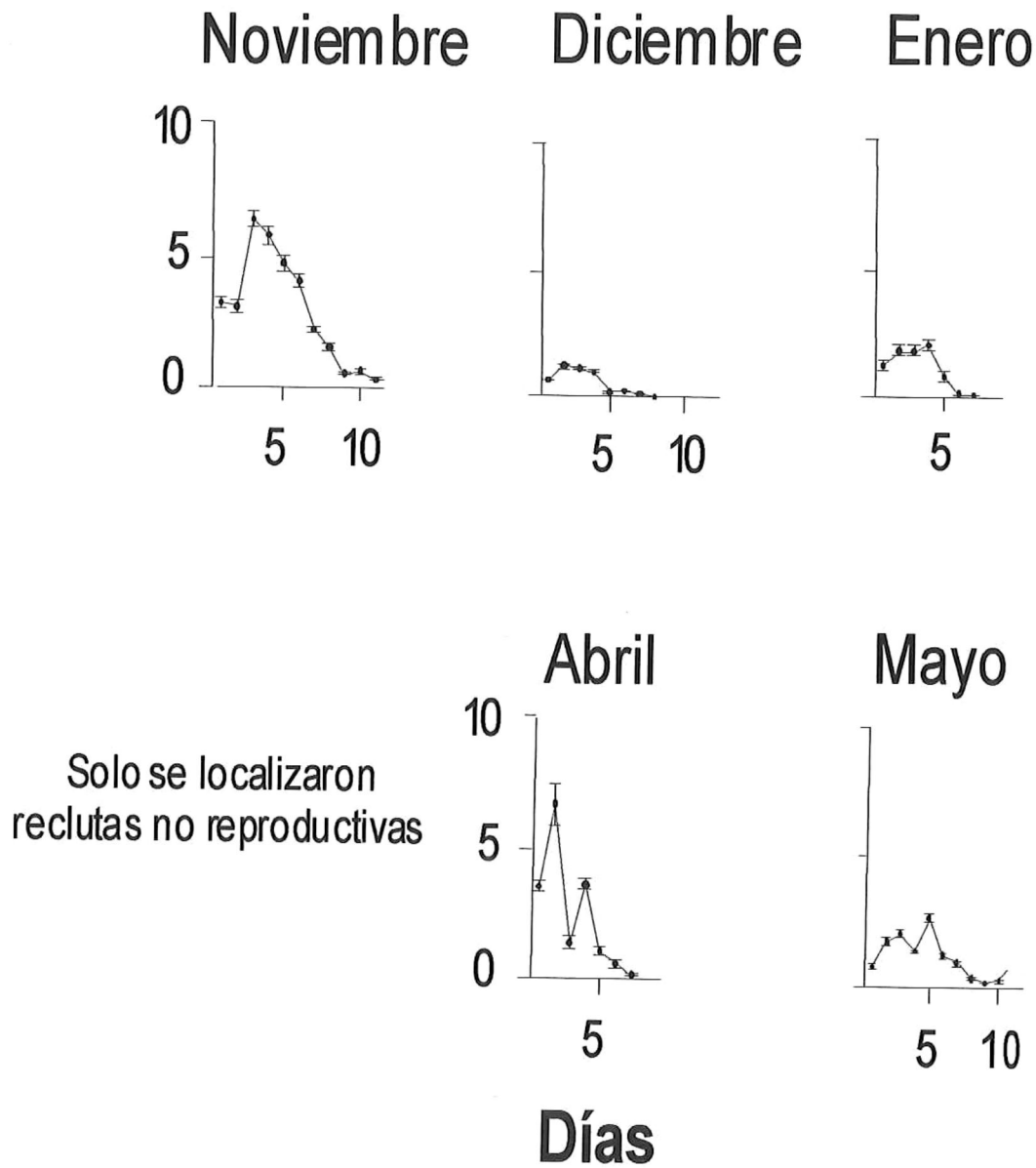


Fig. 14. Liberación diaria de cigotosporas entre noviembre 1999 y mayo 2000 (\pm E.S.; n=3).

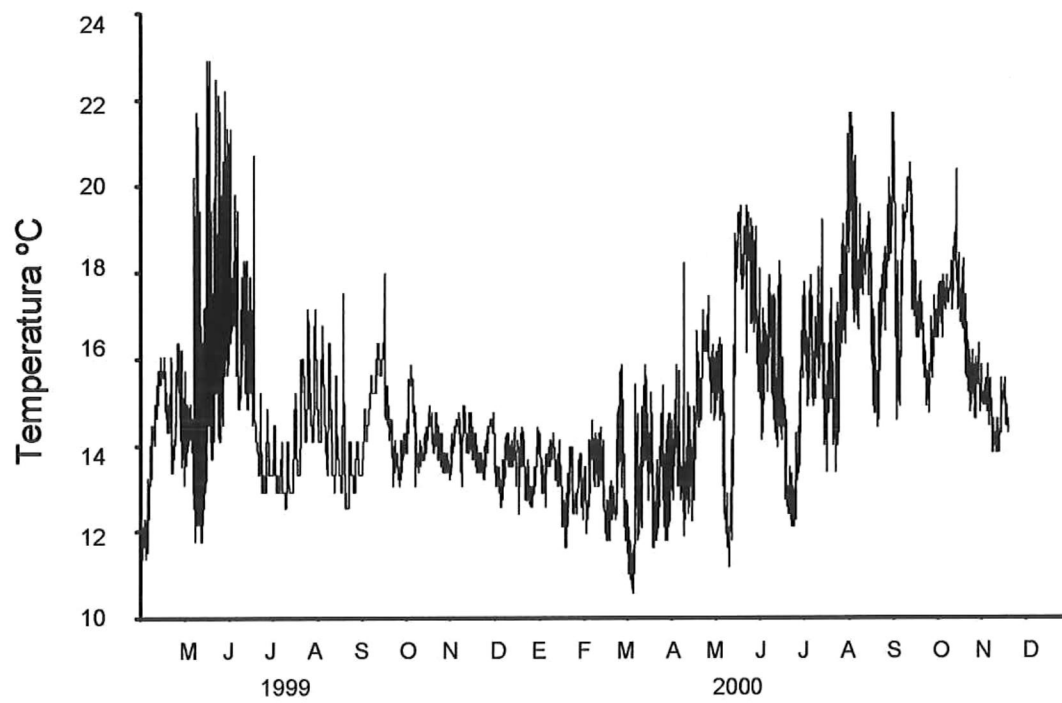


Fig. 15. Variación de temperatura durante período de 1999 a 2000.

6.3 Reclutamiento:

Mayor cobertura de reclutas de la fase *Conchocelis* de *P. perforata* se detectó entre mayo y octubre ($>75\%$ cobertura cm^{-2}) y menor de diciembre a marzo ($<50\%$ cobertura cm^{-2} , Fig. 16). Mayor fijación en reclutas de la fase foliar se detectó de octubre a febrero de 1999 (>7 reclutas cm^{-2}) y menor de marzo a diciembre de 2000 (<6 recluta cm^{-2} , Fig. 16).

