

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS



HISTORIA DE VIDA DE *Porphyra hollenbergii* DAWSON
(RHODOPHYTA) ESPECIE ENDEMICA DEL GOLFO DE
CALIFORNIA, MEXICO

T E S I S

QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA
OBTENER EL GRADO DE

DOCTOR EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFIA COSTERA

PRESENTA

JUAN MANUEL LOPEZ VIVAS

ENSENADA, BAJA CALIFORNIA, MEXICO. ENERO DE 2011

RESUMEN

HISTORIA DE VIDA DE *Porphyra hollenbergii* DAWSON (RHODOPHYTA) ESPECIE ENDEMICA DEL GOLFO DE CALIFORNIA, MEXICO.

La biología de *Porphyra* C. Agardh 1824 se ha investigado extensivamente debido a la producción de “Nori” y su valor económico. El cultivo de *Porphyra* es probablemente uno de los más avanzados dentro de la maricultura de las algas marinas. Su producción mundial es de 1.4 millones de toneladas métricas anuales de “nori” con un valor de 1.200 billones de dólares. Uno de los problemas más fuertes que presenta el género *Porphyra* es su taxonomía. La razón, presenta una morfología simple por lo que incluye muchas especies crípticas o gemelas debido a su plasticidad fenotípica. Este y otros caracteres hacen difícil la identificación de las especies. La imprecisión en la taxonomía del género también tiene implicaciones serias en estudios ecológicos. Estas dificultades han estimulado a muchos investigadores al uso de técnicas de biología molecular para el estudio del género *Porphyra*, en su taxonomía, historia de vida, distribución y ecología. En el Golfo de California, México, se describen dos especies endémicas y dioicas *Porphyra hollenbergii* Dawson 1953 y *Porphyra pendula* Dawson 1953, basadas en caracteres taxonómicos. La evaluación de la distribución geográfica de *P. hollenbergii* a lo largo del Golfo de California, se realizó a partir de datos morfológicos anatómicos, reproductivos de su historia de vida y datos moleculares. Nuestra hipótesis fue que solo existe una especie endémica en el Golfo de California. Esta se comprobó con ayuda de dos loci, *rbcL* del plastido y el gen rADN 18S parcial, conjuntamente con las observaciones morfológicas. Para ello se recolectaron muestras de 13 localidades de febrero de 1998 a abril de 2009. Las muestras presentaron morfologías y hábitos de crecimiento similares, comparten un tipo de descripciones muy similares, así como el registro de hábitats. En total, se analizaron 31 individuos. La diversidad genética global fue del 0.011 y 0.0144, la diversidad de nucleótidos fue 0.03497 y 0.0212 para el gen *rbcL* y 18S, respectivamente. Un total de nueve haplotipos fueron identificados para ambos genes *rbcL* y 18S. Los resultados indican que para el Golfo de California, por lo menos existen cinco especies dioicas de *Porphyra* con características muy similares. Los árboles filogenéticos basados en rADN 18S parciales y los datos de secuencia de *rbcL*, muestran una profunda división en el género que obviamente no está correlacionado con las características morfológicas, e indican que los representantes de especies dioicas de *Porphyra* del Golfo de California han sido objeto de un largo aislamiento reproductivo. Finalmente la distribución de *P. hollenbergii* queda restringida a la región central y sur del área y solo se ubicó en dos localidades; Punta Chivato y Bahía Agua Verde. Cabe mencionar que existen 4 especies más que presentan características similares, tres de ellas pertenecen a un nuevo taxa, con una distribución en la región sur del Golfo de California. *P. pendula* ya descrita para el Golfo de California, tiene una distribución restringida en la región norte. La historia de vida de *P. hollenbergii*, se investigó en relación a la temperatura, fotoperíodo y al nivel del flujo de fotones. Nuestra hipótesis es que la

historia de vida de *P. hollenbergii* es controlada por las temperaturas extremas (<10°C a > 30°C), fotoperiodos (corto/neutral/largo) y niveles de flujo de fotones (baja/alta luz). Experimentos de cultivo se establecieron mediante un diseño factorial 5x5x3 con cinco niveles de flujo de fotones (10, 20, 40, 60 y 80 $\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{s}^{-1}$), cinco temperaturas (10, 15, 20, 25 y 30°C) y tres fotoperíodos (8L:16, 12:12 y 16:8; luz:oscuridad). Para la fase gametófita, la liberación óptima de cigotosporas fue a 15°C, con un nivel de flujo de fotones de 60 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y fotoperíodo largo (16L: 8O). La germinación fue mejor a 20°C, un nivel de flujo de fotones de 60 $\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y un fotoperíodo largo 16L:8O. El número de arquésporas por mm^{-2} de la fase conchocelis fue significativamente diferentes a las condiciones 20°C, 40 $\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{s}^{-1}$, y en 12L:12O. El número de ramas conchosporangiales por mm^{-2} y conchosporangios fueron significativamente diferentes a 20°C, 20 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, y en 8L:16O. Las conchosporas se liberaron después de 6 semanas a 10°C, 20 $\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 8L:16O. En base a estos resultados, la temperatura del agua fue el factor limitante para el crecimiento conchocelis. Sin embargo, es la combinación de la temperatura alta del agua y fotoperíodo, las condiciones ambientales que parecen controlar el desarrollo de arquésporas y conchosporas. La historia de vida de *P. hollenbergii* fue controlada por una serie de factores en cada etapa, lo que claramente se observa es la influencia del medio ambiente ó del hábitat sobre la especie.

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS
POSGRADO EN OCEANOGRAFIA COSTERA

HISTORIA DE VIDA DE *Porphyra hollenbergii* DAWSON (RHODOPHYTA)
ESPECIE ENDEMICA DEL GOLFO DE CALIFORNIA, MEXICO.

T E S I S

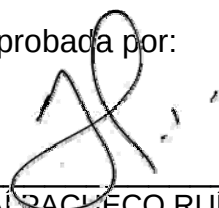
QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA
OBTENER EL GRADO DE

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA

JUAN MANUEL LÓPEZ VIVAS

Aprobada por:



Dr. ISAI PACHECO RUÍZ
Presidente del jurado



Dr. JOSÉ ANTONIO ZERTUCHE GONZÁLEZ
Sinodal



DR. RAFAEL RIOSMENA RODRÍGUEZ
Sinodal



Dr. CHARLES YARISH
Sinodal



Dr. EUGENIO DE JESUS CARPIZO ITUARTE
Sinodal

DEDICATORIA

Con cariño y respeto dedico esta tesis Doctoral a mis Padrinos Rubén Jiménez y Herminia González de la Llave ya que como padres son un gran ejemplo y sin su generoso apoyo no hubiese concluido este trabajo. A sus hijos y hermanos gracias por su apoyo Luis, Rubén, Alfredo, Marco y Guillermo. A mis padres Videlma y Juan Manuel aun que ya no estés entre nosotros, a mis hermanos aun que lejos durante toda esta etapa de estudios siempre pendientes de todas mis aventuras, Elsa, Martha, Sara, Aida, Carlos y Videlma.

FRASE CELEBRE

Bajo las condiciones más rigurosamente controladas de irradiancia, temperatura, fotoperiodo, nutrientes, salinidad, pH y otras variables, el organismo hará lo que le dé la gana.

LEY DE HARVARD

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (proyecto CONACYT-50173Q) quien también otorgó la beca de doctorado (CONACYT 157780) y a la Universidad Autónoma de Baja California (proyecto convocatoria interna UABC, 0572).

Al Dr. Isaí Pacheco por aguantarme durante estos 10 años, por el apoyo para la realización de esta tesis, comentarios realizados, el tiempo dedicado y confianza otorgada durante la maestría y el doctorado, y recordarle que aún quedan proyectos pendientes.

Agradezco a los Doctores. Charlie Yarish y Rafael R², por su apoyo incondicional para la realización de esta tesis doctoral y por todas las horas invertidas en las revisiones realizadas a este trabajo. No me queda más que agradecerles ya que no se cómo pagarles las horas dedicadas a este documento, y a los artículos por publicar, gracias por todo.

A mi amiga y compañera de estudios aun que ella siempre un paso adelante Dra. Raquel Muñiz, por su confianza, su apoyo (moral y financiero) en los momentos difíciles, sus revisiones, comentarios y sus consejos para que terminara este trabajo. Gracias por dejarme estrenar el laboratorio de biología molecular de la escuela de medicina, agradezco cada uno de esos reactivos que me proporcionaste para avanzar y concluir con el capítulo.

A los sinodales y revisores de este trabajo Dr. José Zertuche y Dr. Eugenio Carpizo, por sus revisiones y comentarios, así como por su apoyo y solidaridad prestada para la realización de este trabajo.

También agradezco a todos los que participaron en el trabajo de laboratorio, en especial a Alberto Gálvez T., Nelva Lorena y Sandra Moreno estudiantes del programa de maestría UABC por su apoyo y ayuda en el laboratorio de biología molecular, estudiantes de Biología de la UABC. Al personal de la UABCS del laboratorio de botánica marina por su asistencia durante el trabajo de campo, “Nada nos Detiene”. Agradecemos el apoyo de Connecticut Sea Grant College Program, a la Iniciativa Nacional de Acuicultura Marina (NOAA, EE.UU. Departamento de Comercio) y al programa US-AID, al programa de vinculación entre la Universidad Autónoma de Baja California y la Universidad de Connecticut (UABC-UCONN).

A todos aquellos compañeros y alumnos del laboratorio de botánica marina del IIO estudiantes de licenciatura, maestría y doctorado, los cuales compartieron conmigo ratos tristes, alegres y aventuras. Con cariño a la comisión organizadora de los viernes de deportes extremos: Constanza, Mariana, Fernanda, Alfredo=Jimeno. A mis alumnos de estancias por su ayuda en el mantenimiento del cepario muchas gracias (Constanza, Edith, Carmen, Yesica, Michelle, Stefanni, Christian, Paty, Francisco, Fernando, Liliana, Anayancie, Adriana y Olimpia).

A todo el personal de IIO y FCM que han estado pendientes del desarrollo de esta tesis, Sra. Hortensia muchas gracias por todas las cartas y el apoyo otorgado.

Agradezco a todos mis compañeros del laboratorio de Botánica Marina de la UABCS por estar pendientes de mi tesis y por toda la ayuda prestada para las salidas de campo de las cuales obtuve material para esta tesis. Gracias a Jazmín, Alvin, José, Jorge, Carmen, Cyndi, Enrique, Karina y Juan. A los nuevo integrantes del laboratorio por darme el tiempo y el espacio para poder terminar este trabajo, por lo que les agradezco a Valerie, Josue, Ana, Ilse y Belen.

ÍNDICE

RESUMEN.....	I
VOTOS PROBATORIOS.....	III
DEDICATORIA.....	IV
FRASE CELEBRE.....	IV
AGRADECIMIENTOS.....	V
INDICE.....	VIII
 CAPÍTULO I.....	 1
EL GENERO <i>Porphyra</i> C. AGARDH (BANGIALES, RHODOPHYTA).....	1
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
IMPORTANCIA.....	1
CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA.....	3
DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y VERTICAL.....	5
DESCRIPCIÓN GENERAL DEL GÉNERO <i>Porphyra</i>	5
FASE MACROSCÓPICA.....	6
FASE MICROSCÓPICA.....	7
REPRODUCCIÓN SEXUAL.....	7
REPRODUCCIÓN ASEXUAL.....	8
DATOS MOLECULARES.....	11
 CAPÍTULO II.....	 13
ANTECEDENTES DE <i>Porphyra hollenbergii</i> DAWSON.....	13
ANTECEDENTES GENERALES.....	13
FASE FOLIAR.....	13
FASE FILAMENTOSA.....	17
LOCALIDAD TIPO Y MATERIAL TIPO.....	19
DATOS MOLECULARES.....	20
ÁREA DE ESTUDIO.....	20
CORRIENTES EN EL PACÍFICO NOROCCIDENTAL MEXICANO.....	25

CAPITULO III.....	27
DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LA FASE FOLIAR DE <i>Porphyra hollenbergii</i>	27
DAWSON (BANGIALES, RHODOPHYTA).....	27
INTRODUCCIÓN.....	27
ANTECEDENTES.....	29
DISTRIBUCIÓN ACTUAL DE LAS ESPECIES DE <i>Porphyra</i> REGISTRADAS PARA EL GOLFO DE CALIFORNIA.....	29
JUSTIFICACIÓN.....	33
OBJETIVOS.....	34
HIPÓTESIS.....	34
METODOLOGÍA.....	35
RESULTADOS.....	36
LOCALIZACION DE <i>Porphyra hollebergii</i> EN EL GOLFO DE CALIFORNIA.....	39
OBSERVACIONES ECOLÓGICAS A LOS LARGO DE SU DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA....	42
DISCUSIÓN.....	44
 CAPÍTULO IV.....	 49
GENÉTICA DE LA FASE FOLIAR DE <i>Porphyra hollenbergii</i> DAWSON (BANGIALES, RHODOPHYTA).....	49
INTRODUCCIÓN.....	49
ANTECEDENTES.....	51
JUSTIFICACIÓN.....	53
OBJETIVOS.....	53
HIPÓTESIS.....	54
MATERIALES Y MÉTODOS.....	54
EXTRACCIÓN DE ADN.....	54
ELECTROFORESIS.....	55
AMPLIFICACIÓN DE LOS GENES <i>RBCL</i> Y <i>18S</i>	56
ELECTROFORESIS 1.4%.....	57

PURIFICACIÓN.....	58
SECUENCIACIÓN.....	58
ANÁLISIS GENÉTICO DE LA SECUENCIA DEL GEN <i>RBCL</i> Y <i>18S</i>	58
RESULTADOS.....	59
ANÁLISIS MOLECULARES.....	59
DISCUSIÓN.....	74
 CAPÍTULO V.....	 79
HISTORIA DE VIDA DE <i>Porphyra hollenbergii</i> DAWSON (BANGIALES, RHODOPHYTA)...	79
INTRODUCCIÓN.....	79
ANTCEDENTES.....	91
HIPÓTESIS.....	94
OBJETIVOS.....	95
OBJETIVO GENERAL.....	95
OBJETIVOS PARTICULARES.....	95
MATERIALES Y MÉTODOS.....	96
RESULTADOS.....	99
CRECIMIENTO DE LA FASE CONCHOCELIS.....	99
REPRODUCCION ASEXUAL DE LA FASE CONCHOCELIS POR ARQUÉSPORAS.....	103
FORMACIÓN DE CONCHOSPORANGIOS.....	107
LÍMITES DE TOLERANCIA TÉRMICA.....	113
RESUMEN DE LAS MEJORES CONDICIONES PARA EL CRECIMIENTO Y REPRODUCCION DE LA FASE CONCHOCELIS DE <i>Porphyra hollenbergii</i>	117
DISCUSIONES.....	120
CRECIMIENTO.....	121
ARQUÉSPORAS.....	124
FORMACIÓN DE CONCHOSPORANGIOS.....	126
TOLERANCIA TÉRMICA.....	133
CONCLUSIONES.....	135
LITERATURA CITADA.....	137

LISTA DE FIGURAS

Figura 2.1. a) Fase foliar de <i>P. hollenbergii</i> (frondas lanceolados, lineales) talos inmaduros rosa pálido, talos femeninos rojos con verde olivo a purpuras, masculinos amarillos, hialinos. Escala 100 mm b) Células vegetativas de forma irregular (sección transversal), talo monostromático. Escala 25 µm. c) Cloroplasto en forma de estrella (flecha verde). Escala 22 µm.....	15
Figura 2.2. Anatomía y morfología reproductiva en <i>P. hollenbergii</i> . a) formación del paquete espermatangial (barra 20 µm); b) vista de los paquetes espermatangiales en dos hileras (sección transversal; barra 85 µm). c) Espermatangios en paquetes 64 (4/a x 4/b) (vista superficial; barra 20 µm). d) Espermatangio, en paquetes 64 (4/b x 8/c) (sección transversal; barra 35 µm). e) Cigotosporangios en paquetes de 8 (2/a x 2/b) (vista superficial; barra 25 µm). f) Cigotosporangios en formación, se observan dos hileras de paquetes (sección transversal; barra 90 µm). g) Cigotosporangio, en paquetes de 8 (2/a x 2/b) (vista superficial; barra 12.5 µm). h) Cigotosporangios, en paquetes de 8 (2/b x 2/c) dos hileras de paquetes (sección trasversal; barra 35 µm).....	16
Figura 2.3. Cigotospora de <i>P. hollenbergii</i> con germinación tipo <i>Ceramium</i> . a) formación de la primera célula del filamento. Escala de la barra 15 µm.....	17
Figura 2.4. Filamento conchocelis con ramificación (barra 25 µm).....	17
Figura 2.5. Conchosporangios incipientes en <i>P. hollenbergii</i> . a) Primera célula del conchosporangio a los 5 días (barra 20 µm). b) Dos células del conchosporangio a los 5 días (barra 20 µm). c) Tres células del conchosporangio (barra 15 µm). d) Siete células del conchosporangio (barra 15 µm). e) Once células del conchosporangio después de 15 días (barra 10 µm).....	18
Figura 2.6. Material tipo de <i>Porphyra hollenbergii</i> de Bahía Agua Verde, B.C.S., recolecta realizada por Dawson, E.Y. en Febrero de 1940, con apoyo de la Allan Hancock Foundation. Material Herbario de la Universidad de California en Berkeley. No. 539-40, USC 5838, LAM 049564 y 50462. Material antes perteneciente al Museo de Historia Natural de Los Angeles, California.....	19
Figura 2.7. Área de estudio Golfo de California (costas de Baja California, Baja California Sur, Sonora, Sinaloa). (Tomado de Mapmachine National Geographic, 2007, foto de satélite a 1 km).....	21

Figura 3.1. Registros previos de <i>Porphyra hollenbergii</i> especie endémica del Golfo de California.....	30
Figura 3.2. Distribución de <i>Porphyra pendula</i> especie endémica del Golfo de California.....	31
Figura 3.3. Distribución de <i>Porphyra thuretii</i> para la costa Pacífico y Golfo de California.....	33
Figura 3.4. Variabilidad morfológica de la fase foliar de <i>P. hollenbergii</i> en el Golfo de California (frondas lanceoladas, lineales, linguadas y obovadas). Escalas de las barras 50 mm. PC Punta Chivato, BAV Bahía Agua Verde, (Localidad tipo). ISJO Isla San Jose, IES Isla Espiritu Santo, GAL Punta Galeras, COY Punta Coyote, LCR Las Cruces, PAR Punta Arenas, Baja California Sur.....	38
Figura 3.5. Distribución de <i>P. hollenbergii</i> en el Golfo de California.....	39
Figura 3.6. <i>Porphyra hollenbergii</i> cubriendo la superficie de una roca en el intermareal superior, a) Punta Chivato, B.C.S, b) Bahía Agua Verde, B.C.S, c) talo de 35 cm largo, d y e) pared repleta de <i>Porphyra</i> Punta Coyote, B.C.S. Golfo de California.....	43
Figura 3.7. Variabilidad morfológica de la fase foliar de <i>P. pendula</i> con distribución en el Norte del Golfo de California (frondas lanceoladas, lineales, linguadas y obovadas). Escalas de las barras 50 mm. SR Isla La Partida, Baja California; IPS Isla Patos, Sonora; PCY Isla El Choyero, Sonora; IPM Isla San Pedro Mártir, Sonora; ISPN Isla San Pedro Nolasco, Sonora.....	46
Figura 4.1. Registros Previos de <i>Porphyra hollenbergii</i> (Ph) y <i>Porphyra pendula</i> (Pp) del Golfo de California. Bahía Agua Verde (BAV); Bahía Bocochoibampo (BB), Isla de San Ildefonso; Nopoló (NOP), Isla Carmen (ICA), Isla Espiritu Santo (IES); Isla Partida (SR), Isla Patos (IPS), Los Planes (LPL), Punta de Las Galeras (GAL) (Dawson 1944, 1953; Aguilar Rosas <i>et al.</i> 2004, 2007).....	52
Figura 4.2. Especímenes representativos con características morfológicas como color y forma de <i>Porphyra pendula</i> (SR, IPS, PCY, IPM y ISPN), localidades de la región Norte del Golfo de California.....	62

Figura 4.3. Especímenes representativos con características morfológicas como color y forma de <i>Porphyra hollenbergii</i> (PC y BAV), <i>Porphyra</i> sp GCI (LCR), <i>Porphyra</i> sp GCII (ISJO) y <i>Porphyra</i> sp GCIII (IES, COY, GAL y PAR), localidades de la región Norte del Golfo de California.....	63
Figura 4.4. Árbol filogenético vecino más cercanos Neighbour-joining, basado en las secuencias del gen <i>rbcL</i> . Los valores de proporción de arranque (1000 repeticiones, > 50%) se muestran por encima de los nodos. La barra indica la secuencia de divergencia relativa (0.01 sustituciones de nucleótidos por sitio). Se utilizaron como grupos externos 17 especies del genero <i>Porphyra</i> y 4 especies del genero <i>Bangia</i> , entre paréntesis se encuentran los números de acceso del genbank.....	67
Figura 4.5. Árbol filogenético vecino más cercanos Neighbour-joining, basado en las secuencias de genes 18S rADN. Los valores de proporción de arranque (1000 repeticiones, > 50%) se muestran por encima de los nodos. La barra indica la secuencia de divergencia relativa (0.05 sustituciones de nucleótidos por sitio). Se utilizaron como grupos externos 13 especies del genero <i>Porphyra</i> y 3 especies del genero <i>Bangia</i>	68
Figura 4.6. Distribución de las 5 especies dioicas de <i>Porphyra</i> en el Golfo de California, se muestra la distribución de los 9 haplotipos del gen <i>rbcL</i> y del gen 18S.....	71
Figura 5.1. Talos foliares de algunas Bangiales.....	81
Figura 5.2. Vista superficial de cigotosporangios.....	82
Figura 5.3. Vista superficial de espermatangios.....	82
Figura 5.4. Talos filamentosos de algunas Bangiales.....	83
Figura 5.5. Conchosporangio de <i>Porphyra</i>	83
Figura 5.6. Arquésporas de <i>Porphyra</i>	83
Figura 5.7. Esquemas de dos tipos de historias de vida de especies de <i>Porphyra</i> , “ Tipo I ” <i>Porphyra tenuipedalis</i> , forma células esféricas y “ Tipo II ” <i>Porphyra lacerata</i> especies monoicas. (Notoya 1997).....	89
Figura 5.8. Esquemas de dos tipos de historias de vida de especies de <i>Porphyra</i> , “ Tipo III ” <i>Porphyra variegata</i> especie monoica, “ Tipo IV ” <i>Porphyra dentata</i> especie dioica (Notoya 1997).....	90

Figura 5.9. Distribución de <i>Porphyra hollenbergii</i> en el Golfo de California.....	92
Figura 5.10. Esquema hipotético de la historia de vida de <i>P. hollenbergii</i> , especie dioica, monostromática, catalogada hipotéticamente como Tipo IV según Notoya (1997).....	93
Figura 5.11. Esquema del diseño experimental factorial 5x5x3.....	97
Figura 5.12. Esquema del diseño experimental factorial 3x4x3.....	98
Figura 5.13. a) Cigotosporangios maduros, b) Liberación de cigotosporangios, c) Cigotosporas liberadas, d) Desarrollo de la cigotosporas en filamentos de conchocelis, temperatura de 15°C, fotoperíodo largo 16L:8O, irradiancia 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$	99
Figura 5.14. Tasa de crecimiento de conchocelis de <i>Porphyra hollenbergii</i> bajo diferentes combinaciones de temperaturas (10, 15, 20, 25 y 30°C), fotoperíodos (8L:16O = Corto, 12L:12O = Neutro y 16L:8O = Largo) e irradiancias (10, 20, 40, 60 y 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, representadas con diferentes colores).....	101
Figura 5.15. Arquéspora libre de la fase conchocelis de <i>P. hollenbergii</i> . Temperatura 10°C, Fotoperíodo neutro 12L:12O, irradiancia de 60 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$	103
Figura 5.16. Formación de una arquéspora de la fase conchocelis de <i>P. hollenbergii</i> . Temperatura 10°C, Fotoperíodo neutro 12L:12O, irradiancia de 60 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$	104
Figura 5.17. Número de arquésporas mm^{-2} de la fase conchocelis de <i>Porphyra hollenbergii</i> bajo diferentes combinaciones de temperaturas (10, 15, 20, 25 y 30°C representadas con diferentes colores), fotoperíodos (8L:16O = Corto, 12L:12O = Neutro y 16L:8O = Largo) e irradiancias (10, 20, 40, 60 y 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$).....	105
Figura 5.18. a) Conchosporangios sin ramificaciones, b) Conchosporangios sin ramificaciones, a y b creciendo a 10 °C temperatura, fotoperíodo 16L:8O, irradiancia 60 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ c) Conchosporangios ramificados, d) Conchosporangios ramificados, c y d creciendo a 25 °C temperatura, fotoperíodo 16L:8O, irradiancia 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$	108

Figura 5.19. Conchosporangio maduro de 60 días, temperatura 30°C, irradiancia 20 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, fotoperíodo corto 8L:16O.....	109
Figura 5.20. Conchospora liberada 60 días después de iniciado el experimento, temperatura 10°C, irradiancia 20 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, fotoperíodo 8L:16O.....	110
Figura 5.21. Número de conchosporangios mm^2 de la fase conchocelis de <i>Porphyra hollenbergii</i> bajo diferentes combinaciones de temperaturas (10, 15, 20, 25 y 30°C, representadas con diferentes colores), fotoperíodos (8L:16O = Corto, 12L:12O = Neutro y 16L:8O = Largo) e irradiancias (10, 20, 40, 60 y 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{ s}^{-1}$).....	112
Figura 5.22. Tasa de crecimiento a altas temperaturas de conchocelis de <i>Porphyra hollenbergii</i> (31, 33, y 35°C), irradiancias (10, 50, 100 y 150 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{ s}^{-1}$) y fotoperíodos L=Largo 16L:8O, N=neutro 12L:12O y C=corto 8L:16O.....	114
Figura 5.23. Esquema de la historia de vida de <i>Porphyra hollenbergii</i> . a) Talos foliares b) Cigotosporangio de 8 cigotosporas, c) Cigotosporas liberadas, d) Desarrollo inicial de la cigotospora en conchocelis, e) Arquéspora de la fase filamentosa f) Conchosporangio, g) Rama Conchosporangial y h) Conchospora.....	119
Figura 5.24. Ocurrencia estacional y reproductiva de la fase foliar e hipotética de la fase filamentosa de <i>Porphyra hollenbergii</i> . Promedio anual de la temperatura y el fotoperíodo de Puerto Escondido B.C.S., adyacente a Bahía Agua Verde Localidad tipo de la especie. Línea Negra Liberación de los conchosporangios. Línea verde Reproducción de la fase foliar <i>in situ</i> . Línea Azul Conchosporangios maduros a altas temperaturas. Línea Morada Fase foliar estacional <i>in situ</i> . Línea Roja Fase conchocelis Perene, su reproducción por arqueosporas todo el año. (TSM. Abril 2007-Marzo 2008 Modificados NASA 2007-2008 y Boletín de TSM-UNAM-Colegio de Geografía, Facultad de Filosofía y Letras).....	129
Figura 25. Temperaturas estacionales y distribución geográfica de <i>P. hollenbergii</i> en el Golfo de California a) invierno (21 Dic.-Mar.) b) primavera (21 Mar.-Jun.) c) verano (21 Jun.-Sep.) d) otoño (21 Sep.-Dic.) (Modificados NASA 2007).....	132

LISTA DE TABLAS

Tabla 3.I. Principales caracteres usados para separar especies de <i>Porphyra</i> , caracteres similares en <i>P. hollenbergii</i> y en <i>P. pendula</i>	37
Tabla 3.II. Registros geográficos de <i>P. hollenbergii</i> en el Golfo de California.....	40
Tabla 3.III. Localidades visitadas en el Golfo de California.....	41
Tabla 4.I. Recopilación de información y números de ejemplar para los especímenes del Golfo de California, México, de este estudio, y Números acceso GenBank.....	61
Tabla 4.II. Haplotipos de las secuencias para el gen <i>rbcL</i> Hap 1 (SR); Hap 2 (IPS, PCY, IPM); Hap 3(ISPN); Hap 4 (PC); Hap 5 (BAV), Hap 6 (GAL, IES, COY); Hap 7 (ISJO); Hap 8 (LCR); Hap 9 (PAR).....	66
Tabla 4.III. Haplotipos de las secuencias para el gen 18S. Hap 1 (SR); Hap 2 (IPS, ISPN); Hap 3(PCY); Hap 4 (IPM); Hap 5 (PC), Hap 6 (BAV); Hap 7 (ISJO); Hap 8 (GAL, IES, COY, PAR); Hap 9 (LCR).....	66
Tabla 4.IV. Diferencias absolutas en las secuencias (debajo de la diagonal) y porcentaje de divergencia de las secuencia (por encima de diagonal) de las secuencias del gen <i>rbcL</i> en el Golfo de California de especies de <i>Porphyra</i> identificados en este estudio. Longitud de la secuencia de 880 pb.....	72
Tabla 4.V. Diferencias absolutas en las secuencias (debajo de la diagonal) y porcentaje de divergencia de las secuencia (por encima de diagonal) de las secuencias del gen 18S en el Golfo de California de especies de <i>Porphyra</i> identificados en este estudio. Longitud de la secuencia de 478 pb.....	73
Tabla 5.I. ANDEVA de tres vías para la tasa de crecimiento de la fase conchocelis de <i>P. hollenbergii</i>	102
Tabla 5.II. Comparación múltiple Tukey por factor temperatura, diferencias para el crecimiento de la fase conchocelis.....	102
Tabla 5.III. ANDEVA de tres vías para el número de arquésporas mm ⁻² de la fase conchocelis de <i>P. hollenbergii</i>	106

Tabla 5.IV. Comparación múltiple Tukey por factor temperatura, diferencias para el número de arquésporas mm ⁻² de la fase conchocelis de <i>P. hollenbergii</i>	106
Tabla 5.V. Comparación múltiple Tukey por factor fotoperíodo, diferencias para el número de arquésporas mm ⁻² de la fase conchocelis.....	107
Tabla 5.VI. ANDEVA de tres vías para el número de conchosporas mm ⁻² de la fase conchocelis de <i>P. hollenbergii</i>	111
Tabla 5.VII. Comparación múltiple Tukey por factor temperatura, diferencias para el número de conchosporas mm ⁻² de la fase conchocelis..	111
Tabla 5.VIII. Comparación múltiple Tukey por factor fotoperíodo, diferencias para el número de conchosporas mm ⁻² de la fase conchocelis..	111
Tabla 5.IX. ANDEVA de tres vías para la tasa de crecimiento de la fase conchocelis de <i>P. hollenbergii</i> , a altas temperaturas.....	115
Tabla 5.X. Comparación múltiple Tukey por factor temperatura, diferencias para la tasa de crecimiento de la fase conchocelis de <i>P. hollenbergii</i> , a altas temperaturas.....	115
Tabla 5.XI. Comparación múltiple Tukey por factor irradiancia, diferencias para la tasa de crecimiento de la fase conchocelis de <i>P. hollenbergii</i> , a altas temperaturas.....	116
Tabla 5.XII. Comparación múltiple Tukey por factor fotoperíodo, diferencias para la tasa de crecimiento de la fase conchocelis de <i>P. hollenbergii</i> , a altas temperaturas.....	116
Tabla 5.XIII. Resumen de las mejores condiciones para el crecimiento y reproducción de la fase conchocelis de <i>Porphyra hollenbergii</i>	118
Tabla 5.XIV. Condiciones óptimas para el crecimiento de especies dioicas de <i>Porphyra</i>	123
Tabla 5.XV. Condiciones óptimas para la formación de conchosporangios de especies dioicas de <i>Porphyra</i>	127
Tabla 5.XVI. Condiciones para la liberación de conchosporas de especies dióicas de <i>Porphyra</i>	130
Tabla 5.XVII. Límites de temperaturas letales de especies dioicas de <i>Porphyra</i>	134

CAPÍTULO I

EL GENERO *PORPHYRA* C. AGARDH (BANGIALES, RHODOPHYTA)

INTRODUCCIÓN GENERAL

IMPORTANCIA

La biología de *Porphyra* C. Agardh 1824 se ha investigado extensivamente debido a su valor económico en la industria de la acuicultura en la producción de “Nori”. Dado que las especies de *Porphyra* son comestibles y una fuente importante de nutrientes, además de poseer abundantes proteínas, vitaminas, minerales y fibra dietética; usadas para consumo humano o como complemento alimenticio para animales (Nisizawa 2002; Zhang *et al.* 2004; Guiry y Guiry 2009), o también como fuente de pigmentos rojos al extraer la *r-ficoeritrina* (Mumford y Miura 1988).

El cultivo de *Porphyra* comenzó en el siglo XVII en Japón, Corea y China, y se ha convertido en una de las industrias más importantes de las costas de aguas someras en estos países. El cultivo de *Porphyra* es probablemente uno de los más ampliamente utilizados, y es uno de los de mayor importancia en el mundo de las macroalgas, siendo de los más avanzados en la maricultura de las algas marinas (Mumford y Miura 1988; Pereira *et al.* 2008). Su producción mundial es de 1.4 millones de toneladas métricas anuales de “nori” con un valor de 1.200 billones de dólares USD. Solo superada por la producción del kelp en *Laminaria* J.V. Lamouroux 1813, con una producción 4.5 millones de toneladas métricas, valuadas en 2.75 billones USD (Yarish *et al.* 1999; Pereira *et al.* 2008;

FAO 2009; Israel 2010). Originalmente, el cultivo del nori dependía de semillas naturales (conchosporas) debido al poco conocimiento acerca de su ciclo de vida y el origen de las semillas. Actualmente, ninguna granja *Porphyra* recolecta semillas silvestres. El cultivo de esta macroalga se ha convertido en un sector acuícola próspero en China, la República de Corea y Japón. Además de estos productores tradicionales, este se ha expandido gradualmente a otros continentes, incluyendo África, América del Norte y Europa (Israel 2010).

China es el principal productor de *Porphyra* o nori, seguido por Japón y la República de Corea. Se cultivan dos especies principales *Porphyra yezoensis* y *Porphyra haitanensis*. El 90% de la producción de *Porphyra yezoensis* se exporta al mercado internacional o se revenden a otros países vía Japón; los productos de *P. haitanensis* se destinan al mercado interno, solo se exporta el 10% de la producción (FAO 2009; Israel 2010).

A pesar de que en los Estados Unidos y el Reino Unido se está experimentando en el cultivo de *Porphyra*, no se espera que estos países se conviertan en grandes productores, ya que la actividad requiere de mucha mano de obra. Por lo que en el futuro se espera que el principal mercado se mantenga en Asia (Yarish *et al.* 1999; Pereira *et al.* 2008; FAO 2009).

El cultivo y procesamiento de *Porphyra* es una industria tradicional. Su producción se encuentra estable, es decir, no se esperan cambios drásticos para las próximas décadas. La demanda del mercado es estable. En función de la tasa de crecimiento poblacional se espera que el consumo de *Porphyra* decaiga de 3 a 5% anual (FAO 2009).

Su importancia gastronómica ha generado una serie de investigaciones fisiológicas, cuyo objetivo es hacer más eficiente su cultivo. Los estudios se han centrado principalmente sobre su historia de vida y la influencia que pudieran tener algunas variables como temperatura, densidad de flujo de fotones y fotoperíodo en el desarrollo de su fases, dando mayor énfasis a la fase filamentosa denominada conchocelis por ser la que genera principalmente la fase foliar (Hollenberg 1958; Chen *et al.* 1970; Iwasaki y Sasaki 1972; Conway y Cole 1977; Cole y Conway 1980; Kapraun y Luster 1980; Kapraun y Lemus 1987; Freshwater y Kapraun 1986; Sidirelli-Wolff 1992; Lewmanomont y Chittpoolkusol 1993; Israel *et al.* 1999; Katz *et al.* 2000; Ruangchuay y Notoya 2003; Pereira *et al.* 2004; Pereira *et al.* 2005; Sahoo *et al.* 2006).

CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA

El género *Porphyra* está representado por más de 264 nombres de especies, de los cuales, 130 especies son aceptados actualmente a nivel mundial (Yoshida 1997; Yoshida *et al.* 1997, Brodie and Zuccarello 2007; Guiry y Guiry 2009; Israel 2010). Son particularmente abundantes en zonas frías-templadas y boreales de los hemisferios norte y sur. Pocas especies se pueden encontrar en las zonas tropicales o en los polos (Israel 2010). Los caracteres que se usan para la separación de especies de *Porphyra* son: (1) número de capas de células y cloroplastos por célula, (2) margen de la hoja, (3) forma de la lámina, (4) estructura de la parte basal, (5) grueso de la lámina, (6) color de la lámina, y (7) sexualidad (Kurogi 1972; Yoshida 1997). Recientemente el uso de

herramientas moleculares (es decir, información de cloroplastos y material nuclear molecular del dato y observaciones de cariotipos), han ayudado a aclarar los conceptos de la especie y sus relaciones taxonómicas, todo orientado a una mayor comprensión de la distribución geográfica de *Porphyra* por todo el mundo.

Actualmente *Porphyra*, perteneciente a las Rhodophyta Wettstein 1901 se encuentra clasificado taxonómicamente de la siguiente manera:

Imperio	Eukaryota	Chatton 1925
Reino	Plantae	Haeckel 1866
Subreino	Biliphyta	Cavalier-Smith 1981
Phylum	Rhodophycophyta	Wettstein 1901
Subphylum	Eurhodophytina	G.W. Saunders et Hommersand 2004
Clase	Bangiophyceae	Wettstein 1901
Subclase	Bangiophycidae	Wettstein 1901
Orden	Bangiales	Nägeli 1847
Familia	Bangiaceae	Engler 1812

La familia Bangiaceae de las Rhodophyta incluye a los géneros *Bangia* Lyngbye 1819 y *Porphyra*. Las cuales son fácilmente distinguibles por su forma del talo filamentoso y laminar respectivamente (Yoshida 1997). Actualmente se incluyen también a los géneros *Bangiadulcis* W.A. Nelson 2007, *Bangiomorpha* N.J.Butterfield 2000, *Dione* W.A. Nelson in Nelson *et al.* 2005, *Minerva* W.A. Nelson in Nelson *et al.* 2005, *Pseudobangia* K.M. Müller *et Sheath* in Müller *et al.* 2005, *Phyllona* J. Hill 1773, *Zachariasia* Lemmermann 1895 (Guiry y Guiry

2009; Schneider y Wynne 2007). De las anteriores géneros *Phyllona* y *Zachariasia* están en duda por qué no han sido estudiadas desde su registro y, actualmente tienen nombres inciertos.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y VERTICAL

El género *Porphyra* C. Ag. presenta una distribución cosmopolita en los océanos del mundo, generalmente está confinado a aguas templado-frías que van desde la región tropical, sub-tropical a la polar ártica y antártica; se considera al pacifico Norte como centro de diversidad del genero (Kjellman 1897; Tanaka 1952; Krishnamurthy 1972; Kurogi 1972; Cordero 1974; Kapraun y Lemus 1987; Yoshida 1997; Guiry y Guiry 2009). La fase macroscópica o foliar crece desde la zona intermareal alta hasta la zona submareal baja, principalmente son epilíticas, pero algunas especies son epifitas. La fase microscópica vive principalmente en el submareal, la que penetra sustratos calcáreos por lo que es endolítica, sobre de conchas de ostras y balanos (Abbott y Hollenberg 1976; Guiry y Guiry 2009).

DESCRIPCIÓN GENERAL DEL GÉNERO *PORPHYRA*

La historia de vida de *Porphyra* fue descrita primeramente por Drew (1949). La fase filamentosa de la historia de vida de *Porphyra* era conocida como un género aparte, fue descrita como *Conchocelis rosea* Batters 1892. Batters la encontró asociada a conchas de *Ostrea* spp, *Mytilus*, *Patella*, *Balanus*,

Buccinum, *Littorina* y *Cyprina*, y también en tubos calcáreos de *Spirobis* y *Pomatoceros*. Y como epífita de *Lithothamnion laevigata* (Drew 1954).

Las fases reproductivas entre las especies de *Porphyra* pueden variar grandemente, pero la mayoría de las especies comparten detalles esenciales de sus historias vida como el ser bifásicas, presentando una reproducción sexual en el talo gametofito folioso y reproducción asexual en la fase filamentosa conchocelis. En el capítulo Historia de Vida de esta tesis, se dan a conocer más detalles sobre las diferentes historias de vida (Notoya 1997; Nelson *et al.* 1999; Israel 2010).

FASE MACROSCÓPICA

El gametofito es una lámina o un talo macroscópico, foliáceo, que alterna con un talo pequeño, filamentoso esporofito o fase “conchocelis”.

Los talos foliares gametofitos, presentan una o dos células de grosor (monoderma o diploderma) y un rango de tallas de unos milímetros hasta por arriba de 3 m de largo. Las láminas tienen un pequeño sujetador discoide. El estipe es reducido o mínimo, las células basales tienen rizoides, las morfologías de las láminas pueden ser redondas, elípticas, reniformes, ovadas, orbiculares, lanceoladas a lineales, con márgenes lisos, dentados o rufleados dependiendo de la especie. Uno o dos cloroplastos estelados (monoplastida o diplastida), con un largo pirenoide central por célula. Contiene ficoeritrina *r*-Tipo II. Conexiones pit ausentes en la fase foliosa. En estadios tempranos de desarrollo el crecimiento es apical seguido por un cambio a crecimiento difuso en estadios

de desarrollo adultos. Son principalmente epifitos ó crecen sobre rocas, La fase foliar es anual de breve duración, pocas especies son de verano y la mayoría de invierno (Kurogi 1972; Abbott y Hollenberg 1976; Murray y Dixon 1992; Guiry y Guiry 2009).

FASE MICROSCÓPICA

La fase microscópica ó filamentosa conchocelis consiste de pequeños filamentos ramificados y uniseriados, esta penetra sustratos calcáreos es endolítica, como las conchas de ostras y balanos. Presenta conexiones pit. Cloroplastos parietales congregados en bandas. La fase filamentosa conchocelis es probablemente perenne (Abbott y Hollenberg 1976; Murray y Dixon 1992; Guiry y Guiry 2009).

REPRODUCCIÓN SEXUAL

La fase foliar en la mayoría de las especies es monoica en algunas es dioica, pero también hay especies androdioicas gametófitas (Notoya 1997). Los espermatengios se forman a partir de células vegetativas después de una serie de divisiones celulares anticlinales y periclinales para formar los paquetes de espermacios (Kurogi 1972). Los espermacios son de color blanco a amarillo debido a la desintegración de los cloroplastos durante la espermatogenesis (Guiry y Guiry 2009). Los espermacios continene un alto contenido nuclear, numerosas vesículas fibrilares que contienen mucopolisacaridos. El carpogonio puede ser morfológicamente una célula indiferenciada o una célula que tiene un

tricogino uni ó bipolar (Murray y Dixon 1992). Después de la fertilización el carpogonio se convierte en el cigotosporangio y experimenta una serie de divisiones periclinales y anticlinales para formar los paquetes de cigotosporas diploides que posteriormente serán liberadas por la disolución de la pared celular circundante. Las cigotosporas germinan en una fase microscópica, filamentosa llamada conchocelis. Bajo ciertas condiciones de temperatura y regímenes de luz de día, la fase conchocelis forma densas ramas conchosporangiales, las cuales liberan conchosporas. En algunas especies cuando se dan las divisiones en los conchosporangios se lleva a cabo la meiosis. La meiosis somática también se ha documentado, esta ocurre cuando las conchosporas son liberadas (Notoya 1997; Nelson *et al.* 1999; Guiry y Guiry 2009).

REPRODUCCIÓN ASEXUAL

La fase foliosa de muchas especies de *Porphyra*, pero no todas ellas, pueden reproducirse asexualmente a partir de 4 tipos de esporas asexuales; por medio de arqueosporas, esporas neutras, agamosporas y endosporas. La comprensión y el aprovechamiento de la reproducción asexual pueden ser altamente beneficiosos para el cultivo comercial de *Porphyra*. Por ejemplo, la producción de esporas asexuales da como resultado en el incremento de talos gametofitos que a la larga influyen en el aumento de los individuos gametofitos

en los cultivos. Los diversos tipos de esporas asexuales se describen a continuación (Notoya 1997; Gantt *et al.* 2010).