6.3.1 Análisis estadístico para el experimento de reclutamiento:

La fase foliar mostró una correlación negativa con días cortos ($p=0.001$, $r=-0.79$, $n=390$). Mientras que la fases filamentosas, una correlación positiva con días largos ($p=0.0007$, $r=0.77$, $n=390$; Fig. 16).

6.4 Variación estacional del estado reproductivo:

Los porcentajes de plantas reproductivas y no reproductivas fueron similares en mayo de 1999 (52% vs 48%). Posteriormente, el porcentaje de plantas reproductivas aumentó hasta un 100% entre octubre de 1999 y enero 2000. En febrero de 2000 y con la aparición de nuevos reclutas, el estadio reproductivo de *P. perforata* se invirtió, con mayor número de plantas no reproductivas de febrero a abril de 2000 (Fig. 17).

6.5 Efecto de la deshidratación en la liberación de cigotosporas *in situ*:

Las plantas deshidratadas liberaron mayor cantidad de esporas que las plantas que se mantuvieron sumergidas en agua (1,826,693 vs 1,215,416). Durante el experimento de deshidratación, la irradiancia fue aumentando conforme los rayos solares incidían con mayor fuerza sobre el área de estudio. La irradiancia mínima fue de cero a las 6:30 y la máxima fue de 1400 μmol

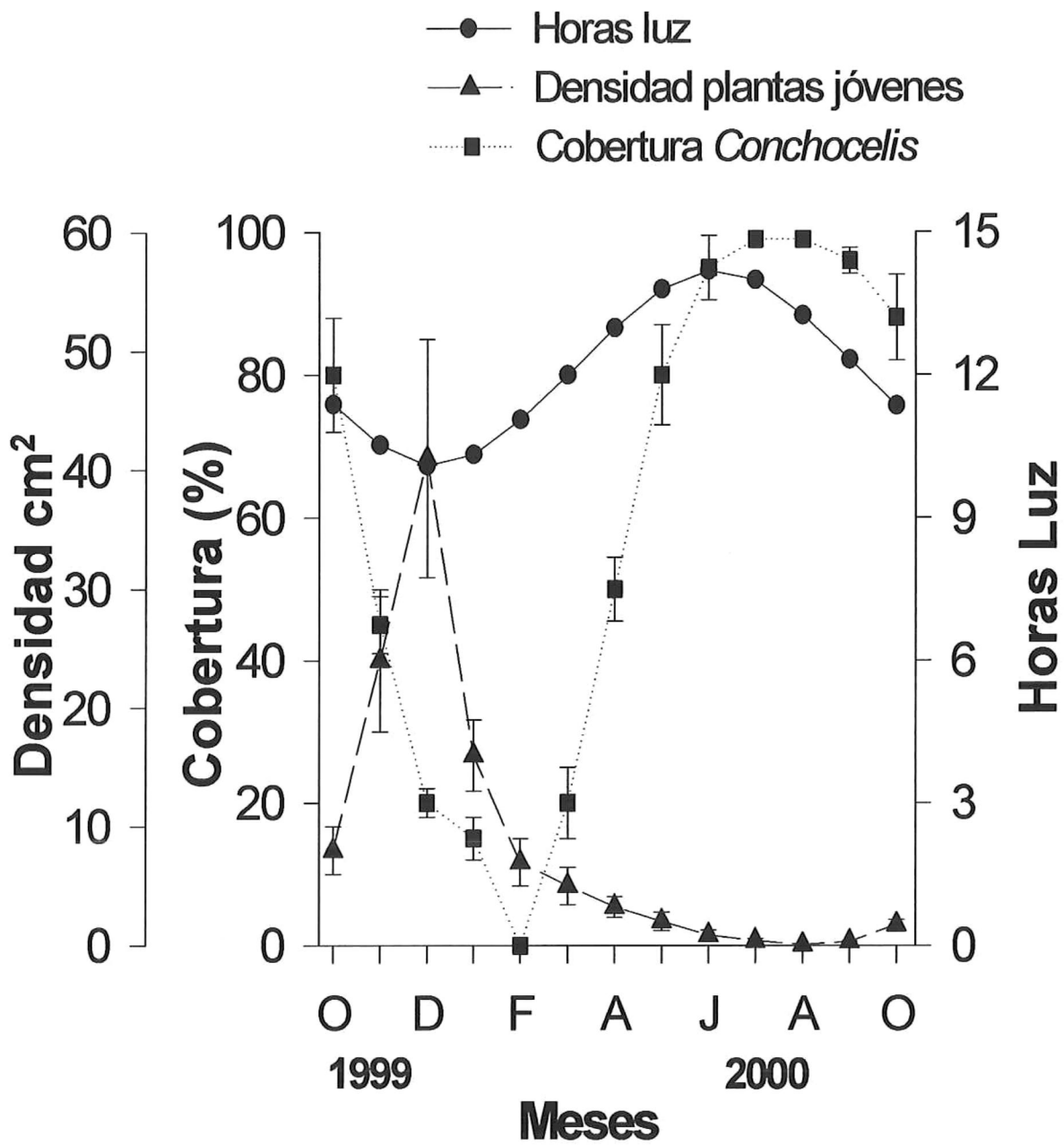


Fig. 16. Reclutas fase *Conchoceleis* y foliar de *Porphyra perforata* sobre conchas de moluscos y fotoperíodo (\pm =E.S.; $n \geq 30$).

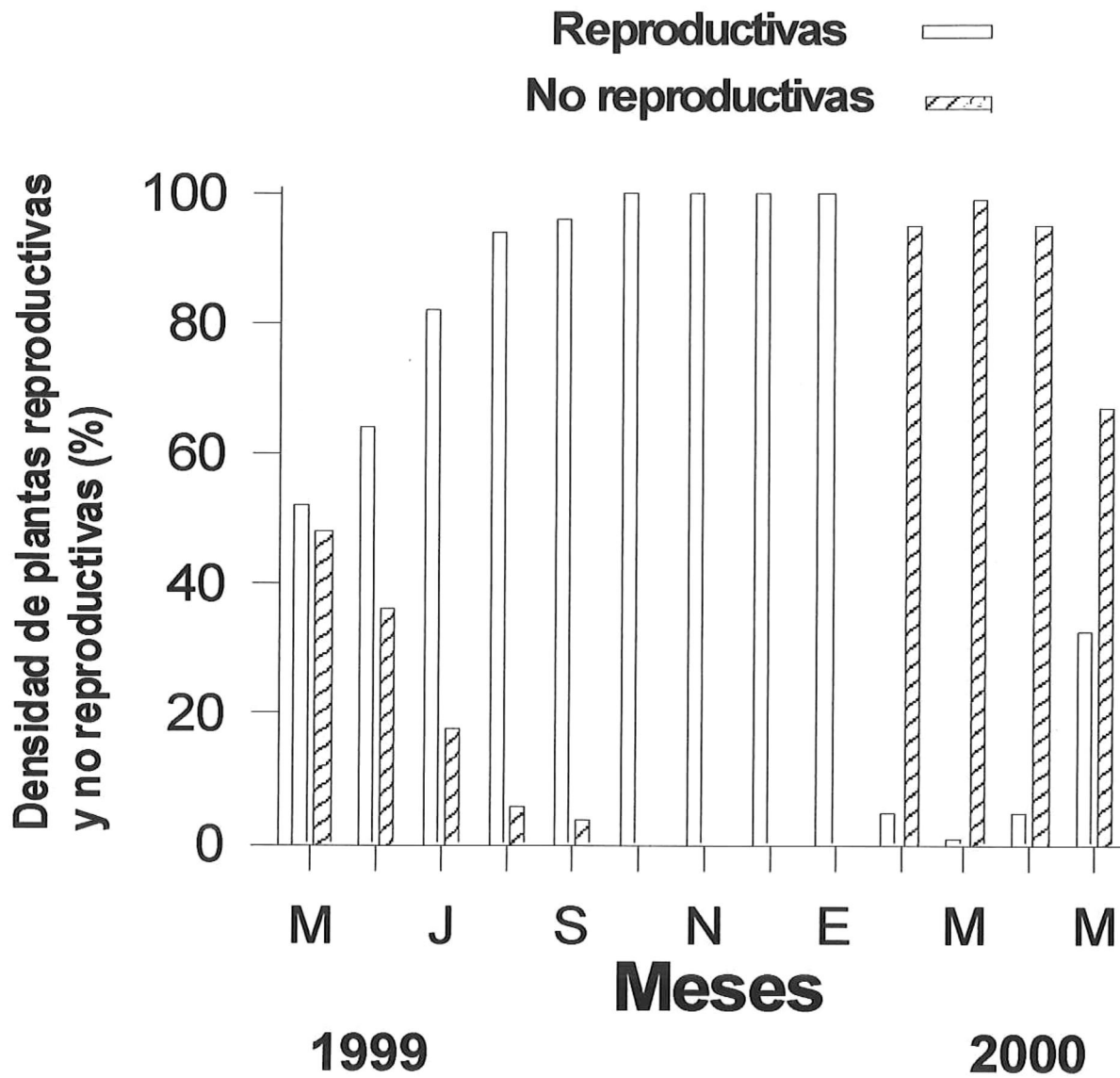


Fig. 17. Porcentaje de plantas reproductivas y no reproductivas en *Porphyra perforata* ($n \geq 150$).

quanta $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a las 10:24 a.m. (Fig. 18). La máxima humedad ambiental fue de 88% a las 6:30 y fue disminuyendo hasta registrar la mínima de 79-82% a las 10:30 (Fig. 19). La velocidad del viento fue mínima (0.3 m s^{-1}) durante la primera hora del experimento y a partir de las 7:30 fluctuó entre 1 y 3 m s^{-1} durante el resto del experimento (Fig. 20). La temperatura ambiental mínima al inicio del experimento fue de $18 \text{ }^{\circ}\text{C}$, aumentando gradualmente hasta $23 \text{ }^{\circ}\text{C}$ al final del experimento (Fig. 21). La menor temperatura del agua fue de $14.9 \text{ }^{\circ}\text{C}$ a las 6:30 y la máxima de 16.8 se registró a las 9:33 (Fig. 22). Referente al efecto de deshidratación e hidratación en la liberación de cigotosporas la prueba de Wilcoxon no arrojó diferencia significativa entre ellas a un 95 % de confianza.

7. Discusión

La mayor liberación de cigotosporas se detectó a bajas temperaturas y fotoperíodos con mayor horas luz o neutros en condiciones controladas de cultivo. Esto coincidió con lo observado en *P. variegata* (Pueschel y Cole, 1985). Dado que la costa de Baja California es influenciada por surgencias desde finales de primavera hasta el verano (Chávez de Ochoa, 1975, Torres-Moye y Acosta-Ruíz, 1986), la hipótesis es que una condición de baja temperatura y mayor período de luz (primavera-verano), dispara *in situ* la liberación de cigotosporas desde finales de primavera hasta verano. Esta condición de surgencia se detectó *in situ* (Punta Kennedy) de abril a septiembre de 2000 (12-14 hrs. luz y temperatura entre 13 y $17 \text{ }^{\circ}\text{C}$) y se reflejó con mayor reclutamiento de la fase *Conchocelis in situ*, sobre los sustratos artificiales.

Los resultados de liberación de espermacios y cigotosporas bajo

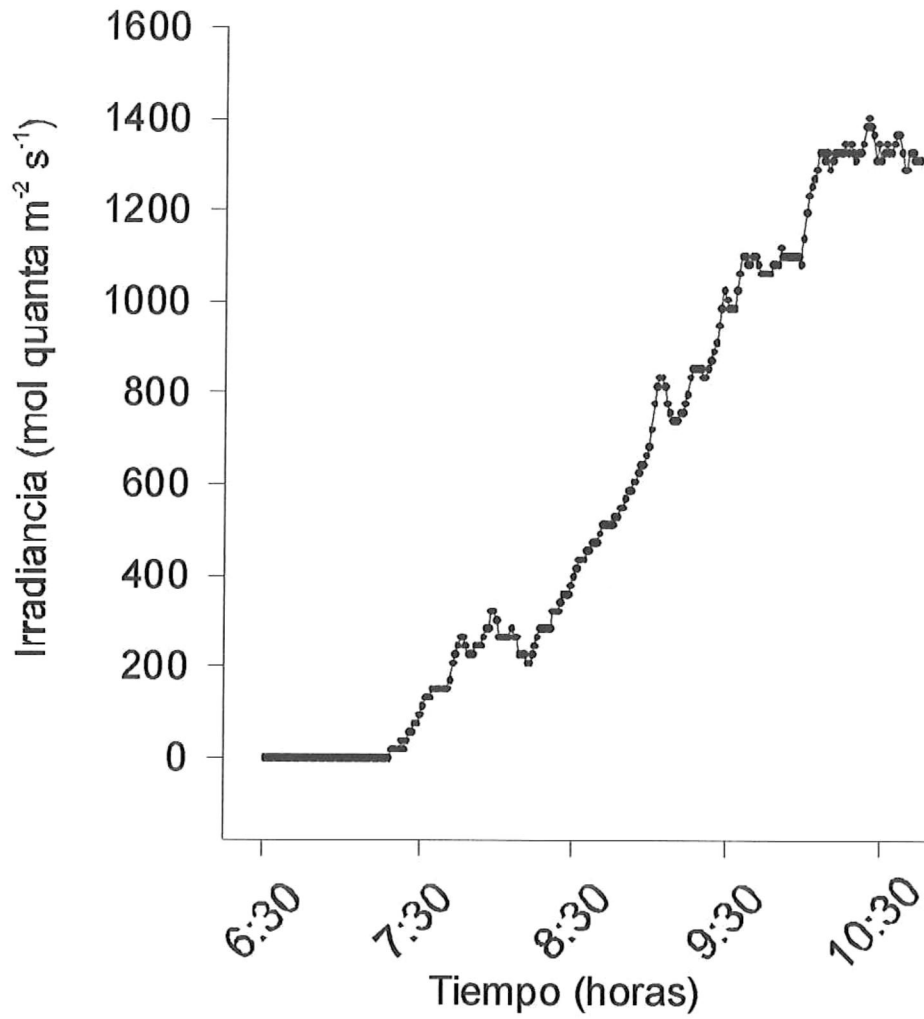


Fig. 18. Irradiancia ambiental en Punta Kennedy durante los experimentos de deshidratación.