1. Una arquespora (= monospora en la literatura antigua), esta formada por diferenciación de una célula vegetativa del talo folioso en una espora simple, que germinara originando un talo foliar. Algunas especies de *Porphyra* forman arquesporas solo en talos jóvenes de pocos milímetros de largo, otras especies de *Porphyra* producen arquesporas en talos de varios centímetros de largo (*Porphyra yezoensis*) (Notoya 1997; Nelson *et al.* 1999; Guiry y Guiry 2009; Gantt *et al.* 2010).
2. Esporas neutras, se forman por divisiones mitóticas en células del talo foliar; estas esporas germinan y desarrollan un talo foliar nuevo (Notoya 1997; Nelson *et al.* 1999; Guiry y Guiry 2009; Gantt *et al.* 2010). *P. umbilicalis* es un buen ejemplo ya que ésta se desarrolla directamente a través de la producción de esporas neutras en las costas de Maine. La viabilidad de estas esporas declina en el verano, la reproducción sexual no ha sido observada en esta población (Blouin *et al.* 2007). En contraste Brodie y Irvine (2003) han observado que en la costa Noreste del Atlántico, *P. umbilicalis* se reproduce de ambas formas sexual y asexual.
3. Las agamosporas, se forman por divisiones mitóticas, sin fertilización; bajo apropiadas condiciones puede germinar en filamentos de conchocelis (Kornmann 1994; Nelson *et al.* 1999; Gantt *et al.* 2010).

4. Las endosporas, formadas a partir de divisiones mitóticas de las células del talo foliar, ocurren como un irregular arreglo y un número indefinido de esporas encajonadas en un distintivo paquete (Guiry 1990; Nelson y Knight 1995; Notoya 1997; Nelson *et al.* 1999; Gantt *et al.* 2010).

En la fase filamentosa no hay reproducción sexual, solo asexual. cuatro tipos de esporas se desarrollan en la fase conchocelis, aunque un quinto tipo de reproducción está presente la vegetativa (Notoya 1997; Nelson *et al.* 1999; Gantt *et al.* 2010). Los diversos tipos de esporas asexuales se describen a continuación.

1. Arquesporas de la fase filamentosa, formadas por diferenciación de una celular vegetativa, libera una sola célula la cual germina en la fase conchocelis. Conocidas previamente como monosporas, un término que ahora se considera inadecuado aplicar a este tipo de células (Magne 1991; Notoya 1997; Nelson *et al.* 1999; Gantt *et al.* 2010).
2. Conchosporas neutras, se refiere a esporangios similares a los conchosporangios pero produce esporas que en lugar de generar la fase foliar, germina y produce la fase filamentosa conchocelis (Knight y Nelson 1999; Nelson *et al.* 1999; Gantt *et al.* 2010).
3. Células esféricas, son células sencillas no forman paquetes y germinan y dan origen a un nuevo talo foliar, sin la presencia de conchosporangios (*Porphyra tenuipedalis*) (Notoya 1997).

4. Las conchosporas son células simples que se desarrollan en la fase filamentosa de forma diferenciada se distinguen por color, ramificaciones y forma, se desarrollan dentro de una estructura llamada conchosporangio. La conchospora liberada germina en un talo folioso o en la fase gametófita. La meiosis ocurre cuando la conchospora germina (Burzycki y Waaland 1987; Notoya 1997; Nelson *et al.* 1999).

DATOS MOLECULARES

Yoshida (1997) menciona que el género *Porphyra* presenta muchos problemas taxonómicos. La razón, el género *Porphyra* presenta una morfología simple, por lo que incluye muchas especies crípticas debido a su plasticidad fenotípica. Este y otros caracteres hacen difícil la identificación de las especies, el cual puede ser un gran problema en un género de importancia económica. Brodie *et al.* (1996), señala que la imprecisión en la taxonomía de *Porphyra* también tiene implicaciones serias en estudios ecológicos.

Estas dificultades han estimulado a muchos investigadores al uso de técnicas de biología molecular para el estudio del género *Porphyra* (Milstein y Oliveira 2005). Por lo que en las últimas décadas se han realizado estudios de análisis de isoenzimas (Lindstrom y Cole 1992c, 1993), fragmentos de restricción de longitud polimórfica RFLP (Stiller y Waaland 1993; Brodie *et al.* 1998; Teasdale *et al.* 2002; Klein *et al.* 2003; Lindstrom y Fredericq 2003; Bray *et al.* 2006, 2007) y espacio interno de transcripción (ITS) región del rADN se han

usado para estudios intragéneros en *Porphyra* (Kunimoto *et al.* 1999; Broom *et al.* 2002)

La investigación genética y molecular realizada durante la década pasada sobre macroalgas marinas, se ha enfocado claramente hacia dos objetivos importantes. Uno es el desafío taxonómico de algas marinas en general, incluyendo a *Porphyra*. Las técnicas moleculares son comunes para la identificación de algas cultivables económicamente importantes (Niwa y Aruga, 2006), y describir su relación filogenética entre Rhodophyta y otros eucariotas. El segundo objetivo principal de la biología molecular y la investigación genética es desarrollar las herramientas para mejorar cultivos de importancia económica de *Porphyra*. Producir cepas manejadas molecularmente para producción y maduración de arqueosporas en la fase foliar, induciéndolas a un desarrollo temprano para generar la fase más rápidamente, aumentando la producción y hacerla económicamente más atractiva (Israel 2010). Los bajos costos de producción de protoplastos y electrofusión de protoplastos se ha utilizado para mejorar la calidad de los cultivos de *Porphyra*, esto se ha explorado como una posible alternativa, que podría beneficiar a la industria de la acuicultura (Israel 2010).

CAPÍTULO II

ANTECEDENTES DE *PORPHYRA HOLLENBERGII* DAWSON

ANTECEDENTES GENERALES

FASE FOLIAR

Dawson (1944; 1953) describe a *Porphyra hollenbergii* Dawson 1953 por primera vez como una especie endémica del Golfo de California y estrictamente epilítica del mesólitoral medio y superior (entre +0.5 y +1.7 m sobre el nivel medio de marea NMM), que forma parches de $\approx 1 \text{ m}^2$. En algunas localidades se le reporta asociada a *Gelidium* sp. ó *Ulva* sp., pero no se entremezclan ni crece epífita. La fase foliar es anual, aparece a finales de diciembre y desaparece a finales de mayo. En marzo, se detectan sus mayores tallas, y de febrero a abril se encuentra en estado reproductivo (Dawson 1953; López-Vivas 2000, 2003; Aguilar-Rosas *et al.* 2007).

La fase foliar es dioica, con dimorfismo sexual por color y talla, espermatangios distribuidos en forma continua en la zona marginal y de color amarillo; cigotosporangios distribuidos en la zona marginal de forma continua, y de color rosa-rojo brillante (Fig. 2.1a) (López-Vivas 2000, 2003). Las frondas simples ocasionalmente divididas con color rosa, rojo brillante, de verde olivo a amarillos (Fig. 2.1a). Los talos femeninos prominentemente rizados (Fig. 2.1a), los masculinos (Fig. 2.1a), ligeramente rizados o no, los femeninos más largos y más anchos que los masculinos (Fig. 2.1a). Los talos masculinos y femeninos son monostromáticos, de 45-55 μm de espesor (Fig. 2.1b). Todas las células

del talo presentan un cloroplasto en forma de estrella en el centro (Fig. 2.1c) (Dawson 1953; López-Vivas 2000, 2003; Aguilar-Rosas *et al.* 2007).

Espermacios en paquetes de 64/128 con una formula 4/a, 4/b y 4-8/c, en forma de cubos de entre 20-25 x 20-30 μm , en zonas reproductivas de 55-75 μm de alto en sección transversal (Figs. 2.2a, b, c y d). Cigotosporas en paquetes de ocho, en dos hileras con una formula 2/a, 2/b y 2/c (Figs. 2.2e, f, g y h), en forma de cubos de entre 25-35 x 25-40 μm , zonas reproductivas de 55-80 μm de alto en sección transversal (Figs. 2.2e, f, g y h), con dos cromosomas ($n=2$) (Dawson 1953; López-Vivas 2003; Aguilar-Rosas *et al.* 2007).

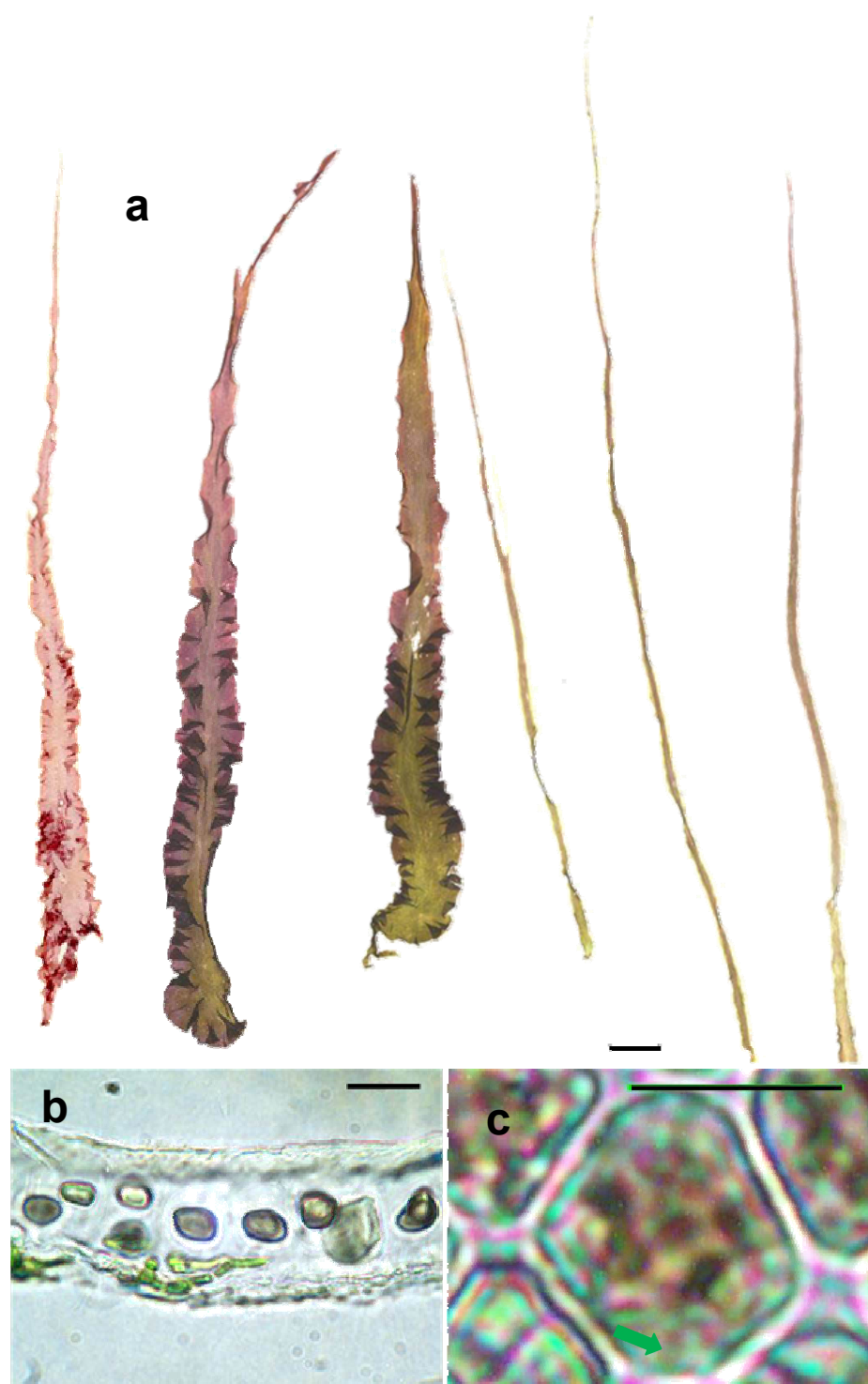


Figura 2.1. a) Fase foliar de *P. hollenbergii* (frondas lanceolados, lineales) talos inmaduros rosa pálido, talos femeninos rojos con verde olivo a púrpuras, masculinos amarillos, hialinos. Escala 100 mm **b)** Células vegetativas de forma irregular (sección transversal), talo monostromático. Escala 25 μ m. **c)** Cloroplasto en forma de estrella (flecha verde). Escala 22 μ m.

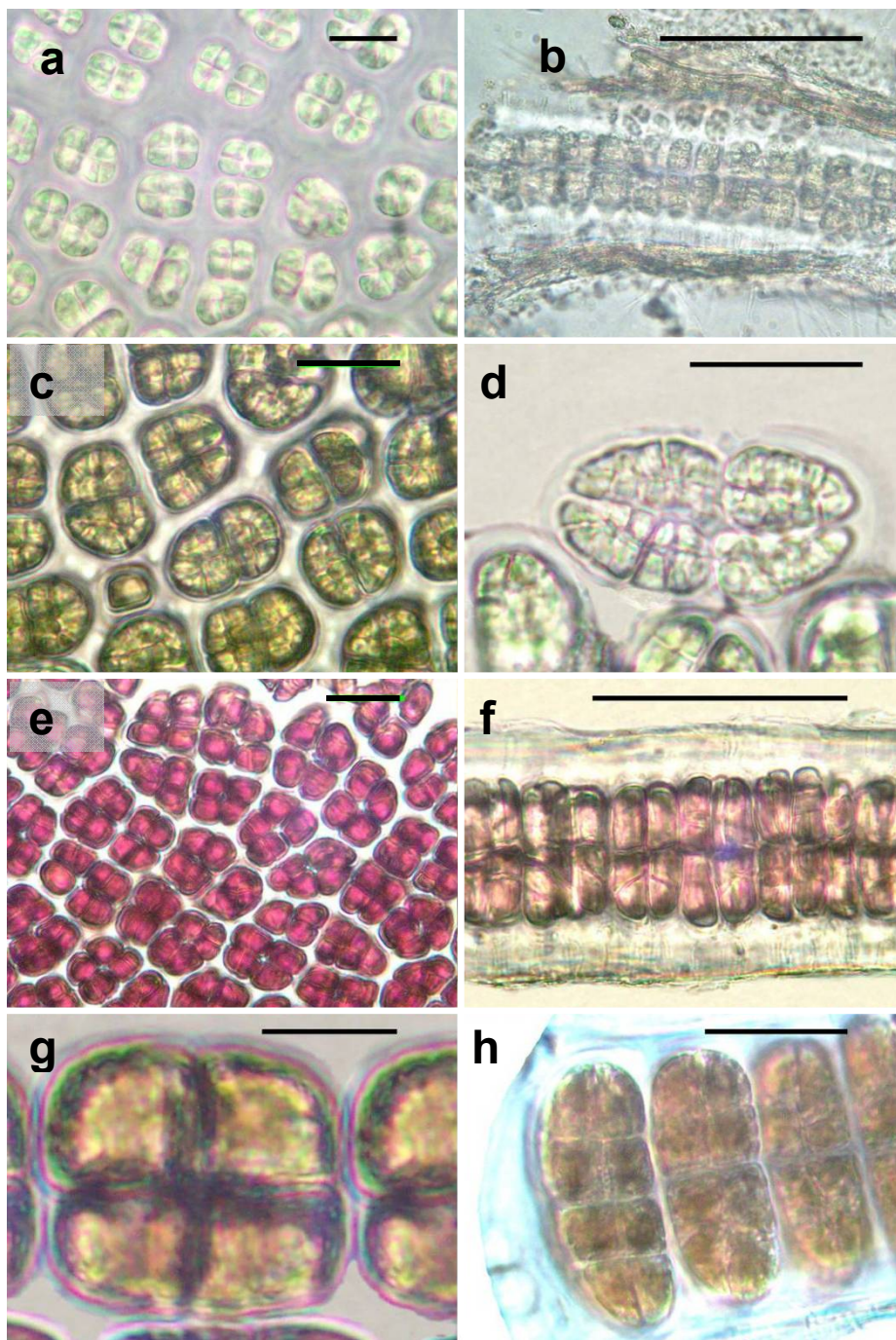


Figura 2.2. Anatomía y morfología reproductiva en *P. hollenbergii*. **a)** formación del paquete espermatangial (barra 20 μm); **b)** vista de los paquetes espermatangiales en dos hileras (sección transversal; barra 85 μm). **c)** Espermatangios en paquetes 64 (4/a x 4/b) (vista superficial; barra 20 μm). **d)** Espermatangio, en paquetes 64 (4/b x 8/c) (sección transversal; barra 35 μm). **e)** Cigotosporangios en paquetes de 8 (2/a x 2/b) (vista superficial; barra 25 μm). **f)** Cigotosporangios en formación, se observan dos hileras de paquetes (sección transversal; barra 90 μm). **g)** Cigotosporangio, en paquetes de 8 (2/a x 2/b) (vista superficial; barra 12.5 μm). **h)** Cigotosporangios, en paquetes de 8 (2/b x 2/c) dos hileras de paquetes (sección trasversal; barra 35 μm).

FASE FILAMENTOSA.

Las cigotosporas liberadas por la fase foliar de *P. hollenbergii*, presentan un diámetro promedio de $11.1 \pm 0.2 \mu\text{m}$ de ancho. La embriogénesis de las cigotosporas durante las primeras 48 horas presentan un crecimiento unipolar del tipo *nemalion* (Fig. 2.3, Dixon, 1973; López-Vivas 2003).

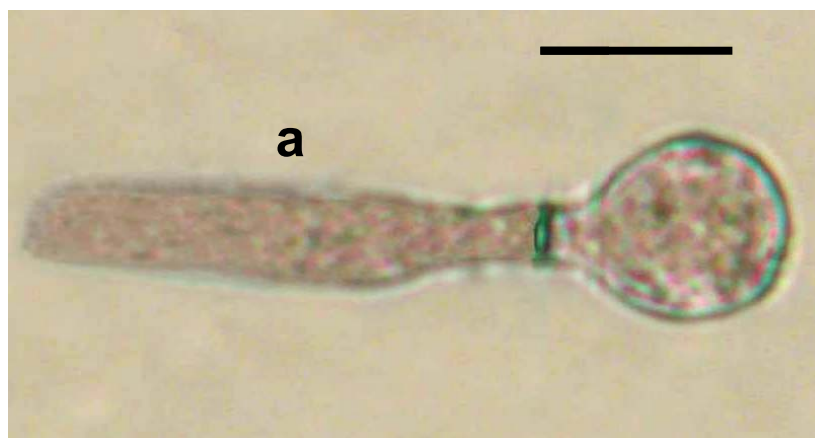


Figura 2.3. Cigotospora de *P. hollenbergii* con germinación tipo *Ceramium*. a) formación de la primera célula del filamento. Escala de la barra $15 \mu\text{m}$.

Los filamentos de conchocelis presentan $33.8 \pm 0.95 \mu\text{m}$ de largo y $7.78 \pm 0.20 \mu\text{m}$ de diámetro. Por otra parte, el largo de la primera célula de la ramificación del filamento presenta $33.02 \pm 1.32 \mu\text{m}$ largo y $8.40 \pm 0.26 \mu\text{m}$ de diámetro (Fig. 2.4).

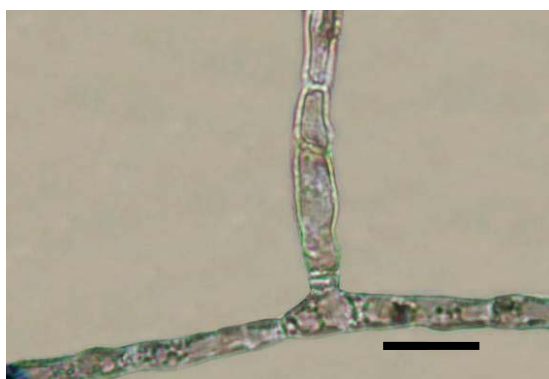


Figura 2.4. Filamento conchocelis con ramificación (barra $25 \mu\text{m}$).

Respecto a las estructuras reproductivas en la fase filamentosa, sólo se reporta la generación de conchosporangios a 15°C y en fotoperíodo de 8L:16O y densidades de flujo de fotones de 50-100 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante los primeros 15 días (Fig. 2.5).

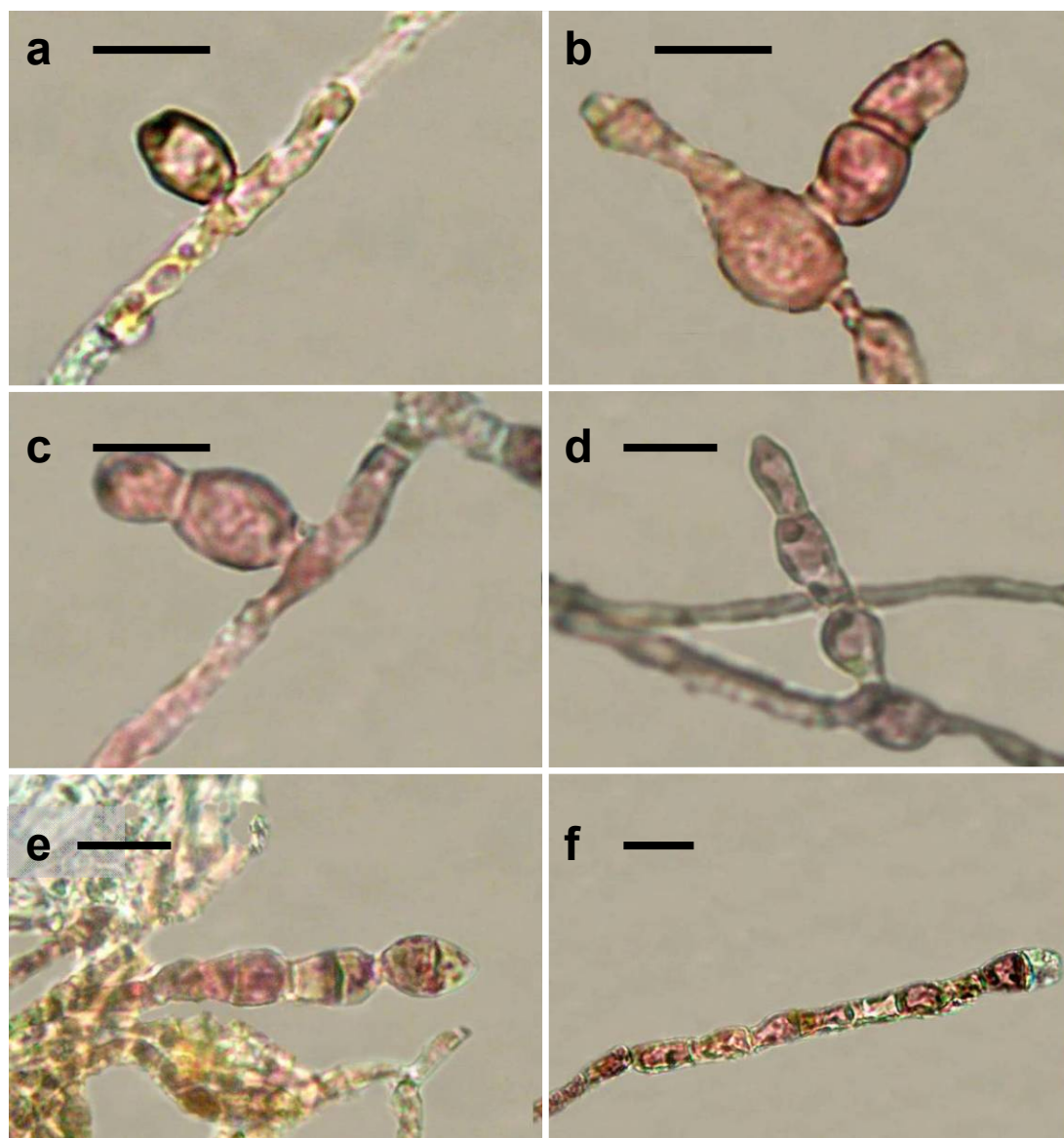


Figura 2.5. Conchosporangios incipientes en *P. hollenbergii*. a) Primera célula del conchosporangio a los 5 días (barra 20 μm). b) Dos células del conchosporangio a los 5 días (barra 20 μm). c) Tres células del conchosporangio (barra 15 μm). d) Siete células del conchosporangio (barra 15 μm). e) Once células del conchosporangio después de 15 días (barra 10 μm).

LOCALIDAD TIPO Y MATERIAL TIPO

En las costas del Pacífico Mexicano sólo existen registros de siete especies (Dawson 1944, 1953; Hawkes 1977; Aguilar-Rosas *et al.* 1984; Broom *et al.* 2002; Aguilar-Rosas y Aguilar-Rosas 2003b; López-Vivas 2003; Aguilar-Rosas 2007). *Porphyra hollenbergii* es una especie endémica del Golfo en California, siendo Bahía Agua Verde, Baja California Sur su localidad tipo. México Holotipo: E.Y. Dawson; Feb. 12, 1940; Litoral alto sobre rocas. AHF 50462 (Dawson 539-40) (Dawson 1944, 1953: 14) (Fig. 2.6).

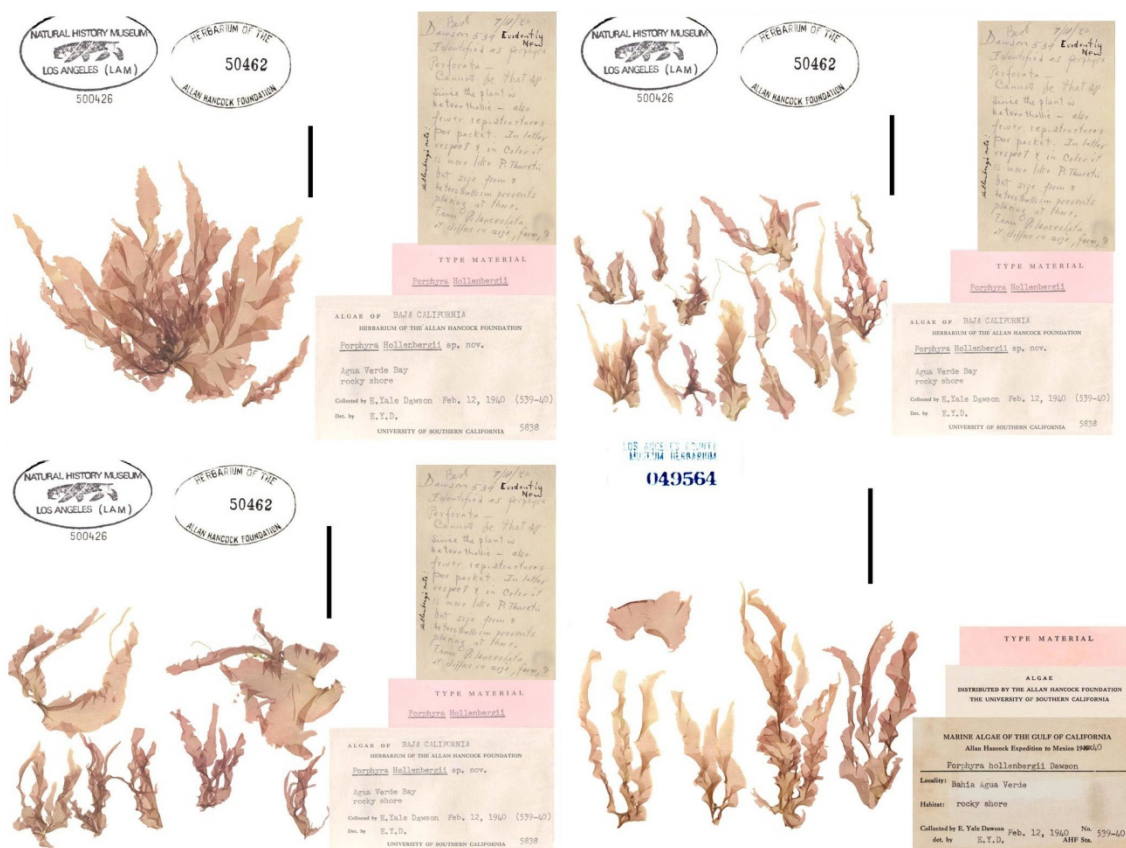


Figura 2.6. Material tipo de *Porphyra hollenbergii* de Bahía Agua Verde, B.C.S., recolecta realizada por Dawson, E.Y. en Febrero de 1940, con apoyo de la Allan Hancock Foundation. Material Herbario de la Universidad de California en Berkeley. No. 539-40, USC 5838, LAM 049564 y 50462. Material antes perteneciente al Museo de Historia Natural de Los Angeles, California.

DATOS MOLECULARES

Se conoce el gen *rbcL* (F67-SPC) de 1362 pb de *Porphyra hollenbergii*, recolectada en su localidad tipo Bahía Agua Verde, B.C.S., 30 marzo de 2004. El cual se encuentra en el GenBank con el número de AY794401 (López-Vivas *et al.* no publicado; Lynch *et al.* 2008).

ÁREA DE ESTUDIO

El área cubrió el Golfo California desde el alto Golfo, Baja California hasta Mazatlán, Sinaloa, en la parte continental de México y del alto Golfo hasta Cabo Pulmo Baja California Sur, en la Península de Baja California. En su conjunto la zona de recolecta comprendió cuatro estados de la Republica Mexicana, Baja California, Baja California Sur, Sinaloa y Sonora (Fig. 2.7).

Baja California se ubica al norte 32° 43', al sur 28 °00' de latitud norte; al este 112° 47', al oeste 117° 07' de longitud oeste. Colinda al norte con E.U.A, Sonora y el Golfo de California; al este con el Golfo de California; al sur con Baja California Sur y el Océano Pacífico; al oeste con el Océano Pacífico (Fig. 2.7; INEGI 2000). El estado cuenta con 1,380 Km de litoral, de los cuales 740 Km corresponden a costas del Océano Pacífico y 640 Km a costas del Golfo de California. Lo accidentado del litoral permite contar con una gran variedad de formaciones geológicas como islas, bahías, lagunas costeras, cabos y puntas (Aguilar-Rosas y Aguilar-Rosas 1994). En la región Norte de la Península de Baja California, las costas están constituidas morfológicamente de una zona montañosa con grandes acantilados cortados casi verticalmente, pequeñas

caletas donde el sustrato es principalmente rocoso, las zonas de entre mareas están constituidas por roca maciza a manera de terraza de tipo marino; algunas terrazas están formadas de cantos rodados y en ocasiones se interrumpen por playas arenosas (Aguilar-Rosas *et al.* 1982; Pacheco-Ruíz y Aguilar-Rosas 1984; Aguilar-Rosas y Aguilar-Rosas 1994). Las costas del Golfo de California, cuentan con extensas playas arenosas con pendiente, zonas rocosas bañadas por el mar, algunas playas con cantos rodados y guijarros, acantilados en la zona de las grandes Islas. Bahías muy comunes con extensas playas y áreas rocosas en sus extremos (Fig. 2.7).



Figura 2.7. Área de estudio Golfo de California (costas de Baja California, Baja California Sur, Sonora, Sinaloa). (Tomado de Mapmachine National Geographic, 2007, foto de satélite a 1 km).

El clima predominante en la entidad es seco y extremoso. Las lluvias son escasas en la mayor parte del estado. En las costas del Golfo de California se presenta la menor incidencia de precipitación del país, en particular en la zona del delta del río Colorado, con registros medios anuales cercanos a los 40 mm, las áreas que dentro del estado presentan estos climas son, junto con el desierto de Altar en Sonora, las más secas del país. Presentan además temperaturas medias anuales cercanas a los 23.0°C, que van desde los 12.0°C hasta los 41.0°C, mientras que para las costas del Pacífico de Baja California para la región norte es de entre 16.0-18.0°C y para la región Sur 18.0-20.0°C. La precipitación promedio anual para la entidad es de 200 mm (INEGI-DGG 1999).

Baja California Sur se ubica al norte 28° 00', al sur 22° 52' de latitud norte; al este 109° 25', al oeste 115° 05' de longitud oeste. Colinda al norte con Baja California y el Golfo de California; al este con el Golfo de California; al sur y oeste con el Océano Pacífico (Fig. 2.7; INEGI 2000).

Todo el espacio geográfico que ocupa la península queda comprendida en la provincia fisiográfica: Península de Baja California. Ubicada en el noroeste de la República Mexicana y ocupa desde el norte del paralelo 32°, hasta el sur del de 23°; en esta última localización, se halla la región de San José del Cabo, que se asoma más allá del Trópico de Cáncer. Se estima que de un extremo al otro de la península hay aproximadamente 1333 kilómetros y un rumbo noroeste-sureste (INEGI-DGG 1999).

En Baja California Sur, el clima que prevalece es de seco semicálido a cálidos, cuyas características principales son lo extremo de sus temperaturas diurnas y la gran sequedad ambiental. Ello se debe a la interacción de los factores: latitud, relieve y corrientes marinas. La temperatura media anual es de 18.0-22.0°C para la zona del Golfo de California y para la parte de la península que esta en el Pacífico es de 16.0- 20.0°C anual. La precipitación anual es de 200 mm en promedio. Siendo los Cabos la Zona más lluviosa de las costas de Baja California Sur (INEGI-DGG 1999; López-Vivas 2000).

Las costas de Baja California Sur, se caracterizan por tener bastas zonas de playas arenosas de pendiente poco pronunciada, con acantilados y agregados rocosos que se internan en el mar, en algunos sitios existen pozas de mareas. En la parte del Pacífico son zonas de Playas arenosas con fuerte oleaje, áreas rocosas en los extremos de las playas, acantilados y lagunas costeras arenosas principalmente, de poca pendiente.

Sonora, colinda al norte con E.U.A; al este con Chihuahua y Sinaloa; al sur con Sinaloa y el Golfo de California; al oeste con el Golfo de California y Baja California (INEGI 2000). Se ubica geográficamente al norte 32° 29', al sur 26 °18' de latitud norte; al este 108° 25', al oeste 115° 03' de longitud oeste (Fig. 2.7; INEGI 2000).

Aproximadamente en el 95% del territorio sonorense el clima es muy seco y semiseco; con alta temperatura y escasa precipitación. La costa de Sonora que colinda con la costa del Golfo de California, presenta un clima seco templado y muy seco semicálido en la zona desértica. Estos tipos de clima,

también llamados desérticos, abarcan el 46% de la superficie de Sonora, y se caracterizan por su precipitación inferior a los 300 mm al año y temperatura media anual es de 20.0 a 24.0°C; este clima es considerado extremoso, ya que su oscilación térmica, es decir, la diferencia entre la temperatura media del mes más cálido y la del mes más frío, es mayor a 14.0°C.

En general, todos los sitios del área del estudio comprendieron playas arenosas anchas, con depósitos de caliza-arcilla, y con zonas rocosas formadas principalmente de guijarros. La pendiente fue gradual y expone una zona intermareal ancha y algunos sitios es rocosa. También se presentaron bahías con acantilados y con playas arenosas.

Sinaloa, al norte 27° 02', al sur 22° 29' de latitud norte; al este 105° 23', al oeste 109° 28' de longitud oeste. Colinda al norte con Sonora y Chihuahua; al este con Durango y Nayarit; al sur con Nayarit y el Océano Pacífico; al oeste con el Golfo de California y Sonora (Fig. 2.7). La altitud predominante en Sinaloa (del nivel del mar a 1 000 m), entre otros factores como la ubicación en las zonas subtropical e intertropical, ha originado que gran parte de su territorio presente altas temperaturas; mientras que el resto, con mayor altura sobre el nivel del mar, muestra temperaturas menos altas, en la costa hay dos regimenes de temperatura, de 22.0-24.0°C para una parte del norte del estado y la que domina principalmente en toda la costa de 24.0-26.0°C en promedio anual. Este elemento del clima (la temperatura) en relación con la precipitación, que va de menos de 500 a más de 1500 mm anuales, ha dado lugar a la presencia de climas variados siendo el de la costa de 4 tipos diferentes: *cálido*

subhúmedo con lluvias en verano (en el sur de la entidad), semiseco muy cálido y cálido (en el centro), *muy seco* muy cálido y cálido (en el norte), y seco semicálido (en el centro); citados en orden según la extensión que abarcan (INEGI-DGG 1999).

En Sinaloa, la mayoría de las localidades que se visitaron son lagunas costeras, que se componen principalmente de playas arenosas, y de poca pendiente, se localizaron muy pocas zonas rocosas. En el área de Topolobampo se reviso la zona rocosa de la rada portuaria. El litoral se caracteriza por presentar promontorios rocosos y acantilados (Martínez-Lozano *et al.* 1991).

CORRIENTES EN EL PACÍFICO NOROCCIDENTAL MEXICANO.

En el Pacífico Mexicano, ocurre la convergencia de dos grandes sistemas de corrientes superficiales: la Corriente de California y las corrientes Ecuatoriales. La Corriente de California es paralela a la costa oeste de Canadá y E.U.A, es una corriente con un movimiento amplio (hasta 800 Km de ancho y 500 m de profundidad), lento (velocidades típicas de 20 cm/s^{-1}) y persistente, de norte a sur (Serviere-Zaragoza 1993). El sistema de corrientes y contracorrientes paralelas al ecuador terrestre, de las cuales sólo la Contracorriente Ecuatorial del Pacífico tiene influencia sobre el Pacífico Mexicano, en esta región cambian de dirección, la Corriente de California y la Contracorriente Ecuatorial, la de California que procede del noroeste se desvía hacia el oeste; la Contracorriente toma dirección este, y al aproximarse a la

barrera continental de América Central se debilita y se bifurca hacia el noroeste y hacia el sur. La porción que se desvía hacia el noroeste converge con la corriente de California y ambas dan origen, fuera de los límites de la Zona Exclusiva de México, a la Corriente Norecuatorial del Pacífico. En la Bahía de Banderas convergen las corrientes de California y el ramal noroeste de la Contracorriente, esta zona se le denomina, *zona de transición*, su localización geográfica varía de acuerdo a la intensidad relativa de estas corrientes y de los vientos superficiales dominantes que ocurrieron durante los seis u ocho meses anteriores, sobre todo en el Pacífico Norte. Durante el invierno cuando la Corriente de California es más intensa, la zona de transición se localiza más al sur, y en el verano, la Contracorriente Ecuatorial es más intensa, por lo que la zona de transición se desplaza hacia el norte. Esta variación ocurre anualmente y alcanza posiciones extremas a finales de dichas estaciones (Serviere-Zaragoza 1993). Cuando las aguas de la Corriente de California y del Pacífico Oriental Tropical se han unido, la corriente Ecuatorial del Norte queda bien establecida, manteniéndose casi constante durante todo el año (INOCAR 2002).

CAPITULO III

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LA FASE FOLIAR DE *PORPHYRA HOLLENBERGII*

DAWSON (BANGIALES, RHODOPHYTA)

INTRODUCCIÓN

En las costas del Golfo de California, se reportan cinco especies del género *Porphyra*; *Porphyra hollenbergii* Dawson 1953, *Porphyra lanceolata* (Setchell et Hus) Smith 1943, *Porphyra pendula* Dawson 1953, *Porphyra perforata* J. Agardh 1883, *Porphyra thuretii* Setchell et Dawson 1944, (Dawson 1944; Dawson 1953; Norris 1975; Aguilar-Rosas et al. 1982; López-Vivas 2000; López-Vivas 2003).

P. hollenbergii endémica del Golfo de California, se reporta en Bahía Bocoachibampo en Guaymas, Sonora, hasta Punta Las Galeras, Baja California Sur (Dawson 1944, 1953; Krishnamurthy 1972; Norris 1975; Riosmena-Rodríguez y Paul-Chávez 1997, Aguilar-Rosas et al. 2007).

P. lanceolata se le ubica en forma muy aislada en el Golfo de California en Puerto Escondido, Baja California Sur y en forma también muy puntual en la parte norte de Baja California entre la frontera con E.U.A y Punta Cabras, Baja California (Aguilar-Rosas et al. 1984; Pacheco-Ruíz y Aguilar-Rosas 1984 y Aguilar-Rosas y Pacheco-Ruíz 1985). Aguilar-Rosas et al. (2007) menciona haber revisado la recolecta realizada por G. Guzman en Nopoló, B.C.S., (3 febrero 1958, H 342 ENCB 1711 como *P. lanceolata*), la cual coincide con *P.*

hollenbergii. Por lo tanto es *P. hollenbergii* y no existe ningún registro de la presencia de *P. lanceolata* en el Golfo de California.

P. pendula endémica del Golfo de California (aparentemente restringida a las grandes islas) (Norris 1975), se le reporta entre Isla Patos, Sonora e Isla Partida B.C., hasta Los Planes, Baja California Sur (Dawson 1953; Norris 1975; Paul-Chávez y Riosmena-Rodríguez 2000; López-Vivas 2000; López-Vivas 2003; Aguilar-Rosas *et al.* 2004).

Por último, *P. thuretii* se reporta desde Cabo Colonett en Baja California hasta Punta Galeras Baja California Sur dentro del Golfo de California (Dawson 1953; Krishnamurthy 1972; Norris 1975; Abbott y Hollenberg 1976; Hawkes 1981; Rocha-Ramírez y Siqueiros-Beltrones 1991; Scagel *et al.* 1993; Riosmena-Rodríguez y Paul-Chávez 1997; Rodríguez-Morales y Siqueiros-Beltrones 1999; Paul-Chávez y Riosmena-Rodríguez 2000; Aguilar-rosas y Aguilar-Rosas 2003b). Sin embargo, hasta el momento debido al pobre conocimiento de la forma de separación entre las especies los límites espaciales de estas especies están pobremente comprendidos. Una vez que las tendencias distribucionales de las especies se hayan comprendido se podría entender mejor sus patrones biogeográficos.

A pesar de la aparente consistencia en los registros respecto a la distribución de las especies de *Porphyra* en el Golfo de California, existen algunas controversias respecto a su distribución y la aparente discrepancia se observa entre los reportes publicados por investigadores nacionales y

extranjeros (Dawson 1953; Krishnamurthy 1972; Norris 1975; Riosmena-Rodríguez y Paul-Chávez 1997; Rodríguez-Morales y Siqueiros-Beltrones 1999; López-Vivas 2000; Paul-Chávez y Riosmena-Rodríguez 2000; López-Vivas 2003; Aguilar-Rosas *et al.* 2007).

ANTECEDENTES

DISTRIBUCIÓN ACTUAL DE LAS ESPECIES DE *PORPHYRA*

REGISTRADAS PARA EL GOLFO DE CALIFORNIA

P. hollenbergii, se reporta en cuatro localidades del Golfo de California, Bahía Bocoachibampo, Sonora; Nopoló, Isla San Ildefonso Bahía Agua Verde, Baja California Sur (Dawson 1944, 1953; Norris 1975; Espinoza-Ávalos 1993; Riosmena-Rodríguez y Paul-Chávez 1997; Mateo-Cid *et al.* 2000, Aguilar-Rosas *et al.* 2007). Sin embargo, esta especie no se reporta en los artículos más recientes para Bahía de La Paz B.C.S. (Paul-Chávez y Riosmena-Rodríguez 2000). Por otra parte, a pesar de existir estudios taxonómicos de macroalgas realizados por más de 20 años en el Golfo de California, ninguno de ellos se hace alusión a una nueva localidad para *P. hollenbergii*, especie endémica de la zona (Dawson 1966; Norris 1975; Mendoza-González y Mateo-Cid 1986; Mateo-Cid y Mendoza-González 1992; Mendoza-González y Mateo-Cid 1992; Mateo-Cid *et al.* 1993; Martínez-Lozano *et al.* 1991; Serviere-Zaragoza 1993; Serviere-Zaragoza *et al.* 1993; Mendoza-González *et al.* 1994; Casas-Valdez *et al.* 1997; Serviere-Zaragoza *et al.* 1998; Rodríguez-Morales y

Siqueiros-Beltrones 1999; Aguilar-Rosas *et al.* 2000; Paul-Chávez y Riosmena-Rodríguez 2000 y Aguilar-Rosas *et al.* 2002). Por esta razón, se considera necesario realizar un muestro extensivo de esta especie inconspicua del Golfo de California, en el mes de marzo cuando la fase foliar es más conspicua (Dawson 1953), con el fin de tener mayor evidencia de su distribución en el Golfo de California (Fig. 3.1).