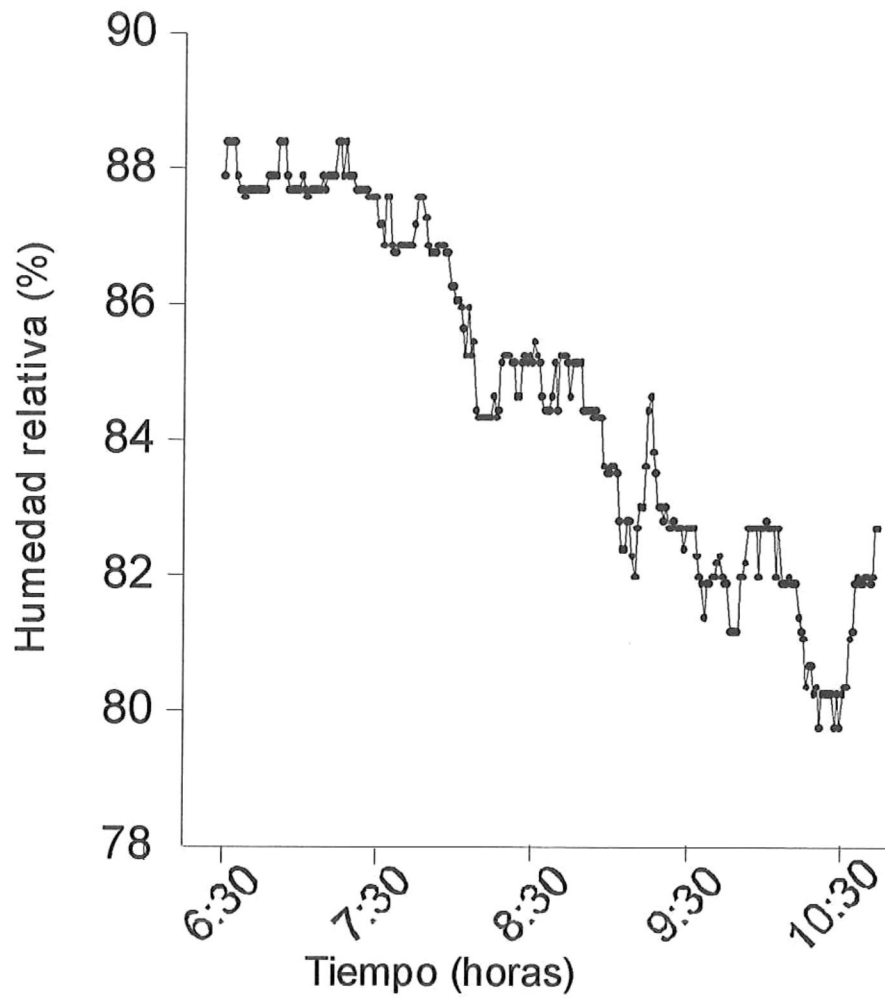


Fig. 19. Humedad ambiental en Punta Kennedy durante los experimentos de deshidratación.

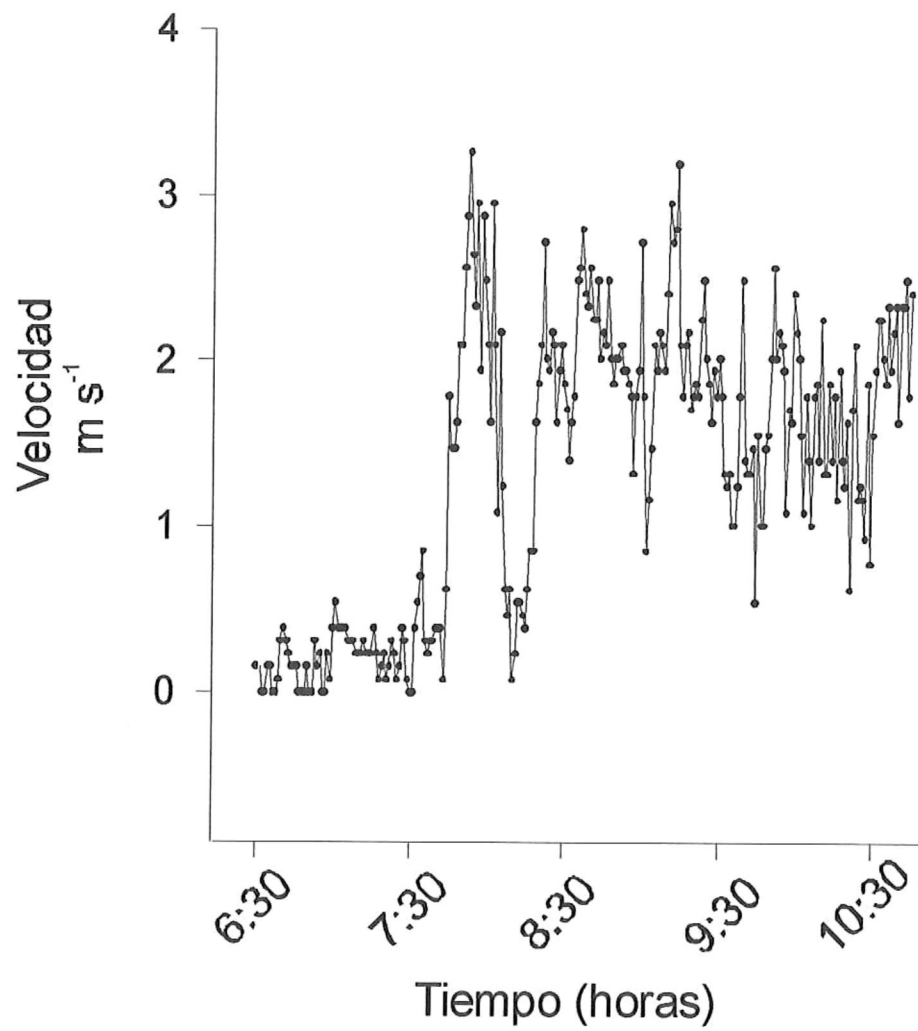


Fig. 20. Velocidad del viento en Punta Kennedy durante los experimentos de deshidratación.