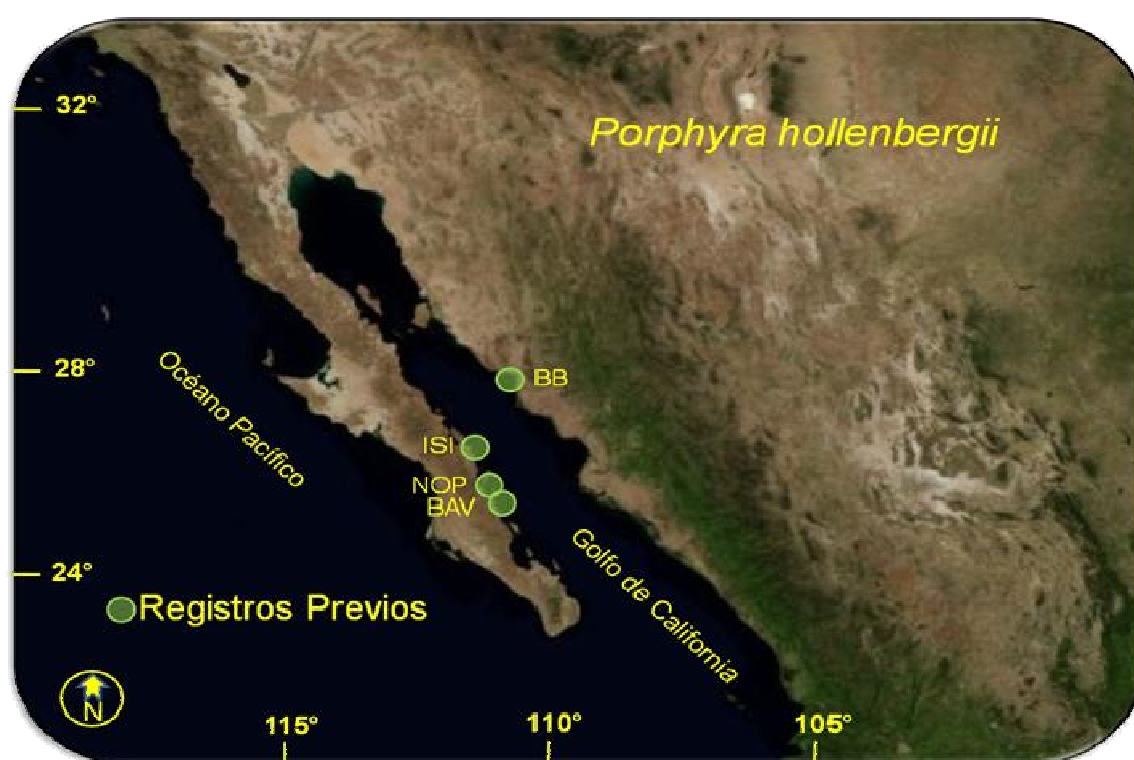


Figura 3.1. Registros previos de *Porphyra hollenbergii* especie endémica del Golfo de California.

De *P. pendula*, solo existen registros en seis puntos específicos del Golfo de California; Isla Patos e Isla San Pedro Nolasco, Sonora; Isla Partida, Baja California; Bahía Agua Verde, Bahía de San Gabriel y Punta Coyote, Baja California Sur (Dawson 1953; Espinoza-Ávalos 1993; Paul-Chávez y Riosmena-

Rodríguez 2000; López-Vivas 2000). En estudios taxonómicos de macroalgas realizados por más de 20 años en el Golfo de California, ninguno de ellos reporta a *P. pendula* en esta región (Dawson 1966; Mendoza-González y Mateo-Cid 1986; Mateo-Cid y Mendoza-González 1992; Mendoza-González y Mateo-Cid 1992; Mateo-Cid *et al.* 1993; Martínez-Lozano *et al.* 1991; Serviere-Zaragoza 1993; Serviere-Zaragoza *et al.* 1993; Mendoza-González *et al.* 1994; Casas-Valdez *et al.* 1997; Riosmena-Rodríguez y Paul-Chávez 1997; Cruz-Ayala *et al.* 1998; Serviere-Zaragoza *et al.* 1998; Rodríguez-Morales y Siqueiros-Beltrones 1999; Aguilar-Rosas *et al.* 2000; Aguilar-Rosas *et al.* 2002; Aguilar-Rosas *et al.* 2004) (Fig. 3.2).

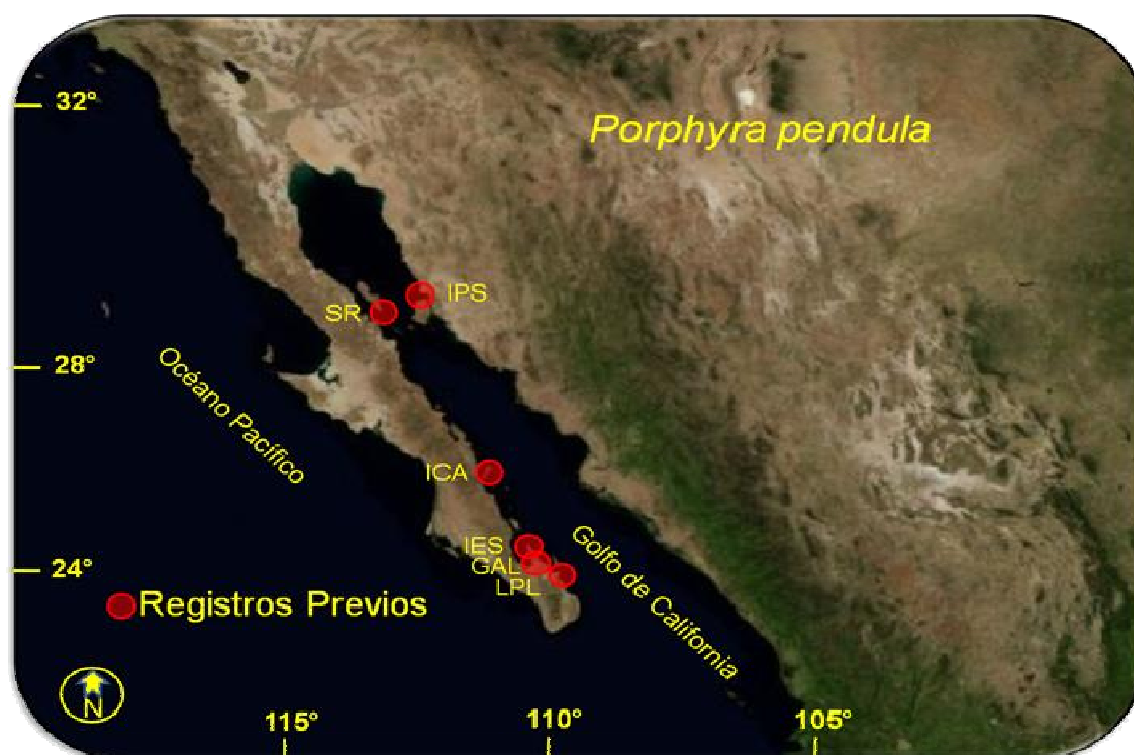


Figura 3.2. Distribución de *Porphyra pendula* especie endémica del Golfo de California.

P. thuretii se reporta por Dawson (1953) en varias zonas del Pacífico de México, por la costa oeste de Baja California (Cabo Colonett, Islas San Benito e Isla Cedros, Baja California y en Bahía Asunción, Punta Hughes, e Isla Magdalena, Baja California Sur) y en el Golfo de California (Punta San Felipe, Roca Consag e Isla Partida, Baja California, también en Isla Patos y Bahía Bocochoibampo, Sonora y en Isla Danzante e Isla Carmen Baja California Sur). Norris (1975) la reporta en Isla San Pedro Nolasco. Rocha-Ramírez y Siqueiros-Beltrones (1991) en Puerto Balandra, Riosmena-Rodríguez y Paul-Chávez (1997) en Bahía de La Paz, B.C.S., Rodríguez-Morales y Siqueiros-Beltrones (1999) dan un nuevo registro para Punta Galeras (ó Calerita), B.C.S. y Paul-Chávez y Riosmena-Rodríguez (2000) en el complejo insular Espíritu Santo, B.C.S. Aguilar-Rosas *et al.* (2000, 2002) no la reportan en la costa Noroeste (San Felipe y Puertecitos), ni en la costa Noreste (Golfo de Santa Clara y Puerto Peñasco), del Golfo de California. Mientras que, Howe (1911) y Dawson (1953) si la reportan en San Felipe y Roca Consag en la costa Noroeste del Golfo de California. Aguilar-Rosas y Aguilar-Rosas 2003, recopilan la información sobre las recolectas de Dawson del Golfo de California y agregan dos localidades más a la distribución de esta especie Playa Pinitos y Playa Cerritos en Sinaloa ambas localidades (Fig. 3.3).

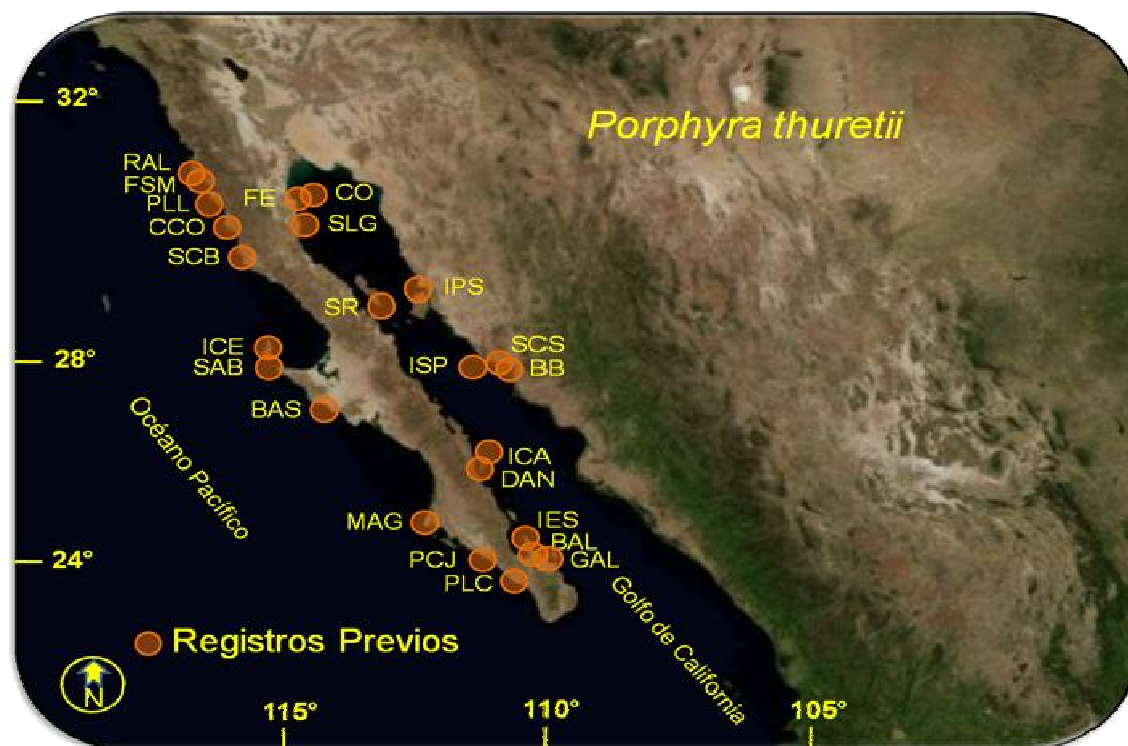


Figura 3.3. Distribución de *Porphyra thuretii* para la costa Pacífico y Golfo de California.

JUSTIFICACIÓN

Lo anteriormente expuesto (distribución de *Porphyra* en el Golfo de California), permite concluir que es necesario realizar más estudios para definir los límites de distribución de las especies de *Porphyra* que se encuentran en estas costas, ya que hasta hoy existen controversias sobre su distribución. Por otra parte, existen pocos reportes del género *Porphyra* en el Golfo de California, a pesar de que se han realizado muchos estudios taxonómicos en esta región en los últimos 30 años.

OBJETIVOS

Definir los límites geográficos en la distribución de la fase foliar de *Porphyra hollenbergii* especie endémica del Golfo de California.

HIPÓTESIS

Los estudios florísticos en el Golfo de California, realizados en los últimos 30 años, se han concentrado en describir la flora de cierta zona en lo general, dado que *Porphyra* es una especie inconspicua y estacional, las investigaciones no toman en consideración esta característica de la fase foliar y por ello los reportes del género son escasos o nulos. Por ello, si se quiere conocer la verdadera distribución de *P. hollenbergii*, en el Golfo de California, es necesario realizar un muestro extensivo en marzo cuando la especie es conspicua en todo el Golfo de California (Dawson 1953; López-Vivas 2000, 2003).

METODOLOGÍA

Se realizaron expediciones con el objetivo de hacer recolectas de ejemplares en la costa e islas del Golfo de California, en marzo-abril (de 2000 a 2008) por ser la época en la cual las fases foliares son mas comunes *in situ* y la fase foliar se encuentra en reproducción (Dawson 1953; López-Vivas 2000, 2003). El material se herborizó *in situ* de acuerdo con las metodologías descritas por Abbott y Dawson (1978), el material se preparó y depositó; en el herbario de la Universidad Autónoma de Baja California Sur (FBCS).

Las laminas de *Porphyra* se identificaron y clasificaron de acuerdo a las características de la especie proporcionadas por autores que han descrito o tienen registros de especies a fines a las del Golfo de California: Dawson (1944 y 1953); Krishnamurthy (1972); Norris 1975; Aguilar-Rosas *et al.* 2004; Aguilar-Rosas *et al.* 2007). Para la delimitación y descripción de la especie se utilizaron un total de cuarenta y dos caracteres, que han sido utilizados en estudios en América, Japón y Nueva Zelanda para delimitar las especies de *Porphyra* (Krishnamurthy 1972; Kurogi 1972; Yoshida 1997; Knight y Nelson 1999).

El material que se analizó fue producto de recolectas *in situ* y material herborizado común, tipo, holotipo e isotipo, el cual se obtuvo mediante solicitud de préstamos a los herbarios que tienen ejemplares de *Porphyra* provenientes del Golfo de California.

De acuerdo al análisis anterior, se procedió a determinar los límites geográficos *P. hollenbergii*. Las herborizaciones se escanearon y digitalizaron (Scanner Hewlett-Packard, ScanJet 6300C), las fotos se limpiaron con un programa para fotos (Adobe PhotoShop versión CS 3). También se prepararon laminillas semipermanentes de cada herborización, previamente hidratadas con agua marina filtrada a 45 μm , se les incluyó en una solución de anilina azul y/o miel de maíz (natural) y formol al 4 % y posteriormente se montaron en portaobjetos (marca VWR Scientific). De cada laminilla que se preparó, se tomaron fotografías con una cámara digital para microscopio (marca Carl Zeiss AxioCam MRC de 7 megapíxeles), la cual se montó en un microscopio compuesto y en un microscopio invertido (Carl Zeiss, modelo Axioskop 40;

modelo AxioObserver A1) para fotografiar las diferentes estructuras celulares observadas.

RESULTADOS

En el Golfo de California se localizaron solo cuatro especies de *Porphyra*; *P. hollenbergii*, *P. pendula*, *Porphyra* sp especie nueva y *P. thuretii*; siendo *P. hollenbergii* la especie principal de este estudio.

Morfológicamente *Porphyra hollenbergii* y *Porphyra pendula* presentan en su mayoría caracteres que se encuentran expresados tanto en una como en la otra especie, por lo que se confunden con facilidad (Tabla 3.I). Por ello a partir de taxonomía tradicional es difícil separarlas. *Porphyra hollenbergii* presenta gran variabilidad morfológica a lo largo de su distribución geográfica, tiene formas lanceoladas, lineares, linguadas y abovadas (Fig. 3.4), presenta colores desde rosa pálido a purpura y verde, su margen es lobulado, el sujetador es discoidal y las células que lo forman son filamentos hialinos, los talos son monostromáticos, con un cloroplasto por célula, y es dioica (Tabla 3.I). Presenta espermatangios de 128 espermacios, y cigotosporangios de 8 cigotosporas.

Tabla 3.1. Principales caracteres usados para separar especies de *Porphyra*, caracteres similares en *P. hollenbergii* y en *P. pendula*.

Carácter	<i>Porphyra hollenbergii</i>	<i>Porphyra pendula</i>
Color del talo	rosa pálido/verde	rosa pálido/brillante
margen	lobulado	lobulado
Sujetador	discoïdal y filamentos hialinos	discoïdal y filamentos hialinos
Células de alto	monostromática	monostromática
Número de Cloroplastos	1	1
Forma del talo	lanceolado/lineal/linguadas/abovadas	lanceolado/lineal/linguado/abovado
Sexualidad	dioica	dioica
Espermatangio	128	128
Cigostoposrangio	8	8

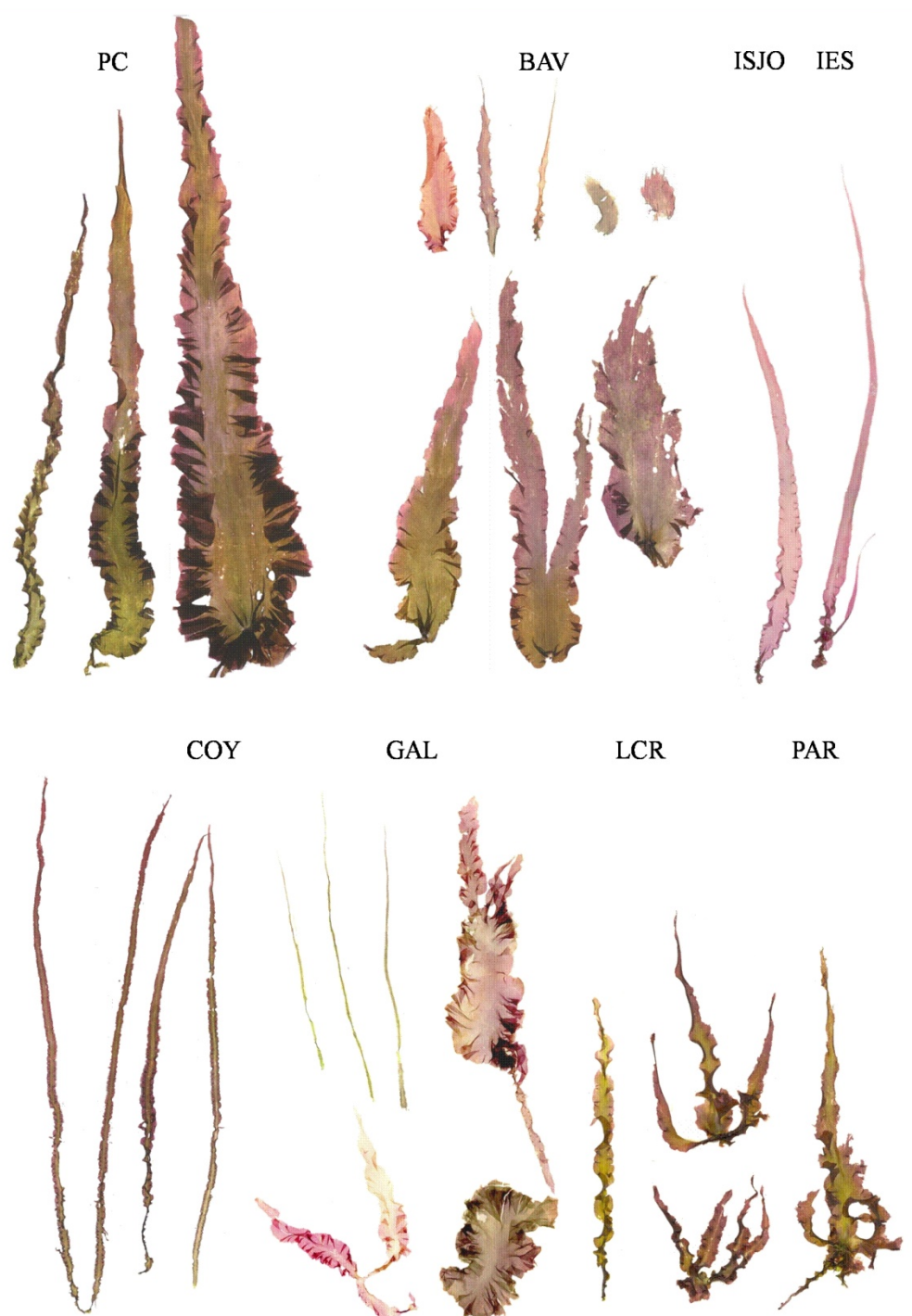


Figura 3.4. Variabilidad morfológica de la fase foliar de *P. hollenbergii* en el Golfo de California (frondas lanceoladas, lineales, linguadas y obovadas). Escalas de las barras 50 mm. **PC** Punta Chivato, **BAV** Bahía Agua Verde, (Localidad tipo). **ISJO** Isla San Jose, **IES** Isla Espiritu Santo, **GAL** Punta Galeras, **COY** Punta Coyote, **LCR** Las Cruces, **PAR** Punta Arenas, Baja California Sur.

LOCALIZACIÓN DE *PORPHYRA HOLLENBERGII* EN EL GOLFO DE CALIFORNIA

P. hollenbergii endémica del Golfo de California, se localiza desde Punta Chivato, Baja California Sur; en la zona continental, como su límite norte, hasta Punta Arenas, Baja California Sur, como su límite sur (Fig. 3.5).

En este estudio *P. hollenbergii* se localizó en 8 localidades todas en la costa de Baja California Sur. De las colectas realizadas siete localidades son nuevos registros para la especie; Punta Chivato, Isla San José, Isla Espíritu Santo, Puntas Las Galeras, Punta Coyote, Las Cruces y Punta Arenas, Baja California Sur (Fig. 3.5, Tabla 3.II).

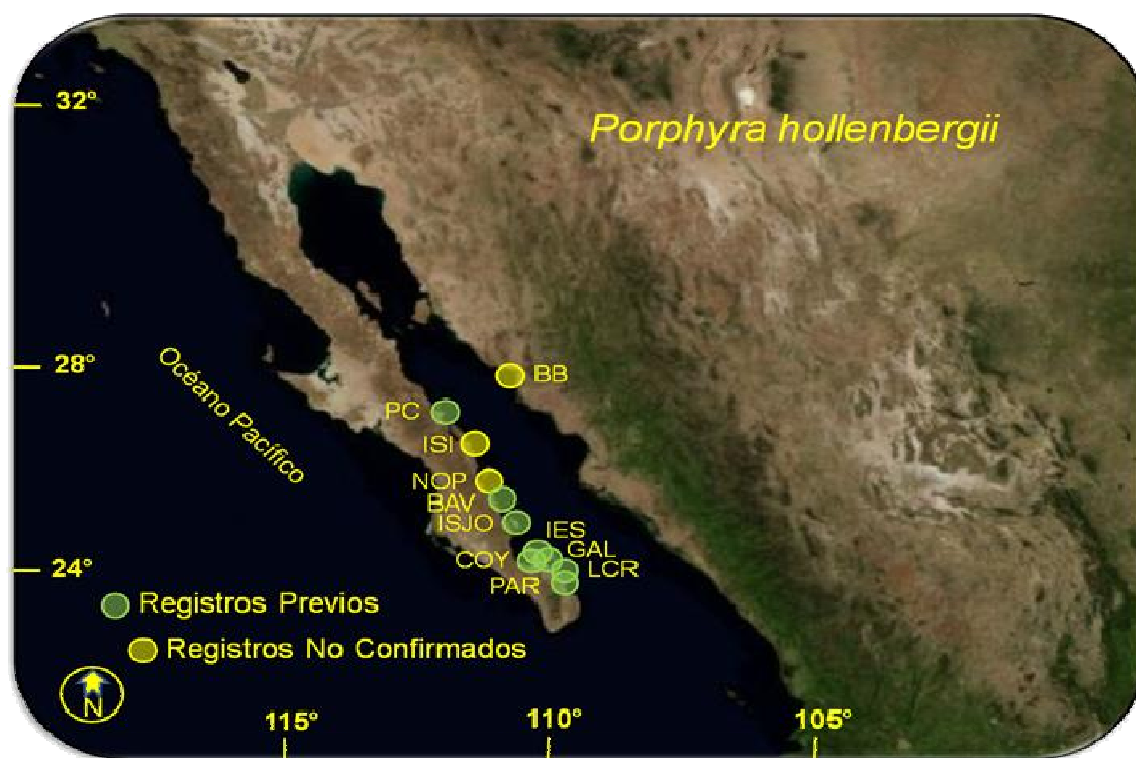


Figura 3.5. Distribución de *P. hollenbergii* en el Golfo de California.

Se registran dos extensiones de rango en la distribución de *Porphyra hollenbergii* la primera, se extiende su distribución 70 km al Norte de su último registro Isla San Ildefonso recolecta de Dawson de 1958. También se extiende su distribución 80 Km. al sur de su anterior registro (Isla Espíritu Santo vs. Punta Arenas) en el Golfo de California (Fig. 3.5, Tabla 3.II).

Se visitaron un total de 62 localidades en el Golfo de California (Tabla 3.III). Un total de 11 registros fueron obtenidos para este trabajo de los cuales 8 fueron realizados para este trabajo, se catalogaron 7 como nuevas localidades para la especie, 3 registros son referencias bibliograficas, y se realizó una colecta en la localidad tipo de la especie, Bahía Agua Verde, B.C.S. (Fig. 3.5).

Tabla 3.II. Registros geográficos de *P. hollenbergii* en el Golfo de California.

Localidad	<i>P. hollenbergii</i>	Códigos
Punta Chivato, B.C.S.	C y N	PC
Isla San Ildefonso, B.C.S.	R	ISI
Nopoló, B.C.S.	R	NOP
Bahía Agua Verde, B.C.S.	R, C	BAV
Isla San José, B.C.S.	C y N	ISJO
Isla Espíritu Santo, B.C.S.	C y N	IES
Punta Coyote, B.C.S.	C y N	COY
Punta Las Galeras, B.C.S.	C y N	GAL
Las Cruces, B.C.S.	C y N	LCR
Punta Arenas, B.C.S.	C y N	PAR
Ensenada Bocohcibampo, Son.	R	BB

R = referencia bibliográfica **C** = colecta realizada para este trabajo **N**= nuevas localidades

Tabla 3.III. Localidades visitadas en el Golfo de California.

	Localidad	Estado	Latitud N	Longitud O
1	Roca Consag	Baja California	31° 06' 24"	114° 27' 46"
2	Punta San Felipe	Baja California	31° 03' 00"	114° 48' 36"
3	Puertecitos	Baja California	30° 20' 42"	114° 38' 09"
4	Isla el Huerfanito	Baja California	30° 07' 46"	114° 37' 38"
5	Isla Miramar, El muerto	Baja California	30° 05' 38"	114° 33' 01"
6	Isla Salvatierra, o Lobos	Baja California	30° 03' 16"	114° 29' 24"
7	Isla Encantada	Baja California	30° 02' 54"	114° 29' 20"
8	Isla San Luis	Baja California	29° 59' 16"	114° 25' 08"
9	Isla San Luis Gonzaga	Baja California	29° 48' 40"	114° 22' 10"
10	Bahía Guadalupe	Baja California	29° 11' 24"	113° 38' 24"
11	Bahía Alcatraz	Baja California	28° 48' 23"	111° 58' 02"
12	1.5 Km. al Norte de Punta La Gringa	Baja California	29° 03' 02"	113° 32' 15"
13	1 Km. al Norte de Punta La Gringa	Baja California	29° 02' 52"	113° 32' 15"
14	Punta La Gringa	Baja California	29° 02' 33"	113° 32' 14"
15	Isla La Vela	Baja California	29° 02' 31"	113° 32' 16"
16	Isla Mejía	Baja California	29° 40' 47"	113° 36' 41"
17	Isla Ángel de la Guarda	Baja California	29° 00' 05"	113° 06' 58"
18	Isla Partida	Baja California	28° 52' 12"	113° 03' 00"
19	Punta El Soldado	Baja California	28° 54' 13"	113° 22' 04"
20	Bahía Las Palomas	Baja California	28° 26' 24"	112° 52' 48"
21	El Faro San Francisquito	Baja California	28° 25' 52"	112° 52' 03"
22	Santa Rosalía	Baja California Sur	27° 26' 24"	112° 18' 00"
23	Punta Chivato	Baja California Sur	27° 06' 03"	111° 58' 14"
24	El Faro Mulege	Baja California Sur	26° 55' 12"	111° 58' 12"
25	Isla el Requesón	Baja California Sur	26° 39' 36"	111° 51' 00"
26	Loreto	Baja California Sur	26° 00' 55"	111° 20' 19"
27	Isla Carmen	Baja California Sur	25° 51' 00"	111° 14' 24"
28	Isla Danzante	Baja California Sur	25° 18' 36"	110° 45' 36"
29	Nopoló	Baja California Sur	25° 48' 36"	111° 18' 36"
30	Puerto Escondido	Baja California Sur	25° 46' 48"	111° 18' 00"
31	Bahía Agua Verde	Baja California Sur	25° 32' 29"	111° 07' 40"
32	Isla San José	Baja California Sur	24° 50' 32"	110° 36' 21"
33	Isla Espíritu Santo	Baja California Sur	24° 25' 12"	111° 05' 36"
34	Bahía de la Paz	Baja California Sur	24° 13' 12"	110° 19' 12"
35	Puerto Balandra	Baja California Sur	24° 19' 48"	110° 20' 24"
36	Punta Calerita	Baja California Sur	24° 21' 46"	110° 17' 04"
37	Punta Coyote	Baja California Sur	24° 19' 48"	110° 13' 48"
39	Las Cruces	Baja California Sur	24° 12' 36"	110° 04' 48"
40	Los Planes	Baja California Sur	23° 57' 00"	109° 49' 48"
41	Punta Arena	Baja California Sur	23° 57' 00"	109° 49' 48"
42	Punta Perico	Baja California Sur	23° 48' 54"	109° 42' 10"
43	La Laguna	Baja California Sur	23° 33' 36"	109° 28' 12"
44	Los Frailes	Baja California Sur	23° 12' 36"	109° 27' 00"
45	Puerto Peñasco	Sonora	31° 17' 52"	113° 32' 52"
46	Isla San Jorge	Sonora	31° 00' 36"	113° 14' 42"
47	El Desemboque	Sonora	30° 33' 47"	113° 00' 26"
48	Punta Lobos	Sonora	30° 16' 07"	112° 51' 44"

49	Puerto Libertad	Sonora	29° 54' 16"	112° 41' 05"
50	Isla Patos	Sonora	29° 16' 10"	112° 27' 46"
51	Isla Tiburón	Sonora	29° 13' 13"	112° 21' 36"
52	Isla El Choyero	Sonora	28° 44' 18"	112° 18' 20"
53	Isla Turner	Sonora	28° 44' 04"	112° 17' 56"
54	Isla San Pedro Mártir	Sonora	28° 22' 57"	112° 19' 04"
55	Isla San Pedro Nolasco	Sonora	27° 58' 28"	111° 22' 38"
56	Bahía Esmeralda	Sonora	24° 46' 37"	112° 06' 00"
57	Bahía San Carlos	Sonora	24° 46' 37"	112° 06' 00"
58	Topolobampo	Sinaloa	25° 34' 15"	109° 03' 46"
59	Navachiste	Sinaloa	25° 29' 04"	108° 48' 41"
60	Mazatlán	Sinaloa	23° 10' 48"	106° 25' 48"
61	Punta Valentinos	Sinaloa	23° 11' 24"	106° 26' 24"
62	Boca de Tomatlán	Jalisco	19° 51' 32"	105° 24' 00"

OBSERVACIONES ECOLÓGICAS A LO LARGO DE SU DISTRIBUCION GEOGRAFICA:

P. hollenbergii es una especie epilítica del mesolitoral medio y superior entre +0.5 y +1.7 m sobre el NMM (Figs. 3.6a-d), forma parches de $\approx 1 \text{ m}^2$, no se le observó como epífita de ninguna otra especie de macroalga. En algunas localidades creció asociada a *Gelidium* sp. ó *Ulva* sp, pero no se entremezclan. La fase foliar de *P. hollenbergii* es anual, aparece a finales de diciembre y desaparece a finales de mayo. En marzo se detectaron sus mayores tallas y se le observó en reproducción desde enero a mayo. *In situ* se detectaron tallas de más de 35 cm de largo y 4 cm de ancho en Punta Chivato, Baja California Sur (Figs. 3.6c y e).

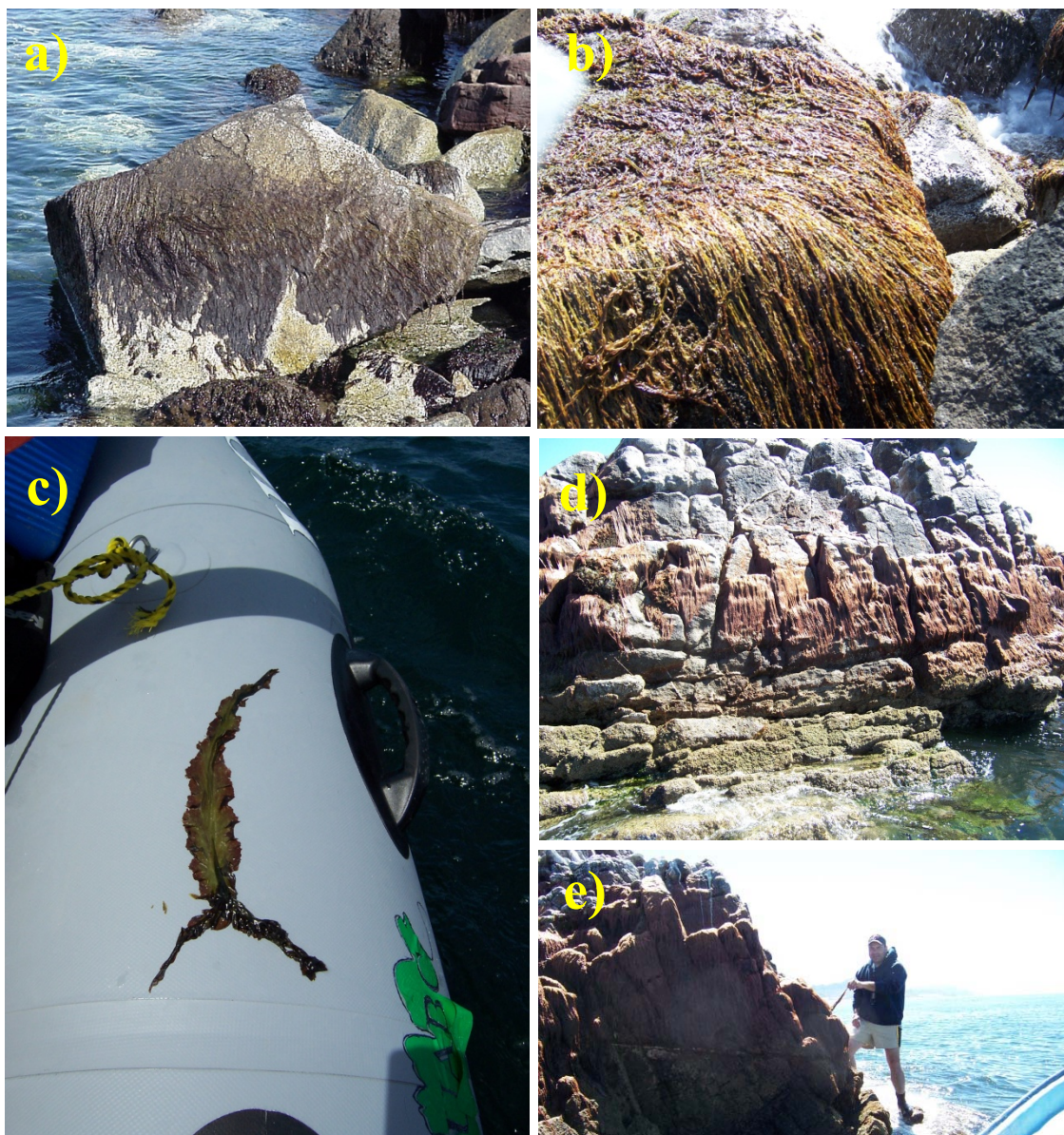


Figura 3.6. *Porphyra hollenbergii* cubriendo la superficie de una roca en el intermareal superior, **a)** Punta Chivato, B.C.S, **b)** Bahía Agua Verde, B.C.S, **c)** talo de 35 cm largo, **d y e)** pared repleta de *Porphyra* Punta Coyote, B.C.S. Golfo de California.

DISCUSIÓN

Los análisis de las recolectas, ejemplares revisados y de las referencias bibliográficas, nos indican que *Porphyra hollenbergii* se distribuye desde Punta Chivato hasta Punta Arenas en la costa centro y sur de la Península de Baja California, lo que hace que sus registros sean más consistentes. Contrario a lo que afirman Aguilar-Rosas *et al.* (2007) donde ubican a *P. hollenbergii* tan solo en cuatro localidades tres en Baja California Sur (Bahía Agua Verde, Nopolo e Isla San Ildefonso) y una en Sonora (Ensenada Bocochoibampo), este material de colectas realizadas por Dawson no se revisó para este trabajo. Cabe señalar que el material de *Porphyra* colectado para este trabajo en Bahía Esmeralda, Isla San Pedro Mártir e Isla San Pedro Nolasco, Sonora, pertenecen a *Porphyra pendula*, localidades cercanas a Ensenada Bocochoibampo, por lo que el material recolectado por Dawson (1953) podría pertenecer a esta especie.

Según una recopilación reciente (Aguilar-Rosas *et al.* 2004), la distribución de *P. pendula* está restringida al norte del Golfo de California, desde Isla Partida B.C. e Isla Patos Sonora, hasta Isla Carmen, Isla Espíritu Santo, Calerita o Punta Las Galeras y los Planes en B.C.S. En Isla Carmen reportan a *P. hollenbergii* como una localidad intermedia, lo que indica una rara distribución, ya que *P. hollenbergii* se encuentra en medio de la distribución de *P. pendula*. Sin embargo, los resultados de esta investigación indican lo contrario, *Porphyra hollenbergii* solo se distribuye en las costas de Baja California Sur, resaltando que los caracteres morfológicos, anatómicos y

reproductivos de ambas especies son muy similares por lo que pudieron ser confundidas fácilmente (Fig. 3.7).

Los caracteres reproductivos como el tamaño de los paquetes espermatangiales y cigotosporangiales, también se utilizan para separar las especies. El tamaño de los paquetes de *P. hollenbergii* reportados son de 64 y de 128 espermacios por paquete (Dawson 1953; López-Vivas 2003; Aguilar-Rosas *et al* 2007), mientras que la cantidad de cigotosporas por paquete es de 8 (Dawson 1953; Krishnamurthy 1972; Norris 1975; López-Vivas 2003; Aguilar-Rosas *et al.* 2007). En *Porphyra pendula*, la misma cantidad de espermacios se reporta (Dawson 1953; Krishnamurthy 1972; Norris 1975; Aguilar-Rosas *et al.* 2004). Por ello, este carácter también es convergente entre las dos especies. En cuanto a la formula de división de los paquetes se ha demostrado que puede variar en condiciones de cultivo (Suto 1972) así como en condiciones naturales (Notoya y Nagaura 1998).

En general se conoce de la gran plasticidad morfológica que presentan las macroalgas (Villard-Bohnsack 1997; Pedroche y Sentíes 2003). Kurogi (1972), confirma que *Porphyra* no es la excepción ya que presenta diferentes morfologías en una misma especie, por factores ambientales. Esta plasticidad morfológica *Porphyra* ha hecho que el género presenté serios problemas taxonómicos (Bray *et al.* 2007).

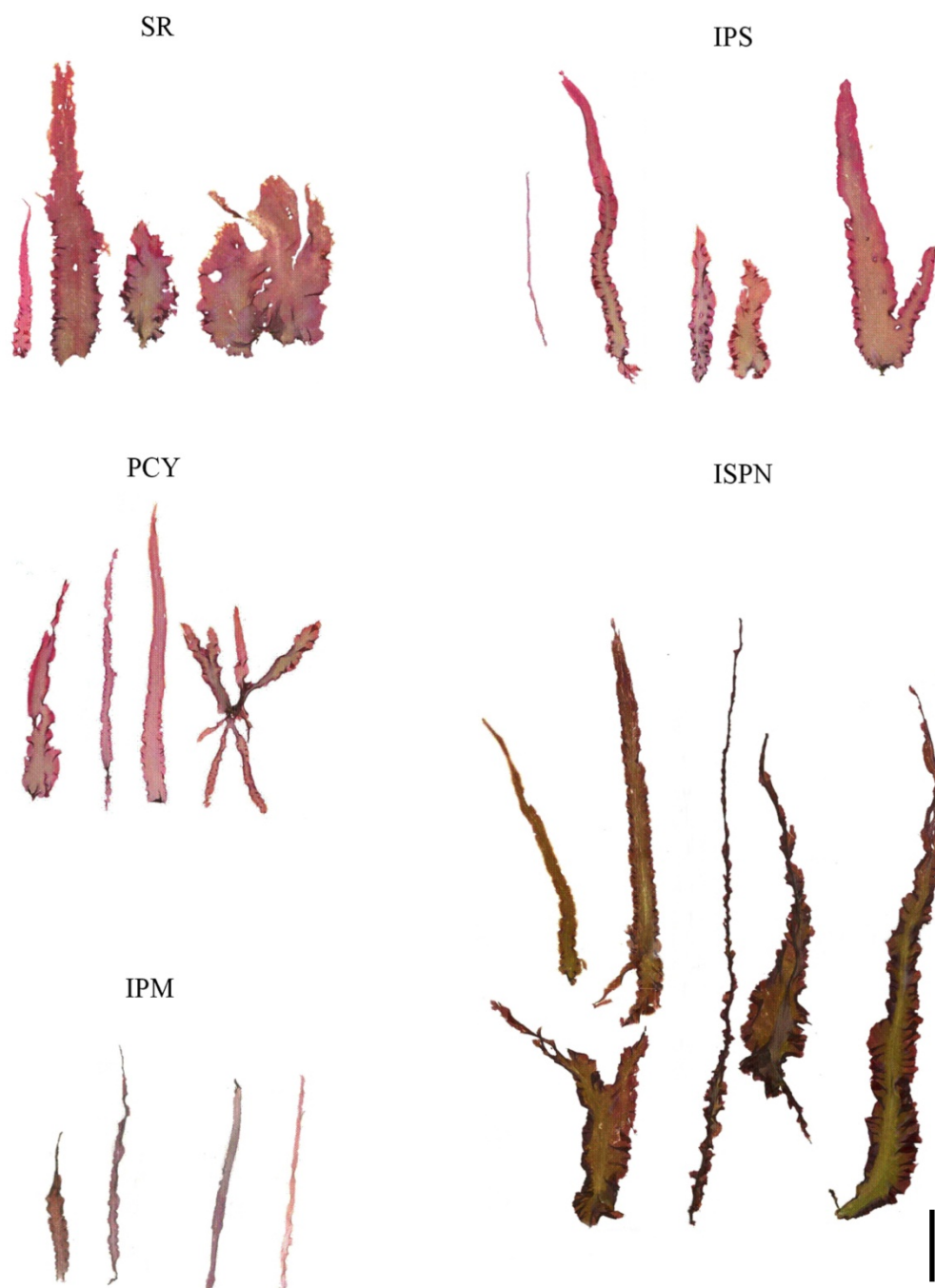


Figura 3.7. Variabilidad morfológica de la fase foliar de *P. pendula* con distribución en el Norte del Golfo de California (frondas lanceoladas, lineales, linguadas y obovadas). Escalas de las barras 50 mm. **SR** Isla La Partida, Baja California; **IPS** Isla Patos, Sonora; **PCY** Isla El Choyero, Sonora; **IPM** Isla San Pedro Mártir, Sonora; **ISPN** Isla San Pedro Nolasco, Sonora;

Según Israel (2010) de los más de 42 caracteres taxonómicos para separar especies de *Porphyra*, los 7 más usados son similares en *Porphyra hollenbergii* y *Porphyra pendula* (Tabla 3.1), razón que ha llevado a confundir a ambas especies. Dawson (1953); Krishnamurthy (1972); Aguilar-Rosas *et al.* (2004, 2007), confirman una morfología similar lineares-lanceoladas en *P. hollenbergii* y lineares-linguada en *P. pendula*. En esta investigación, de las cuatro morfologías observadas todas están presentes en ambas especies, además de que se observó más de una morfología (lanceolada, lineal, linguada, abovada) (Fig. 3.7).