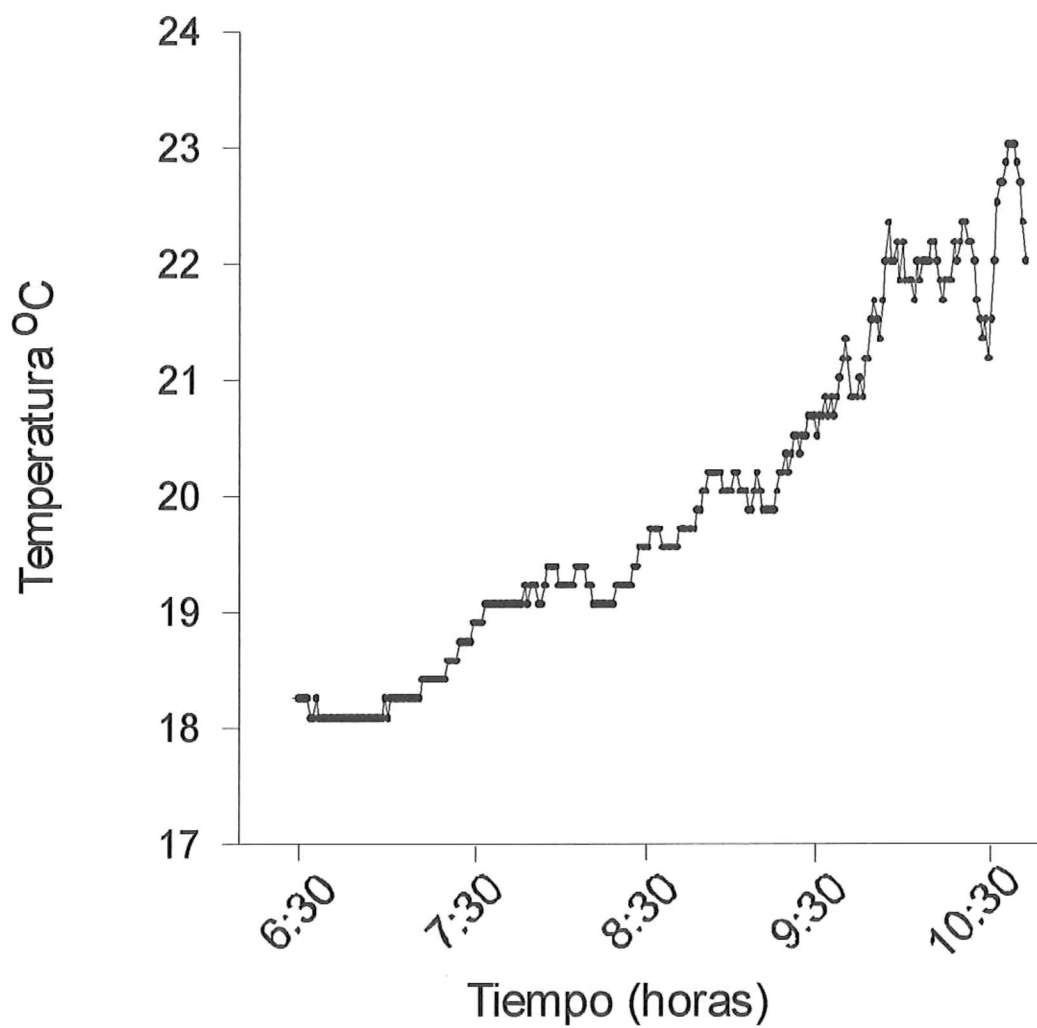


Fig. 21. Temperatura ambiental en Punta Kennedy durante los experimentos de deshidratación.

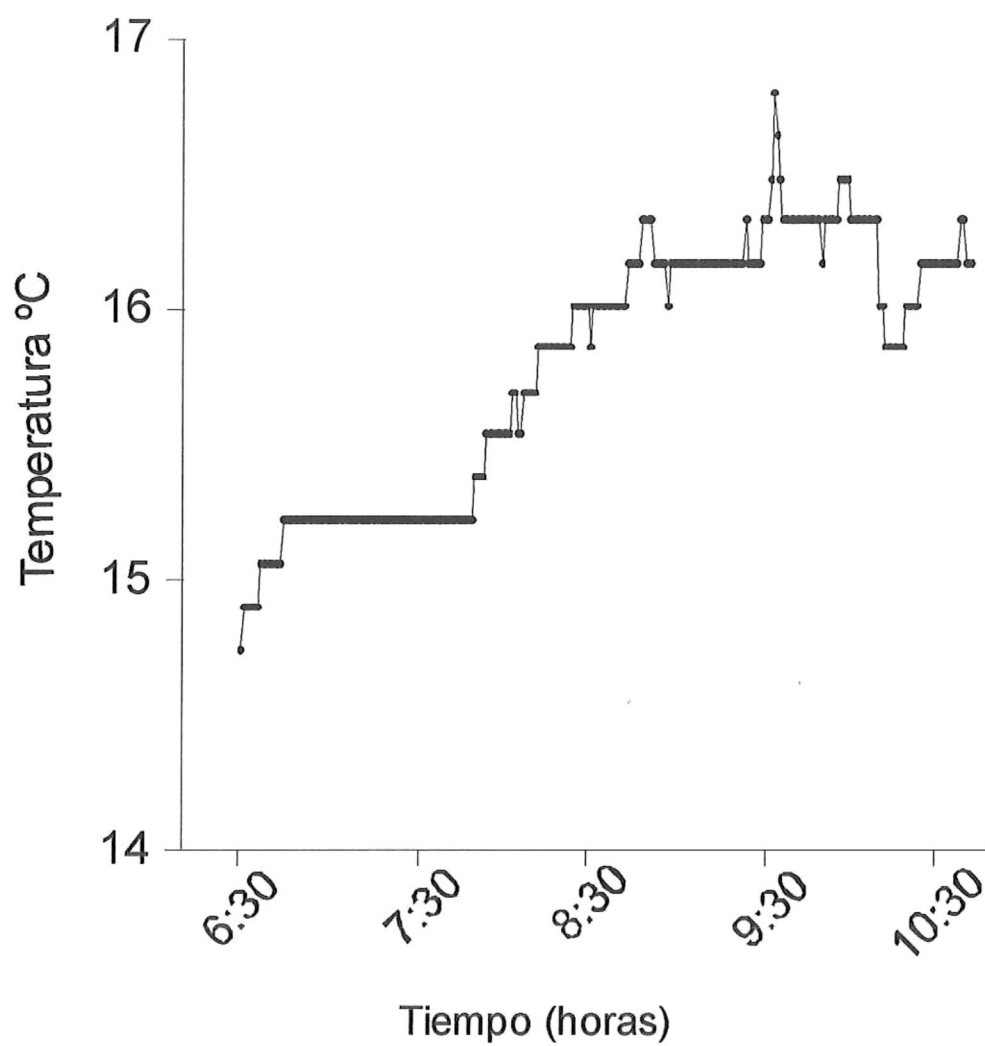


Fig. 22. Temperatura superficial del agua en Punta Kennedy durante los experimentos de deshidratación.

condiciones controladas confirman lo anterior, ya que mayor liberación se presentó en organismos colectados de mayo a septiembre. También, en este período se detectó el mayor intervalo de liberación el cual fluctuó entre 24 y 39 días; los que fueron amplios en comparación con los reportados para otras algas rojas como *P. leucostica*, que liberó cigotosporas entre 5 y 10 días (Sindirelli-Wolff, 1992); *Gracilaria verucosa* (Huds.) Papenf., 20 días (Oza y Krishnamurthy, 1968); *Gracilaria edulis* (Gmel.) Silva, 5 días (Rama-Rao y Thomas, 1974) y *Chondracanthus canaliculatus* (Harvey) Guiry, 18 días (Pacheco-Ruíz *et al.*, 1989). Sin embargo, fueron similares a los de *Gelidium robustum* (Gardner.) Hollenb. & Abb., 29 días (Guzmán del Prío *et al.*, 1972) y *Chondracanthus squarulosus* (Setchell *et Gardner*) Hughey, P. C. Silva *et Hommersand* 35 días (Pacheco-Ruíz, 1999).

En algunos meses se detectaron picos de alta y baja liberación de cigotosporas cada dos, tres, cuatro o hasta 12 días. En las Florideophycidae estos picos de alta y baja liberación son más evidentes; por ejemplo, se reportan picos de alta y baja liberación cada dos a tres días en *Gigartina* sp (West y Crump, 1975) y en *Gracilaria corticata* (Agardh) cada 4 a 5 días (Umamaheswara, 1976). Se desconoce que es lo que provoca dichos ritmos de liberación, pero se atribuyen a algún mecanismo endógeno (hormonas), que acelera o retarda el proceso de liberación de propágulos (Pacheco-Ruíz, 1999).

Liberaciones masivas de espermacios y cigotosporas en *P. perforata* se obtuvieron con facilidad entre uno a siete días a 18 °C, 50 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y 16 horas luz. Por ello, si se pretende cultivar la fase *Conchocelis* de *P. perforata*, bastará con poner tejido reproductivo bajo las condiciones anteriores en un

período que oscile entre uno y siete días, para obtener abundante número de cigospora y sembrarlas sobre conchas de moluscos, proceso descrito en cultivos de Nori en China, Japón y Korea (Oohusa, 1993).

Respecto al efecto de la deshidratación e hidratación *in situ* en la liberación masiva de cigosporas, la prueba de Wilcoxon no arrojó diferencia significativa que indique que existe una relación directa entre la liberación de cigosporas y la deshidratación e hidratación de *P. perforata*. Aparentemente el estrés físico que experimenta la planta no es el detonador biológico que induce a la planta a una mayor liberación. Sin embargo, es significativo señalar que después del período de deshidratación y con 73% de agua perdida, *P. perforata* liberó esporas, tal como las algas que estuvieron siempre sumergidas, lo que indica que estas no sufren algún efecto significativo sobre su esfuerzo reproductivo. Por tal motivo, se puede establecer que *P. perforata* está bien adaptada a su habitat y que sus principales funciones para su supervivencia, como la reproducción y la capacidad fotosintética no se ven afectadas por los largos períodos de desecación a los cuales se ve expuesta (Biebl, 1971; Díaz-Martín, 2002). En este sentido, *Pophyra linearis* del mediterráneo, continúa fotosintetizando a su máximo intervalo aun perdiendo alrededor del 60% de su contenido relativo de agua y todavía fotosintetiza cuando su talo tiene solo el 10% de su contenido relativo de agua (Lipkin *et al.*, 1993). Estudios recientes en *P. perforata* muestran que esta mantiene su intervalo de fotosíntesis máxima (Pmax) hasta con un contenido de agua relativo de 5% en su tejido, este alto rango de Pmax y los bajos valores contenido de agua, probablemente provean

una ventaja a *P. perforata* para la colonización de nuevos habitats en la zona más alta del intermareal, (Cabello *et al.*, 2000; Díaz-Martín, 2002).

Los máximos períodos en la liberación y densidades de espermacios y cigotospora se detectaron entre mayo y septiembre y coincidieron con el pronóstico de Hoffman (1987) para especies templadas, máxima liberación en la época de mayor porcentaje de talos reproductivos y/o de mayor esfuerzo reproductivo. En esta planta el mayor esfuerzo reproductivo (50 al 100%) se localizó entre mayo y septiembre, el cual coincidió con lo reportado en otras investigaciones (Zertuche-González *et al.*, 2000); así como la mayor fecundidad de la especie. Esta mayor liberación de cigotosporas podría atribuirse a una previa liberación de espermacios, como la que se detectó en los experimentos bajo condiciones controladas, los cuales al fecundar las células femeninas, dan como resultado la generación cigotosporangios que al madurar liberan cigotosporas, proceso bastante bien descrito Cole y Conway (1980), para especies de *Porphyra* entre ellas *P. perforata*.

En general, se detectó mayor liberación de cigotosporas que de espermacios. Lo anterior a pesar de que el número de espermacios que se produce por espermatangio es mayor que el número de cigotosporas que se produce por cigotosporangio (128 vs 32) (Abbott y Hollenberg, 1977). La razón de esta diferencia se atribuye a un mayor esfuerzo reproductivo de *P. perforata*, canalizado a la generación de cigotosporangio que de espermatangios; es decir, las láminas presentan mayor área cubierta por cigotosporangio que por espermatangios (82% vs 18%), esto concuerda con lo reportado por West y

Homersand (1981), bajo días largos la fase foliar produce cigotosporangios y espermatangios.