Esta amplia confusión taxonómica en el género *Porphyra* por los caracteres morfológicos, anatómicos y reproductivos de las especies los que convergen y/o divergen tanto a escalas de tiempo evolutivas o escalas de tiempo anuales, es atribuida a su amplia plasticidad morfológica (Campbell 1980, Lindstrom & Cole 1993, Oliveira *et al.* 1995, Ragan *et al.* 1994, Stiller & Waaland 1993). La que es influenciada por efectos físicos a los que son sometidas en su hábitat, como es fuerza del oleaje y erosión, condiciones fisicoquímicas como deficiencia o exceso de nutrientes y hasta por pastoreo (Espinoza-Avalos-Rodríguez-Garza 1987, 1989).

Adicionalmente a los caracteres morfológicos se han usado otros como: número de células de grueso del talo (J. Agardh 1882), formula de división de los paquetes reproductivos (Hus 1902), número de cromosomas (Ishikawa 1921), pero la mayoría de ellos son convergentes o divergentes entre la misma especie o entre las diferentes especies. Un ejemplo es el número de

cromosomas que es divergente en una misma especie, o convergente entre especies (Holmes & Brodie 2004, Kapraun *et al.* 1991, Lindstrom & Cole 1992a, 1992b, Mitman & van der Meer 1994, Wilkes *et al.* 1999).

Debido a la gran plasticidad morfológica, anatómica y reproductiva que presenta *Porphyra hollenbergii* y a la confusión que genera el tener un gran parecido con *Porphyra pendula*, se usaran técnicas de biología molecular para delimitar ambas especies. Con el fin de resolver el complejo *Porphyra* sobre las especies endémicas del Golfo de California. Por lo que el siguiente capítulo abordara el tema sobre la biología molecular de ambas especies.

CAPÍTULO IV
GENÉTICA DE LA FASE FOLIAR DE *PORPHYRA HOLLENBERGII* DAWSON
(BANGIALES, RHODOPHYTA)

INTRODUCCIÓN

El Golfo de California muestra un nivel extraordinario de diversidad biológica, incluyendo organismos endémicos, tanto terrestres como marinos, una variedad de ecosistemas y hábitat únicos (Brusca *et al.* 2005; Phillips; Wentworth Comus 2000). Una característica que hace especial al Golfo de California es su alto endemismo, Espinoza-Avalos (1993) determino que un 20% de las algas de esta cuerpo de agua son endémicas. De acuerdo con la distribución de las algas se definen tres regiones para el Golfo: norteño, central y meridional Espinoza-Avalos (1993). Esta división es similar a otros estudios realizados para otros organismos del Golfo de California: peces (Thomson, 1983), invertebrados (Brusca 1980), pastos marinos (Muñiz-Salazar 2005) e incluso en la distribución de clorofila (Santa María Del Angel, 1999).

Las especies de macroalgas *P. hollenbergii* y *P. pedula* son endémicas del Golfo de California Dawson (1944, 1953). El avance reciente en la taxonomía molecular (extracciones de ADN tanto del cloroplasto (para usar el gen *rbcL*) como del núcleo (para usar el gen 18S) por medio del PCR y el avance en las técnicas para cuantificar número de cromosomas por célula (Hommersand *et al.* 1994; Cole 1990; Lindstrom y Cole 1992a, b; Gabrielson *et al.* 2000; Broom *et al.* 2002; Neefus *et al.* 2002; Teasdale *et al.* 2002; Klein *et*

al. 2003), el realizar extracciones moleculares y compararlos con los de otras especies registradas en el banco de genes mundial, pudieran ayudar a confirmar las características que son indispensables conocer para decidir si estas especies endémicas son dos o es una sola ó si hay especies crípticas y cuál es su verdadera distribución, es decir obtener una seguridad taxonómica para el complejo *P. hollenbergii* vs *P. pendula* evitando el uso de elementos tan plásticos como son los caracteres morfológicos (Pedroche y Sentíes 2003).

La biología molecular en la última década ha sido utilizada en macroalgas marinas, la cual está siendo enfocada en dos grandes objetivos uno como soporte en el establecimiento taxonómico de las especies y un segundo como el desarrollo de herramientas moleculares y genéticas para mejoramiento del cultivo de especies de importancia económica (Seckbach y Chapman 2010).

El uso de secuencias o datos moleculares es una herramienta crítica para que los estudios taxonómicos prueben hipótesis sobre la identidad de una especie (Saunders 1994). Especialmente donde están involucrados plasticidad fenotípica y convergencia morfológica, los datos moleculares han proporcionado los medios eficientes para clasificar especímenes después del reconocimiento inicial de su distribución, ecología y formas morfológicas. La región del gen nSSU rADN (Saunders 1994) la cual contiene 450 pb y incluye la región variable V9 del gen (Neefus *et al.* 1993), es útil para tener el gen nSSU de *Porphyra* (Broom *et al.* 1999). Lindstrom y Cole (1993), recomiendan el uso de por lo menos un carácter diagnóstico no morfológico para verificar la identificación de especímenes individuales. Afortunadamente en estudios

recientes se analizan secuencias de ADN a partir de genes nucleares SSU (subunidad pequeña del gen nuclear rARN) gen 18S y el plásmido *rbcL* (RubisCO ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa oxigenasa, subunidad mayor del gen). Son herramientas útiles y confiables también para la diferenciación entre especies del género *Porphyra* (Hillis y Dixon 1991; Oliveira *et al.* 1995, Broom *et al.* 1999; Kunitomo *et al.* 1999; Neefus *et al.* 2002, Farr *et al.* 2003, Klein *et al.* 2003, Jones *et al.* 2004, Nelson y Broom 2010).

ANTECEDENTES

Para *Porphyra hollenbergii* especie endémica del Golfo de California solo se conoce su descripción la cual fue realizada por Dawson (1944, 1953). Estos trabajos fueron retomados por Krishnamurthy (1972) en una revisión realizada sobre especies de *Porphyra* de la costa Pacífico de Norte America, el menciona que los dos taxos registrados por Dawson (1944, 1953) son especies diferentes (Fig. 4.1). Posteriormente López-Vivas (2003) realiza un estudio sobre la biogeografía y taxonomía de las especies de *Porphyra* del Pacífico Noroccidental Mexicano, donde propone que las especies dioicas *Porphyra pendula* y *P. hollenbergii* son una misma especie por presentar los mismos caracteres morfológicos anatómicos y reproductivos. López-Vivas *et al.* (2004) datos no publicados, realizan la extracción de ADN del gen *rbcL* (F67-rbc-spc) de *P. hollenbergii* (AY794401) (Lynch *et al.* 2008) de Bahía Agua Verde (BAV) considerada por Dawson (1944, 1953) como la localidad tipo de la especie (Fig. 4.1). Aguilar-Rosas *et al.* (2004, 2007) en trabajos realizados para las dos

especies endémicas sostienen que son dos taxas diferentes pero que presentan características morfológicas, anatómicas y reproductivas muy similares entre ellas (Fig. 4.1). Nelson *et al.* (2006) con ayuda del nucleótido 18S obtiene información molecular sobre lo que ellos denominan *Porphyra pendula* (DQ084430), la muestra pertenece a la localidad Punta Galeras o Calerita cercana a la Bahía de La Paz, B.C.S (Fig. 4.1).

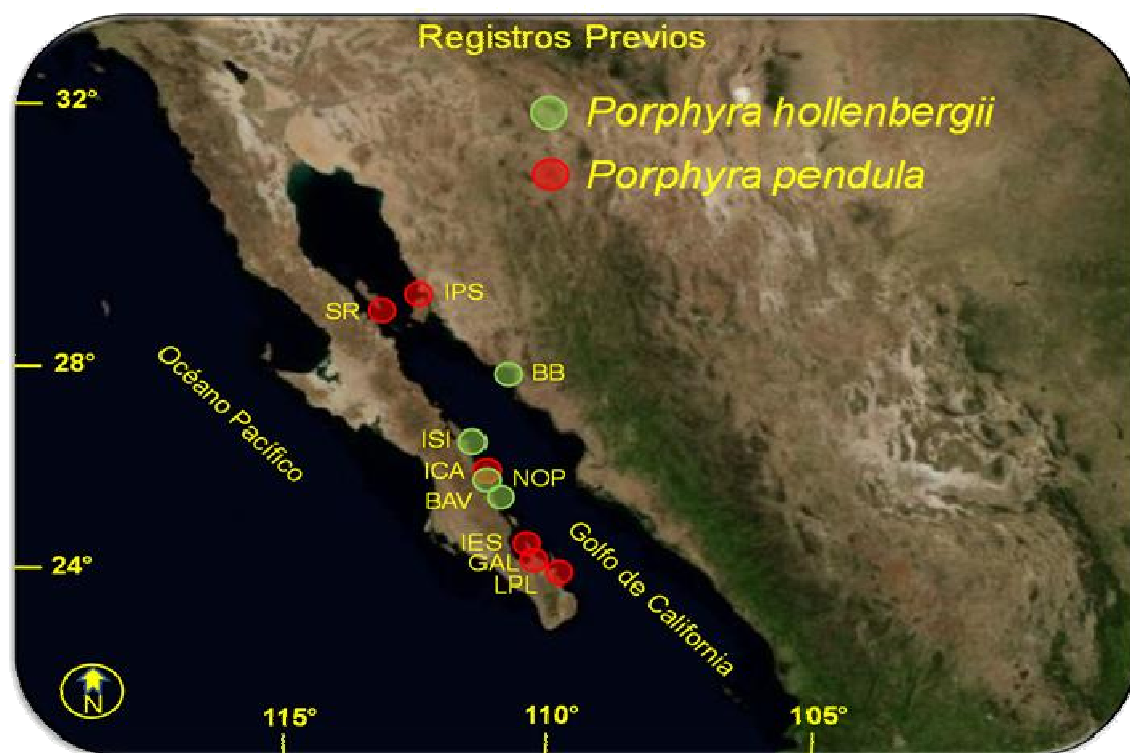


Figura 4.1. Registros Previos de *Porphyra hollenbergii* (Ph) y *Porphyra pendula* (Pp) del Golfo de California. Bahía Agua Verde (BAV); Bahía Bocochibampo (BB), Isla de San Ildefonso; Nopoló (NOP), Isla Carmen (ICA), Isla Espíritu Santo (IES); Isla Partida (SR), Isla Patos (IPS), Los Planes (LPL), Punta de Las Galeras (GAL) (Dawson 1944, 1953; Aguilar Rosas *et al.* 2004, 2007).

JUSTIFICACIÓN

En esta investigación se analiza al complejo *Porphyra hollenbergii* a lo largo del Golfo de California, para determinar si todos los registros pertenecen a esta especie o son diferentes taxa. El género ha sido registrado previamente para la región, pero esta es la primera vez que se utilizan herramientas moleculares de dos loci, el plastido *rbcL* y el gen nuclear 18S, para apoyar y confirmar las agrupaciones morfológicas de la especie, y determinar las afinidades filogenéticas de este taxa con respecto a especies del orden Bangiales. Este estudio se suma al entendimiento y complejidad de la distribución de la especie endémica *Porphyra hollenbergii* en el Golfo de California.

OBJETIVOS

Clasificar taxonómicamente a *P. hollenbergii* utilizando métodos moleculares.

Conocer la genética poblacional de *P. hollenbergii* en el Golfo de California y definir su distribución geográfica.

HIPÓTESIS

Porphyra es un género que presenta gran variabilidad morfológica, debido al polimorfismo que presenta, lo que provoca la formación de especies crípticas o complejos de especies. *P. hollenbergii* es una especie diferente de las especies reportadas para el pacífico noroccidental mexicano y es una especie endémica del Golfo de California, a la cual se le pueden atribuir varios haplotipos para la especie, o incluso se pueden encontrar especies diferentes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizaron muestras del Golfo de California recolectadas en el periodo 1998- 2009 por el Programa de Botánica Marina de la UABCS y por el Instituto de Investigaciones Oceanológicas de la UABC. Las muestras se encuentran depositadas en el herbario ficológico FBCS de la Universidad Autónoma de Baja California Sur. Las muestras se herborizaron *in situ* siguiendo la metodología de Abbott y Dawson (1978), y se conservaron en sílica gel para los análisis moleculares.

EXTRACCIÓN DE ADN

Se homogenizo de 0.2 a 0.5 g de tejido seco de *Porphyra* con hielo seco hasta obtener un polvo fino. Se le agrego 850 µL de CTAB/PVP (bromuro de hexadeciltrimetil amonio polyvinylpyrrolidone) y 2 µL de RNAsa, agitándose con por un minuto. Se adiciono 10 µL de Proteasa E (20 mg/mL) y 3 µL de β -

mercaptoetanol y se agitaron por un minuto con un vortex y se incubaron 37 °C con agitación por 6 hrs. Posteriormente se agrego 600 µL de cloroformo-isoamil alcohol (24:1), se agitaron los tubos con vortex durante 1 min, se centrifugaron durante 15 minutos a 10,000 rpm. El proceso se repitió 3 veces, y el sobrenadante que va de 580 a 400 µL se coloco en un nuevo tubo eppendorf y se elimino el cloroformo-isoamil alcohol. Se obtuvo un volumen final de 400 µL, se centrifugo a 10,000 rpm por 15 min. Se agrego 0.7 volúmenes de alcohol isopropílico metieron al congelador por 12 horas para permitir la precipitación del ADN.

Para la precipitación del pellet se centrifugo durante 15 min a 12,000 rpm, se vertió cuidadosamente el alcohol sobrenadante en un vaso de precipitado de 50 mL. Se agregó 500 µL de 70% etanol , y se centrifugo durante 15 min a 12,000 rpm, este paso se repitió 2 veces, esto fue para lavar el ADN, después de la última vez que se centrifugo se dejaron escurrir los tubos boca abajo sobre un papel kimwipes (pañuelos delgados), se dejaron dentro de una campana de extracción 45 min. Finalmente se adicionaron 40 µL de TE1X para rehidratar las muestras, se agito de forma manual y finalmente las muestras se guardaron en un ultra congelador a -80C hasta su análisis

ELECTROFORESIS

Se prepararon geles de agarosa al 2% (2 gr de agarosa por 100 mL de agua destilada). Los geles se colocaron en una cámara de electroforesis con TBE 0.5X. Se tomo 1 µL de solución ADN Loading Dye (Fermentas #R0611)

junto con 3 μL de muestra de ADN se mezclan y se vertieron en cada pozo del gel. En un pozo del gel por separado de las muestras, se adicionaron 3 μL de O`GeneRuler 100 bp ADN Ladder (Fermentas #SM1143) para determinar la cantidad de pares de bases y la concentración de ADN. Las muestras se dejaron en las cajas de electroforesis por 35 min a 100 V. Para la observación del gel después de la electroforesis, en 2 mL de agua desionizada se adicionaron 2 μL de GelStar (Nucleic Acid Gel Stain, Cambrex #50535) por gel de agarosa. Se rebeló con luz UV de 260 nm para determinar la distancia de cada banda y la cantidad de ADN por muestra.

AMPLIFICACIÓN DE LOS GENES *rbcl* Y 18S

Se realizó una PCR, en el termociclador Eppendorf AG 22331 Hamburg Mastercycler personal. Para amplificar el gen *rbcl*, con los pares de cebadores *rbcl*-F67 descritos por Hommersand *et al.* (1994) y *rbcl*-*spc* el cual se diseñó para amplificar exclusivamente a especies de *Porphyra* (Klein *et al.* 2003; Neefus *et al.* 2002 y Teasdale *et al.* 2002). El gen ribosomal 18S fue amplificado y secuenciado empleando los cebadores G06 y J04 (Broom *et al.* 1999, Jones *et al.* 2004).

En un volumen de 25 μL se prepararon las mezclas de reactivos para realizar el PCR de los genes *rbcl* y 18S. Se utilizaron 2 μL de ADN genómico 2.5 μL de Buffer de reacción 10 x PCR II (Applied Biosystems #H04005), 200 μM de dNTP's (Promega #U1420) (25 μM), 2.5 μL de MgCl (Promega #A3511) (25 μM), 0.15 μL de Taq polimerasa (Amplitaq 5U) (Applied Biosystems

#G15319), 0.25 μ L de BSA 100X Albumina bovina (Bovin Serum Albumine) (BioLabs #B9001S) (10 mg/mL) y 10 μ M de cada cebador (*rbcL*-F67 y *rbcL*-spc; 18S G06 y J04). El perfil de temperatura para el gen *rbcL* fue de un ciclo de 3 min a 94°C, 30 ciclos a 94°C por 15 seg, 55°C por 30 seg y 72°C por 1 min, y una extensión final de 72°C por 10 min. Para el gen 18S, 4 min a 94 °C, seguido de la alineación a 33 ciclos de 30 seg a 94°C, y de la extensión a 55 °C por 45 seg y una extensión final a 72 °C por 6 min. Los fragmentos fueron de 1481 pb para el gen *rbcL* y de 580 para el gen 18S.

ELECTROFORESIS 1.4%

Después de la amplificación se prepararon geles de agarosa al 1.4% (1.4 g de agarosa por 100 mL de agua destilada). Los geles se colocaron en una cámara de electroforesis con TBE 0.5 X. Se tomo 1 μ L de solución 6X ADN Loading Dye junto con 3 μ L de muestra de ADN, se mezcló cada muestra por separado, después se vertieron en cada pozo del gel. Se adiciono 3 μ L de O'GeneRuler 100 bp ADN Ladder para determinar la cantidad de pares de bases y la concentración de ADN. Las muestras se corrieron en las cajas de electroforesis a 100 V durante 35 min, finalmente se agregaron 2 μ L de GelStar en 2 mL de agua desionizada por gel de agarosa y estos se bañaron y se dejaron reposar. Se colocaron bajo luz UV de 260 nm para determinar la distancia de cada banda y la cantidad de ADN por muestra.

PURIFICACIÓN

Después de la amplificación se adiciono por cada 5 μ L de reacción en PCR a cada muestra, 2 μ L de ExoSAP-IT (USB Corporation #78200) (se agregarán 8.8 μ L de ExoSAP-IT en 22 μ L de reacción de PCR que queda). Se incubo a 37 °C durante 15 min para degradar excesos de nucleótidos y cebadores, se incubo a 80°C para inactivar el ExoSAP-IT.

SECUENCIACIÓN

El producto de la amplificación PCR de ambos fragmentos (*rbcL* y 18S) fueron enviadas a secuenciar a Applied Biosystems, en Foster City, California, USA con un secuenciador ABI 373 (Automated Sequencer).

ANÁLISIS GENÉTICO DE LA SECUENCIA DEL GEN *RBCL* Y 18S

Las secuencias se revisaron y compararon con el programa Codon-Code Aligner (Codon Code Corporation 2006). Posteriormente las secuencias se alinearon con MEGA 4 (Tamura *et al.* 2007), y se estimo la diversidad genética. Las secuencias se compararon realizando un BLAST y conectándose al GenBank y se obtuvieron las secuencias que más se parecían a las especies evaluadas. Las secuencias únicas se registraron en el GenBank. Las secuencias serán alineadas empleando el software ClustalX (Thompson *et al.* 1997). Los índices, de variación genética entre poblaciones, el número de haplotipos, diversidad genética (h), y la diversidad de nucleótidos (π), serán calculados para cada población empleando el programa Arlequín, versión 3.1

(Schneider *et al.* 1997). Los análisis filogenéticos serán realizados empleando el árbol filogenético del vecino más cercano (Neighbor Joining) y el máximo parentesco (Maximun Likelihood), los algoritmos estarán disponibles en PAUP V.4.0b10 (Swofford, 2002). Para los análisis del vecino más cercano y el máximo parentesco, se seleccionará el modelo evolutivo de K80+I+G (Kimura80+ Sitios invariables + Distribución Gamma), se empleará el criterio de información de Akaike (Posada y Buckley 2004) encontrado en el programa Modeltest v.3.06 (Posada y Crandall 1998). El árbol filogenético del vecino más cercano, serán determinados por el calculo de proporciones de la longitud de las ramas (Felsenstein 1985) basado en la comparación de 1000 búsquedas de del vecino más cercano.

RESULTADOS

ANÁLISIS MOLECULARES

Se amplificó el gen *rbcL* (880 pb) y 18S (478 pb) de 31 muestras de *Porphyra* de 13 localidades del Golfo de California. Con características morfológicas similares. Los números de acceso de GenBank para correspondientes a las secuencias de *rbcL* y 18S para cada localidad se muestran en la Tabla 4.1.

Especímenes representativos de cada localidad se muestran en la figura 4.2. Región Norte del Golfo de California, Isla Partida (SR) B.C. localidad tipo de *Porphyra pendula*. Región de Sonora, Isla Patos (IPS), Isla El Choyero (PCY), Isla San Pedro Mártir (IPM) e Isla San Pedro Nolasco (ISPN). Los caracteres

más representativos como color muestran variaciones que van de rosa pálido a rojo cuando están reproductivos con cigotosporangios y de purpura a verde olivo (Fig. 4.2). La forma varía desde linguado, lanceolado a lineal algunas veces con ramificaciones parciales, formas onduladas a profusamente onduladas y algunas veces lisas La región Centro-Sur agrupa a dos localidades Punta Chivato (PC) y Bahía Agua Verde (BAV) localidad tipo de la especie, ambas en B.C.S. Los ejemplares de *Porphyra* de ambas localidades presentan características similares en color y forma al grupo de *Porphyra pendula* de la región Norte del Golfo de California (Fig. 4.3).

Tabla 4.I. Recopilación de información y números de ejemplar para los especímenes del Golfo de California, México, de este estudio, y Números acceso GenBank.

Especie	CODIGO	Location	Lat/Long	Fecha	Recolector	FBCS No.	rbcL	18S
<i>P. pendula</i>	SR	Isla Partida, B.C.	28°53' 33.4"N 113°02'45.8"W	21 Mar 2006	JMLV JJHK GAS CY JAZG	12081-123		
<i>P. pendula</i>	IPM	Isla San Pedro Mártir, Son	28°22'57.90"N 112°19'4.55"W	13 Mar 2009	JJHK ANSC	12280a,b		
<i>P. pendula</i>	IPS	Isla Patos, Son.	29°16'4.32"N 112°27'47.36"W	26 Feb 2006	JMLV JJHK GBG GAS	12040-49		
<i>P. pendula</i>	PCY	Isla El Choyero, Son	28°44'12.43"N 112°18'22.33"W	27 Feb 2006	JMLV JJHK GBG GAS	12060-65		
<i>P. pendula</i>	ISPN	Isla San Pedro Nolasco, Son.	27°58'22.70"N 111°22'38.40"W	3 Abr 2008	JMLV RBB JMGC	12183-99		
<i>P. hollenbergii</i>	PC	Punta Chivato, B.C.S.	27° 04' 19.0"N 111° 56' 42.2"W	22 Abr 2006	JMLV JJHK	12132-143		
<i>P. hollenbergii</i>	BAV	Bahía Agua Verde, B.C.S.	25°30'56.78"N 111° 3'53.37"W	30 Abr 2004	JMLV JEA	11232-236	AY794401	
<i>Porphyra sp. GCII</i>	ISJO	Isla San José, B.C.S.	24°50'33.42"N 110°36'21.03"W	11 Feb 2008	ASR ERA JC JJHK	12208-10		
<i>Porphyra sp. GCIII</i>	IES	Isla Espíritu Santo, B.C.S.	24°35'55.93"N 110°24'12.87"W	12 Feb 2008	JJHK JC	12211-13		
<i>Porphyra sp. GCIII</i>	GAL	Punta Galeras, B.C.S.	24°21'16.35"N 110°16'59.97"W	16 Abr 2006	JMLV JJHK	12126-128		
<i>Porphyra sp. GCIII</i>	COY	Punta Coyote, B.C.S.	24°20'45.47"N 110°14'54.72"W	19 Mar 2002	JMLV RMS EAO	11026-28		
<i>Porphyra sp. GCI</i>	LCR	Las Cruces, B.C.S.	24°17'25.80"N 110°11'26.21"W	08 Abr 2001	MAAC EHA GHA KLC	1863		
<i>Porphyra sp. GCIII</i>	PAR	Punta Arenas, B.C.S.	24° 2'35.61"N 109°49'31.02"W	29 Mar 2008	JJHK JC CV	12217-220		

Nombre de recolectores: GAS, G. Andrade-Sorcía; EAO, E. Arroyo-Ortega; GBG, G. Ballesteros-Grijalva; RBB, R. Blanco-Betancourt; JCG, J. Castillo-Guzmán; JEA, J. Espinoza-Ávalos; JMGC, J. M. Guzmán-Calderón; JJHK, J. J. Hernández-Kantún; GHA, G. Hinojosa-Arango; EHA, E. Holguín-Acosta; KLC, K. León-Cisneros; JMLV, J. M. López-Vivas; RMS, R. Muñiz-Salazar; ERA, E. Rosas-Alquicira; ASR, A. Sanchez-Rodriguez; ANSC, A. N. Suarez-Castillo; CV, C. Valdez-Navarrete; CY, C. Yarish; JAZG, J. A. Zertuche-González.

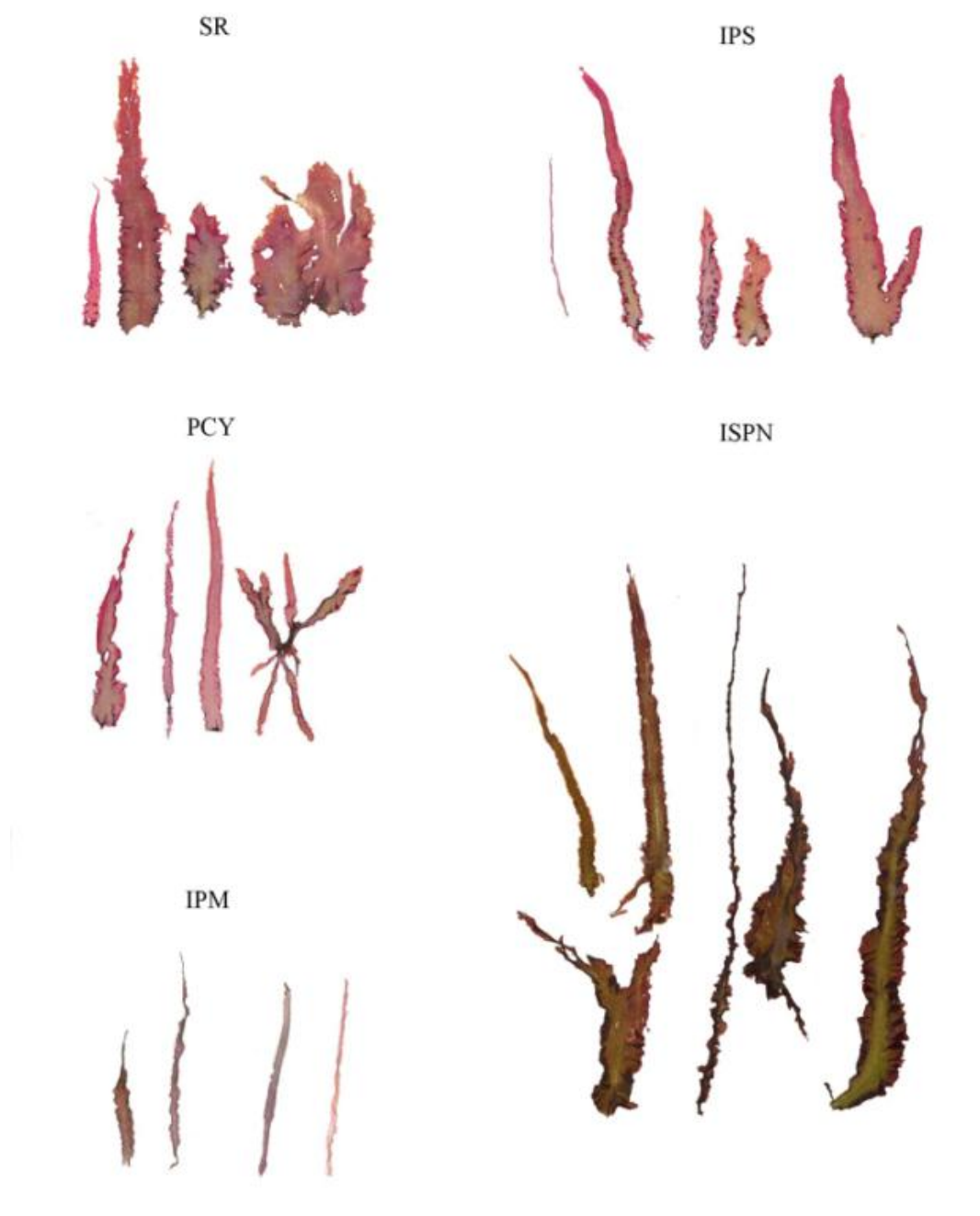


Figura 4.2. Especímenes representativos con características morfológicas como color y forma de *Porphyra pendula* (SR, IPS, PCY, IPM y ISPN), localidades de la región Norte del Golfo de California.

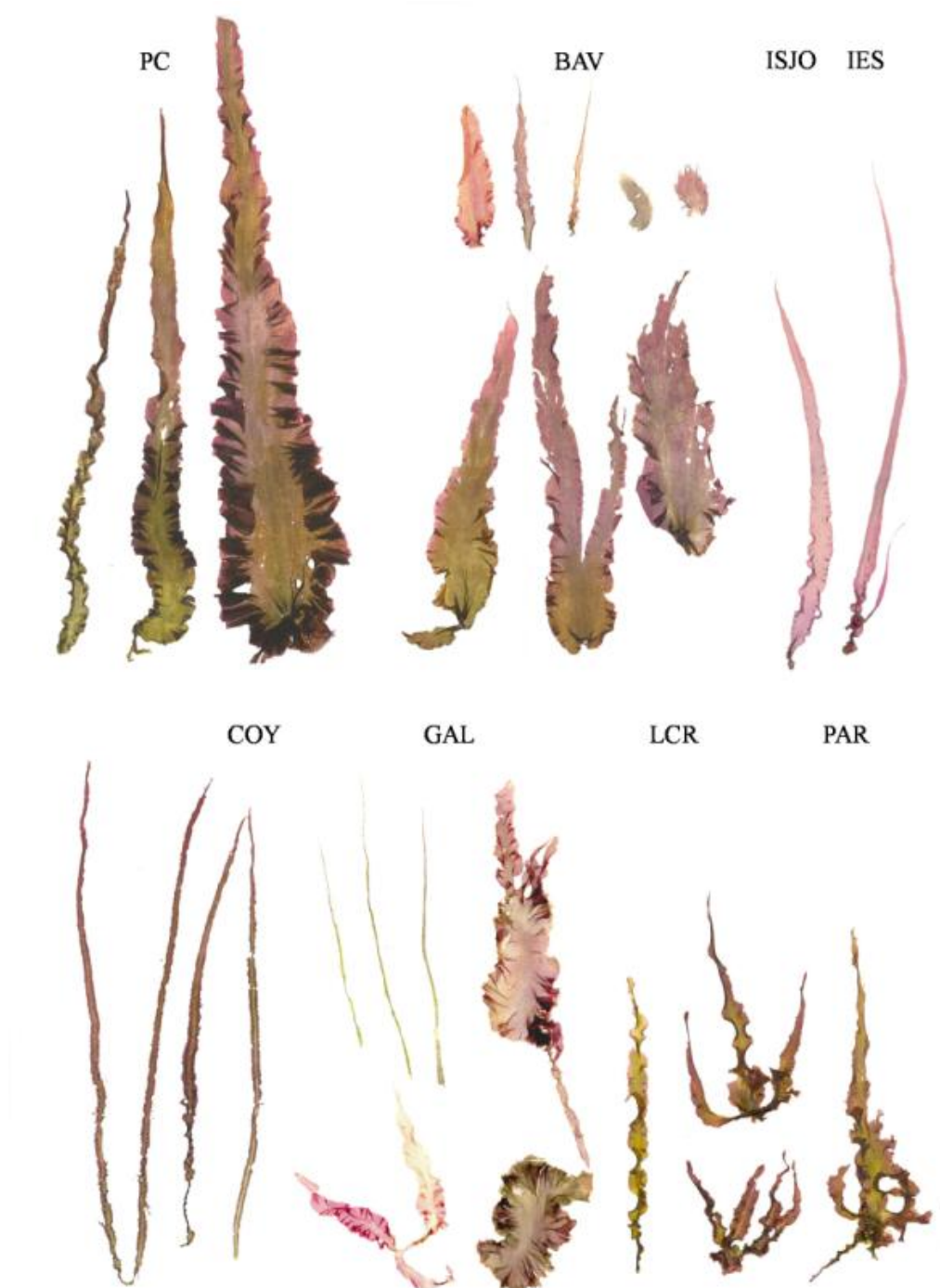


Figura 4.3. Especímenes representativos con características morfológicas como color y forma de *Porphyra hollenbergii* (PC y BAV), *Porphyra* sp GCI (LCR), *Porphyra* sp GCII (ISJO) y *Porphyra* sp GCIII (IES, COY, GAL y PAR), localidades de la región Norte del Golfo de California.

La región Sur del Golfo de California representada por tres diferentes especies, dos de ellas con solo una localidad, *Porphyra* sp GCI de Las Cruces (LCR) B.C.S. y *Porphyra* sp GCII Isla San José (ISJO), B.C.S. El grupo *Porphyra* sp GCIII agrupa cuatro localidades de la región Sur, Isla Espíritu Santo (IES), Punta Coyote (COY), Punta Galeras o Calerita (GAL) y Punta Arenas (PAR). Los caracteres representativos de las tres nuevas especies también coinciden con los registrados para las especies de las regiones Norte y Centro-Sur del Golfo de California (Fig. 4.3).

Secuencias parciales de los loci *rbcL* (880 pb) y 18S (478 pb) se obtuvieron de 31 muestras de *Porphyra* a lo largo del Golfo de California. Los datos de las secuencias del gen *rbcL* (Tablas 4.II y 4.IV). y 18S (Tablas 4.III y 4.V). identificaron 9 haplotipos cada uno (Figs. 4.4 y 4.5). Para el gen 18S los haplotipos más frecuentes fueron el haplotipo 2 y 6, localizados en la zona norte y sur respectivamente del Golfo de California. Por otra parte, el haplotipo 9 fue el más común de *rbcL* (Fig. 4.6) (Tablas 4.II, 4.III, 4.IV y 4.V).

Los árboles filogenéticos de las secuencias del gen *rbcL* y el 18S presentan una topología similar (Figs. 4.4 y 4.5). El clado 1 (color gris) está bien soportado y contiene solo localidades del Norte del Golfo de California, Isla La Partida (SR), Baja California; Isla Patos (IPS), Isla El Choyero (PCY), Isla San Pedro Mártir (IPM) y Isla San Pedro Nolasco (ISPN), Sonora; muestras representativas de *Porphyra pendula* la cual tiene su localidad tipo dentro de este grupo Norte Isla La Partida (SR). El clado 2 (color azul pálido) contiene dos sitios ubicados en el centro-sur de la distribución Punta Chivato (PC) y Bahía

Agua Verde (BAV), siendo BAV la localidad tipo de *Porphyra hollenbergii*.
Dentro del clado 3 (color violeta pálida) se encuentran exclusivamente Las Cruces.

Tabla 4.II. Haplotipos de las secuencias para el gen *rbcL* Hap 1 (SR); Hap 2 (IPS, PCY, IPM); Hap 3(ISPN); Hap 4 (PC); Hap 5 (BAV), Hap 6 (GAL, IES, COY); Hap 7 (ISJO); Hap 8 (LCR); Hap 9 (PAR).

	2391222233334444444444
	851000501190112223446
	1236064684565687012
Hap 1	TCGCTTCAGGCTCCTCGCGATA
Hap 2	G
Hap 3	-.....G
Hap 4	.T..ACTC.C..TTC.ATAGCG
Hap 5	.T..ACTC.C..TTCTATAGCG
Hap 6	.TATACTC...CTTCTATAGCG
Hap 7	.TATA.TC.C.CTTCT.TAGCG
Hap 8	.TATACTC...CTTCTATA.CG
Hap9	.TATACTCC.GCTTCTATAGCG

Tabla 4.III. Haplotipos de las secuencias para el gen 18S. Hap 1 (SR); Hap 2 (IPS, ISPN); Hap 3(PCY); Hap 4 (IPM); Hap 5 (PC), Hap 6 (BAV); Hap 7 (ISJO); Hap 8 (GAL, IES, COY, PAR); Hap 9 (LCR).

	1367811111111111222222233333344444444444555555566666666667777777788888
	23957011223467893778999126899002344566778001448991134567890226678934447
	217062721657098248283409350547025274149896475808798762098946870796
Hap 1	GGTATACGGCGAACCTTCAGCTTGTCTCACGGAACATTGTTTATTGTATTGTAGTCTTTCTTTCTTGAAC
Hap 2	.A.....A.....T.....TC.....G..G...C...A....C.....A..T
Hap 3	.A.....A.....TT.....TC.....G..G...C...A....C.....T..A..T
Hap 4	A..A.....
Hap 5	CAAG.TTAATAG...CGTGA.GCT.T.TTTAAG.TC.CCACCCTACTCGGCACTA.TC..TC..CT.CACTA
Hap 6	CAAG.TTAATAG...CGTGA.GCT.T.TTTAAG.TC.CCACC.A.TCGGCACTA.TC..TC..CT.CACTA
Hap 7	T.AG.TTAATAGC...ATGA..CTCTCTTTAAG.T..CCAC.C.A.T...CACTAGTC..TCCCTCCACTA
Hap 8	..AG.TTAATAGC...ATGA..CTCTCTTTAAG.T..CCAC.C.A.T...CACTAGTC..TCCCT.CACTA
Hap 9	C.AGCTTAATAG....AT.ATGCTCT.TTTAAG.T..CCAC.C...T...CACTA.TCACTC..CT.CACTA

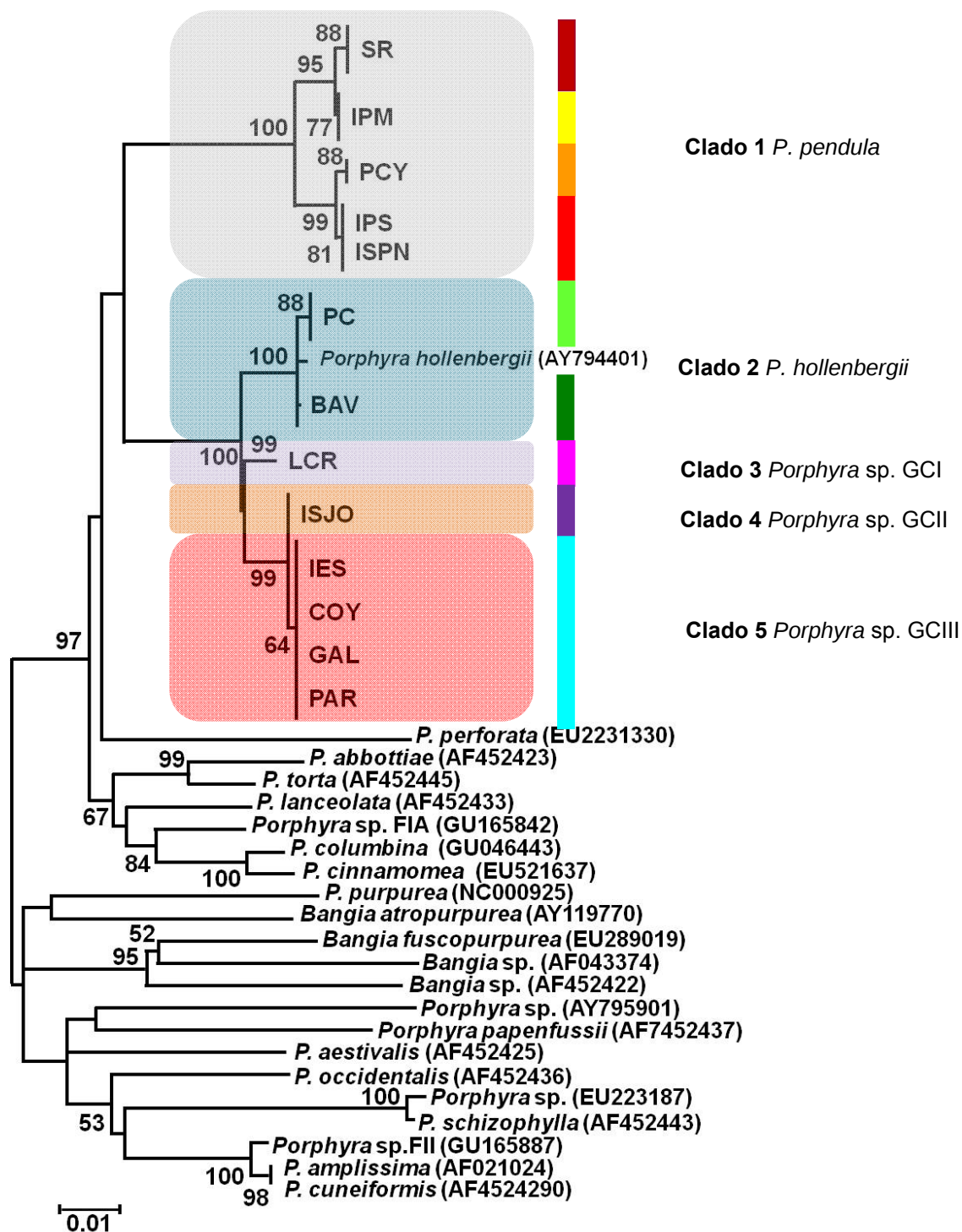


Figura 4.4. Árbol filogenético vecino más cercanos Neighbour-joining, basado en las secuencias del gen *rbcL*. Los valores de proporción de arranque (1000 repeticiones, > 50%) se muestran por encima de los nodos. La barra indica la secuencia de divergencia relativa (0.01 sustituciones de nucleótidos por sitio). Se utilizaron como grupos externos 17 especies del género *Porphyra* y 4 especies del género *Bangia*, entre paréntesis se encuentran los números de acceso del genbank.

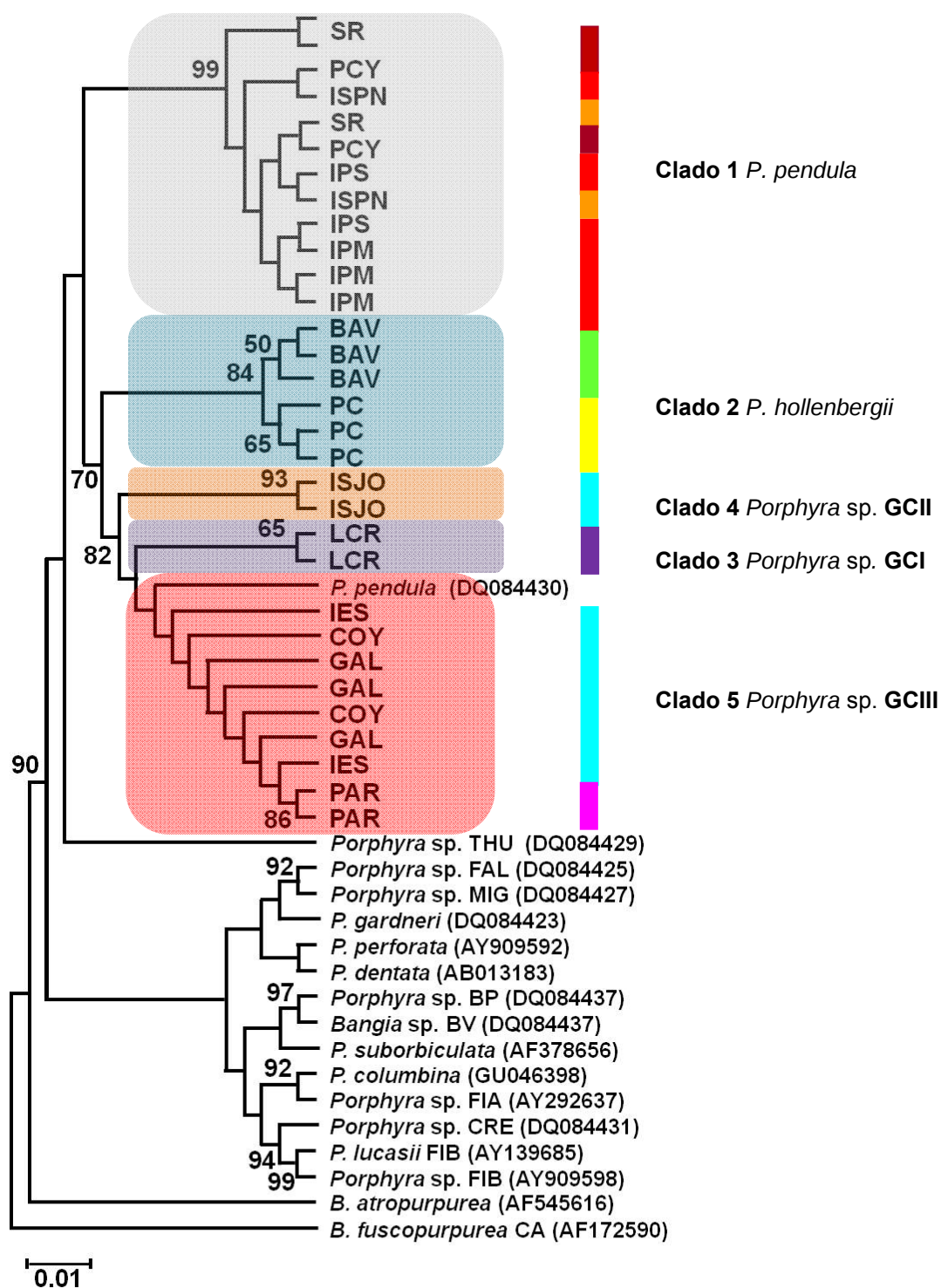


Figura 4.5. Árbol filogenético vecino más cercanos Neighbour-joining, basado en las secuencias de genes 18S rADN. Los valores de proporción de arranque (1000 repeticiones, > 50%) se muestran por encima de los nodos. La barra indica la secuencia de divergencia relativa (0.05 sustituciones de nucleótidos por sitio). Se utilizaron como grupos externos 13 especies del género *Porphyra* y 3 especies del género *Bangia*.