La máxima fecundidad de *P. perforata* se localizó en junio y fue de 2.7×10^6 cigotosporas g^{-1} peso húmedo para el primer día de liberación y durante los primeros 10 días se libera del 60 al 90% de cigotosporas. Esta liberación es significativa comparada con otras algas de importancia económica como *Gracilaria foliifera* (Forsskal) Boergesen, *Gracilariopsis siostedtii* (Kylin) Dawson (Chennubhotla *et al.*, 1973), especies cuya fecundidad se ha calculado con base en plantas completas como *G. robustum* (Guzmán del Prío *et al.*, 1972), *G. edulis*, (Rama-Rao y Thomas, 1974) y *C. canaliculatus* (Pacheco-Ruíz *et al.*, 1989) y similar a *Ch. squarulosus* (2.4×10^6 cigotosporas g^{-1} peso húmedo; Pacheco-Ruíz *et al.*, 2001). Esta mayor densidad de liberación de cigotosporas, que se presentó entre mayo y septiembre, puede ser importante desde el punto de vista ecológico, ya que muchas de estas esporas sirven de alimento a una gran cantidad de filtradores (Hawkins y Hartnoll, 1983) y su consumo masivo tienen efecto negativo directo sobre el reclutamiento de la fase filamentosa *in situ*. A pesar de lo anterior, mayor reclutamiento *in situ* de la fase *Conchocelis* se detectó de abril a noviembre, siempre por encima del 50% de cobertura cm^2 . De diciembre a marzo, el reclutamiento fue menor al 20% de cobertura cm^2 y en febrero no se detectó. Lo anterior atribuible a que la densidad de plantas de *P. perforata* por área en este período fue baja (<1 planta m^2), las laminas eran pequeñas (<4 cm de longitud) y aunque se detectaron algunas en reproducción, un análisis detallado al microscopio dejó ver pocas zonas con cigotosporangios, evidencia de previa liberación. Por otra parte, el tejido en este período es viejo y

se encuentra en proceso de deterioro ya que *P. perforata* es una planta anual, de tal forma que, entre febrero y marzo, solo se localiza “tocones” de la vieja generación y laminas juveniles menores de 2.5 cm de longitud. Lo anterior producto de que entre noviembre y enero, se presentó el reclutamiento de la nueva generación de la fase foliar, producto de que la fase *Conchocelis* es inducida por los días cortos (10:14; L:O) de invierno, a la generación de conchosporangios y la liberación de conchosporas (Hollenberg, 1958, Krishnamurthy, 1969, Cole y Conway, 1977, 1980, Waaland *et al.*, 1987, Waaland *et al.*, 1990).

Lo anterior demuestra lo factible que puede ser reclutar la fase *Conchocelis in situ* (con colectores artificiales, conchas de moluscos) entre mayo y septiembre en la zona media de distribución de la fase foliar (+100 cm por arriba del nivel medio de marea). También se demuestra lo factible de reclutar la fase foliar entre noviembre y febrero sobre colectores artificiales, de tal forma que los colectores con reclutas puedan ser introducidas directamente al cultivo *in situ*, reduciendo costos por manejo bajo condiciones controladas. Sin descartar el hecho de que es posible realizar liberaciones masivas de cigotosporas bajo condiciones controladas, las cuales se pueden utilizar para realizar siembras directas sobre conchas de moluscos y generar bajo condiciones controladas cultivos de la fase *Conchocelis* de *P. perforata*. Ahora bien, tomando en consideración que esta especie ya se utiliza como alimento para abulón, en las granjas de cultivo localizadas en las costas del Pacífico de Baja California (Arroyo-Ortega y García-Lepe, 1999), este trabajo contribuye con las siguientes pautas que pudieran ser utilizadas para un cultivo de *P. perforata* en Baja

California: Las condiciones controladas para la mayor liberación de cigotosporas son temperatura de 15 °C, fotoperíodo de 16:8 (L:O) e irradiancias entre 5 y 300 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, con liberación masiva en los primeros 10 días. Los meses de junio a noviembre son los más favorables para obtener mayores liberaciones. Las plantas reproductivas se presentan entre mayo y enero y el reclutamiento de la fase *Conchocelis* es entre mayo a septiembre y de la fase foliar entre octubre y febrero.

8. Literatura citada

- Abbott, I.A. and G.J. Hollenberg. 1977. Marine algae of California. Stanford Univ. Press, Stanford Calif. 827 pp.
- Arroyo-Ortega, J. E. y G. García-Lepe. 2000. Variación de la longitud y peso de la semilla de abulón rojo (*Haliotis rufescens*) causada por combinaciones de algas utilizadas como dietas. Congreso Nacional de Oceanografía. 12:193 (**Resumen**).
- Biebl, R. 1971. Temperature Resistance of Marine Algae. Proc. Int. Seaweed Symp. 7:23-28.
- Brynn, J.A. and P. Cook. 1998. Rotation diets: A method of improving growth of cultured abalone using natural algal diets. Journal of Shellfish Research, Vol. 17, No. 3, 635-640.
- Cabello-Pasini, A., M.A. Díaz-Martín, R. Muñiz-Salazar, J.A. Zertuche-González & I. Pacheco. 2000. Effect of Temperature and Desiccation on the Photosynthetic Performance of *Porphyra perforata*. J. Phycology 36:10 (**Resumen**)
- Conway, E. 1974. An examination of the original specimens of *Porphyra perforata* J. Ag. (Rhodophyceae, Bangiales). Phycol. 13:173-177.
- Cole, K and E. Conway. 1977. Studies in the Bangiaceae: structure and reproduction of the *Conchocelis* of *Porphyra* and *Bangia* in culture (Bangiales, Rhodophyceae). Phycol. 16:205-216.

- Cole, K and E. Conway. 1980. Stuidies in the Bangiaceae: Reproductive Modes. Bot. Mar. 23:545-553.
- Conway, E. 1974. An expamination of the original specimens of *Poprhyra perforata* J. Ag. (Rhodophyceae, Bangiales). Phycologia 13:173-177.
- Conway, E. 1969. An examination of the original specimens of *Porphyra perforata* J. Ag. (Rhodophyceae, Bangiales). Phycol. 13:173-177.
- Chávez de Ochoa, C. 1975. Algunas condiciones de surgencia durante la primavera de 1974, para el área adyacente a Punta Banda, Baja California. Ciencias Marinas 2:111-124.
- Chennubhotla, V.S.K., N. Kallaperumal, J.R. RaMalingam and S. Kalimuthu. 1973. Growth, reproduction and spore output in *Gracilaria folifera* (Forsskal) Boergesen and *Gracilariopsis sjoestedtii* (Kylin) Dawson around Mandapan. Indian J. Fish., 20,76-84.
- Dawson, E.Y. 1960. A review of the ecology, distribution and affinities of the benthic flora, In: The Biogeography of Baja California and Adjacents Seas. Part. II. Marine Biotas. Syst. Zool. 9:93-100.
- Díaz-Martín, M.A.A. 2002. Efecto de la temperatura y la desecación sobre la fotosíntesis de *Porphyra perforata* (Rhodophyta). Tesis Maestría. Universidad Autónoma de Baja California, México. pp 63.
- Griffin, N.J., J.J. Bolton and R.J. Anderson. 1999. Distribution and population dynamics of *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta) in the southern Western Cape, South Africa. Journal of Applied Phycology 11:429-136.
- Guillard, R.R.L. 1973. Methods for microflagellates and nanoplankton. In Stein, J.R. (ed.), Handbook of Phycological Methods: Culture Methods and Growth Measurements, pp. 53-68. Cambridge University Press, Cambridge.
- Guzmán-Del Prío, S., S. de La Campa-de Guzmán and J. Pineda-Barrera. 1972. Shedding rhythm and germination of spores in *Gelidium robustum*. Proc. Intl. Seaweeds Symp., 7:221-228.
- Hawkins, S.J. and R.G. Hartnoll. 1983. Grazin on intertidal algae by marine invertebrates. Ocenogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 21,195-282.