(LCR) localidad cercana a la Bahía de La Paz, B.C.S., sur del Golfo de California, siendo esta una nueva especie de *Porphyra* sp. la cual denominamos Golfo de California I (GCI). El clado (color rosa pálido) 4 contiene una sola localidad Isla San José (ISJO) localidad al Norte de la Bahía de La Paz, B.C.S., la cual también es una nueva especie *Porphyra* sp a esta localidad le llamamos Golfo de California II (GCII). El clado 5 (color rojo pálido) se encuentra en medio de las localidades LCR y ISJO, pertenecientes a la Bahía de La Paz y está compuesta de cuatro localidades Isla Espíritu Santo (IES), Punta Coyote (COY), Punta Galeras o Calerita (GAL) y Punta Arenas (PAR), las tres primeras cercanas a la Bahía de La Paz y la ultima frente al complejo insular de Isla Cerralvo, este grupo también represente una nueva especie de *Porphyra* sp, a este grupo lo llamamos Golfo de California III (GCIII) (Figs. 4.4 y 4.5).

Diferencias por pares (pairwise) del gen *rbcL* y las secuencias del 18S para cada localidad se pueden observar en el (Figs. 4.4 y 4.5) árbol filogenético, respectivamente. Dentro de cada región las diferencias fueron mínimas. En la región Norte para la especie *Porphyra pendula* las diferencias entre las localidades eran de 2 a 18 pb para *rbcL* y 0-1 pb del gen 18S, respectivamente. Del mismo modo, dentro de la región Sur, 2-18 diferencias pb para el gen *rbcL* fueron registrados y de 0-7 pb para el 18S.

Las muestras de las localidades Punta Galera o Calerita (GAL), Isla Espíritu Santo (IES), Punta Coyote (COY) y Punta Arenas (PAR) parecen estar estrechamente relacionados, mostrando cero pb de las diferencias del gen *rbcL* y dos pares de bases de diferencias en las secuencias del gen 18S. Por otro

lado, la mayor diferencia se registró en parejas entre la región Norte del Golfo de California y las localidades de la región Sur del Golfo de California, mostrando diferencias de 49-57 pb del gen *rbcL* y 14-20 pb para el gen 18S respectivamente (Figs. 4.4 y 4.5).

La distribución de los haplotipos de *Porphyra* del gen *rbcL* resulto de la siguiente manera para el grupo de localidades de la región Norte del Golfo de California 4 haplotipos diferentes. En conjunto todos estos haplotipos conforman el taxa *Porphyra pendula*. Para el gen 18S en la misma región Norte del Golfo de California solo presenta 3 haplotipos diferentes Isla Partida (SR), B.C. presenta un solo haplotipo para los dos genes el cual no lo comparte con ninguna otra localidad (color rojo ladrillo) (Fig. 4.6). Isla Patos (IPS), Son., presenta el mismo haplotipo del gen *rbcL* que Isla San Pedro Nolasco. El haplotipo 2 del gen 18S es el mismo para Isla Patos (IPS), Isla El Choyero (PCY) y para Isla San Pedro Mártir (IPM), todas localidades en Sonora. El tercer haplotipo del gen *rbcL* es exclusivo de Isla el Choyero (PCY), Son. El cuarto haplotipo del gen *rbcL* es exclusivo de Isla San Pedro Mártir (IPM), Son. Por último el haplotipo 3 del gen 18S es exclusivo de Isla San Pedro Nolasco (ISPN), Son. (Fig. 4.6).

Para la región Centro-Sur del Golfo de California conformada por el taxa *Porphyra hollenbergii* presenta dos haplotipos diferentes para el gen *rbcL* y dos para el gen 18S, es decir que las dos localidades Punta Chivato (PC) y Bahía Agua Verde (BAV). El haplotipo 9 del gen *rbcL* y el haplotipo 8 del gen 18S del Las Cruces (LCR), B.C.S. representa a un nuevo taxa *Porphyra* sp GCI,

haplotipos diferentes dentro de la región Sur del Golfo de California. El haplotipo 7 del gen *rbcL* y el haplotipo 6 del gen 18S representan a *Porphyra* sp GCII también es una nueva especie dentro de la región Sur del Golfo de California, la cual se encuentra en la Isla San José (ISJO), B.C.S. *Porphyra* sp GCIII está representada por 4 localidades de la región Sur del Golfo de California, el haplotipo 8 del gen *rbcL* es común para todas las localidades mientras que el haplotipo 7 del gen 18S solo lo comparten 3 de las localidades Isla Espíritu Santo (IES), Punta Galeras o Calerita (GAL) y Punta Coyote (COY) y el haplotipo 9 solo lo presenta Punta Arenas (PAR), todas ellas localidades en B.C.S.

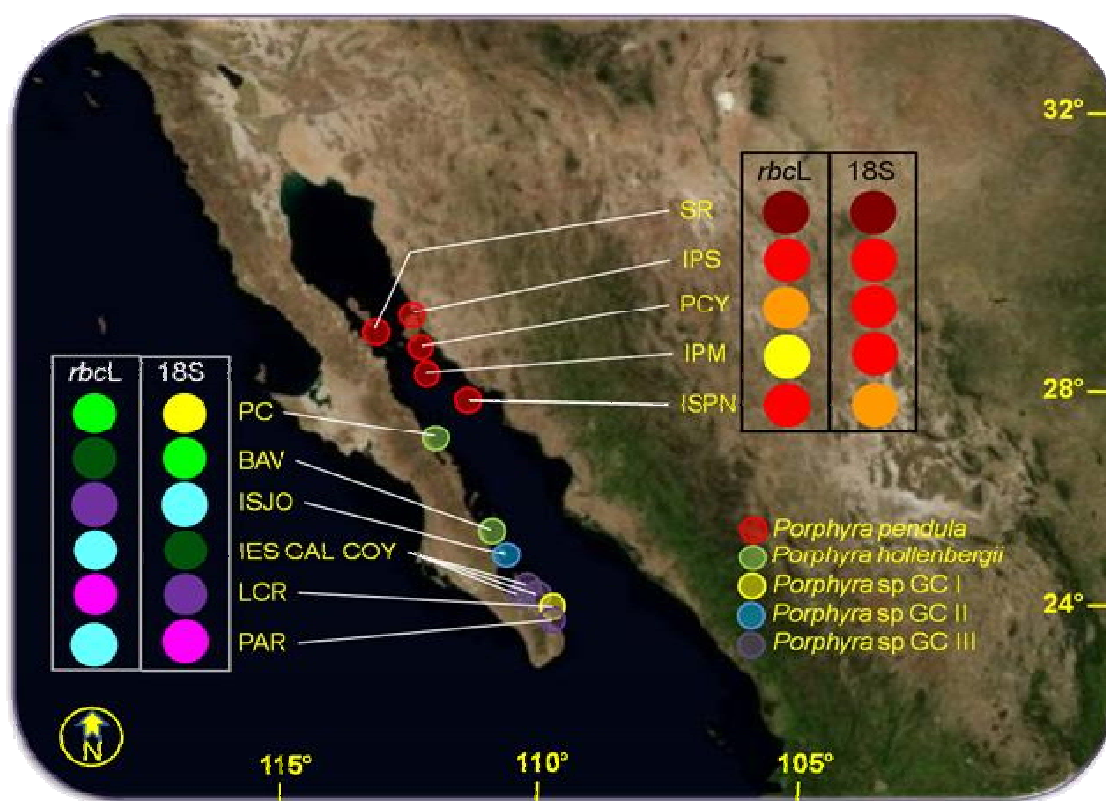


Figura 4.6. Distribución de las 5 especies dioicas de *Porphyra* en el Golfo de California, se muestra la distribución de los 9 haplotipos del gen *rbcL* y del gen 18S.

Tabla 4.IV. Diferencias absolutas en las secuencias (debajo de la diagonal) y porcentaje de divergencia de las secuencia (por encima de diagonal) de las secuencias del gen *rbcL* en el Golfo de California de especies de *Porphyra* identificados en este estudio. Longitud de la secuencia de 880pb.

	SR	IPS	PCY	IPM	ISPN	PC	BAV	IES	ISJO	GAL	COY	LCR	PAR
SR		1.36	1.59	0.23	1.36	6.48	6.25	6.02	5.80	6.02	6.02	5.80	6.02
IPS	12		0.23	1.59	0.00	6.25	6.02	5.91	5.68	5.91	5.91	5.91	5.91
PCY	14	2		1.82	0.23	6.25	6.02	5.91	5.68	5.91	5.91	5.91	5.91
IPM	2	14	16		1.59	6.25	6.02	5.80	5.57	5.80	5.80	5.57	5.80
ISPN	12	0	2	14		6.3	6.0	5.9	5.7	5.9	5.9	5.9	5.9
PC	57	55	55	55	55		0.23	2.05	1.93	2.05	2.05	1.93	2.05
BAV	55	53	53	53	53	2		1.82	1.70	1.82	1.82	1.70	1.82
IES	53	52	52	51	52	18	16		0.23	0.00	0.00	1.48	0.00
ISJO	51	50	50	49	50	17	15	2		0.23	0.23	1.36	0.23
GAL	53	52	52	51	52	18	16	0	2		0.00	1.48	0.00
COY	53	52	52	51	52	18	16	0	2	0		1.48	0.00
LCR	51	52	52	49	52	17	15	13	12	13	13		1.48
PAR	53	52	52	51	52	18	16	0	2	0	0	13	

Tabla 4.V. Diferencias absolutas en las secuencias (debajo de la diagonal) y porcentaje de divergencia de las secuencia (por encima de diagonal) de las secuencias del gen 18S en el Golfo de California de especies de *Porphyra* identificados en este estudio. Longitud de la secuencia de 478 pb.

	SR	IPS	PCY	IPM	ISPN	PC	BAV	IES	ISJO	GAL	COY	LCR	PAR
SR		0.21	0.21	0.21	0.21	3.14	3.35	3.77	3.56	3.77	3.77	3.56	4.18
IPS	1		0.00	0.00	0.00	2.93	3.14	3.56	3.35	3.56	3.56	3.35	3.97
PCY	1	0		0.00	0.00	2.93	3.14	3.56	3.35	3.56	3.56	3.35	3.97
IPM	1	0	0		0.00	2.93	3.14	3.56	3.35	3.56	3.56	3.35	3.97
ISPN	1	0	0	0		2.93	3.14	3.56	3.35	3.56	3.56	3.35	3.97
PC	15	14	14	14	14		0.21	1.05	1.26	1.05	1.05	1.26	1.46
BAV	16	15	15	15	15	1		0.84	1.05	0.84	0.84	1.05	1.26
IES	18	17	17	17	17	5	4		0.63	0.00	0.00	0.21	0.42
ISJO	17	16	16	16	16	6	5	3		0.63	0.63	0.84	1.05
GAL	18	17	17	17	17	5	4	0	3		0.00	0.21	0.42
COY	18	17	17	17	17	5	4	0	3	0		0.21	0.42
LCR	17	16	16	16	16	6	5	1	4	1	1		0.63
PAR	20	19	19	19	19	7	6	2	5	2	2	3	

DISCUSIÓN

Este estudio redefine los límites de distribución geográfica de *Porphyra hollenbergii* especie endémica del Golfo de California usando técnicas de biología molecular y datos morfológicos. Los datos moleculares confirman la presencia en el Golfo de California de 5 especies de *Porphyra* con una sexualidad tipo dioica similar a la que presenta *P. hollenbergii*. El primer grupo está formado por *Porphyra pendula* el cual se ubica en la zona norte del Golfo de California, que corresponde al clado 1 (Figs. 4.4 y 4.5), para ambos genes *rbcL* y 18S. Especímenes identificados como *P. pendula* (DQ084430) de la localidad Punta Galeras o Calerita, B.C.S. (Nelson *et al.* 2006) amplificando el gen 18S, se agrupó con las localidades del grupo GCIII las cuales se consideran en este trabajo como una nueva especie endémica del Golfo de California. El grupo *P. pendula* perteneciente a la región Norte del Golfo de California según los análisis realizados, coincide con la ubicación de los primeros registros de Dawson 1953 y con su localidad tipo, apoyados en esta descripción se considera que los individuos del clado I, el cual agrupa a las localidades SR, IPS, PCY, IPM y ISPN pertenecen a *P. pendula*.

P. hollenbergii se localiza en la zona centro-sur del Golfo de California, correspondiente al clado 2. Se utilizó una muestra analizada anteriormente de la localidad tipo BAV (*P. hollenbergii* AY794401) (López-Vivas *et al.* 2004 no publicado, Lynch *et al.* 2008) del gen *rbcL* el cual se agrupó en el clado 2 del árbol filogenético del gen *rbcL* junto a las localidades PC y BAV poblaciones de la misma especie. A este grupo se le ha como *P. hollenbergii* por estar dentro del

clado en el cual se encuentra la localidad tipo de la especie registrada por Dawson (1944, 1953).

El Clado 3, 4 y 5 son nuevas especies de *Porphyra*, las cuales se encuentran en los grupos GCI, GCII y GCIII, las cuales se agrupan en la región Sur del Golfo de California.

Los talos de *Porphyra hollenbergii*, *Porphyra pendula* y las nuevas especies de *Porphyra* (GCI, GCII y GCIII) no presentan diferencias morfológicas, todas son monostromáticos ya que presentan una sola capa de células de grosor y tienen un solo cloroplasto. Además, presentan sujetador basal de forma discoidal formado por células que presentan un filamento hialino. Láminas lanceoladas, lineares ó lineares-lanceoladas, ovadas; son flácidas, simples o divididas a partir de una porción basal común. Con márgenes profusamente ondulados, los talos gametofitos que contienen los cigotosporangios son más ondulados que los talos masculinos. Los talos masculinos son más pequeños que los talos femeninos, presentan dimorfismo sexual. El color de las especies va de color rojo púrpura claro a rosa pálido y amarillento en algunas se observa color verde olivo (López-Vivas 2000, 2003, Aguilar-Rosas *et al* 2004, Aguilar-Rosas *et al* 2007). La coloración de los talos tiene que ver con la maduración de las estructuras reproductivas sexuales y la aparición de los paquetes reproductivos. Según Kurogi (1972) la expresión de los tonos peculiares de colores para cada especie hace difícil su identificación. La mayoría de las especies de *Porphyra* presentan de dos a tres colores característicos. El número de espermacios, además de los márgenes

profusamente ondulados de las láminas, fueron los caracteres principales para separar a *P. pendula* de *P. hollenbergii*. Según algunos autores *P. hollenbergii* difiere de *P. pendula* principalmente en el número de espermacios 64, en comparación con los que presenta *P. pendula* 128 (Dawson 1944, 1953; Aguilar-Rosas et al 2004). En la revisión realizada para este trabajo se observó que todas las especies presentan paquetes de espermacios de 128 y Aguilar-Rosas et al (2007) confirma la presencia de paquetes de 128 espermacios para *Porphyra hollenbergii*. Con respecto a la comparación de los márgenes ambas especies presentan el margen con la misma característica, márgenes profusamente ondulados, lo cual también es confirmado por (Aguilar Rosas et al 2004, 2007). Aunque las descripciones originales y la posterior realizada por Krishnamurthy (1972) mencionan que *P. hollenbergii* los presenta mucho muy ondulados mientras que *P. pendula* los presenta prominentemente ondulados (Dawson 1953; Krishnamurthy 1972). El principal problema con los caracteres morfológicos es que son subjetivos, ya que no tienen una unidad de medida establecida.. Pedroche y Sentíes 2003 mencionan que a pesar de que las algas son organismos muy simples, con niveles de organización fáciles de reconocer, en muchas ocasiones se usan un bajo número de caracteres para su descripción y caracterización, aunado a que se incluyen varios grupos monofiléticos, con grados diferenciales de evolución desde su origen. Por lo que estos diversos caminos evolutivos provocaron la gran plasticidad morfológica que presentan las algas, lo que hace difícil distinguir estadios morfológicos discretos de un mosaico de gradientes en forma (Pedroche y Sentíes 2003).

La mayoría de las características morfológicas, anatómicas y reproductivas de todas estas especies son muy similares entre ellas, manteniendo variaciones en color forma y talla. Según Neefus *et al.* (2002) muchos de los caracteres son similares entre especies o entre individuos estrechamente relacionados, sin embargo las diferencias existentes representan a la plasticidad fenotípica y en algunos casos son la evidencia de la formación de especies. Estudios recientes combinan rasgos bioquímicos, moleculares, morfológicos y ecológicos, los cuales han demostrado que varias especies del género *Porphyra* “forman especies” o “complejos”, los cuales mantienen similitudes morfológicas pero son diferentes taxa (Neefus *et al.* 2002, Bray *et al.* 2006, Bray *et al.* 2007).

Nueve haplotipos de las secuencias del gen *rbcL* y 18S de 31 muestras fueron identificadas en el presente estudio. Cinco de estos se agrupan para formar un grupo monofilético estrechamente relacionados, separados entre sí por un máximo de 18 pb (2.05%) de *rbcL* y 7 pb (1.46%) para el 18S.

Antes de este trabajo, sólo las poblaciones extremas de *Porphyra hollenbergii* habían sido localizado exclusivamente en torno a las islas en el Golfo de California (Espinoza-Ávalos 1993, Aguilar-Rosas *et al.* 2004). En este estudio, *Porphyra hollenbergii* no es registrada para ninguna localidad de la costa continental de Sonora y Sinaloa. Sin embargo, después de los análisis moleculares tan solo se le registra en dos localidades, Punta Chivato (PC), y Bahía Agua Verde (BAV), B.C.S., que es la localidad tipo. Esto demuestra que el nombre *P. hollenbergii* ha sido ampliamente aplicado de forma incorrecta en

muchos sitios del Golfo de California, por ejemplo en algunas Islas del Golfo de California como ha sido mencionado por Aguilar-Rosas *et al.* (2007).

En este estudio, *P. pendula* se registró en la zona norte del Golfo de California a lo largo de la costa de Sonora, principalmente en Islas de la región, Isla Patos (IPS), Isla El Choyero (PCY), Isla San Pedro Mártir (IPM) e Isla San Pedro Nolasco (ISPN) y en un solo sitio en la península de Baja California, Isla Partida (SR), la cual es la localidad tipo de la especie. Por lo que consideramos que esta especie es exclusivamente isleña, y debe de conservar el nombre con el que fue registrada *Porphyra pendula*.

Se encontró un registro de una secuencia 18S de *P. pendula* (GenBank DQ084430) (Nelson *et al.* 2006) la cual se registró para Punta Las Galeras o Calerita (GAL), B.C.S., sin embargo en el análisis realizado esta secuencia en clado 3 se agrupa a una nueva especie que hemos clasificado como *Porphyra* sp. GCIII Esto pone en evidencia que *P. pendula* tiene una distribución restringida en la región Norte del Golfo de California y que el grupo conformado por Isla Espíritu Santo (IES), Punta Galeras (GAL), Punta Coyote (COY) y Punta Arenas (PAR) son un nuevo taxa. Esto también pone en evidencia la gran plasticidad morfológica que puede presentar *Porphyra* en el Golfo de California lo cual provoca que la identificación de estas especies usando caracteres morfológicos sea complicada. El que exista un número más elevado de especies dentro del Golfo de California indica el alto endemismo que puede presentar área como ya ha sido demostrado (Espinoza-Avalos 1993).

CAPITULO V

HISTORIA DE VIDA DE *Porphyra hollenbergii* DAWSON (BANGIALES, RHODOPHYTA)

INTRODUCCIÓN

En la Familia Bangiaceae de las algas rojas, se reconocen dos tipos de procesos de reproductivos. El primer tipo está vinculado a la fase foliar (Fig. 5.1) con reproducción sexual, donde células masculinas (espermacios) pequeñas e incoloras, se liberan y fecundan a las células femeninas, largas, sumamente pigmentadas en rojo, las cuales presentan un tricogino primitivo, el cual es el receptor del espermacio. Posterior a la cariogamia, las células fecundadas producen cigotosporas, siendo diferenciadas de las células vegetativas como bolas inflamadas de esporas de forma cúbica (cigotosporangios) (Figs. 5.2, 5.3) localizadas a lo largo de los márgenes del talo (Drew 1954; Krishnamurthy 1972; Conway 1964a, 1964b; Dixon y Richardson 1969; Conway y Cole 1973; Conway *et al.* 1975; Conway y Cole 1977; Hawkes 1977; Hawkes 1978; Lobban y Wynne 1981; Kim 1999).

El segundo tipo de reproducción, está relacionado con la fase filamentosa denominada conchocelis (Fig. 5.4), que es el resultado del desarrollo germinal de las cigotospora, que origina un filamento, irregular ramificado, muy diferente al talo foliar erecto (Fig. 5.1), y presenta reproducción asexual, con generación de conchosporangios (Fig. 5.5), en donde el talo es regularmente perenne (Conway y Cole 1977; Chiang y Wang 1980; Lobban y Wynne 1981; Waaland *et al.* 1990; Kim 1999).

Drew (1954) reconoce tres tipos de esporas en Bangiales, basándose en la forma y su desarrollo: I) monosporas producidas por esporangios diferenciados (conchosporas) (Fig. 5.5), II) monosporas producidas de células vegetativas indiferenciadas (arquésporas) (Fig. 5.6) y III) esporas formadas por divisiones sucesivas de células madre dando paquetes de 4-128 ó mas esporas (espermacios/cigotosporas) (Figs. 5.2, 5.3). Drew (1954) fue de la opinión de que solo los **tipos II y III** están en Bangiaceae y esto concuerda con la parte asexual y sexual de la familia. Posteriormente Conway y Cole (1977) en estudios realizados en la fase conchocelis de *Porphyra* y *Bangia* demostraron que la fase filamentosa microscópica presenta esporangios diferenciados (Fig. 5.5), lo que incluiría a la familia Bangiaceae las esporas de **tipo I** (conchosporas) mencionadas por Drew (1954).

Cole *et al.* (1975), proponen tres tipos de historias de vida: El **Tipo I** se basó en la historia de vida de *Porphyra subtumens* J. Agardh; **Tipo II** en *Porphyra sanjuanensis* V. Krishnamurthy 1972 (en sinonimia con *Porphyra perforata* J. Agardh 1883) y el **Tipo III** en *P. perforata* de la Columbia Británica y de Washington. Los mismos autores describen que la reproducción de *P. subtumens* (**Tipo I**) y *P. sanjuanensis* (**Tipo II**) es solo de tipo asexual en el talo foliar, reproduciéndose por arquésporas (Fig. 5.6) y esporas neutras respectivamente. Nelson y Knight (1996) completan la historia de vida de *P. subtumens* la cual es una historia típica de Bangiales; y Lindstrom y Cole (1990) ponen en sinonimia a *P. sanjuanensis* con *P. perforata* (**Tipo III**) basados en patrones de electroforesis. Por lo que solo la historia de vida de *P. perforata* es

la única que se reconoce actualmente de las tres mencionadas por Cole y Conway (1975).



Figura 5.1. Talos foliares de algunas Bangiales.

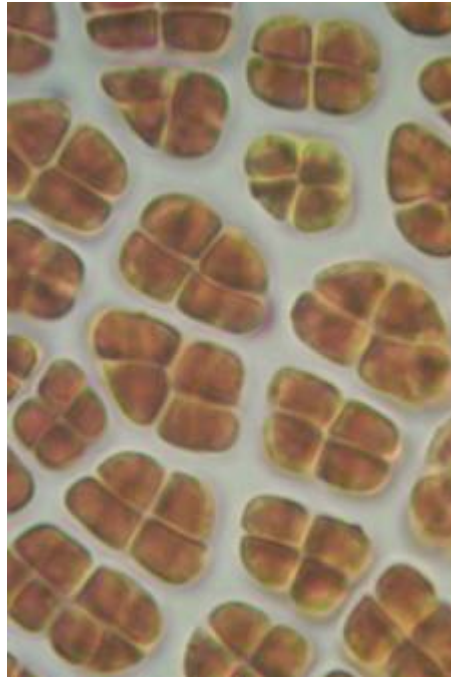


Figura 5.2. Vista superficial de cigotosporangios.

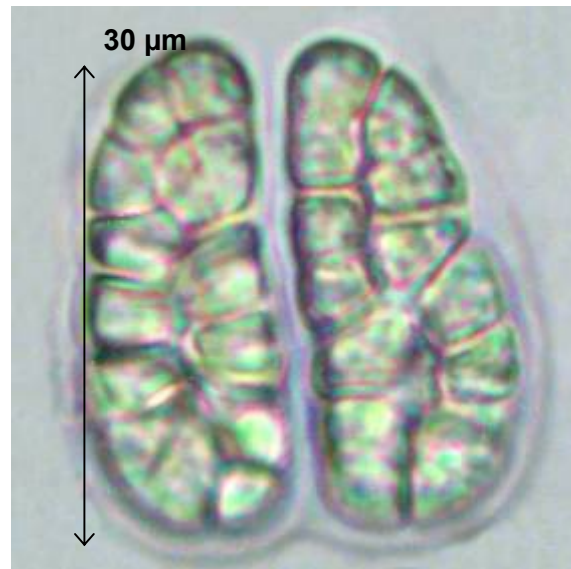


Figura 5.3. Vista superficial de espermatangios.

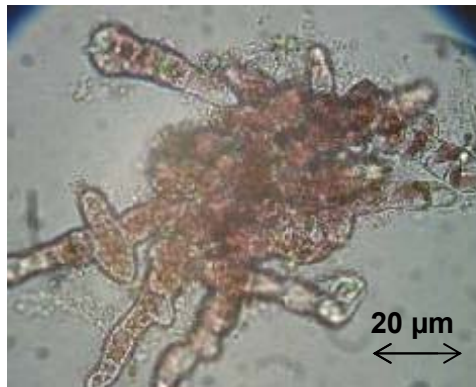


Figura 5.4. Talos filamentosos de algunas Bangiales.



Figura 5.5. Conchosporangio de *Porphyra*.

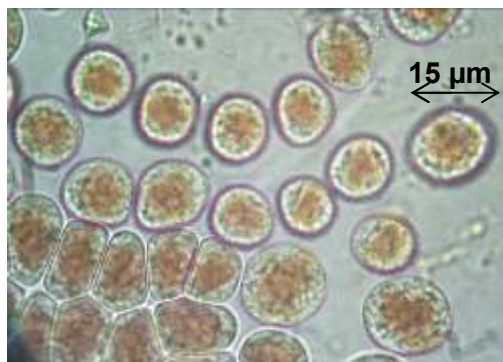


Figura 5.6. Arquésporas de *Porphyra*.

Notoya *et al.* (1992a, 1992b 1993a, 1993b), describen nueve historias de vida de *Porphyra* para especies Japonesas y las divide en tres tipos: **Tipo I** se basa en la historia de vida de *Porphyra tenuipedalis* A. Miura 1961, el talo es monoico con células reproductivas sexuales mezcladas en el talo foliar, sin la presencia de conchosporangios y conchosporas; el talo foliar se desarrolla directamente de una espora esférica que se forma en la punta de los filamentos de conhocelis. El **Tipo II** se basa en la historia de vida de *Porphyra lacerata* A. Miura 1967, con tipo monoico y células reproductivas sexuales mezcladas en el talo foliar, presenta la típica historia de vida bifásica y heteromorfa de las bangiales. Mientras que **Tipo III** es la historia de vida de *Porphyra dentata* Kjellman 1897, con talos dioicos, e historia de vida típica bifásica y heteromorfa. Actualmente los tres tipos de historias de vida se aceptan (Notoya *et al.* 1992a, 1992b, 1993a, 1993b).

Según Kornmann (1994), existen dos grupos de historias de vida, de acuerdo a lo delgado o grueso del talo y solo para especies monoicas. En el **grupo A**, talos de moderadamente grueso a grueso, con cuatro hileras de cigotosporas en corte transversal y en el **grupo B**, talos delgados con dos hileras de cigotosporas en corte transversal. Existen tres tipos para el grupo A y dos para el grupo B. **El grupo A tipo I**, es la historia de vida clásica representativa, descubierta por Drew (1954), la alternancia de un talo folioso de *Porphyra* con uno microscópico y filamentoso (conhocelis). **En el tipo I**, los talos masculinos son extremadamente raros, pero existen espermatangios vestigiales, que generan agamosporangios, los cuales a su vez generan

agamosporas que al liberarse crecen y dan origen a la fase diploide conchocelis, esta fase produce conchosporangios y libera conchosporas, que se desarrollan en una nueva generación de talos foliares haploides (Kapaun y Lemus, 1987, Kornmann, 1994). **El grupo A tipo II**, son talos monoicos, con reproducción sexual, con una alternancia haploide/diploide, con un talo gametofito y una fase conchocelis. El carpogonio es fertilizado y desarrolla el cigotosporangio. Las cigotosporas crecen y dan origen a la fase diploide conchocelis, esta fase produce conchosporangios y conchosporas. Las conchosporas son liberadas y desarrollan una nueva generación de talos foliares haploides (Kornmann, 1994). **El grupo A tipo III**, los espermatangios y cigotosporangios están ausentes, solo hay esporangios neutros, producidos por el talo foliar a partir de una célula vegetativa sin fecundación. Las esporas neutras se desarrollan directamente generando un nuevo talo foliar (Krihnamurthy, 1969, Hymes y Cole, 1983, Lindstrom y Cole, 1990, Kornmann y Sahling, 1991). **Las historias de vida tipo IV y tipo V del grupo B**, son similares al **tipo I** y **tipo II**, con las modificaciones siguientes: 1) los **tipos IV** y **V** son independientes uno del otro y nunca conectados por una misma especie con los dos tipos de historia de vida; 2) facultativa, propagación vegetativa por medio de arquésporas, esporas asexuales liberadas directamente de células vegetativas en los dos tipos (Kornmann, 1994). **El grupo B tipo IV**, los espermatangios son vestigiales, como en el **tipo I**, y la generación heteromórfica es producida por medio de agamosporas, que se desarrollan en un agamosporangio. Las agamosporas crecen y dan origen a la fase diploide

conchocelis, esta fase produce conchosporangios y conchosporas. Las conchosporas son liberadas y desarrollan una nueva generación de talos foliares haploides. A diferencia del **tipo I**, aquí hay formación de talos foliares a partir de arquésporas (Freshwater y Kapraun, 1986, Kornmann y Saling, 1991, Kornmann, 1994).

Notoya (1997) en una clasificación más reciente, menciona que existen 4 tipos de historias de vida en el género *Porphyra*, basados en resultados de estudios previos de laboratorio y cultivo de 35 especies. “**Tipo I**” se basa en *Porphyra tenuipedalis* (Notoya et al. 1992a y b), y solo se conoce para esta especie. Parches espermatangiales y cigotosporangiales están mezclados en el talo foliar. Después de la fertilización cigotosporangios se forman, liberan y germinan en talos filamentosos conchocelis. Células esféricas que se forman en la punta del filamento de conchocelis y desarrollan directamente un talo foliar monoico. Por lo que, las células esféricas pueden ser un conchosporangio primitivo o conchosporas. Reproducción asexual por arquésporas, esporas neutras o cualquier otro tipo de estructura no se conoce para esta especie (Notoya et al. 1992a; Notoya 1997) (Fig. 5.7). Las historias de vida **tipo II** y **tipo III** se diferencian a partir del arreglo de sus células sexuales reproductivas en el talo foliar, también son talos monoicos. Muchas especies a nivel mundial presentan historias de vida del tipo II (Fig. 5.7), con alternancia de un gametofito foliar y una fase conchocelis diploide, lo que la hace la historia de vida mas común (Notoya et al. 1992b; Kornmann 1994; Notoya 1997). “**Tipo II**” se basa en *Porphyra lacerata*, tipo clásico conocido en muchas especies de *Porphyra*,

se describió y nombró por Notoya *et al.* (1992a, 1993a). La historia de vida **Tipo II** se basa en parches espermatangiales y cigotosporangiales mezclados en el talo foliar. Después de la fertilización, las cigotosporas se forman y liberan, y germinan para producir el talo filamentoso conchocelis. Ramas conchosporangiales se producen en los talos filamentosos, y liberan conchosporas, las que germinan y originan un talo foliar. Este tipo es claramente una historia de vida bifásica. Se reconocen seis tipos de reproducción asexual en las especies de este tipo. Arquésporas de la fase foliar, endosporas, esporas neutras, agamosporas, arquésporas liberadas en la fase conchocelis, y prototalos producidos directamente de conchocelis (Notoya 1997; Nelson *et al.* 1999) (Fig. 5.7). El “**Tipo III**” se basa en la historia de vida de *Porphyra variegata* (Kjellman) Kjellman 1900, este tipo fue descrito y nombrado por Notoya y Sugawara (1994), es conocido en cinco especies. El talo es monoico, pero el tejido masculino y femenino esta separado longitudinalmente por la mitad y las estructuras reproductivas no se mezclan, la historia de vida es claramente bifásica. Reproducción asexual se conoce para el talo foliar y en conchocelis, y la generacion de conchocelis por agamosporangios solo en algunas especies (Fig. 5.8). El “**Tipo IV**” fue descrito y nombrado por Notoya *et al.* (1992a, y 1993b), se basa en la historia de vida de *Porphyra dentata* especie dioica. Espermacios y cigotosporas usualmente se producen en diferentes talos; sin embargo, el 0.01 – 0.1 % de los talos en campo son monoicos, y están sectorizados o divididos por al menos una línea horizontal, talos monoicos solo se reportan en *Porphyra pseudolinearis* Ueda

1932 (Funano, 1961) para Japón. Esta historia de vida es claramente bifásica, y se reporta para 8 especies para: *Porphyra angusta* Okamura & Ueda 1932 (Kurogi 1961), *P. insolita* (Kornnman 1994), *P. lacinata* (Kornnman 1994), *P. linearis* (Bird *et al.* 1972; Kormann y Sahling 1991), *P. ochotensis* (Kornmann 1994), *P. pseudolinearis* (Kito 1998) y *P. schizophylla* (Cole y Conway 1980) la reproducción asexual para conchocelis la reportan Cole y Conway (1980) (Fig. 5.8). Reproducción asexual por arquésporas en el talo foliar.

De las seis especies que se reportan para las costas el Pacífico de México y Golfo de California, solo se han descrito las historias de vida de cuatro ellas, todas por investigadores extranjeros. *Porphyra gardneri* Hawkes, (Hawkes 1977; Hawkes 1978); *Porphyra perforata* J. Ag. (Hollenberg, 1958; Martínez, 1990; Polne-Fuller y Gibor, 1990); para *P. suborbiculata* Kjellman (Freswater y Kapraun 1986; Monotilla y Notoya 2004) y *P. thuretii* Setchell *et* Dawson (Conway y Cole 1977; Hawkes 1981) (Fig. 5.7), todas con una historia de vida **tipo II** de acuerdo con la clasificación de Notoya (1997). Sin embargo, nada se conoce en este sentido para la especie *Porphyra hollenbergii* endémica del Golfo de California.

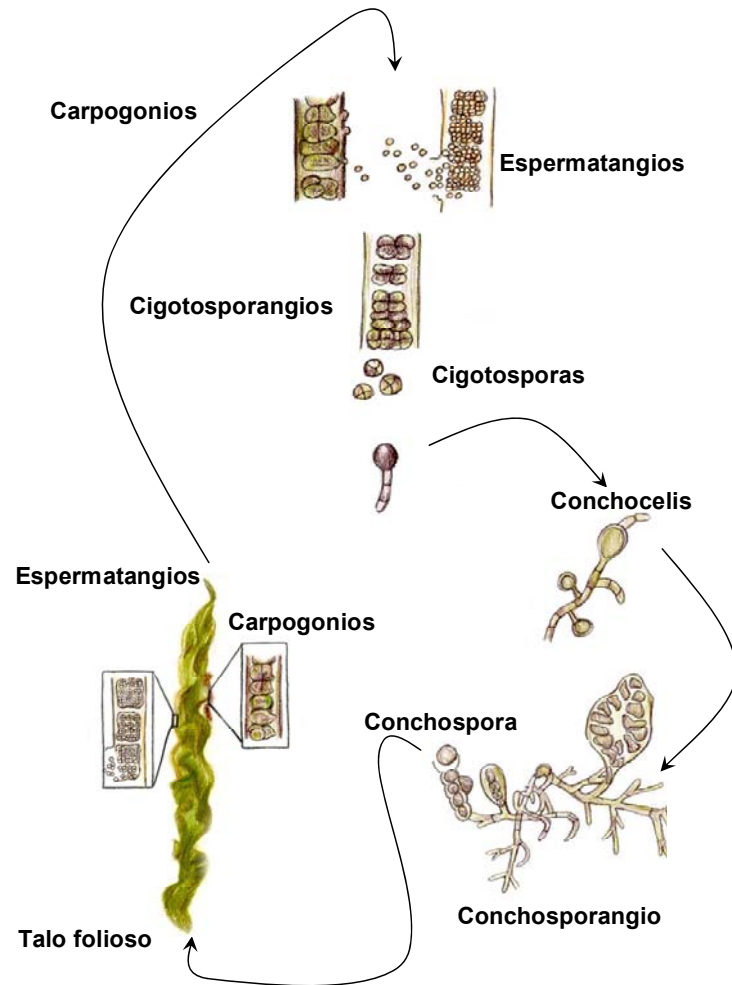
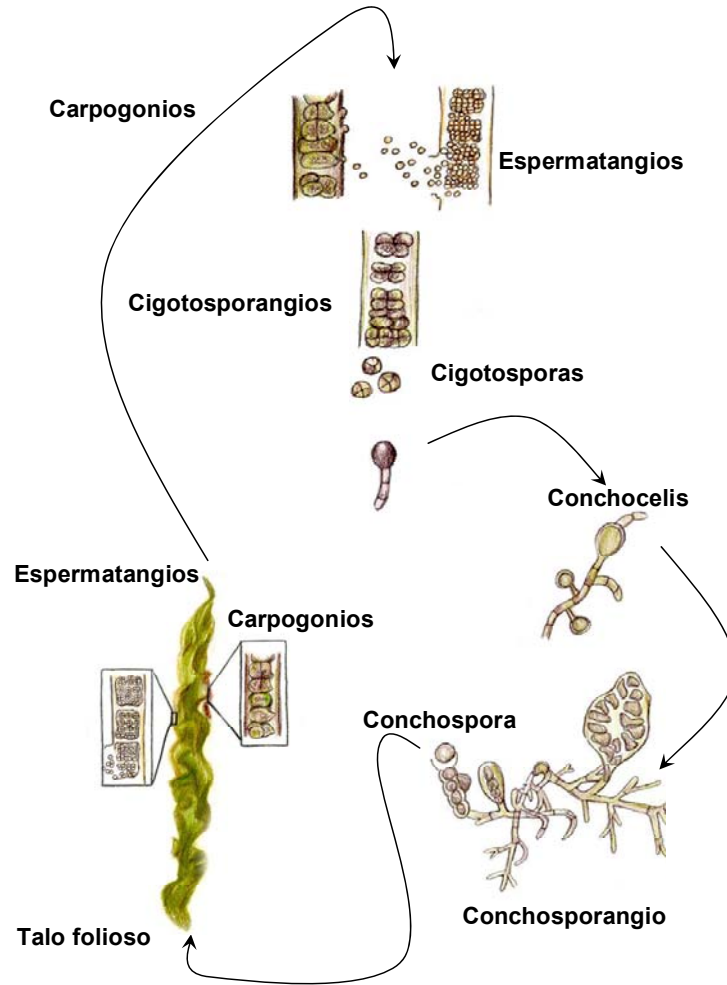
TIPO I*Porphyra tenuipedalis***TIPO II***Porphyra lacerata*

Figura 5.7. Esquemas de dos tipos de historias de vida de especies de *Porphyra*, “**Tipo I**” *Porphyra tenuipedalis*, forma células esféricas y “**Tipo II**” *Porphyra lacerata* especies monoicas. (Notoya 1997).

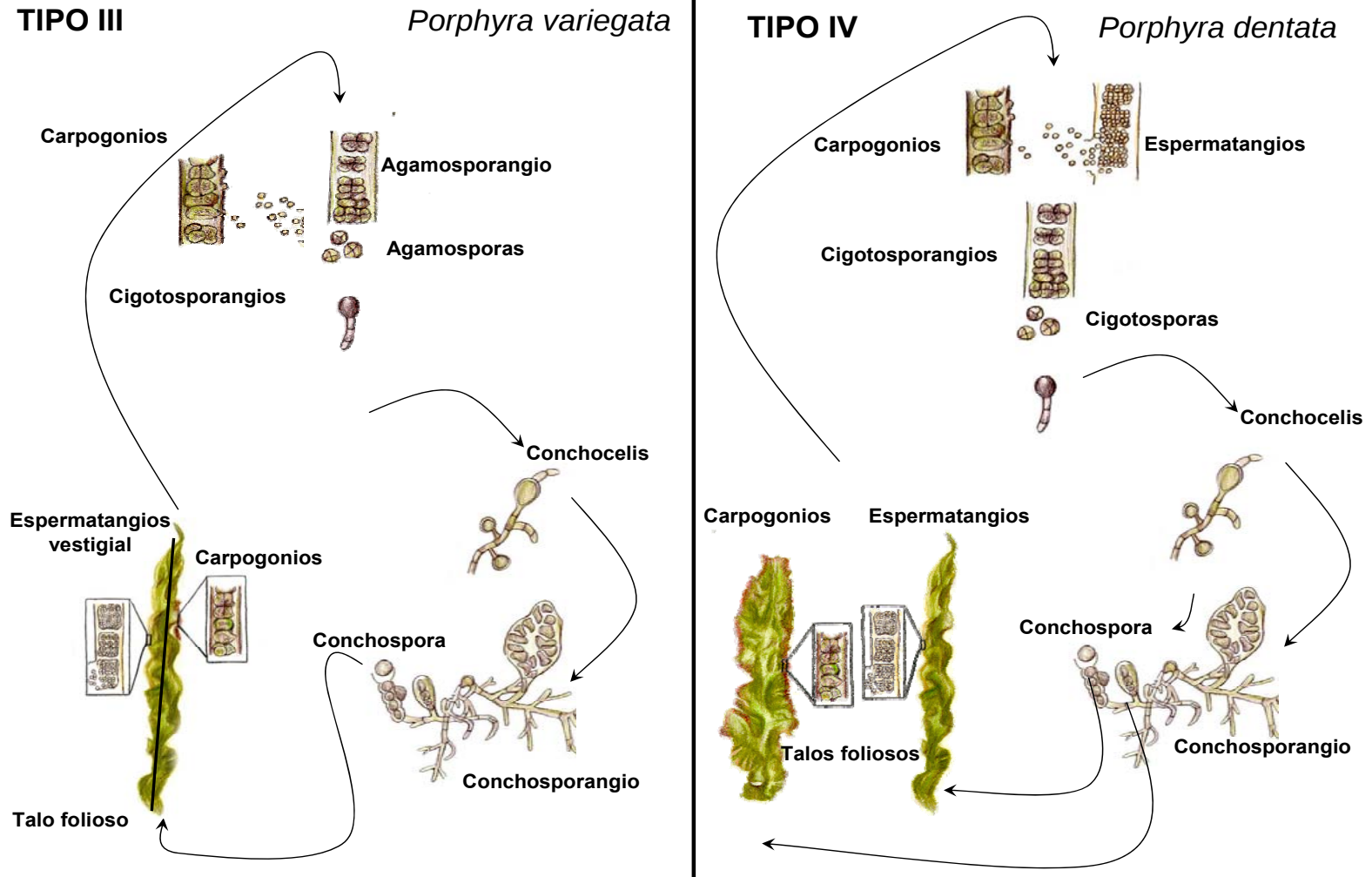


Figura 5.8. Esquemas de dos tipos de historias de vida de especies de *Porphyra*, “**Tipo III**” *Porphyra variegata* especie monoica, “**Tipo IV**” *Porphyra dentata* especie dioica (Notoya 1997).