- Herbert, S.K. and Waaland, J.R. 1988. Photoinhibition of photosynthesis in a sun and a shade species of the red algal genus *Porphyra*. *Marine Biology* 97, 1-7.
- Herbert, S.K. 1990. Photoinhibition Resistance in the Red Alga *Porphyra perforata*. *Plant Physiol.* 92, 514-519.
- Hoffmann, A. J. 1987. The arrival of seaweed propagules at the shore: A Review. *Bot. Mar.*, 30:151-165.
- Hollenberg, G.J. 1958. Culture studies of marine algae. III. *Porphyra perforata*. *Am. J. Bot.* 45:653-656.
- Krishnamurthy, V. 1969. The *Conchocelis* phase of three species of *Porphyra* in culture. *J. Phycol.* 5:42-47.
- Lee, J.A. and B.H. Brinkhuis. 1988. Seasonal light and temperature interaction effects on development of *Laminaria saccharina* (Pheophyta) gametophytes and juvenile sporophytes. *J. Phycol.*, 24, 132-140.
- Lipkin, Y., S. Beer and A. Eshel. 1993. The Ability of *Porphyra linearis* (Rhodophyta) to Tolerate Prolonged Period of Desiccation. *Bot. Mar.*, 36:517-523.
- Oohusa, T. 1993. The cultivation of *Porphyra* "Nori". In Ohno, M and Critchley, A.T. (eds.), *Seaweeds Cultivation and Marine Ranching*, pp. 57-73. Japan International Cooperation Agency (JICA), Yokosuka, Japan.
- Oza, R. M. and V. Krishnamurthy. 1968. Studies on carposporic rhythm of *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. *Bot. Mar.*, 11: 118-121.
- Pacheco-Ruiz I., J.A. Zertuche-Gonzalez, F. Correa-Diaz, F. Arellano-Carbajal and A. Chee-Barragán. 1999. *Gracilariopsis lemaneiformis* beds along the west coast of the Gulf of California, México. *Hydrobiologia* 398/399: 509-514.
- Pacheco-Ruiz, I. 1999. Historia de vida de *Chondracanthus pectinatus* (Gigartinales, Rhodophyta) en la costa noroeste del Golfo de California. Tesis Doctoral. UABC. México. 123 pp.
- Pacheco-Ruiz, I., Zaúl García Esquivel y L.E. Aguilar Rosas. 1989. Spore discharge in the carragenophyte *Gigartina canaliculata* (Rhodophyta, Gigartinales), *J. Exp. Biol. Ecol.*, 126: 293-299.

- Pacheco-Ruiz, I., Zaúl García Esquivel, R. Valenzuela-G y L.E. Aguilar Rosas. 1986. Variación estacional de biomasa y observaciones ecológicas en *Porphyra perforata* J. Ag. (Rhodophyta, Bangiales) en la Bahía de Todos Santos Baja California, México. *Ciencias Marinas* 12: 62-69.
- Pueschel, C.M. and K.M. Cole. 1985. Ultrastructure of germinating carpospores of *Porphyra variegata* (Kjellm.) Hus (Bangiales, Rhodophyta). *J. Phycol.* 21:146-154.
- Rama-Rao, K. and P.C. Thomas. 1974. Shedding of carpospores in *Gracilaria edulis* (Gmel.) Silva. *Phykos* 13:54-59.
- Salgado-Rogel M.L. y J.A. Zertuche-González. 2001. Development of the Conchocelis stage of *Porphyra perforata* from the temperate Mexican Pacific. *J. Phycol.* 37 (3):43-44 (**Resumen**).
- Santelices, B y M. Avila. 1986. Bases biológicas para maximizar cosecha de "luche" (*Porphyra columbina* Montagne) en Chile central. *Actas II Congr. Algas Mar. Chilenas.* 201-211.
- Scagel R.F., Gabrielson P.W., Garbary D.J., Golden L., Hawkes M.W., Lindstrom S.C., Oliveira J.C. y Widdowson T.B. 1989. A synopsis of the benthic marine algae of British Columbia, Southeast, Alaska, Washington and Oregon. *Phycological Contribution No 3, Dept. of Botany. University of British Columbia.* 535 pp.
- Sindirelli-Wolff, M. 1992. The influence of temperature, irradiance and photoperiod on the reproductive life history of *Porphyra leucostica* (Bangiales, Rhodophyta) in laboratory culture. *Bot. Mar.* 35: 251-257.
- Smith, G.M. 1944. *Marine algae of the Monterey Peninsula, California.* Stanford University Press 622 pp.
- Torres-Moye, G. y M.J. Acosta-Ruiz. 1986. Algunas propiedades químicas indicadoras de eventos de surgencias costeras y de la contracorriente subsuperficial en un área cercana a Punta Colonet, Baja California. *Ciencias Marinas* 12:10-25.
- Umamaheswara, R.M. 1976. Spore liberation in *Gracilaria corticata* J. Agardh, growing at Mandapam. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 21:91-98.

- Waaland, J.R., L.G. Dickson and E.C.S. Duffield. 1990. Conchospore production and seasonal occurrence of *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta) in Washington State. *Hydrobiologia* 204/205:453-459.
- Waaland, J.R., L.G. Dickson and J.E. Carrier. 1987. *Conchocelis* growth and photoperiodic control of conchospore release in *Porphyra torta* (Rhodophyta). *J. Phycol.* 23:399-406.
- West, J.A. and E. Crump. 1975. Carpospore discharge periodicity in excised cystocarpic papillae of *Gigartina-Petrocelis* (Rhodophyta). *J. Phycol.*, Vol.II (Suppl.):17 (**Resumen**).
- West, J.A. and Homersand, 1981. Rhodophyta: Life histories. In Loban and Wynne (eds.). *The biology of seaweeds*. Univ. Calif. Press. Berkley. 137-141 pp.
- Winer, B.J, D.R. Brown, K.M. Michels. 1991. *Statistical principles in experiemntal desing*. 3^{ra}. Mc Graw-Hill. New York. 1057 pp.
- Yarish C., R. Wilkes, T. Chopin, X.G. Fei, A.C. Mathiedon, A.S: Klein, C.D: Neefus, G.G: Mitman and I. Levine. 1998. Domestication of indigenous *Porphyra* (nori) species for commercial cultivation in Northeast America. *World Aquaculture* pp. 27-29, 55
- Zar, J.H. 1997. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall Inc., Englewood Cliffs, N.J. 620 pp.
- Zertuche-González, J.A., I. Pacheco-Ruíz, A. Cabello-Pasini, A. Chee-Barragán, J.M. Guzmán, A. Galvez, E. Arrollo and C. Yarish. 2000. In situ growth and reproduction of *Porphyra perforata* in the Pacific coast of Baja California. *J. Phycol.* 36:72. (**Resumen**).