ANTCEDENTES

El Golfo de California (GC) se encuentra en un área subtropical con condiciones oceanográficas especiales. Es un mar marginal del Océano Pacífico, con excepcionales y altos niveles de productividad primaria (Álvarez-Borrego *et al.* 1978; Álvarez-Borrego y Lara-Lara 1991). Con una alta diversidad de fauna y flora y un alto endemismo (Dawson 1944; Norris 1975; Cruz-Ayala *et al.* 2001). Su riqueza se estima en aproximadamente 580 especies (Zertuche-González *et al.* 1995), de las cuales 116 son endémicas (Espinosa-Ávalos 1993), existen por lo menos 55 especies con potencial comercial aun sin explotarse (Pacheco-Ruíz *et al.* 2003). *P. hollenbergii* como especie endémica del GC, presenta muy pocos registros, se reporta desde la Isla Patos, Sonora e Isla Partida Baja California hasta Punta Arenas, Baja California Sur (Dawson 1944; Dawson 1953; Krishnamurthy 1972; Norris 1975; Espinoza-Ávalos 1993; Riosmena-Rodríguez y Paul-Chávez 1997; Mateo-Cid *et al.* 2000; López-Vivas 2000; Paul-Chávez y Riosmena-Rodríguez 2000; López-Vivas 2003) (Fig. 5.9).

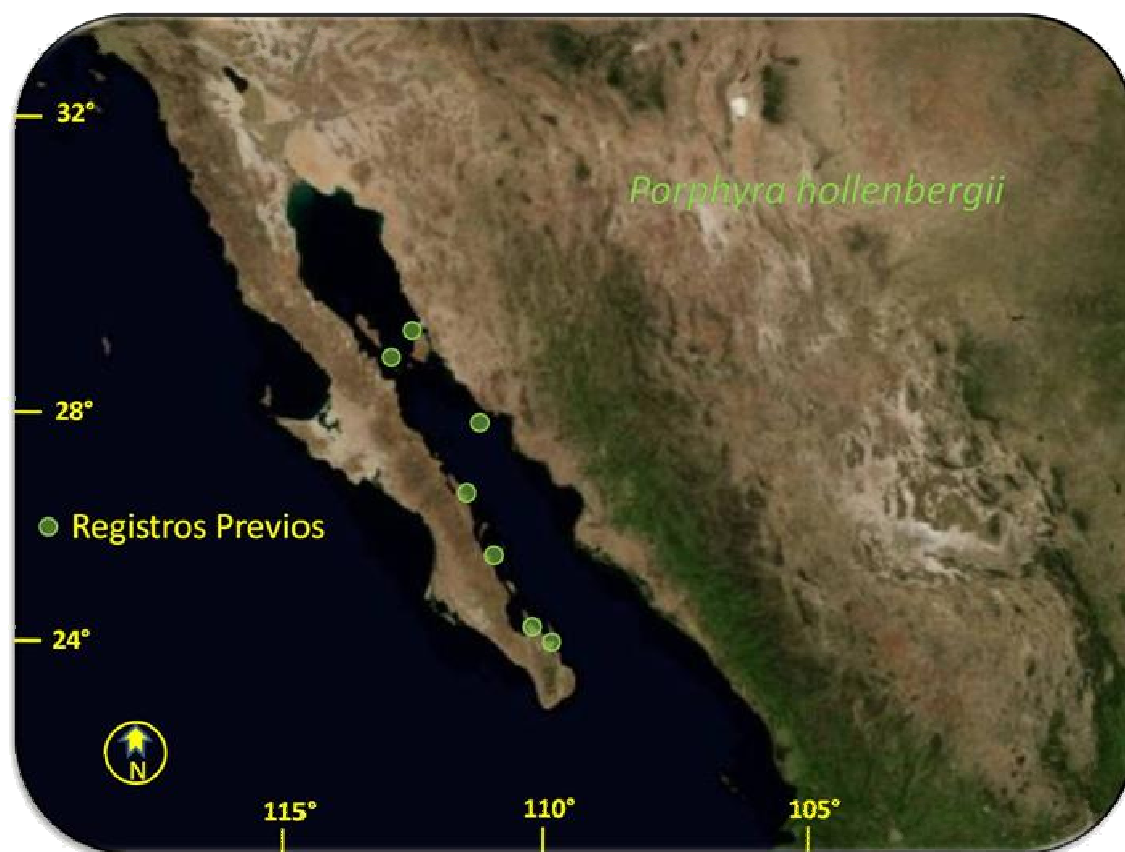


Figura 5.9. Distribución de *Porphyra hollenbergii* en el Golfo de California.

Actualmente solo se conoce la forma y espesor (grueso) de la fase foliar que es monostromática, la cual caen dentro de la categoría de talos del grupo A (descripción de Kornmann, 1994). Por otra parte, por la generación de paquetes espermatangiales y cigotosporangiales en talos dioico y el que las cigotosporas originen la fase filamentosa diploide llamada conchocelis y esta a su vez desarrolle conchosporangios (Dawson, 1944,1953; López-Vivas 2003), permite generar la hipótesis de que *P. hollenbergii* pudiera presentar una historia de vida **tipo IV** según la clasificación de Notoya (1997) (Fig. 5.10).

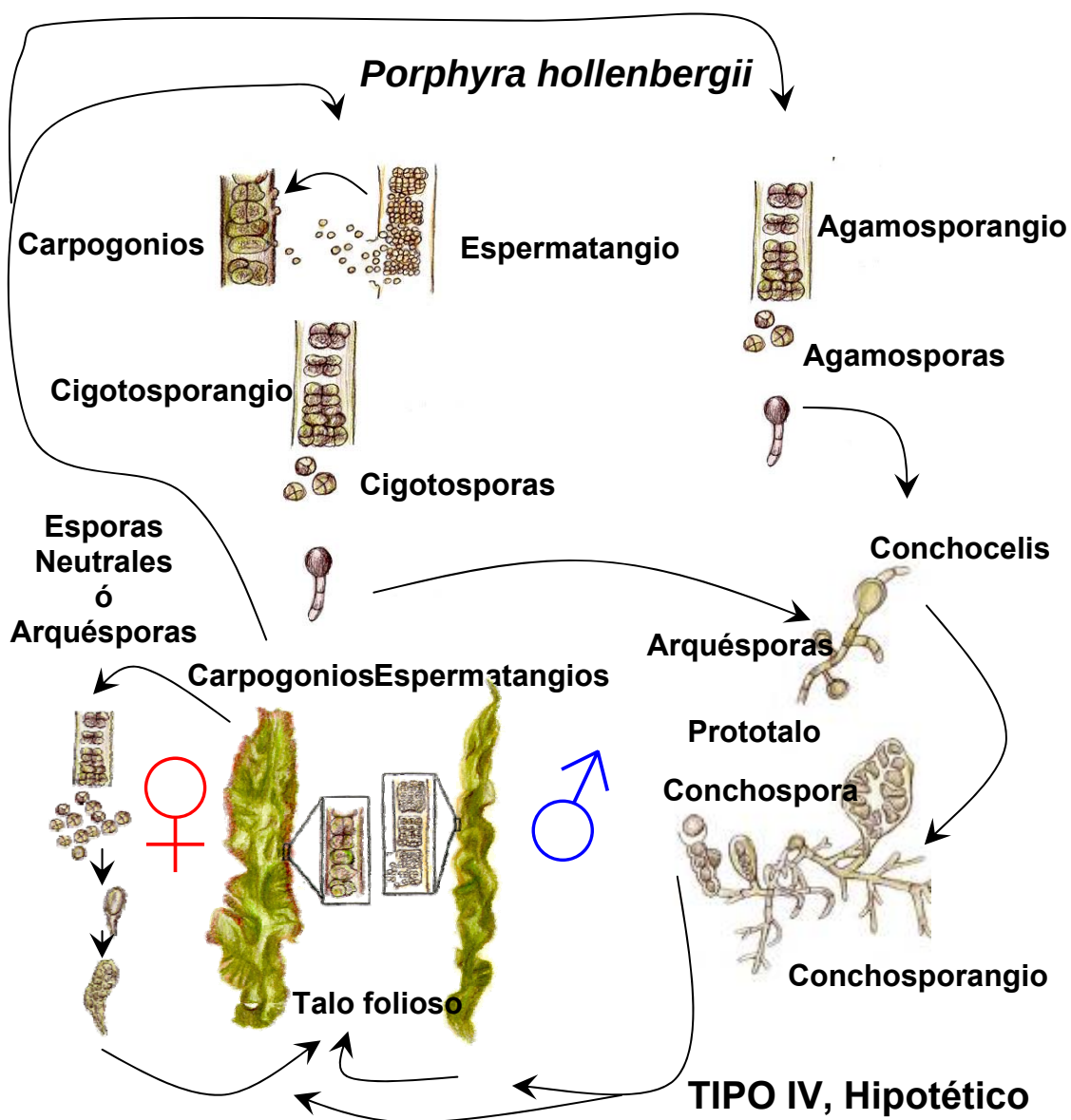


Figura 5.10. Esquema hipotético de la historia de vida de *P. hollenbergii*, especie dioica, monostromática, catalogada hipotéticamente como **Tipo IV** según Notoya (1997).

Por otra parte, se desconocen las condiciones óptimas en las que se pueden desarrollar ambas fases (foliar y filamentosa), tampoco se conocen las condiciones de liberación de sus conchosporas. No se sabe si la fase foliar genera arquésporas y/o agamosporas. Tampoco se conocen las condiciones ambientales (temperatura, densidad del flujo de fotones, fotoperíodo), que han hecho de esta especie una alga endémica, de una zona con condiciones tan extremas entre verano e invierno como es el Golfo de California (Pacheco-Ruíz *et al.* 2003).

El conocer estos aspectos de la historia de vida y las condiciones en las que se desarrolla *P. hollenbergii* podría sentar las bases para explicar su endemismo y las estrategias de permanencia en el GC.

HIPÓTESIS

Porphyra hollenbergii presenta una historia de vida bifásica del **tipo IV**, por lo que debe generar estructuras reproductivas espermatangiales y cigotosporangiales; también debe generar una fase microscópica conchocelis a partir del desarrollo de sus cigotosporas. Sin descartar la posible presencia de arquésporas y/o agamosporas (fase foliar) y conchosporas y/o arquésporas (fase filamentosa), algo que suele ser común en otras Bangiales dioicas. La fase filamentosa (conchocelis) de *P. hollenbergii*, debe ser la fase de resistencia y permanencia a las condiciones extremas del Golfo de California, por lo que esta debe ser perene y tolerante a altas y bajas temperaturas, similares a las

que se presentan en el verano e invierno en el Golfo de California (>30 vas 14°C) (Blanco-Betancourth *et al.* 2004).

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Describir la fase filamentosa de *P. hollenbergii* y sus estrategias reproductivas.

OBJETIVOS PARTICULARES

Conocer las condiciones óptimas (temperatura, densidad del flujo de fotones y fotoperíodo) en que se desarrolla la filamentosa conchocelis.

Describir si existe otra forma de reproducción en la fase filamentosa como arquésporas, conchosporangios, prototalos y protoplastos.

Condiciones optimas para el desarrollo de conchosporangios y liberación de conchosporas en la fase conchocelis.

Conocer cual es el límite de tolerancia termica de la fase conchocelis.

Determinar que factores abióticos influyen en desarrollo, crecimiento y reproduccion de la fase conchocelis de *P. hollenbergii*.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material reproductivo se obtuvo en abril de 2004 de la localidad tipo de *Porphyra hollenbergii*, Bahía Agua Verde, Baja California Sur, GC. Las coletas se realizaron en primavera, ya que entre febrero-abril las fases foliares son comunes *in situ* y las laminas se encuentra en reproducción (Dawson 1953; López-Vivas 2003). Cepas de *Porphyra hollenbergii* “Mex I”, se encuentran en resguardo *in vitro* en el laboratorio de Macroalgas Marinas del Instituto de Investigaciones Oceanológicas.

El material colectado se limpió con un pincel, cortando la zona del talo que tenía estructuras reproductoras (cigotosporangios principalmente), se colocaron en tubos cónicos de plástico con tapadera de 50 mL (marca Perfector Scientific), con agua de mar filtrada a 0.45 μm y esterilizada por 15 minutos en autoclave (Marker Forge, Sterilmatic), se trasladaron al laboratorio en hieleras, para que el tejido no sufriera descomposición. Para la liberación de cigotosporas el tejido se lavó y se limpió con un pincel, se colocó en cajas “petri” de 50 mL con agua de mar filtrada a 0.2 μm , esterilizada 15 minutos en autoclave y enriquecida con medio Provasoli's (Provasoli 1968; Bold y Wynne 1978; Andersen *et al.* 2005), agregando 2 mL de dióxido de germanio (GeO_2), para evitar contaminación con diatomeas, se utilizó 1 mL de antibiótico (estreptomicina, penicilina, ampicilina 1gL^{-1}) para el control de protozoarios. Cuando el tejido reproductivo liberó las cigotosporas, estas se transfirieron con una pipeta pasteur modificada a nuevas cajas de petri.

Para inducción a la liberación de cigotosporas, medir el crecimiento y generar las estructuras reproductivas (arquésporas y conchosporangios), los filamentos de conchocelis de *Porphyra hollenbergii* se expusieron a un experimento factorial 5x5x3 en un incubador (VWR Scientific Modelo 2015), en las siguientes condiciones: temperaturas (10, 15, 20, 25 y 30°C), densidades de flujo de fotones (10, 20, 40, 60, y 80 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$), y bajo tres fotoperíodos (8L:16O, 12L:12O y 16L:8O; Luz:Oscuridad), estos experimentos se realizaron en incubadores (Fig. 5.11).

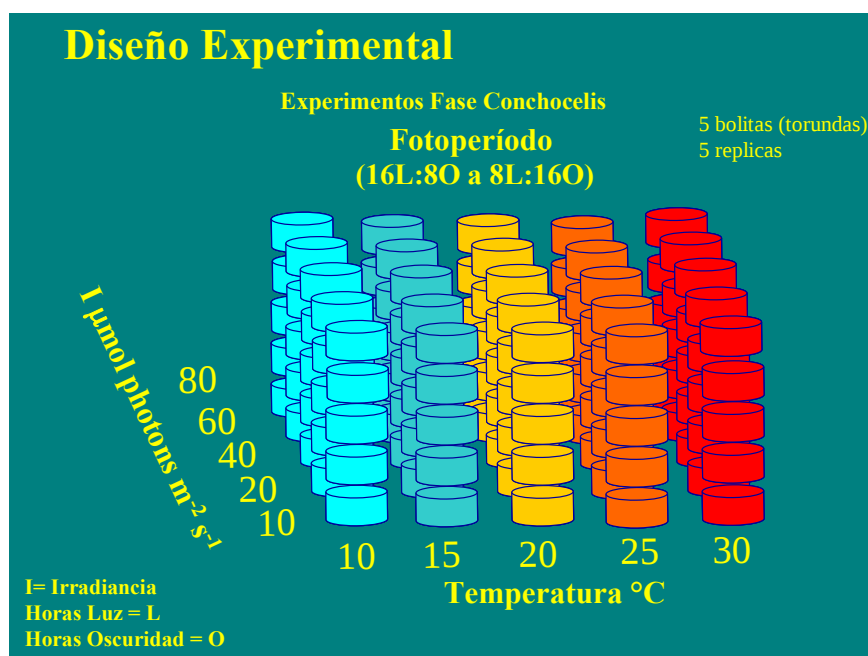


Figura 5.11. Esquema del diseño experimental factorial 5x5x3.

En un segundo experimento, filamentos de conchocelis de *Porphyra hollenbergii* se expusieron a un experimento factorial 3x4x3 para comprobar su límite de tolerancia térmica a altas temperaturas en las siguientes condiciones: temperaturas (31, 33 y 35°C), densidades del flujo de fotones (10, 50, 100 y 150

$\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), y bajo tres fotoperíodos (8L:16O, 12L:12O y 16L:8O; Luz:Oscuridad), esto se realizó en una mesa de gradientes como la descrita por Yarish *et al.* (1979) (Fig. 5.12).

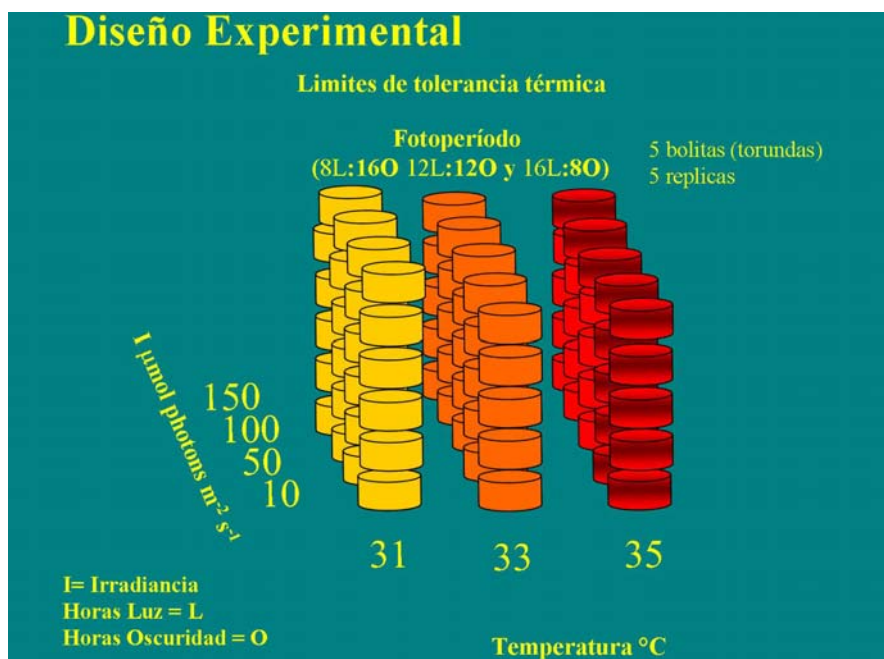


Figura 5.12. Esquema del diseño experimental factorial 3x4x3.

Con este experimento se midió crecimiento de la fase conchocelis, número de arquésporas (por área en mm^2), número de conchosporangios (por área en mm^2) y límite de tolerancia térmica. Cada variable se analizó estadísticamente por medio de ANDEVAS de tres vías, se realizaron análisis *a priori* de normalidad y homogeneidad y se utilizó el análisis *a posteriori* de Tukey para determinar diferencias en crecimiento, número de arquésporas, número de conchosporangios con ayuda del programa SigmaStat (SYSTAT v. 3.5).

RESULTADOS

La liberación de las cigotosporas en la fase foliar de *Porphyra hollenbergii* se presentó entre los 10 y 25°C de temperaturas y 10 y 80 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de densidades del flujo de fotones en fotoperíodos largo 16L:8O, neutro 12L:12O y corto 8L:16O (Figs. 5.13a y b), estas germinaron generando colonias de filamentos conchocelis (Fig. 5.13 d) entre los 10 y 33°C. Los filamentos fueron más abundantes en temperaturas de 15°C.

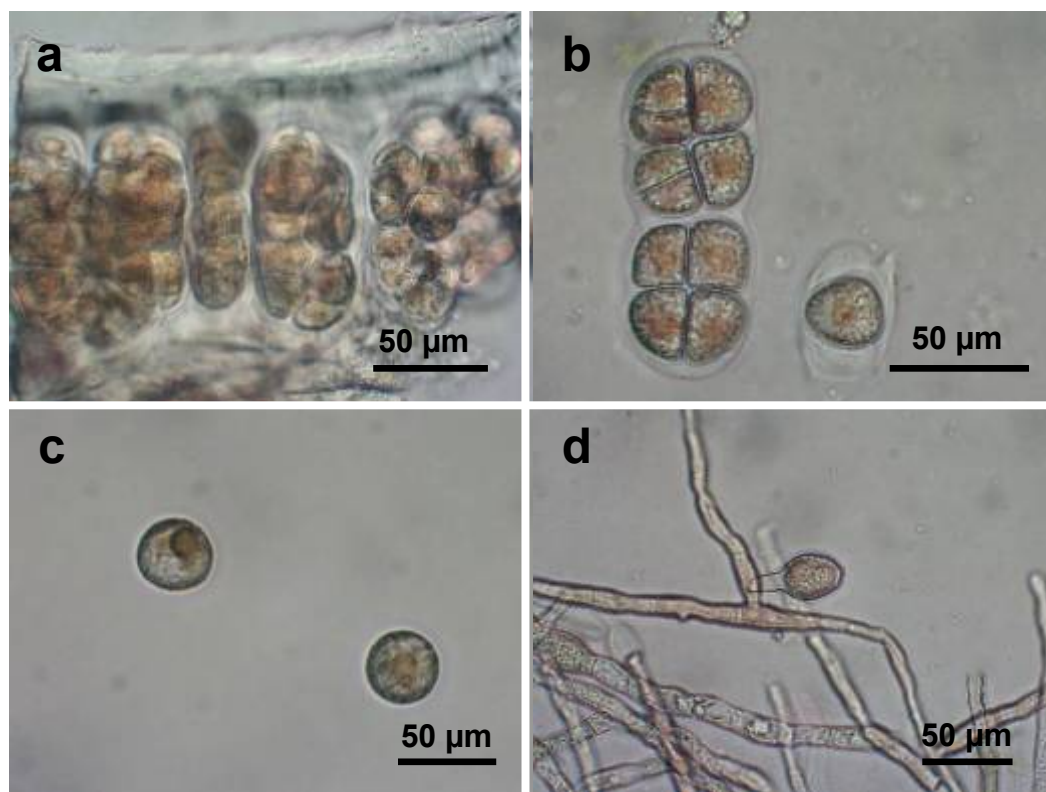


Figura 5.13. a) Cigotosporangios maduros, b) Liberación de cigotosporangios, c) Cigotosporas liberadas, d) Desarrollo de la cigotosporas en filamentos de conchocelis, temperatura de 15°C, fotoperíodo largo 16L:8O, densidad de flujo de fotones 40 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

CRECIMIENTO DE LA FASE CONCHOCELIS

El intervalo de temperaturas en las que creció conchocelis de *Porphyra hollenbergii* fue amplio, entre 10–30°C bajo todos las densidades del flujo de

fotones (10, 20, 40, 60 y 80 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y fotoperíodos (8L:**16O**, 12L:**12O** y 16L:**8O**), la especie creció por arriba del 2 % área día⁻¹ (Fig. 5.14). Los mejores crecimientos que estuvieron por arriba de 5 % área día⁻¹ se obtuvieron se registraron a entre 15 y 20°C de temperatura, en todos fotoperíodo y todas las densidades del fujo de fotones. Sin ambargo los más sobresalientes fueron a 20°C en fotoperíodo largo 16L:**8O**, con una tasa de crecimiento de 6.48 ± 0.54 % área día⁻¹ a 60 $\mu\text{mol photon quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y en fotoperíodo neutro 12L:**12O**, con una tasa de crecimiento de 6.43 ± 0.43 % área día⁻¹ y una densidades de flujo de fotones de 40 $\mu\text{mol photon quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ respectivamente. Los menores crecimientos se registraron a 30°C, fotoperiodo corto 8L:**16O**, una densidad de flujo de fotones de entre 10-20 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con una tasa de crecimiento de 2.24 ± 0.18 % área día⁻¹. Durante este experimento, ninguna condicion de las probadas fue letal para la fase filamentosa conchocelis.

Los datos que se obtuvieron de este experimento fueron normales ($P=0.145$) y homogéneos ($P=1.000$). El análisis ANDEVA de tres vías para la tasa de crecimiento de conchocelis de *P. hollenbergii*, arrojó que solo la temperatura presentó diferencias significativas ($P < 0.001$), una densidad de flujo de fotones ($P > 0.05$) y el fotoperíodo ($P > 0.05$) no mostraron diferencias significativas, así mismo las interacciones entre los diferentes factores no fueron significativos ($P > 0.05$) (Tabla 5.I).

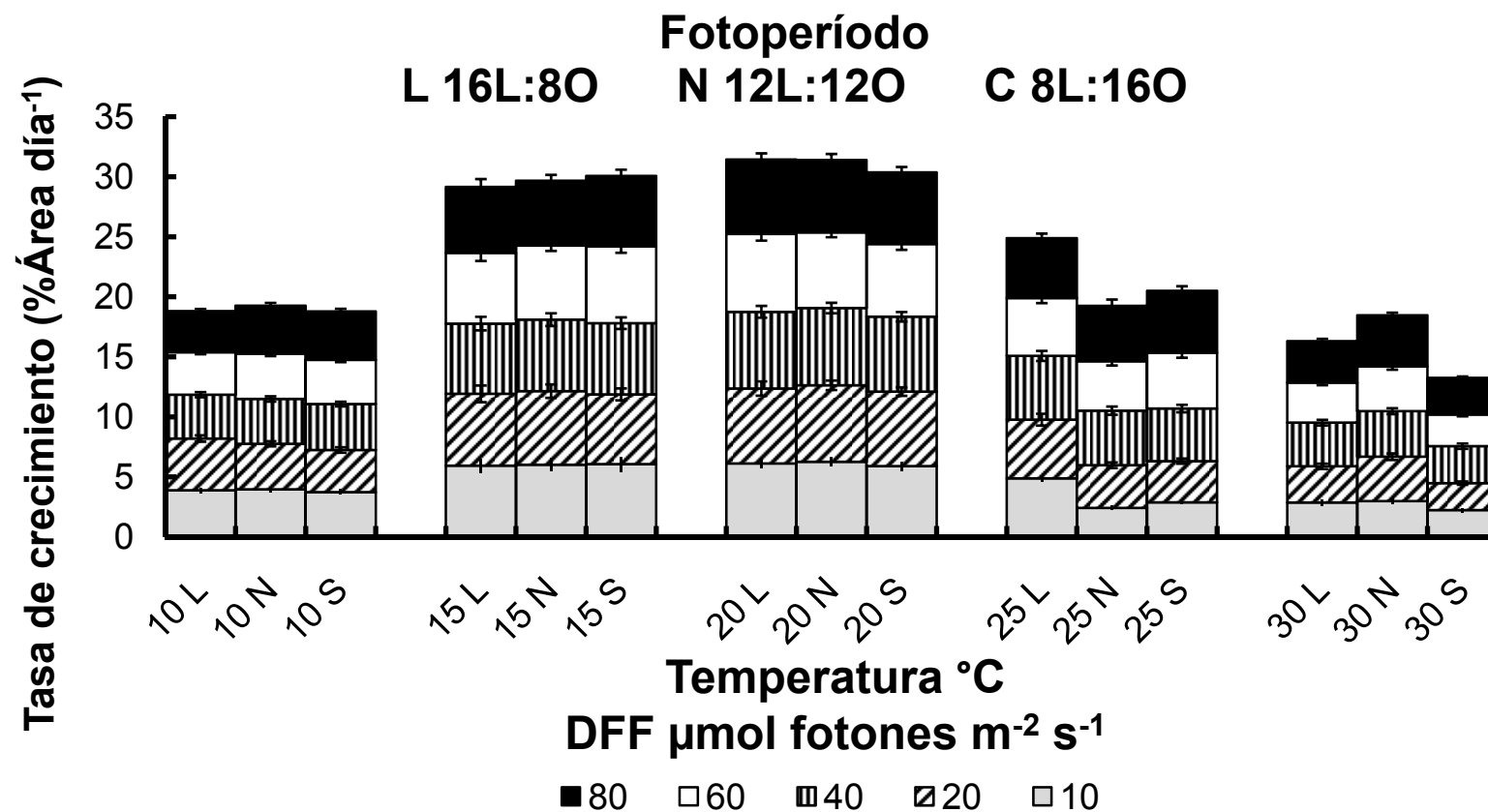


Figura 5.14. Tasa de crecimiento de conchocelis de *Porphyra hollenbergii* bajo diferentes combinaciones de temperaturas (10, 15, 20, 25 y 30°C), fotoperíodos (8L:16O = Corto, 12L:12O = Neutro y 16L:8O = Largo) y densidad de flujo de fotones (10, 20, 40, 60 y 80 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, representadas con diferentes colores).

Tabla 5.I. ANDEVA de tres vías para la tasa de crecimiento de la fase conchocelis de *P. hollenbergii*.

Fuente de Variación	g.l.	S.C.	C.M.	F	F cri	P	S
Temperatura	4	5.0870	1.2720	148.83	2.37	<0.001	*
Densidad flujo fotones	4	0.0472	0.0118	1.3800	2.37	0.239	NS
Fotoperíodo	2	0.0380	0.0190	2.2230	3.00	0.109	NS
Temperatura x densidad Flujo Fotones	16	0.1150	0.0072	0.8450	1.57	0.634	NS
Temperatura x Fotoperíodo	8	0.0763	0.0095	1.1170	1.94	0.35	NS
Densidad Flujo Fotones x Fotoperíodo	8	0.0050	0.0006	0.0734	1.94	1	NS
Temp. x Densidad F Foton x Fotoperíodo	32	0.0345	0.0011	0.1260	1.39	1	NS

* = significativo

NS = No significativo

La comparación múltiple Tukey arrojó que la temperatura de 15 y 20°C son diferentes entre ellas y diferentes de las otras temperaturas probadas (10, 25 y 30) ($P < 0.001$), y entre las temperaturas de 10, 25 y 30°C no hay diferencias ($P = 0.472$ y $P = 0.972$) (Tabla 5.II).

Tabla 5.II. Comparación múltiple Tukey por factor temperatura, diferencias para el crecimiento de la fase conchocelis.

Comparación	Dif. de Medias	p	q	P	P<0.050
20 vs. 30°C	0.2250	5	28.2950	<0.001	*
20 vs. 10°C	0.2140	5	26.8550	<0.001	*
20 vs. 25°C	0.2070	5	25.9770	<0.001	*
20 vs. 15°C	0.1020	5	12.8570	<0.001	*
15 vs. 30°C	0.1230	5	15.4380	<0.001	*
15 vs. 10°C	0.1110	5	13.9980	<0.001	*
15 vs. 25°C	0.1040	5	13.1200	<0.001	*
25 vs. 30°C	0.0184	5	2.3180	0.472	NS
25 vs. 10°C	0.0070	5	0.8780	0.972	NS
10 vs. 30°C	0.0115	5	1.4400	0.847	NS

* = significativo

NS = No significativo

as comparaciones Tukey para el crecimiento por factor densidad de flujo de fotones y las interacciones entre ellas no muestran diferencias significativas ($P=1.000$).

Las comparaciones múltiples Tukey por fotoperíodo no presentan diferencias significativas entre ellos ($P=1.000$).

Las comparaciones múltiples Tukey para las interacciones entre los tres factores probados (temperatura, fotoperíodo y densidad de flujo de fotones) no mostraron diferencias significativas ($P=1.000$).

REPRODUCCION ASEXUAL DE LA FASE CONCHOCELIS POR ARQUÉSPORAS

Las arquésporas fueron esféricas, de color rojo y se detectó en ellas un cloroplasto estelado (Fig. 5.15), se desarrollan en la parte lateral de las células del filamento de conchocelis, forman un pedunculo pequeño (Fig. 5.16), su diámetro fluctuó entre 30-45 μm , estas forman nuevos filamentos de conchocelis de *Porphyra hollenbergii*.

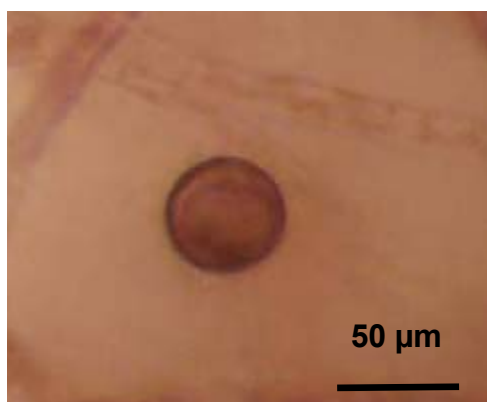


Figura 5.15. Arquéspora libre de la fase conchocelis de *P. hollenbergii*. Temperatura 10°C, Fotoperíodo neutro 12L:12O, una densidad de flujo de fotones de 60 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.



Figura 5.16. Formación de una arquéspora de la fase conchocelis de *P. hollenbergii*. Temperatura 10°C, Fotoperíodo neutro 12L:12O, una densidad de flujo de fotones de 60 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

En todas las condiciones probadas se observaron estructuras reproductivas asexuales arquésporas de la fase filamentosa conchocelis, pero fueron más abundantes en temperaturas de 25 y 30°C, una densidad de flujo de fotones de 10 y 20 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, fotoperíodos largo 16L:8O y corto 8L:16O. El mayor número de arquésporas que se observó fue de 24.85 ± 7.34 arquésporas mm^{-2} y fueron menos abundantes en 10°C, 15 y 20°C, una densidad de flujo de fotones de 10 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, y fotoperíodos neutros 12L:12O, con 2.47 ± 2.64 arquésporas mm^{-2} (Fig. 5.17).

De acuerdo con el ANDEVA de tres vías para el número de arquésporas mm^{-2} de la fase conchocelis de *Porphyra hollenbergii*, la temperatura ($P < 0.001$) y fotoperíodo ($P < 0.001$) presentan diferencias significativas y una densidad de flujo de fotones ($P > 0.05$) no presenta diferencias significativas (Tabla 5.III). Los datos fueron normales ($P = 0.081$) y homogéneos ($P = 1.000$).

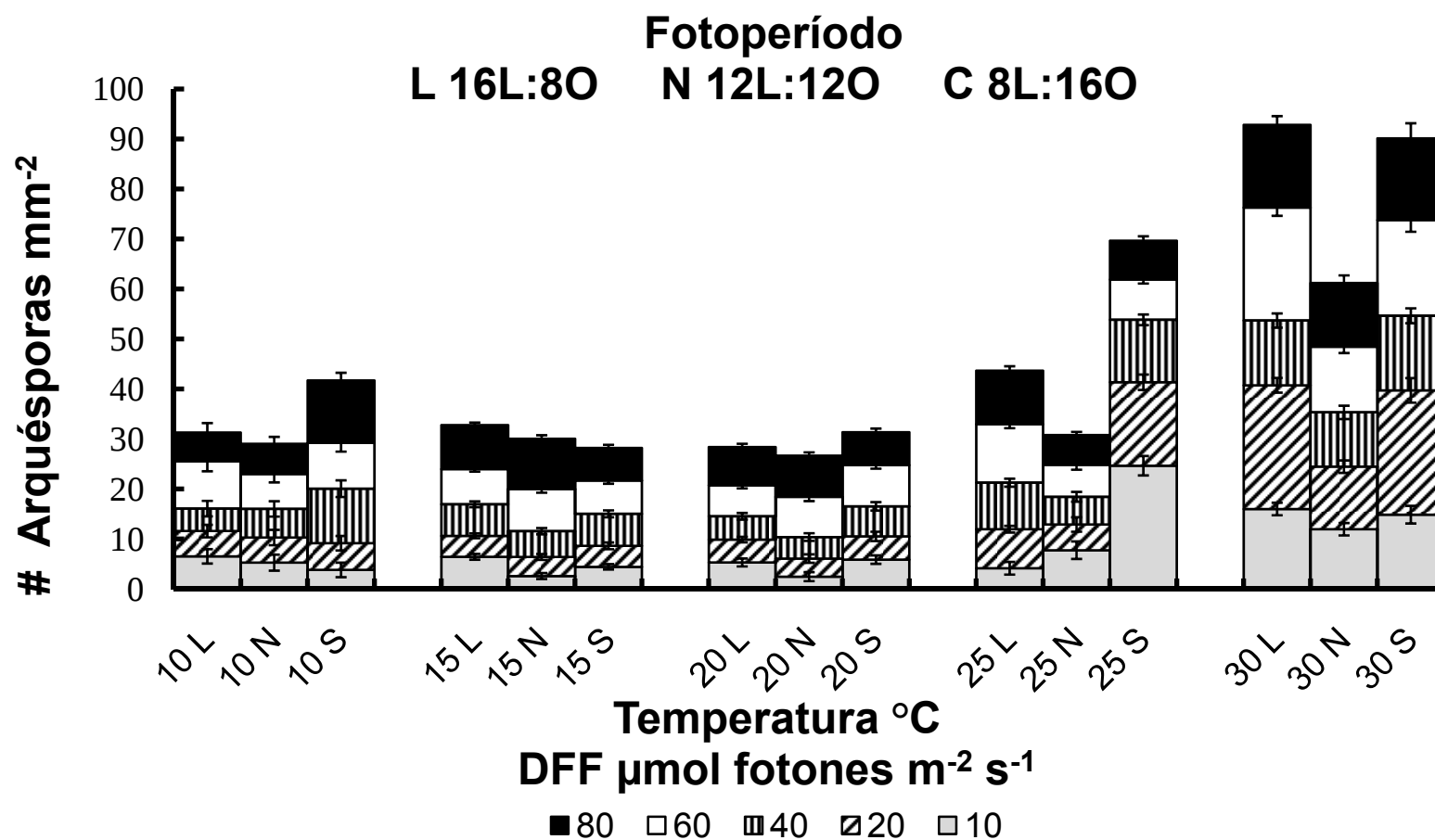


Figura 5.17. Número de arquésporas mm⁻² de la fase conchocelis de *Porphyra hollenbergii* bajo diferentes combinaciones de temperaturas (10, 15, 20, 25 y 30°C representadas con diferentes colores), fotoperíodos (8L:16O = Corto, 12L:12O = Neutro y 16L:8O = Largo) y una densidad de flujo de fotones (10, 20, 40, 60 y 80 μmol fotones m⁻² s⁻¹).

Tabla 5.III. ANDEVA de tres vías para el número de arquésporas mm^{-2} de la fase conchocelis de *P. hollenbergii*.

Fuente de Variación	g.l.	S.C.	C.M.	F	F cri	P	Significancia
Temperatura	4	1158.396	289.599	33.601	2.61	<0.001	*
DFF	4	46.846	11.711	1.359	2.61	0.27	NS
Fotoperíodo	2	141.223	70.612	8.193	3.23	<0.001	*

* = Significativo

NS = No significativo

El análisis *a posteriori* de Tukey para el número de arquésporas mm^{-2} de la fase conchocelis de *P. hollenbergii*, arrojo que las temperaturas de 25 y 30°C muestran diferencias entre ellas ($P < 0.001$), 30°C es diferente de 10, 15 y 20°C ($P < 0.001$), 25°C es diferente de 15 y 20°C ($P = 0.019$ y $P = 0.091$), entre las otras interacciones de las temperaturas no hay diferencias significativas con respecto al número de arquésporas mm^{-2} ($P > 0.05$) (Tabla 5.IV).

Tabla 5.IV. Comparación múltiple Tukey por factor temperatura, diferencias para el número de arquésporas mm^{-2} de la fase conchocelis de *P. hollenbergii*.

Comparación	Dif. de Medias	p	q	P	P<0.050
30 vs. 20	10.518	5	13.876	<0.001	*
30 vs. 15	10.210	5	13.47	<0.001	*
30 vs. 10	9.478	5	12.503	<0.001	*
30 vs. 25	6.671	5	8.801	<0.001	*
25 vs. 20	3.847	5	5.075	0.009	*
25 vs. 15	3.539	5	4.669	0.019	*
25 vs. 10	2.806	5	3.702	0.091	NS
10 vs. 20	1.041	5	1.373	0.866	NS
10 vs. 15	0.733	5	0.967	0.959	NS
15 vs. 20	0.308	5	0.406	0.998	NS

* = Significativo

NS = No Significativo

El análisis Tukey para el número de arqueósporas mm^{-2} de la fase conchocelis sobre la densidad de flujo de fotones, no mostró diferencias significativas en el número de arqueósporas mm^{-2} (entre $P>0.05$).

La comparación múltiple Tukey para el número de arqueósporas mm^{-2} de la fase conchocelis para el factor fotoperíodo, mostró que el fotoperíodo largo 16L:8O es diferente significativamente del neutro 12L:12O ($P=0.001$) y del corto 8L:16O ($P=0.049$), y entre el fotoperíodo neutro 12L:12O y corto 8L:16O no hay diferencias significativas ($P=0.284$) (Tabla 5.V).

Tabla 5.V. Comparación múltiple Tukey por factor fotoperíodo, diferencias para el número de arqueósporas mm^{-2} de la fase conchocelis.

Comparación	Dif. de Medias	p	q	P	P<0.050
Neutro vs. Largo	3.332	3	5.675	0.001	*
Neutro vs. Corto	1.284	3	2.187	0.284	NS
Corto vs. Largo	2.048	3	3.489	0.049	*

* = Significativo

NS = No significativo

(Largo = 16L:8O, Neutro = 12L:12O y Corto = 8L:16O)

FORMACIÓN DE CONCHOSPORANGIOS

Las ramas conchosporangiales se formaron en la parte lateral, en la parte media y en el ápice del filamento vegetativo de conchocelis. La morfología de las ramas conchosporangiales fue irregular y diferente dependiendo de la temperatura. Entre 10-20°C, los filamentos no se ramificaron y las células presentaron diferentes morfologías, rectangulares, cúbicas o elípticas (Figs. 5.18 a y b). En temperaturas de 25 y 30°C los filamentos fueron más robustos y presentaron abundantes ramificaciones (Figs. 5.18 c y d).

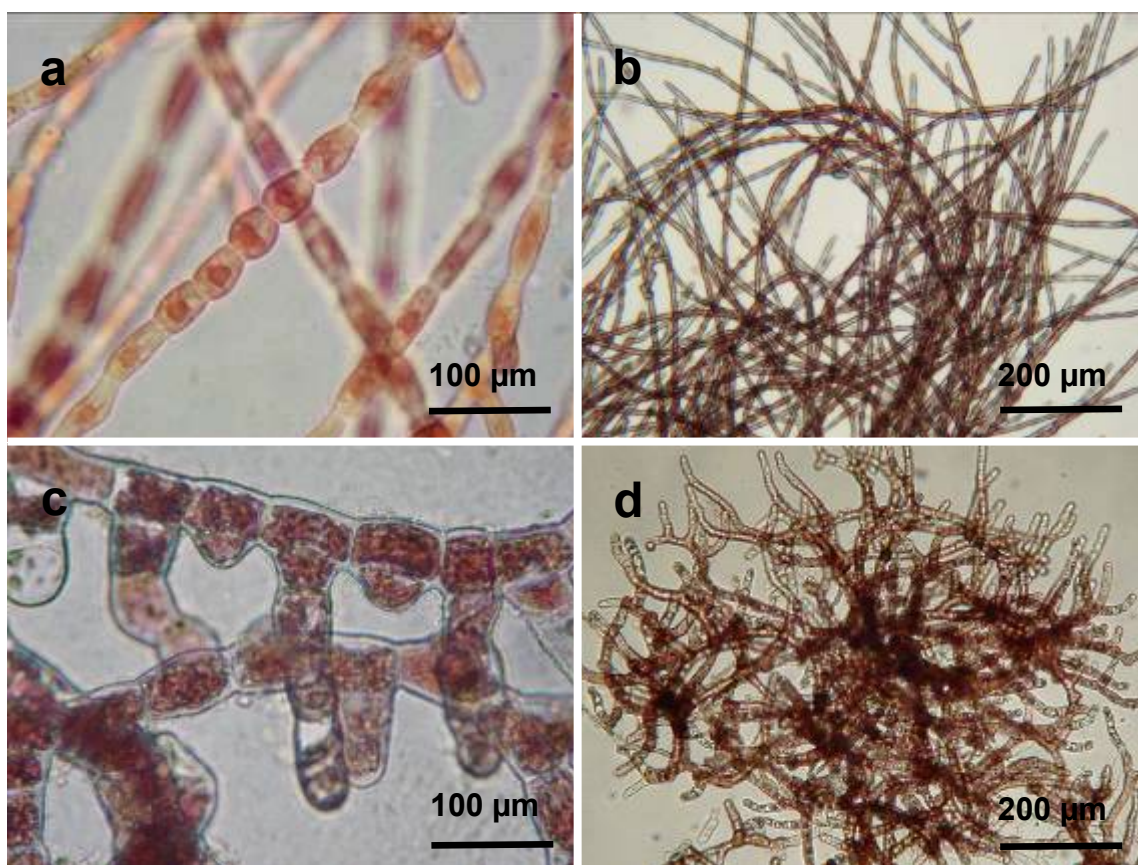


Figura 5.18. **a)** Conchosporangios sin ramificaciones, **b)** Conchosporangios sin ramificaciones, a y b creciendo a 10 °C temperatura, fotoperíodo 16L:8O, densidad de flujo de fotones 60 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ **c)** Conchosporangios ramificados, **d)** Conchosporangios ramificados, c y d creciendo a 25 °C temperatura, fotoperíodo 16L:8O, una densidad de flujo de fotones 40 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Las células inmaduras de los conchosporangios fueron de forma cúbicas a rectangulares, el largo de las células de los conchosporangios ramificados fueron de 30-60 μm , y el ancho de 25-50 μm (Fig. 5.18 a). El largo de las células inmaduras de las ramas conchosporangiales o conchosporangios no ramificados en forma de filamentos fueron de 30-50 μm y el ancho de 25-40 μm (Fig. 5.18 c). Los conchosporangios se presentaron a partir de la tercera semana y llegaron a ser maduros después de la sexta semana. (Fig. 5.19).



Figura 5.19. Conchosporangio maduro de 60 días, temperatura 30°C, una densidad de flujo de fotones de $20 \mu\text{mol fotones} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, fotoperíodo corto 8L:16O.

Las mejores condiciones para la maduración de los conchosporangios fue a 30°C de temperatura, una densidad de flujo de fotones de $20 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, fotoperíodo corto 8L:16O (Fig. 5.19).

Solo se detectó liberaciones de conchosporas después de 6 semanas en temperaturas de 10°C, una densidad de flujo de fotones de $20 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en fotoperíodo corto (8L:16O), sin realizar ningún cambio de fotoperíodo o temperatura (Fig. 5.20).



Figura 5.20. Conchospora liberada 60 días después de iniciado el experimento, temperatura 10°C, irradiancia 20 $\mu\text{mol fotones}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, fotoperíodo 8L:16O.

La mayor densidad de conchosporangios se observó a temperaturas de 25 y 30°C, densidades de flujo de fotones de 10 y 20 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y fotoperíodo corto 8L:16O, con $\approx 79 \pm 0.093$ conchosporangios mm^{-2} . La menor concentración de conchosporangios se observó en temperaturas de 15 y 20°C, en fotoperíodo neutro 12L:12O con una densidad de 0.05 ± 4.63 conchosporangios mm^{-2} (Fig. 5.21).

Los datos del número de conchosporangios mm^{-2} fueron normales ($P=0.280$) y homogéneos ($P=1.000$). El ANDEVA de tres vías arrojó como resultado que la temperatura ($P<0.001$) y fotoperíodo ($P<0.001$) presentaron diferencias y densidad de flujo de fotones ($P>0.05$) no presentó diferencias significativas (Tabla 5.VI).

El análisis a posteriori de Tukey arrojó que las temperaturas de 10 y 20 no presentan diferencias significativas ($P=0.083$), todas las demás interacciones fueron diferentes entre sí ($P<0.05$) (Tabla 5.VII).

Tabla 5.VI. ANDEVA de tres vías para el número de conchosporas mm^{-2} de la fase conchocelis de *P. hollenbergii*.

Fuente de variación	g.l	S.C.	C.M.	F	F cri	P	Significancia
Temperatura	4	11.466	2.867	144.399	2.61	<0.001	*
Densidad Flujo							
Fotones	4	0.151	0.0378	1.904	2.61	0.134	NS
Fotoperíodo	2	1.454	0.727	36.614	3.23	<0.001	*

* = Significativo

NS = No significativo

Tabla 5.VII. Comparación múltiple Tukey por factor temperatura, diferencias para el número de conchosporas mm^{-2} de la fase conchocelis.

Comparación	Dif. de Medias	p	q	P	P<0.050
30 vs. 15	1.091	5	29.978	<0.001	*
30 vs. 20	0.89	5	24.464	<0.001	*
30 vs. 10	0.753	5	20.703	<0.001	*
30 vs. 25	0.359	5	9.878	<0.001	*
25 vs. 15	0.731	5	20.101	<0.001	*
25 vs. 20	0.531	5	14.587	<0.001	*
25 vs. 10	0.394	5	10.825	<0.001	*
10 vs. 15	0.337	5	9.276	<0.001	*
10 vs. 20	0.137	5	3.761	0.083	NS
20 vs. 15	0.201	5	5.514	0.004	*

* = Significativo

NS = No significativo

El análisis Tukey sobre el factor densidad de flujo de fotones no presentó diferencias significativas ($P>0.05$). La comparación múltiple Tukey Entre fotoperíodos todos presentan diferencias significativas ($P<0.05$) (Tabla 5.VIII).

Tabla 5.VIII. Comparación múltiple Tukey por factor fotoperíodo, diferencias para el número de conchosporas mm^{-2} de la fase conchocelis.

Comparación	Dif. de Medias	p	q	P	P<0.050
Corto vs. Neutro	0.34	3	12.076	<0.001	*
Corto vs. Largo	0.19	3	6.728	<0.001	*
Largo vs. Neutro	0.151	3	5.347	0.002	*

* = significativo

NS = No significativo (Largo = 16L:80, Neutro = 12L:120 y Corto = 8L:160)

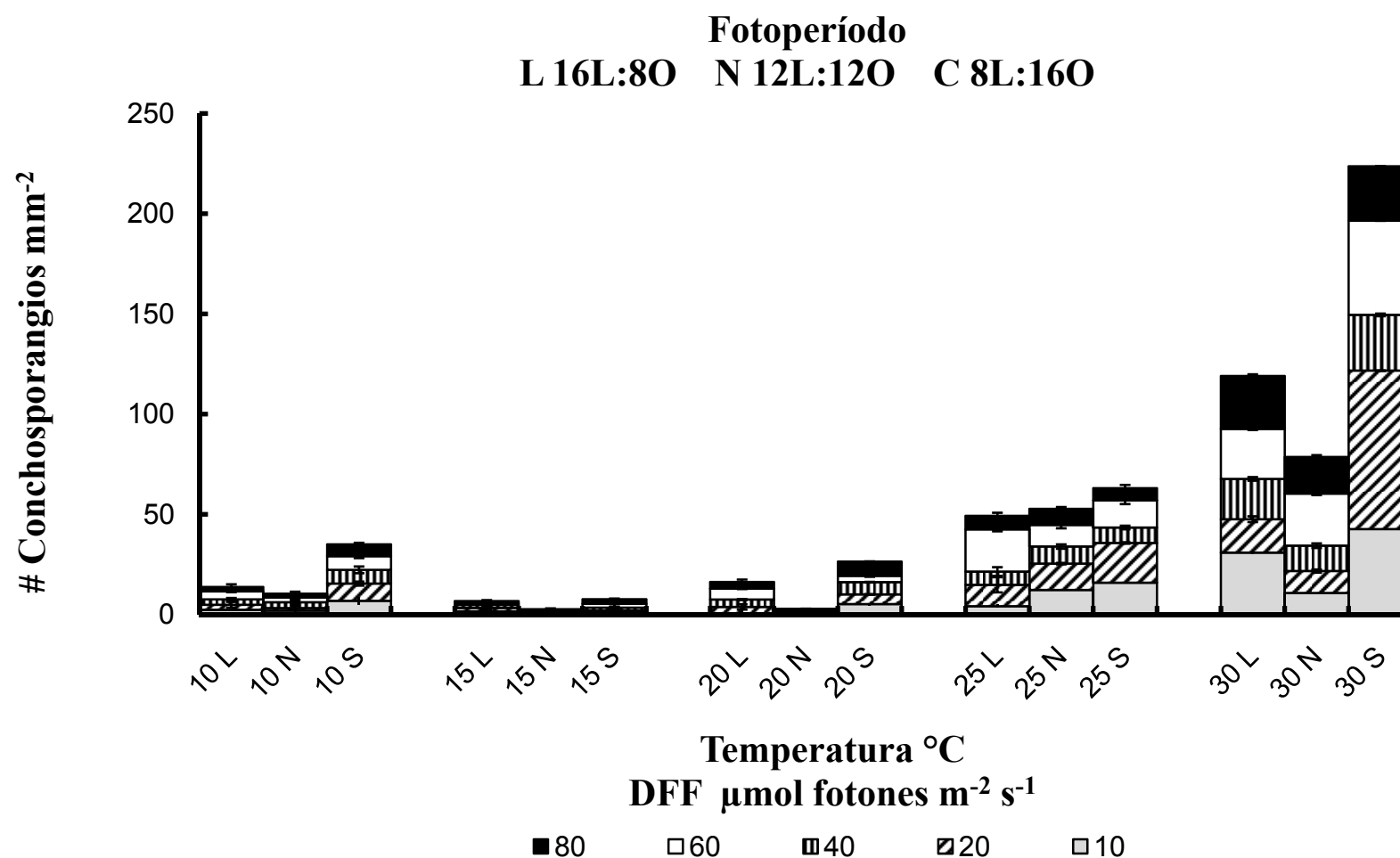


Figura 5.21. Número de conchosporangios mm² de la fase conchocelis de *Porphyra hollenbergii* bajo diferentes combinaciones de temperaturas (10, 15, 20, 25 y 30°C, representadas con diferentes colores), fotoperíodos (8L:16O = Corto, 12L:12O = Neutro y 16L:8O = Largo) y densidades de flujo de fotones (10, 20, 40, 60 y 80 μmol fotones m⁻² s⁻¹).

LÍMITES DE TOLERANCIA TÉRMICA

La fase conchocelis de *Porphyra hollenbergii* toleró temperaturas de 33°C y densidades de flujo de fotones 10 y 50 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, en el fotoperíodo largo 16L:**8O** corto 8L:**16O**. A 31°C y 100 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de densidad de flujo de fotones, en todos los fotoperíodos conchocelis sobrevive después de 6 semanas. Temperaturas de 35°C fueron letales a la primera semana, en cualquier densidad de flujo de fotones ó fotoperíodo. Un densidad de flujo de fotones de 150 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, fue letal en todas las condiciones después de tres semanas.

El mayor crecimiento (3.8% área día⁻¹) se observó a temperaturas de 31°C, fotoperíodo neutro 12L:**12O**, a densidades de flujo de fotones de 100 y 150 $\mu\text{mol phontons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. El menor crecimiento (0.58 % área día⁻¹) a 33°C, una densidad de flujo de fotones de 10 $\mu\text{mol phontons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, fotoperíodo corto 8L:**16O** (Fig. 5.22).

Los datos de crecimiento a altas temperaturas no son normales ($P>0.050$), pero si son homogéneos ($P=1.000$). El ANDEVA de tres vías arroja que la temperatura ($P<0.001$), la densidad de flujo de fotones ($P<0.001$) y el fotoperíodo presentan diferencias significativas ($P=0.015$) (Tabla 5.IX).

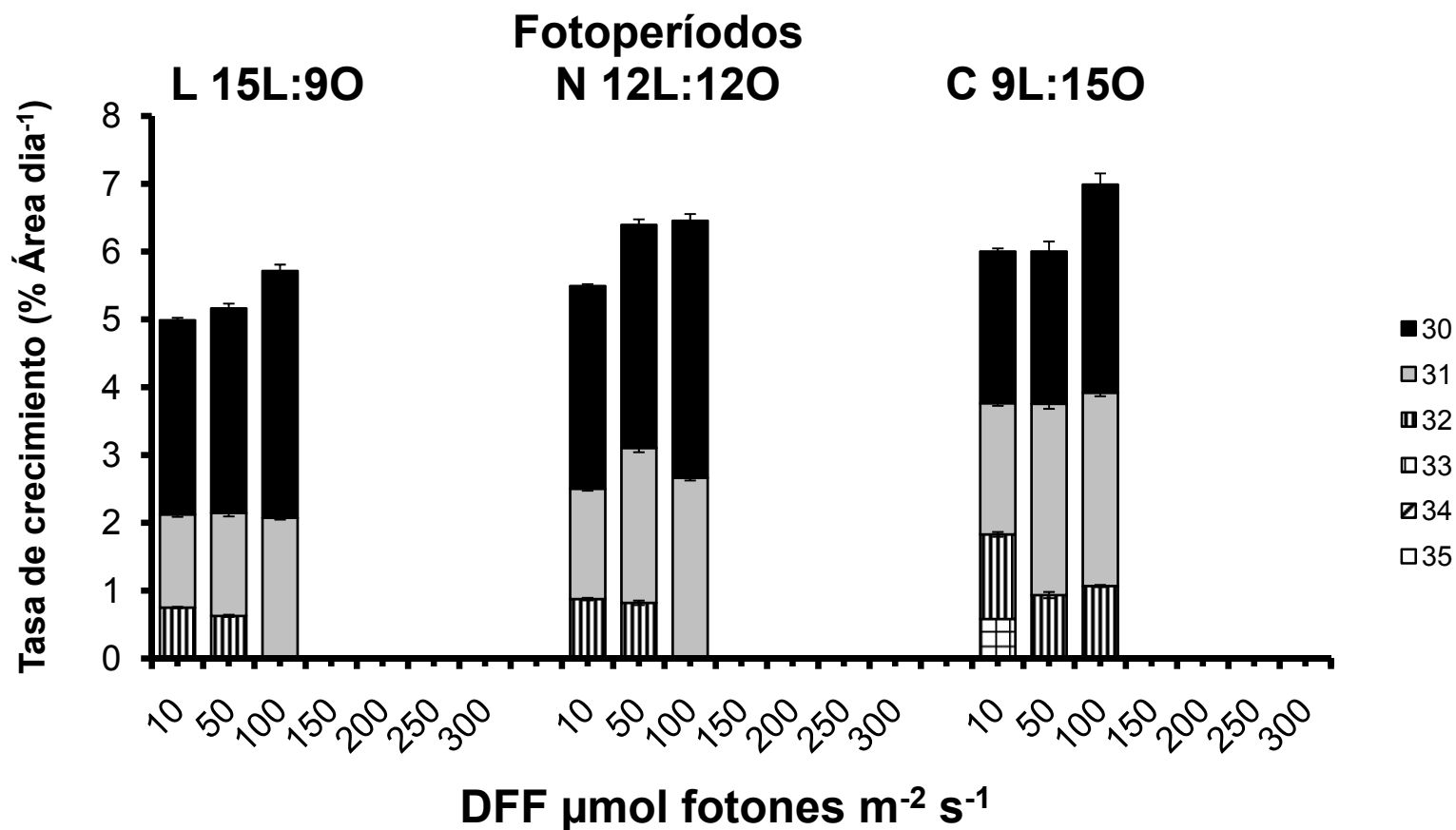


Figura 5.22. Tasa de crecimiento a altas temperaturas de conchocelis de *Porphyra hollenbergii* (31, 33, y 35°C), densidades de flujo de fotones (10, 50, 100 y 150 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y fotoperíodos L=Largo 16L:80, N=neutro 12L:120 y C=corto 8L:160.

Tabla 5.IX. ANDEVA de tres vías para la tasa de crecimiento de la fase conchocelis de *P. hollenbergii*, a altas temperaturas.

Fuente de variación	g.l.	SC	CM	F	F Cri	P	Significancia
Temperatura	2	19.750	9.875	278.948	3.23	<0.001	*
Densidad F							*
Fotones	3	3.840	1.280	36.160	2.84	<0.001	
Fotoperíodo	2	0.433	0.217	6.117	3.23	0.015	*

* = Significativo

NS = No significativo

El análisis a posteriori múltiple Tukey arrojó que la temperatura de 31°C presenta diferencias significativas respecto de las temperaturas de 33 y 35°C ($P<0.001$), mientras que estas últimas (33 y 35°C) no muestran diferencias entre ellas ($P=0.806$) (Tabla 5.X).

Tabla 5.X. Comparación múltiple Tukey por factor temperatura, diferencias para la tasa de crecimiento de la fase conchocelis de *P. hollenbergii*, a altas temperaturas.

Comparación	Dif. de Medias	p	q	P	P<0.050
31 vs. 35	1.595	3	29.365	<0.001	*
31 vs. 33	1.546	3	28.471	<0.001	*
33 vs. 35	0.0485	3	0.894	0.806	NS

* = significativo

NS = No significativo

La comparación múltiple Tukey sobre el factor densidad de flujo de fotones arrojó que las diferencias principales se observan entre las densidades de flujo de fotones de 150 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ con respecto de las de 10, 50 y 100 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($P<0.001$), 10, 50 y 100 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no presentan diferencias significativas entre ellas ($P=1.000$) (Tabla 5.XI).

Tabla 5.XI. Comparación múltiple Tukey por factor densidad el de flujo de fotones, diferencias para la tasa de crecimiento de la fase conchocelis de *P. hollenbergii*, a altas temperaturas.

Comparación	Dif. de Medias	p	q	P	P<0.050
50 vs. 150	0.736	4	13.44	<0.001	*
50 vs. 10	0.123	4	1.963	0.53	NS
50 vs. 100	0.107	4	1.708	0.634	NS
100 vs. 150	0.843	4	13.44	<0.001	*
100 vs. 10	0.23	4	3.671	0.094	NS
10 vs. 150	0.613	4	9.769	<0.001	*

Los valores de la comparación = $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

*= Significativo

NS = No significativo

La comparacion múltiple Tukey entre fotoperíodos arrojo diferencias significativas ($P=0.015$.), entre el fotoperiodo largo (16L:**80**) y el corto (8L:**160**), mientras que el neutro (12L:**120**) no muestra diferencias significativas con el largo y el corto (Tabla 5.XII).

Tabla 5.XII. Comparación múltiple Tukey por factor fotoperiodo, diferencias para la tasa de crecimiento de la fase conchocelis de *P. hollenbergii*, a altas temperaturas.

Comparación	Dif. de Medias	p	q	P	P<0.050
Largo vs. Corto	0.269	3	4.947	0.011	*
Largo vs. Neutro	0.134	3	2.743	0.228	NS
Neutro vs. Corto	0.134	3	2.743	0.228	NS

*= Significativo

NS = No significativo

RESUMEN DE LAS MEJORES CONDICIONES PARA EL CRECIMIENTO Y REPRODUCCION DE LA FASE CONCHOCELIS DE *PORPHYRA HOLLENBERGII*.

La mejor condicion para la liberación cigotosporas se detectó a los 15°C de temperatura, densidad de flujo de fotones de 60 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y fotoperíodo largo 16L:80 (Fig. 5.23 b). Estas germinaron abundantemente en colonias de conchocelis a temperatura 20°C, densidad de flujo de fotones 60 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y fotoperíodo largo 8L:160. Las arquésporas de la fase filamentosa fueron abundantes a temperaturas de 30°C, densidad flujo de fotones de flujo de fotones de 20 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, fotoperíodos largo 16L:80, el mayor número de arquésporas se detectó en 20°C, densidad de flujo de fotones de de 40 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, fotoperíodos neutros 12L:120, (Fig. 5.23 e). La mayor presencia de conchosporangios y ramas conchosporangiales maduras se detectó a temperaturas de 30°C, densidad de flujo de fotones de 20 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y fotoperíodo corto 8L:160.(Figs. 5.23 f y g). Después de 6 semanas solo se detectó liberación de conchosporas en temperaturas de 10°C, densidad de flujo de fotones de 20 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, fotoperíodo corto 8L:160 (Fig. 5.23 h). Conchocelis toleró temperaturas de 33°C, densidad de flujo de fotones de 50 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, fotoperíodo neutro 12L:120 y corto 8L:160; mientras que temperaturas de $\geq 34^\circ\text{C}$ fueron letales (Tabla 5.XIII).

Tabla 5.XIII. Resumen de las mejores condiciones para el crecimiento y reproducción de la fase conchocelis de *Porphyra hollenbergii*.

	Temperatura °C	Fotoperíodo	Densidad de flujo de fotones ($\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Tiempo (días)
Liberación de cigotosporangios	15	Largo	60	5
Crecimiento de conchocelis	20	Largo	60	63
Formación de arquésporas	30	Largo	20	14
Formación de conchosporangios	10-33	Todas	Todas	22
Maduración de conchosporangios	30	Corto	20	42
Liberación de conchosporangios	10	Corto	20	52
Límite de tolerancia	33	Neutro	50	56

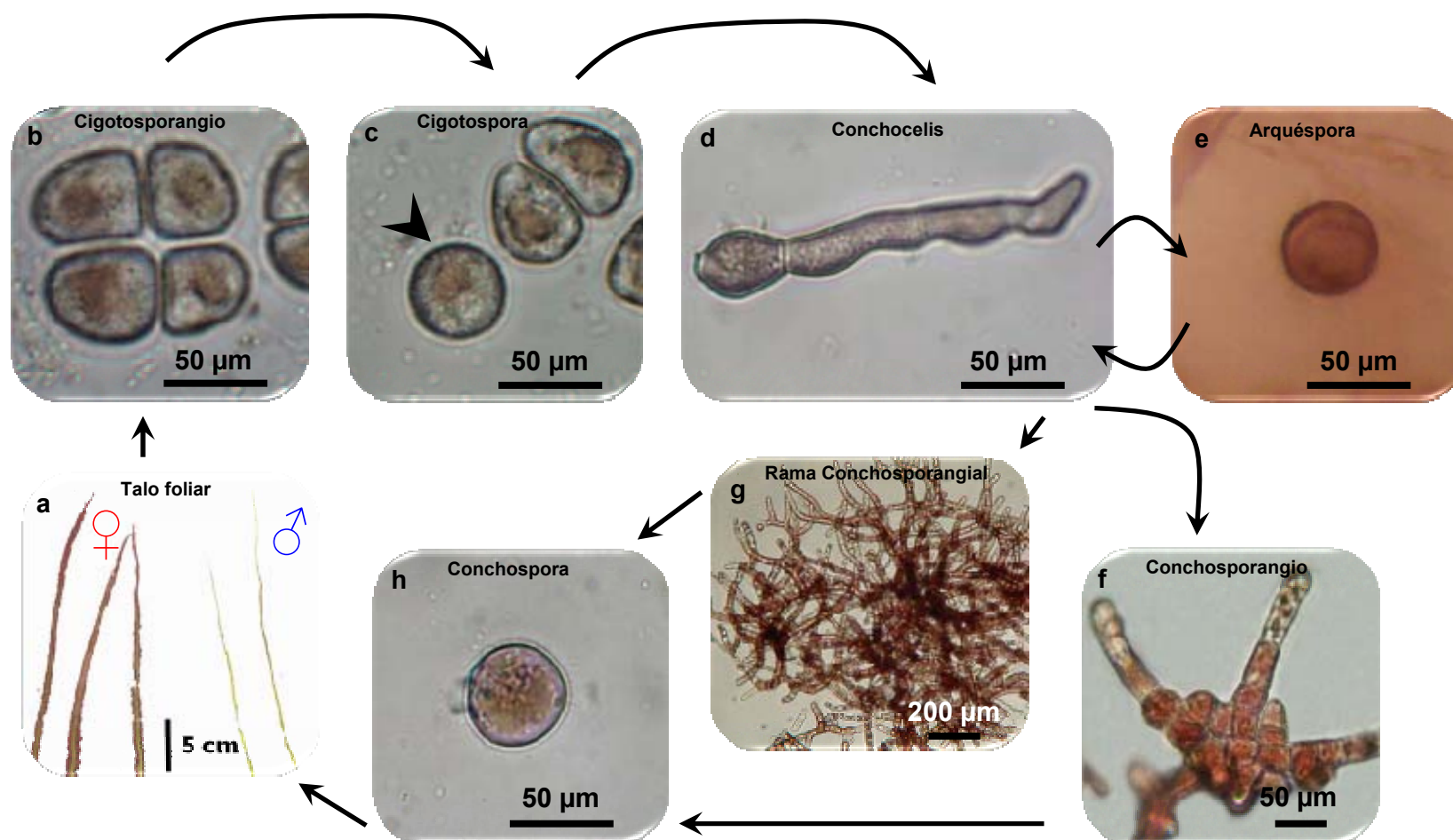


Figura 5.23. Esquema de la historia de vida de *Porphyra hollenbergii*. a) Talos foliares b) Cigotosporangio de 8 cigotosporas, c) Cigotosporas liberadas, d) Desarrollo inicial de la cigotospora en conchocelis, e) Arquéspora de la fase filamentosa f) Conchosporangio, g) Rama Conchosporangial y h) Conchospora.

DISCUSION

La fase filamentosa de *Porphyra hollenbergii* presentó un desarrollo tipo IV de acuerdo a la clasificación de Notoya (1997), siendo este tipo de historia de vida el característico reportado para las especies dioicas del género (Notoya, 1997). En la fase filamentosa solo se encontraron arquésporas, conchosporangios y ramas conchosporangiales, estructuras reproductivas propias de Bangiales no se encontraron prototalos ni protoplastos (Cole y Conway, 1980; Kornmann, 1994; Notoya, 1997). La fase foliar, no vista en laboratorio, pero si colectada de varios sitios del GC, presentó cigotosporangios y espermatangios, no se observó ninguna otra estructura reproductiva sexual o asexual, como las reportadas para otras especies dioicas del género como son arquésporas, esporas neutras y agamosporas (Kornmann, 1994; Notoya, 1997).

La temperatura y el fotoperiodo influyó en el crecimiento y generación de arquésporas, conchosporangios y ramas conchosporangiales en la fase conchocelis de *Porphyra hollenbergii* (Tabla 5.I, 5.III y 5.VI), lo que concuerda con lo reportado en otras especies de *Porphyra*, la combinación de ambas variables induce a la generación, maduración y liberación de conchosporas (Freshwater y Kapraun, 1986; Waaland *et al.* 1990; Notoya, 1997; Ruangchuay Y Notoya, 2003; Pereira *et al.* 2004). Los resultados evidencian que la densidad de flujo de fotones fue el factor que menos influyó sobre la fase conchocelis de *Porphyra hollenbergii* (Tabla 5.I, 5.III y 5.VI) (Waaland *et al.* 1987), mientras que las bajas temperaturas (15 y 20°C) favorecieron el crecimiento.

CRECIMIENTO

En general los filamentos conchocelis de *Porphyra hollenbergii* presentaron crecimientos por arriba del 1% área día⁻¹ en todas las condiciones experimentales. No obstante, el mayor crecimiento de 6.48 ± 0.54 % área día⁻¹ se detectó a 20°C en fotoperiodo largo 16L:8O y 60 $\mu\text{mol photon m}^{-1}\text{s}^{-1}$; crecimientos similares se reportan en *Porphyra pseudolanceolata* con 7.1% área día⁻¹ en 100 $\mu\text{mol photon m}^{-1}\text{s}^{-1}$ y a 15°C (Waland et al. 1990; Tabla 5.XIV). El que los mejores crecimientos (≥ 5.0 % área día⁻¹), se detectarán en temperaturas entre 15 y 20°C, independientemente del fotoperiodo o de la densidad de flujo de fotones utilizados, evidencia que *P. hollenbergii* es una planta con características templadas. No obstante, la fase microscópica toleró temperaturas hasta de 33°C y densidades de flujo de fotones de 10 y 50 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con fotoperiodo largo 16L:8O. Todas las otras condiciones iguales o superiores a 33°C (independientemente del fotoperiodo o densidad de de flujo de fotones utilizada), fueron letales para la fase filamentosa.

Por las características térmicas extremas del agua de mar del Golfo de California, frías en invierno (13-14°C) y calientes en verano (30-33°C) (Blanco-Betancourth et al. 2004); solo se localizó a la fase foliar de *Porphyra hollenbergii* durante los períodos fríos, lo que la hace (fase foliar) una especie estacional estricta (diciembre-abril) de ambiente templado, lo cual concuerda con lo reportado por López-Vivas (2000). De esto se desprende la hipótesis de que la fase filamentosa debe ser perenne, ya que soportó temperaturas entre los 10 y

33°C, que son los límites reportados para la zona de distribución (Blanco-Betancourth *et al.* 2004) y ésta debe ser la estrategia de permanencia que utiliza *P. hollenbergii* para sobrevivir a las condiciones extremas de temperatura en verano que son comunes en el Golfo de California. Este comportamiento está de acuerdo con lo propuesto por Pacheco-Ruiz (1999), para especies de macroalgas del Golfo de California, donde confirma que las algas sobreviven por medio de estadios microscópicos resistentes a las altas temperaturas y a densidades de flujo de fotones; es decir un “*oversummering stages*” o “*estadio resistente de verano*”. Algo similar a lo que ocurre en zonas frías cuando la temperatura del agua es muy baja, donde bajo tal condición, las fases son conocidas como “*overwintering stages*” o fase resistente de invierno (Hall y Murray, 1998; Murray y Dixon 1992).

Tabla 5.XIV. Condiciones optimas para el crecimiento de especies dioicas de *Porphyra*.

Especies de <i>Porphyra</i>	Tasa de crecimiento	Densidades flujo de fotones ($\mu\text{mol photon}$ $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Temperatura (°C)	Fotoperíodo	Referencias
<i>P. dentata</i>	6 mm ^{diámetro.} ; ND	40, 10-25	20	14L: 100 , 12L: 120 8L: 160 , 12L: 120 ,	Kim 1999; Sahoo <i>et al.</i> 2002
<i>P. dioica</i>	20% área día ⁻¹	25-75	15-20	16L: 80 14L: 100 ,	Pereira <i>et al.</i> 2004
<i>P. lacerata</i>	4 mm ^{diámetro}	40	15-25	10L: 140	Notoya y Nagaura, 1998
<i>P. linearis</i>	200 mm ² ^{diámetro}	10-20	15-20	16L: 80	Varela-Alvarez <i>et al.</i> 2004
<i>P. pseudolanceolata</i>	7.1% área día ⁻¹ 4.3 mm ^{diámetro.} ,	100	15	ND	Waland <i>et al.</i> 1990
<i>P. pseudolinearis</i>	8.8% V día ⁻¹	40, 160	20-7	14L: 100 , 8L: 160	Kim 1999; Stekoll <i>et al.</i> 1999
<i>P. hollenbergii</i>	6.5% área día ⁻¹	40-60	15-20	12L: 120	Este Trabajo

ARQUÉSPORAS

Las arquésporas en la fase filamentosa conchocelis de *Porphyra hollenbergii* se observaron bajo toda condición probada del experimento. Tal conducta garantiza que la fase filamentosa genere arquésporas durante todo el año, lo que aseguraría la permanencia de esta fase microscópica *in situ* en el Golfo de California. Este comportamiento se reporta también en *Porphyra columbina* Montagne y *Porphyra miniata* (C. Agardh) C. Agardh (Chen *et al.* 1970 y Ávila *et al.* 1986), donde se sugiere que las arquésporas (monosporas) o la propagación vegetativa garantizan que la fase filamentosa se mantenga indefinidamente *in situ* o sea perenne (Tseng y Chang, 1956, Conway, 1966, Chen *et al.* 1970). En contraste, en otras especies de zonas templadas como *Porphyra leucosticta* Thuret, *P. miniata*, *Porphyra rosengurtii* J. Coll & J. Cox y *Porphyra cuneiformes* (Setchell & Hus) V. Krishnamurthy y de zonas tropicales como *P. vietnamensis*, la presencia de arquésporas se restringe a solo algunas condiciones o a un corto período en el tiempo (Krishnamurthy, 1969, Chen *et al.* 1970, Kapraun y Luster, 1980, Orfanidis, 2001, Sahoo *et al.* 2006), por lo que quizás su permanencia en esos períodos del año en que no produce arquésporas se deba solo al crecimiento vegetativo de los filamentos conchocelis. Lo cual que es común en filamentos de *Porphyra dioica* J. Brodie & L.M. Irvine, *Porphyra pulchella* G.J. Hollenberg y *Porphyra suborbiculata* Kjellman, donde la reproducción vegetativa por fragmentación es la estrategia de permanencia (Ackland *et al.* 2006; Freshwater y Kapraun, 1986; Holmes y Brodie, 2004; Pereira *et al.* 2004). En *P. hollenbergii* no se observó

fragmentación de filamentos bajo condiciones controladas como un mecanismo de reproducción. Sin embargo, la fragmentación como un mecanismo de permanencia *in situ* reportado en otras algas rojas del Golfo de California como *Eucheuma uncinatum* (Setch. et Gard.), *Chondracanthus squarrulosus* (Dawson) Hughey, P.C. Silva & Hommersand y *Gracilariopsis lemaneiformis* (Bory) Dawson (Zertuche-González, 1988; Pacheco-Ruíz 1999; Pacheco-Ruíz y Zertuche-González 1999; Pacheco-Ruíz *et al.* 2005), por lo cual no se descarta la posibilidad de que la fase filamentosa de *P. hollenbergii* pudiera utilizar la fragmentación como un mecanismo de permanencia.

En las algas rojas de áreas templadas, la reproducción asexual mediante arquésporas es un factor ecológicamente importante que contribuye a la permanencia de las poblaciones naturales de la fase filamentosa, ya que las esporas suelen ser más resistentes a las condiciones adversas (Hall y Murray 1998; Murray y Dixon 1992), que las plantas foliares o filamentosas. Lo anterior se demostró en el Golfo de California con *Chondracanthus squarrulosus* (Setchell & N.L. Gardner) J.R. Hughey, P.C. Silva & Hommersand, donde el 78% de las poblaciones naturales de *C. squarrulosus* sobreviven a las condiciones adversas del verano por medio de esporas (Pacheco-Ruíz *et al.* 2005) y solo el 22 por tejido vegetativo. El hecho de que *P. hollenbergii* genere arquésporas en condiciones muy extremas (bajo condiciones controladas), similares a las condiciones de verano del Golfo de California, evidencia que las arquésporas son la estrategia de permanencia de la fase filamentosa de *P. hollenbergii in situ*.

FORMACIÓN DE CONCHOSPORANGIOS

En todas las condiciones probadas de la fase conchocelis de *P. hollenbergii* se observaron ramas conchosporangiales y conchosporangios. Sin embargo, la mayor concentración de conchosporangios se detectó a 30°C en fotoperiodo neutro 12L:12O, con una densidad de flujo de fotones de 40 $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$. El análisis estadístico demostró que la temperatura y el fotoperiodo fueron los inductores de estas estructuras. Lo anterior concuerda con lo que se reporta para el género *Porphyra* en general (Notoya, 1997, Holmes y Brodie, 2004).

En *P. hollenbergii* la maduración de los conchosporangios se detectó en temperaturas de 10-15°C, con densidades de flujo de fotones entre 20-40 $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Por lo observado en otras especies, aparentemente no existe un patrón de maduración y esta varía dependiendo de la especie y de las condiciones ambientales en la que se localiza. De esta forma algunas especies responden a intervalos cortos (*P. abbottae*, *P. nereocystis*, *P. pseudolanceolata* y *P. torta*) y otras a intervalos amplios (*P. vietnamensis*, *P. lacerata*, Waaland, 1990). Por ejemplo, los conchosporangios de *P. vietnamensis* maduran entre los 20 y 30°C (Lewmanomont y Chittpoolkusol, 1993 y Sahoo *et al.* 2006), mientras que los conchosporangios de *P. lacerata* solo maduran a 30°C y densidades de flujo de fotones de 7–10 $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Lewmanomont y Chittpoolkusol, 1993; Notoya y Nagaura, 1999). Lo anterior permite concluir que *P. hollenbergii* cae dentro de los que maduran en intervalos más amplios (Tabla 5.XV).

Tabla 5.XV. Condiciones óptimas para la formación de conchosporangios de especies dioicas de *Porphyra*.

Especies de <i>Porphyra</i>	Densidades flujo de fotones ($\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Temperatura (°C)	Fotoperíodo	Tiempo (días)	Referencias
<i>P. angusta</i>	20-80	27-29	9L:15D, 14L-10D	14	Chiang y Wang 1980
<i>P. dentata</i>	10-80	10-30, 10-25	14L:10D & 10L:14D; 12L:12D	42, 14	Kim 1999; Sahoo <i>et al.</i> 2002
<i>P. dioica</i>	25-75	5-20, 10-15	16L:8D; 8L:16D & 12L:12D	21-42, 35-50	Holmes y Brodie 2004; Pereira <i>et al.</i> 2004
<i>P. koreana</i>	10-80	15-25	14L:10D & 10L:14D	14	Kim y Notoya 2001
<i>P. lacerata</i>	40	25	10L:14D	35	Notoya y Nagaura 1998
<i>P. linearis</i>	5-40	15-20	16L:8D	30	Varela-Alvarez <i>et al.</i> 2004
<i>P. pseudolanceolata</i>	35-40	6-10	12L:12D & 14L:10D	14-21, 30-40	Waaland <i>et al.</i> 1990
<i>P. pseudolinearis</i>	10-80	10-25	14L:10D	49	Kim 1999; Park <i>et al.</i> 2003
<i>P. hollenbergii</i>	20-40	10	8L:16D	40-50	This Work

Los conchosporangios de *P. hollenbergii* liberaron conchosporas sin inducir por cambios de condiciones ambientales, sin embargo esta fue baja. Esta solo se presentó después de 6 semanas en temperaturas de 10°C, densidad de flujo de fotones de 20 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en fotoperiodo corto (8L:16O). Se realizaron tres diseños experimentales y no se logró inducir a la liberación de conchosporas después de 3 meses de cada experimento. En la especie tropical *P. vietnamensis* la liberación de conchosporas se también se detectó como en *P. hollenbergii*, sin someter a los conchosporangios a cambios bruscos de temperatura y fotoperiodo, estrategias que suele utilizarse comúnmente para liberar conchosporas en forma masiva (Waaland y Dickson 1983; Ávila *et al.* 1986; Freshwater y Kapraun 1986; Stekoll *et al.* 1999; Waaland *et al.* 1990; Siderelli-Wolf 1992; Notoya y Nagaura 1998; Kim 1999; Orfanidis 2001 Sahoo *et al.* 2002; Ruangchuay y Notoya, 2003; Pereira *et al.* 2004; Sahoo *et al.* 2006).

In situ la fase foliar de *P. hollenbergii* aparece cuando se presenta un cambio en las condiciones ambientales, el que se presenta entre el otoño e invierno y envuelve una reducción de temperatura (25 a 13°C) y fotoperíodo (12:12 a 8L:16O) (Fig.5.24). Esto concuerda con lo argumentado por muchas investigaciones, para la liberación de conchosporas se requiere cambio hacia condiciones inferiores de temperatura y fotoperiodo (Waaland y Dickson 1983; Ávila *et al.* 1986; Freshwater y Kapraun 1986; Stekoll *et al.* 1999; Waaland *et al.* 1990; Siderelli-Wolf 1992; Notoya y Nagaura 1998; Kim 1999; Orfanidis 2001 Sahoo *et al.* 2002; Ruangchuay y Notoya, 2003; Pereira *et al.* 2004; Sahoo *et*

al. 2006). Tal como se reporta en *P. rosengurtii* (Kapaun y Luster 1980), *P. columbina* (Ávila et al. 1986), *Porphyra abbottae* (Hannach y Waaland 1989), *Porphyra vietnamensis*, Lewmanomont y Chittpoolkusol (1993), *P. leucosticta* (Gargiulo et al. 1994; Orfanidis 2001), *Porphyra lacerata* (Notoya y Nagaura 1999), *Porphyra moriensis* (Notoya y Miyashita 1999), *P. linearis* (Katz et al. 2000) *P. dioica* (Pereira et al. 2004) (Tabla 5.XVI).

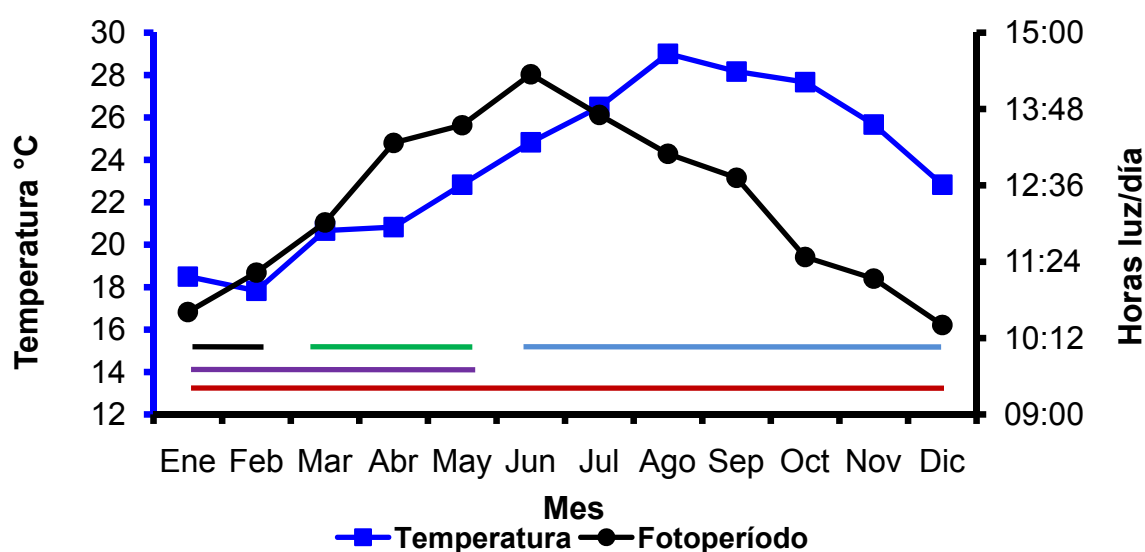


Figura 5.24. Ocurrencia estacional y reproductiva de la fase foliar e hipotética de la fase filamentosa de *Porphyra hollenbergii*. Promedio anual de la temperatura y el fotoperíodo de Puerto Escondido B.C.S., adyacente a Bahía Agua Verde Localidad tipo de la especie. **Línea Negra** Liberación de los conchosporangios. **Línea verde** Reproducción de la fase foliar *in situ*. **Línea Azul** Conchosporangios maduros a altas temperaturas. **Línea Morada** Fase foliar estacional *in situ*. **Línea Roja** Fase conchocelis Perene, su reproducción por arqueosporas todo el año.

(TSM. Abril 2007-Marzo 2008 Modificados NASA 2007-2008 y Boletín de TSM-UNAM-Colegio de Geografía, Facultad de Filosofía y Letras).

Tabla 5.XVI. Condiciones para la liberación de conchosporas de especies dióicas de *Porphyra*.

Especies	Densidad de Flujo de Fotones ($\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Temperatura (°C)	Fotoperíodo	Tiempo (días)	Referencias
<i>P. dentata</i> *	10-80	20 a 15	12L: 12O , 10L: 14O 14L: 10O ,	14	kim 1999; Sahoo <i>et al.</i> 2002
<i>P. lacerata</i> *	40	25 a 10-15-20	10L: 14O	7-14	Notoya y Nagaura, 1998
<i>P. linearis</i> *	20	20	16L: 8O	40-50	Varela-Alvarez <i>et al.</i> 2004
<i>P. pseudolanceolata</i> *	30-40	6-10	12L: 12O , 14L: 10O	14-21, 30-40	Waaland <i>et al.</i> 1990
<i>P. pseudolinearis</i> *	10-80	20 a 15	10L: 14O	14	Kim 1999
<i>P. hollenbergii</i> *	20	10	8L:16O	52	Este Trabajo

Las temperaturas superficiales (entre 1 y 6 m) registradas en el golfo de California, oscilan entre 11°C en el invierno y 32°C en el verano (Álvarez-Borrego., 1983, Blanco-Betancourt *et al.* 2004, Martínez-Díaz de León *et al.* 2006). En los experimentos realizados bajo condiciones controladas, la temperatura fue el factor que más influyo en el crecimiento, generación de arqueósporas, desarrollo de ramas conchosporangiales y conchosporangios.

La fase foliar o gametofita de *P. hollenbergii* es estacional (Diciembre-Junio) y no tolera temperaturas mayores de 25°C (López-Vivas, 2000); por esto motivo la fase foliar solo se detecta desde diciembre (invierno) a junio (primavera) (Figs. 5.25 a y b). El incremento en la temperatura en el GC se evidencia por la entrada de la corriente ecuatorial que va de sur a norte y que entra por la boca del Golfo y se desplaza hacia la región de las grandes Islas, genera en primavera un gradiente superior a los dos grados centígrados entre una y otra zona (24 a 25°C del paralelo 28°N hacia el sur Vs 19 a 22°C; Fig. 5.25 b), este patrón hace que se genere la hipótesis de que la fase foliar debería desaparecer en forma más temprana en la región sur (los Cabos y la Paz), mientras que en la región norte del GC (Zona de las Grandes Islas). Si la hipótesis es correcta, la fase foliar o gametofita de *P. hollenbergii* localizada en el archipiélago de San Luis (Isla San Luis), debería ser de las últimas en desaparecer en el GC.

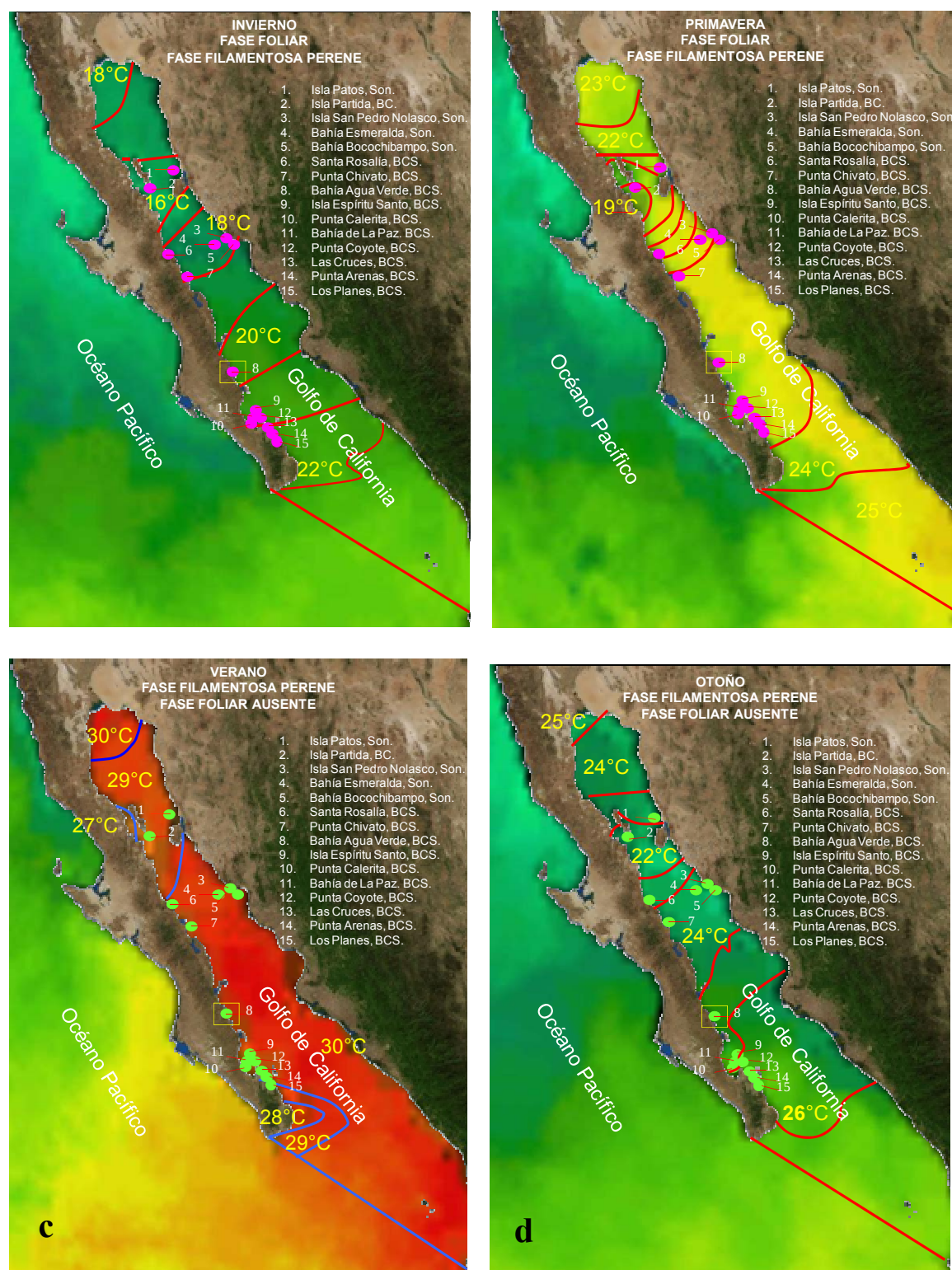


Figura 5.25. Temperaturas estacionales y distribución geográfica de *P. hollenbergii* en el Golfo de California (7 y 8) y otras especies de *Porphyra* **a)** invierno (21 Dic.-Mar.) **b)** primavera (21 Mar.-Jun.) **c)** verano (21 Jun.-Sep.) **d)** otoño (21 Sep.-Dic.) (Modificados NASA 2007).

Por otra parte, los resultados de esta investigación demuestran que la fase filamentosa conchocelis de *P. hollenbergii* toleró intervalos de temperatura entre 10 y 33°C. Esta evidencia, y un análisis del comportamiento de la temperatura superficial por satélite en el GC (Figs. 5.25 a, b, c y d), da la certidumbre de que la fase filamentosa tolerante a las altas temperaturas (30°C) que son comunes en verano (Fig. 5.25 c). Su resistencia hace a la fase filamentosa conchocelis una planta perenne y evidentemente es la estrategia de permanencia que utiliza *P. hollenbergii* para subsistir en este ambiente hostil (30°C), que se presenta en verano en el GC. Y que durante temperaturas extremas (>30°C), que pudieran presentarse en ciertas zonas del Golfo o durante los eventos El Niño (ENSSO), la fase filamentosa logra sobrevivir transformándose completamente en una rama conchosporangial o conchosporangios, pasando de esta manera los períodos extremos.

TOLERANCIA TÉRMICA

La fase conchocelis de *Porphyra hollenbergii* inhibió su crecimiento a partir de los 31°C, 10, 50 y 100 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, en todo fotoperiodo probado, pero sobrevivió hasta los 33°C. En la densidad de flujo de fotones arriba de 150 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, temperaturas por arriba de 34°C y en los tres fotoperiodos la fase filamentosa pereció. Similar comportamiento se ha observado en *P. lacerata*, con inhibición del crecimiento a 30°C, llegando a ocurrir su muerte en fotoperiodos largos (Notoya y Nagaura, 1998), lo mismo se reporta para *P. dentata* con inhibición de crecimiento a 30°C (Kim 1999). Un patrón similar, se reporta en *P. linearis*, donde temperaturas superiores a 25°C

inhiben su crecimiento (Katz *et al.* 2000; Varela-Álvarez *et al.* 2004; Israel *et al.* 1999).

El límite de tolerancia térmica de la fase filamentosa conchocelis de *Porphyra hollenbergii* fue de 33°C de temperatura, densidades de flujo de fotones de 10 y 50 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, fotoperiodos corto 8L:16O y neutro 12L:12O. Temperaturas superiores a $\geq 34^\circ\text{C}$ fueron letales para la fase filamentosa conchocelis en todas las condiciones durante la primera y segunda semana del experimento.

Muchas especies de *Porphyra* tienen límites de tolerancia térmica similares a *P. hollenbergii*. Por ejemplo *P. lacerata* 35°C (Notoya y Nagaura, 1999). *P. suborbiculata* muere a los 32°C (Iwasaki y Sasaki, 1972). *Porphyra tenera* Kjellman 32°C (Hwang *et al.* 1997). Así como *Porphyra yezoensis* Ueda (Hwang *et al.* 1997), *P. moriensis* (Notoya y Miyashita 1999), *P. Koreana* (Kim y Notoya 2001), que mueren a 30°C. Sin embargo, de las especies dioicas la fase filamentosa de *P. hollenbergii*, es la más tolerante a altas temperaturas $\leq 33^\circ\text{C}$ por 8 semanas (Tabla 5.XVII).

Tabla 5.XVII. Límites de temperaturas letales de especies dioicas de *Porphyra*.

Especies	Temperatura °C	Referencias
<i>P. dentata</i>	>30	Kim 1999
<i>P. lacerata</i>	30	Notoya y Nagaura 1998; Notoya y Nagaura 1999
<i>P. pseudolanceolata</i>	>18	Waaland <i>et al.</i> 1990
<i>P. pseudolinearis</i>	30	Kim 1999
<i>P. hollenbergii</i>	33	Este Trabajo

CONCLUSIONES

- La distribución de *Porphyra hollenbergii* queda restringida a la región central del Golfo de California, entre Punta Chivato y Bahía Agua Verde, B.C.S., siendo una especie continental y endémica de la Península de B.C.S.
- *Porphyra pendula* queda restringida a la región Norte del Golfo de California y es principalmente isleña ya que no se le ubicó en ninguna localidad sobre el continente o sobre la península. Pertenecen al grupo de islas: Isla Partida, B.C., Isla Patos, Isla El Choyero, Isla San Pedro Martir e Isla San Pedro Nolasco, Son.
- Se tiene registro de cuando menos 3 nuevas especies dioicas y endémicas dentro del Golfo de California y todas ellas en la región sur.
- Nueve haplotipos se registraron de los dos locis analizados.
- La historia de vida de *Porphyra hollenbergii* se considera del “**tipo IV**”, con una fase foliar haploide, gametofita, macroscópica y una fase diploide filamentosa microscópica conchocelis.
- No se detectó reproducción asexual en la fase foliar, como arquésporas, agamosporas o endosporas. La reproducción sexual fue por gametos sexuales, espermatangios y cigotosporangios típicos de Bangiales.
- Las mejores condiciones para el desarrollo y liberación de cigotosporangios fue a 15°C, fotoperiodo largo 16L:8O, y una densidad de flujo de fotones de 60 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

- El mejor crecimiento de la fase conchocelis fue a los 20°C de temperatura, y una densidad de flujo de fotones de 60 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$. fotoperíodo largo 16L:8O.
- Se detectaron solo dos tipos de estructuras reproductivas en la fase conchocelis de *Porphyra hollenbergii*, arqueósporas, y conchosporangios.
- Las condiciones óptimas para la generacion de arqueosporas en la fase filamentosa conchoocelis fue de 30°C temperatura, fotoperíodo largo 16L:8O, y una densidad de flujo de fotones de 20 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$.
- Las condiciones óptimas para el desarrollo de conchosporangios fue a temperaturas de 30°C, fotoperíodo corto 8L:16O, y una densidad de flujo de fotones de 20 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$.
- La unica condicion en la que se detectó liberación de conchosporas en la fase filamentosa fue a 10°C, fotoperíodo corto 8L:16O, y una densidad de flujo de fotones de 20 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$.
- El límite de tolerancia térmica de la fase conchocelis de *P. hollenbergii* fue a los 33°C, y una densidad de flujo de fotones de 10-50, fotoperíodos neutro 12L:12O y corto 8L:16O.
- Los factores abióticos que más influyeron en el desarrollo, crecimiento, generación de estructuras reproductivas (arqueósporas y conchosporangios) fue la temperatura y el fotoperíodo.

LITERATURA CITADA

- ABBOTT I.A. Y HOLLENBERG G.J. 1976. *Marine Algae of California*. Stanford University Press, E.U.A. 827 pp.
- ABBOTT I.A. Y DAWSON E.Y. 1978. *How to know the seaweeds*. Brown Company Publishers. 141 E.U.A. pp.
- ACKLAND J.C., WEST J.A., SCOTT J., ZUCCARELLO G.C. Y BROOM J. 2006. Biology of *Porphyra pulchella* sp. nov. from Australia and New Zealand. *Algae* **21**: 193-208.
- AGUILAR-ROSAS L.E., AGUILAR-ROSAS R., PACHECO-RUIZ I., BÓRQUEZ-GARCÉS E., AGUILAR-ROSAS M.A. Y URBIETA-GONZÁLEZ E. 1982. Algas de importancia económica de la región noroccidental de Baja California, México. *Ciencias Marinas* **8**: 49-63.
- AGUILAR-ROSAS L.E. & PACHECO-RUIZ I. 1985. Nuevos registros y ampliación de rango geográfico para algas marinas de la costa del Pacífico de Baja California, México II. *Ciencias Marinas* **11**: 69-76.
- AGUILAR-ROSAS L. E., AGUILAR-ROSAS R., MENDOZA-GONZÁLEZ A.C Y MATEO-CID L.E. 2000. Marine algae from the Northeast Coast of Baja California, México. *Bot. Mar.* **43**: 127-139.
- AGUILAR-ROSAS L.E., AGUILAR-ROSAS R., MATEO-CID L.E. Y MENDOZA-GONZÁLEZ A.C 2002. Marine algae from the Gulf of Santa Clara, Sonora, México. *Hidrobiologia* **00**: 1-9.

- AGUILAR-ROSAS L.E. Y AGUILAR-ROSAS R. 2003b. El género *Porphyra* (Bangiaceae, Rhodophyta) en la costa Pacífico de México. II *Porphyra thuretii* Setchell et Dawson. *Hidrobiológica* **13**: 159-164.
- AGUILAR-ROSAS L.E., AGUILAR-ROSAS R., SÁNCHEZ-RODRÍGUEZ I., BROOM J.E. & A. N.W. 2004. El género *Porphyra* (Bangiaceae, Rhodophyta) en la costa del Pacífico de México. IV. *Porphyra pendula* E.Y. Dawson. *Hidrobiológica* **14**: 121-126.
- AGUILAR-ROSAS R., PACHECO-RUÍZ I. Y AGUILAR-ROSAS L.E. 1984. Nuevos registros y algunas notas para la flora algal marina de la costa noroccidental de Baja California, México. *Ciencias Marinas* **10**: 149-158.
- AGUILAR-ROSAS R. & AGUILAR-ROSAS M.A. 1994. Estudio florístico de las algas marinas bentónicas del ejido San José, Baja California, México. *Ciencias Marinas* **20**: 511-534.
- AGUILAR-ROSAS R., AGUILAR-ROSAS L.E., SANCHEZ-RODRÍGUEZ I., BROOM J.E. Y NELSON W.A. 2007. Morfología y distribución de *Porphyra hollenbergii* (Bangiaceae, Rhodophyta) en la costa Pacífico de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **78**: 351-357.
- ÁLVARES-BORREGO S., RIVERA J.A., GAXIOLA-CASTRO G., ACOSTA-RUIZ M.J. Y SCHWARTZLOSE R.A. 1978. Nutrientes en el Golfo de California. *Ciencias marinas* **5**: 21-36.
- ÁLVARES-BORREGO, S., Y LARA-LARA, J.R. 1991. The physycal envioronment and primary productivity of the Gulf of California. En: Dauphin and B.R. Simoneit (eds). *The Gulf of California and Peninsular province of the*

Californias. American Association of Petroleum Geologists Memoir 47; pp 555-567.

ANDERSEN R.A. BERGES, J.A., HARRISON, P.J. Y WATANABE M.M. 2005. *Appendix A-Recipes for freshwater and seawater media*. En Andersen, R.A. *Algal culturing techniques*. Elsevier Academic Press, China. 429-543 pp.

ÁVILA M., SANTELICES B. Y MCLACHLAN J. 1985. Photoperiod and temperature regulation of the life history of *Porphyra columbina* (Rhodophyta, Bangiales) from central Chile. *Can. J. Bot.* **64**: 1867-1872.

BIRD C.J., CHEN C.-M. Y MCLACHLAN J.R. 1972. The culture of *Porphyra linearis* (Bangiales, Rhodophyta). *Can. J. Bot.* 50: 1859-1863.

BLANCO-BETANCOURT R., PACHECO-RUIZ I., GUZMÁN-CALDERÓN J. M., ZERTUCHE-GONZÁLEZ J. A., CHEE-BARRAGAN A., MARTÍNEZ-DÍAZ DE LEÓN A., GÁLVEZ-TELLES A. Y LÓPEZ-VIVAS J. M. 2004. Base de datos de la temperatura del agua de mar en seis bahías de la costa noroccidental del Golfo de California, México. Ensenada, México, Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California: 1-35.
http://iio.ens.uabc.mx/Publicaciones/Reportes_tecnicos/reporte-tecnico-2004-1.pdf.

BLOUIN N., XIUGENG F., PENG J., YARISH C. Y BRAWLEY S.H. 2007. Seeding nets with neutral spores of the red alga *Porphyra umbilicalis* (L.) Kützinger for use in integrated multi-trophic aquaculture (IMTA). *Aquaculture* **270**: 77-91.

BOLD H.C. Y WYNNE M.J. 1978. Introduction to the algae. Structure and reproduction. Prentice-Hall, Inc. U.S.A. 706 pp.

- BRAY T.L., NEEFUS C. Y MATHIESON A.C. 2006. Morphological and molecular variability of *Porphyra purpurea* (Roth) C. Agardh (Rhodophyta, Bangiales) from the Northwest Atlantic. *Nova Hedwigia* **82**: 1-22.
- BRAY T., NEEFUS C.D. Y MATHIESON A.C. 2007. A morphological and molecular investigation of the *Porphyra purpurea* (Bangiales, Rhodophyta) complex in the Northwest Atlantic. *Nova Hedwigia* **84**: 277-298.
- BRODIE, J. Y IRVINE, L.M. 2003. *Seaweeds of the British Isles. Vol. 1 Part 3B. Bangiophycidae*. Intercept, Hampshire.
- BRODIE J. Y ZUCCARELLO G.C. 2007. Systematics of the species-rich algae: red algal classification, phylogeny and speciation. . In: *The Taxonomy and Systematics of Large and Species-rich Taxa: Building and Using the Tree of Life* (Ed. by R.T. HODKINSON, J. PARNELL Y S. WALDREN). Systematics Association Series, CRC Press, Boca Raton.
- BRODIE J., HAYES P.K., BARKER G.L. Y IRVINE L.M. 1996. Molecular and morphological characters distinguishing two *Porphyra* species (Rhodophyta: Bangiophycidae). *European Journal of Phycology* **31**: 303-308.
- BRODIE J., HAYES P.K., BARKER G.L. Y BARTSCH I. 1998. A reappraisal of *Porphyra* and *Bangia* (Bangiophycidae, Rhodophyta) in the Northeast Atlantic based on the rbcL-rbcS intergenic spacer¹. *Journal of Phycology* **34**: 1069-1074.
- BROOM J.E., JONES W.A., HILL D.F., KNIGHT G.A. Y A. N.W. 1999. Species recognition in New Zealand *Porphyra* using 18S rDNA sequencing. *Journal of Applied Phycology* **11**: 421-428.

- BROOM J. E., NELSON W.A., YARISH C., JONES W.A., AGUILAR-ROSAS R. Y AGUILAR-ROSAS L.E. 2002. A reassessment of the taxonomic status of *Porphyra suborbiculata*, *Porphyra carolinensis* and *Porphyra lilliputiana* (Bangiales, Rhodophyta). *Eur. J. Phycol.* 37: 227-235.
- BRUSCA R.C. 1980. *Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California*. University of Arizona Press, Tucson, AZ. 520 pp.
- BRUSCA R.C., Findley L.T., Hastings P.A., Hendricks M.E. Torre J. Heiden A.V.D. 2005. Macrofaunal biodiversity in the Gulf of California. En: J.E. Cartron, G. Ceballos y R.S. Felger (eds), *Biodiversity, Ecosystems, and Conservation in Northern Mexico*. Oxford University Press, New York.
- BURZYCKI G.M. Y WAALAND J.R. 1987. On the position of meiosis in the life history of *Porphyra torta* (Rhodophyta). *Botanica Marina* 30: 5-10.
- CAMPBELL S.E. 1980. *Palaeoconchocelis starmachii*, a carbonate boring microfossil from the Upper Silurian of Poland (425 million years old): implications for the evolution of the Bangiaceae (Rhodophyta). *Phycologia* 19: 25-26.
- CASAS-VALDEZ M.M., CRUZ-AYALA M.B. Y LÓPEZ G.E. 1997. Algas marinas bentónicas más abundantes en La Bahía de La Paz, B. C. S. En: Urbán R.J. y Ramírez R.M. (eds). *La Bahía de La Paz. Investigación y Conservación*. UABCS-CICIMAR-SCRIPPS. México. 83-92.
- CHEN L.C.-M., EDELSTEIN T., OGATA E. Y MCLACHLAN J. 1970. The life history of *Porphyra miniata*. *Can. J. Bot.* 48: 385-389.

- CHIANG Y-M Y WANG J-C. 1980. A study on the production of conchosporangia in the *Conchocelis* phase of *Porphyra angusta* Okamura et Ueda. *Phycologia* 19(1) 20-24.
- COLE K.M. Y CONWAY E. 1980. Studies in the Bangiaceae: Reproductive modes. *Botanica Marina*. **23**: 545-553.
- CONWAY E. 1964A. Autoecological studies of genus *Porphyra*: I. The species found in Britain. *Brit. Phycol. Bull.* 2(5): 342-348.
- CONWAY E. 1964B. Autoecological studies of the genus *Porphyra*: II. *Porphyra umbilicalis* (L.) J. Ag. *Brit. Phycol. Bull.* 2(5): 349-363.
- CONWAY E. 1966. Juvenile stages in the genus *Porphyra*. *Proc. Intl. Seaweed Symp.* **5**: 101-105.
- CONWAY E. Y COLE K. 1973. Observations on an unusual form of reproduction in *Porphyra* (Rhodophyceae, Bangiales). *Phycologia* 12 (3/4): 213-225.
- CONWAY E. Y COLE K. 1977. Studies in the Bangiaceae: structure and reproduction of the *Conchocelis* of *Porphyra* and *Bangia* in culture (Bangiales, Rhodophyta). *Phycologia* 16(2): 205-216.
- CONWAY E., MUMFORD T.F. Y SCAGEL R.F. 1975. The genus *Porphyra* in British Columbia and Washington. *Syesis* 8: 185-244.
- CORDERO P.A.J. 1974. Phycological observations I. Genus *Porphyra* of the Philippines, its species and their occurrences. *Bulletin of the Japanese Society Phycology* **22**: 134-142.

- CRUZ-AYALA M.B., CASA-VÁLDEZ MA. M. Y ORTEGA-GARCÍA S. 1998. Temporal and spatial variation of frondose benthic seaweeds in La Paz Bay, B.C.S., Mexico. *Bot. Mar.* 41: 191-198.
- CRUZ-AYALA M.B., NUÑEZ-LÓPEZ R.A. Y LÓPEZ G.E. 2001 Seaweeds in the Southern Gulf of California. *Bot. Mar.* 44: 187-197.
- DAWSON E.Y. 1944. The marine algae of the Gulf of California. Allan Hancock Pacific Expedition. University of Southern California. U.S.A. V (3) 10. 452 pp.
- DAWSON E.Y. 1953. Marine red algae of Pacific Mexico. Part I Bangiales to Corallinaceae Subf. Corallinaideae. University of Southern California. U.S.A. 258 pp.
- DAWSON E.Y. 1966. Marine algae in the vicinity of Puerto Peñasco Sonora, Mexico. Gula of California Field Guide Series No. 1 The University of Arizona. U.S.A. 57 pp.
- DIXON P.S. Y RICHARDSON. W. N. 1969. The life histories of *Bangia* and *Porphyra* and the photoperiodic control of spore production. *Proc. Intl. Seaweed Symp.* 6: 133-139.
- DIXON P.S. 1973. *Biology of the Rhodophyta*. Hafner press, New York. 285 pp.
- DREW K.M. 1949. Conchocelis-phase in the life-history of *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz. *Nature* **164**: 748-749.
- DREW K.M. 1954. Studies in the Bangioideae. III. The life-history of *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz. Var. *lacinata* (Lightf.) J. Ag. *Ann. Bot. N.S.* 18:183-211.

- ESPINOZA-ÁVALOS J. 1993. Macroalgas del Golfo de California. En: Salazar-Vallejo S.I. y González N.E. (eds.). Biodiversidad marina y costera de México. CONABIO y CIQRO, Chetumal. México. 328-357 pp.
- FAO Yearbook of Fishery Statistics 2009. Aquaculture production 2004. Vol. 98/2. <http://www.fao.org/fi/default.asp> Consultado el 20 junio 2009.
- FARR T.J., NELSON W.A. & BROOM J.E.S. 2003. A challenge to the taxonomy of *Porphyra* in Australia: the New Zealand red alga *Porphyra rakiura* (Bangiales, Rhodophyta) occurs southern Australia, and is distinct from *P. lucasii* *Australian Systematic Botany* **16**: 569-575.
- FELSENSTEIN J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* **39**, 783-791.
- FRESHWATER D.W. Y KAPRAUN D.F. 1986. Field , culture and cytological studies of *Porphyra Carolinensis* Coll et Cox (Bangiales, Rhodophyta) from North Carolina. *Jpn. J. Phycol.* 34: 251-262.
- FUNANO T. 1961. A monoecious individual of *Porphyra pseudolinearis* Ueda. *Monthly Rep. Hokkaido Reg. Fih. Lab.* 18 (1): 23-27.
- GANTT E., BERG G.M., BHATTCHARYA D., BLOUIN N.A., BRODIE J.A., XIN-CHAN C., COLLÉN J., CUNNINGHAM JR F.X., GROSS J., GROSSMAN A.R., KARPOWICZ S., KITADE Y., KLEIN A.S., IRVINE I.A., LIN S., LU S., LYNCH M., MICHONA S.C., MÜLLER K., NEEFUS C.D., CABRAL DE OLIVEIRA M., RYMARQUIS L., SMITH A., STILLER J.W., YARISH C., ZHUANG Y. Y BRAWLEY S.H. 2010. *Porphyra*: Complex life histories in a harsh environment *P. umbilicalis*, an intertidal red alga for genomic analysis. In: *Red algae in the genomic age* (Ed. by J. SECKBACH Y D.J. CHAPMAN). Springer, New York.

- GARGIULO G. M., DE MASI F., GENOVESE G. Y TRIPODI G. 1994. Karyology and effects of temperatura and photoperiod on the life-cycle of *Porphyra leucosticte* Thuret in Le Jolis (Bangiales, Rhodophyta) from the Mediterranaen Sea. *Jpn. J. Phycol.* 42: 271-280.
- GABRIELSON P. W., WIDDOWSON T.B., LINDSTROM S.C., HAWKES M.W. Y SCAGEL R.F. 2000. *Keys to the benthic marine algae and seagrasses of British Columbia, southeast Alaska, Washington and Oregon*. Phycological Contribution Number 5. The Department of Botany, University of British Columbia. 189 pp.
- GUIRY M.D. Y GUIRY G.M. 2009. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; consultado el 16 Julio 2009.
- HALL, D.J Y MURRAY S.N. 1998. The life history of a Santa Catalina Island population of *Liagora californica* (Nemaliales, Rhodophyta) in the field and in laboratory culture. *Phycol.* 37:184-194.
- HANNACH G. Y WAALAND J.R. 1989. Growth and morphology of young gametophytes of *Porphyra abbottae* (Rhodophyta): Effects of environmental factors in culture. *J. Phycol.* **25**: 247-254.
- HAWKES M.W. 1977. A field, cultura and cytological study of *Porphyra gardneri* (Smith & Hollenberg) comb. nov., (= *Porphyrella gardneri* Smith & Hollenberg), (Bangiales, Rhodophyta). *Phycologia* 16(4): 457-469.
- HAWKES M.W. 1978. Sexual reproduction in *Porphyra gardneri* (Smith et Hollenberg) Hawkes (Bangiales, Rhodophyta). *Phycologia* 17: 329 –353.

- HAWKES M.W. 1981. *Porphyra nereocystis* and *Porphyra thuretii* (Rhodophyta): Gametophyte morphology, distribution, and occurrence. *SYESIS* 14:97-108.
- HILLIS D.M. Y DIXON M.T. 1991. Ribosomal DNA: Molecular evolution and phylogenetic inference. *The quarterly review of biology* **66**: 411-453.
- HOLLENBERG G.J. 1958. Culture studies of marine algae. III. *Porphyra perforata*. *Am. J. Bot.* 45: 653-656.
- HOLMES M.J. Y BRODIE J. 2004. Morphology, seasonal phenology and observations on some aspects of the life history in culture of *Porphyra dioica* (Bangiales, Rhodophyta) from Devon, UK. *Phycologia* **43**: 176-188.
- HOMMERSAND M.H., FREDERICQ S. Y FRESHWATER D.W. 1994. Phylogenetic systematics and biogeography of the Gigartinaceae (Gigartinales, Rhodophyta) based on sequence analysis of *rbcL*. *Botanica Marina* 37: 193-203.
- HOWE M.A. 1911. Phycological studies. V: Some marine algae of Lower California, Mexico. *Bull. Torrey Bot. Club* 38: 489-514.
- HYMES B.J. Y COLE K.M. 1983. Aplanospore production in *Porphyra maculosa* (Rhodophyta). *Jpn. J. Phycol.* 31:225-228.
- HWANG M.S., CHUNG I.K. Y OH Y.S. 1997. Temperature responses of *Porphyra tenera* Kjellman and *P. yezoensis* Ueda (Bangiales, Rhodophyta) from Korea. *Algae* **12**: 207-213.
- INSTITUTO OCEANOGRÁFICO DE LA ARMADA DEL ECUADOR. 2002. Instituto Oceanográfico de la Armada del Ecuador. 12 Octubre de 2002. <http://www.inocar.mil.ec/>. <http://www.inocar.mil.ec/servic/index.html>.

- INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA GEOGRAFÍA E INFORMÁTICA. 1999. Superficie de la República Mexicana por Estados. 12 Octubre de 2002. <http://www.inegi.gob.mx/entidades/espanol/fentidades.html>.
- INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA GEOGRAFÍA E INFORMÁTICA. 2000. Marco Geoestadístico. 12 Octubre de 2002. <http://www.inegi.gob.mx/entidades/espanol/fentidades.html>.
- ISRAEL A., KATZ S., DUBINSKY Z., MERRILL J.E. Y FRIEDLANDER M. 1999. Photosynthetic inorganic carbon utilization and growth of *Porphyra linearis* (Rhodophyta). *J. Appl. Phycol.* **11**: 447-453.
- ISRAEL A. 2010. The extreme environments of *Porphyra*, a fast growing and edible red marine macroalga. En: *Red Algae in the Genomic Age*. Eds. Seckbach J. Y Chapman D.J. Springer. 61-75 pp.
- IWASAKI H. Y SASAKI N. 1972. The Conchocelis-phase of *Porphyra suborbiculata* forma *latifolia*. *Proceedings of the International Seaweed Symposium* **7**: 364-367.
- JONES W.A., GRIFFIN N.J., JONES D.T., NELSON W.A., FARR T.J. Y BROOM J.E. 2004. Phylogenetic diversity in South African *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta) determined by nuclear SSU sequence analyses. *European Journal of Phycology* **39**: 197-211.
- KAPRAUN D.F. Y LEMUS A.J. 1987. Field and culture studies of *Porphyra spiralis* var. *amplifolia* Oliveira Filho et Coll (Bangiales, Rhodophyta) from Isla de Margarita, Venezuela. *Bot. Mar.* **30**(6): 483-490.

- KAPRAUN D.F. Y LUSTER D.G. 1980. Field and culture studies of *Porphyra rosengurtii* Coll et Cox (Rhodophyta, Bangiales) from North Carolina. *Bot. Mar.* **23**: 449-457.
- KAPRAUN D.F., HINSON T.K. Y LEMUS A.J. 1991. Karyology and cytophotometric estimation of inter-and intraspecific nuclear DNA variation in four species of *Porphyra* (Rhodophyta). *Phycologia* **30**: 458-466.
- KATZ S., KIZNER Z., DUBINSKY Z. Y FRIEDLANDER M. 2000. Responses of *Porphyra linearis* (Rhodophyta) to environmental factors under controlled culture conditions. *J. Appl. Phycol.* **12**: 535-542.
- KIM N.-G. 1999. Culture studies of *Porphyra dentata* and *P. pseudolinearis* (Bangiales, Rhodophyta), two dioecious species from Korea. *Hydrobiologia* **398/399**: 127-135.
- KIM D.H. Y NOTOYA M. 2001. Life history of *Porphyra koreana* (Bangiales, Rhodophyta) from Korea in culture. In: *Proc. Intl. Seaweed Symp.* (Ed. by A.R.O. Chapman, Aanderson, R.J., Vreeland, V.J. Y Davision, I.R.), pp. 435-442. International Seaweed Association, Cape Town, South Africa.
- KITO H., KUNIMOTO M., KAMANISHI Y. Y MIZUKAMI Y. 1998. Protoplast fusion between *Monostroma nitidum* and *Porphyra yazoensis* and subsequent growth of hybrid plants. *Journal of Applied Phycology* **10**: 15-21.
- KJELLMAN F.R. 1897. Japanska arter af slagtet *Porphyra*. *Bihang Till. K. Svenska Vet. Akad. Hadl.* **23**: 1-34.

- KLEIN A.S., MATHIESON A.C., NEEFUS C.D., CAIN D.F., TAYLOR H.A., TEASDALE B.W., WEST A.L., HEHRE E.J., BRODIE J., YARISH C. & WALLACE A.L. 2003. Identification of north-western Atlantic *Porphyra* (Bangiaceae, Bangiales) based on sequence variation in nuclear SSU and plastid *rbcL* genes. *Phycologia* **42**: 109-122.
- KNIGHT G.A. & NELSON W.A. 1999. An evaluation of characters obtained from life history studies for distinguishing New Zealand *Porphyra* species. *Journal of Applied Phycology* **11**: 411-419.
- KORNMAN P. 1994. Life histories of monostromatic *Porphyra* species as a basis for taxonomy and classification. *Eur. J. Phycol.* 29: 69-71.
- KORNMAN P. & SAHLING P.-H. 1991. The *Porphyra* species of Helgoland. *Helgolander wiss. Meeresunters* 45: 1-38.
- KRISHNAMURTHY V. 1969. The conchocelis phase of three species of *Porphyra* in culture. *Journal of Phycology* **5**: 42-47.
- KRISHNAMURTHY V. 1972. A revision of the species of algal genus *Porphyra* occurring on the Pacific Coast of North America. *Pacific Science* 26: 24-49.
- KUNIMOTO M., KITO H., YAMAMOTO Y., CHENEY D.P., KAMINISHI Y. & MIZUKAMI Y. 1999. Discrimination of *Porphyra* species on small subunit ribosomal RNA gene sequence. *Journal of Applied Phycology* **11**: 203-209.
- KUROGI M. 1961. Species of cultivated *Porphyras* and their life histories. (Study of the life-history of *Porphyra* II). *Bull. Tohoku Rg. Fish. Res. Lab.* 18: 1-115.

- KUROGI M. 1972. Systematics of *Porphyra* in Japan. In: *Contributions to the systematics of benthic marine algae of the North Pacific*. (Ed. by I.A. ABBOTT y M. KUROGI), pp. 167-185. Japanese Society of Phycology, Japan.
- LEWMANOMONT K. y CHITTPOOKUSOL O. 1993. Life cycle of *Porphyra vietnamensis* Tanaka & Pham-Hoang Ho from Thailand. In: *Proceedings XIV International Seaweed Symposium*. (Ed. by A.R.O. Chapman, M.T. Brown y M. LAHAYE), pp. 397-400. Kluwer Academic Publishers, Brest, France.
- LINDSTROM S.C. y COLE K.M. 1990. An evaluation of species relationships in the *Porphyra perforata* complex (Bangiales, Rhodophyta) using starch gel electrophoresis. *Hydrobiologia* 204/205: 179-183.
- LINDSTROM S.C. y COLE K.M. 1992a. A revision of the species of *Porphyra* (Rhodophyta: Bangiales) occurring in British Columbia and adjacent waters. *Can. J. Bot.* **70**: 2066-2075.
- LINDSTROM S.C. y COLE K.M. 1992b. Relationships between some North Atlantic and North Pacific species of *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta): evidence from isozymes, morphology, and chromosomes. *Can. J. Bot.* **70**: 1355-1363.
- LINDSTROM S.C. y COLE K.M. 1992c. The *Porphyra lanceolata*-*P. pseudolanceolata* (Bangiales, Rhodophyta) complex unmasked: recognition of new species based on isozymes, morphology, chromosomes and distributions. *Phycologia*. **31**: 431-448.

- LINDSTROM S.C. & COLE K.M. 1993. The systematics of *Porphyra*: characters evolution in closely related species. In: *Proceedings XIV International Seaweed Symposium*. (Ed. by A.R.O. CHAPMAN, M.T. BROWN & M. LAHAYE), pp. 151-157. Kluwer Academic Publishers, Brest, France.
- LINDSTROM S.C. Y FREDERICQ S. 2003. *rbcL* gene sequences reveal relationships among north-east Pacific species of *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta) and a new species, *P. aestivalis*. *Phycological Research* **51**: 211-224.
- LÓPEZ-VIVAS J.M. 2000. Fenología de *Porphyra pendula* (Bangiales; Rhodophyta), en Punta Coyote Baja California, México. Tesis de Licenciatura. UABCS. México. 45 pp.
- LÓPEZ-VIVAS J.M. 2003. Biogeografía y taxonomía de *Porphyra* (Rhodophyta), en el Pacífico Noroccidental Mexicano. Tesis de Maestría. UABC. México. 309 pp.
- LOBBAN C.S. Y WYNNE M.J. 1981. The biology of seaweeds. University of California Press. U.S.A. 786 pp.
- LYNCH M.D.J., SHEATH R.G. Y KIRSTEN M.M. 2008. Phylogenetic position and ISSR-estimated intraspecific genetic variation of *Bangia maxima* (Bangiales, Rhodophyta). *Phycologia* **47**: 599-613.
- MARTÍNEZ-DÍAZ DE LEÓN A., PACHECO-RUIZ I., DELGADILLO-HINOJOSA F., ZERTUCHE-GONZÁLEZ J.A., CHEE-BARRAGÁN R., BLANCO-BETANCOURT R., GUZMAN-CALDERON J.M. Y GALVEZ-TELLES A. 2006. Spatial and temporal variability of the sea surface temperature in the Ballenas-Salsipuedes

- Channel (central Gulf of California). *Journal of Geophysical Research* **111**: 1-7.
- MARTÍNEZ E. 1990. The Conchocelis-phase of *Porphyra* (Rhodophyta) in the intertidal of San Juan Island, Washington, USA. *Phycologia* 29(4): 391-395.
- MARTÍNEZ-LOZANO S., BERNAL-FEMATT R.J. Y ESCALANTE-CAVAZOS M.A. 1991. Algas marinas en algunas localidades de Baja California Sur, Sinaloa y Sonora México. *Biotam.* 3(2): 15-24.
- MATEO-CID L.E. Y MENDOZA-GONZÁLEZ A.C. 1992. Algas marinas bentónicas de la costa de Nayarit, México. *Acta Bot. Méx.* 20: 13-28.
- MATEO-CID L.E, SÁNCHEZ-RODRÍGUEZ I., RODRÍGUEZ-MONTESINOS Y.E. Y CASASVALDEZ MA. M. 1993. Estudio florístico de las algas bentónicas de Bahía Concepción, B.C.S., México. *Ciencias Marinas* 19(1):41-60.
- MATEO-CID L.E, MENDOZA-GONZÁLEZ A.C, GALICIA-GARCÍA C. Y HUERTA-MÚZQUIZ, L. 2000. Contribución al estudio de las algas marinas bentónicas de Punta Arena y Cabo Pulmo, Baja California Sur, México. *Acta Bot. Mex.* 52: 55-73.
- MENDOZA-GONZÁLEZ A.C. Y MATEO-CID L. E. 1986. Flora marina bentónica de la costa Noroeste del estado de Sonora, México. *Phytologia* 60: (6), 414-427.
- MENDOZA-GONZÁLEZ A.C. Y MATEO-CID L.E. 1992. Estudio preliminar de las algas marinas bentónicas de la costa de Jalisco, México. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Méx.* 37: 9-25.

- MENDOZA-GONZÁLEZ A.C., MATEO-CID L.E. Y HUERTA-MUZQUÍZ L. 1994. Algas bentónicas de Mazatlán, Sinaloa, México. *Acta Bot. Méx.* 27: 99-115.
- MILSTEIN D. Y OLIVEIRA M.C. 2005. Molecular phylogeny of Bangiales (Rhodophyta) based on small subunit rDNA sequencing: emphasis on Brazilian *Porphyra* species. *Phycologia* **44**: 212-221.
- MITMAN G.G. Y VAN DER MEER J.P. 1994. Meiosis, blade development, and sex determination in *Porphyra purpurea* (Rhodophyta). *Journal of Phycology* **30**: 147-159.
- MONOTILLA W.D. Y NOTOYA M. 2004. Morphological and physiological responses of *Porphyra suborbiculata* Kjellman (Bangiales, Rhodophyta) blades from five localities. *Bot. Mar.* **47**: 323-334.
- MUMFORD T.F. Y MIURA A. 1988. *Porphyra* as food: cultivation and economics. In: *Algae and Human Affairs* (Ed. by C.A.Y.W.J.R. LEMBI), pp. 87-117. Cambridge University Press.
- MUÑIZ-SALAZAR R., TALBOT S.L., SAGE G.K., WARD D.H. Y CABELLO-PASINI A. 2005. Population genetic structure of annual and perennial populations of *Zostera marina* L. along the Pacific coast of Baja California and Gulf of California. *Molecular Ecology* **14**: 711-722.
- MURRAY S.N. Y DIXON P.S. 1992. The Rhodophyta: *some aspects of their biology. III*, vol. 30. 1-148 pp.
- NEEFUS C.D., ALLEN B.P., BALDWIN H.P., MATHIESON A.C., ECKERT R.T., YARISH C. Y MILLER M.A. 1993. An examination of the population genetics of *Laminaria* and other brown algae in the Laminariales using starch gel electrophoresis. *Hydrobiol.* 260/261: 67-79.

- NEEFUS C.D., MATHIESON A.C., KLEIN A.S., TEASDALE B., BRAY T. Y YARISH C. 2002. *Porphyra birdiae* sp. nov. (Bangiales, Rhodophyta): A new species from the Northwest Atlantic. *Algae* **17**: 203-216.
- NELSON W.A. Y KNIGHT G.A. 1996. Life history in culture of the obligate epiphyte *Porphyra subtumens* (Bangiales, Rhodophyta) endemic to New Zealand. *Phycological Research* 44: 19-25.
- NELSON W.A., BRODIE J. Y GUIRY M.D. 1999. Terminology used to describe reproduction and life history stages in the genus *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta). *Journal of Applied Phycology* **11**: 407-410.
- NELSON W.A., FARR T.J. Y BROOM J.E.S. 2006. Phylogenetic relationships and generic concepts in the red order Bangiales: challenges ahead. *Phycologia* **45**: 249-259.
- NELSON W.A. Y BROOM J. 2010. The identity of *Porphyra columbina* (Bangiales, Rhodophyta) originally described from the New Zealand subantarctic islands. *Australian Systematic Botany* **23**: 16-26.
- NISIZAWA K. 2002. *Seaweeds Kaiso: Bountiful harvest from the seas*. Japan Seaweed Association, Kochi, Japan.
- NIWA K. Y ARUGA Y. 2006. Identification of currently cultivated *Porphyra* species by PCR-RFLP analysis. *Fisheries Science* **72**: 143-148.
- NORRIS J.N. 1975. Marine algae of the Northern Gulf of California. Tesis Doctoral. Universidad de California eThe n Santa Barbara. U.S.A. 256 pp.
- NOTOYA M., KIKUCHI N., ARUGA Y. Y MIURA A. 1992a. *Porphyra kinositae* (Yamada et Tanaka) Fukuhara (Bangiales, Rhodophyta) in culture. *Jpn. J. Phycol.* **40**: 273-278.

- NOTOYA M., KIHUCHI N., MATSUO, M., ARUGA Y. Y MIURA A. 1992b Culture studies of four species of *Porphyra* (Rhodophyta) from Japan. Abstracts and Programme of XIV th International Seaweed Symposium: 109.
- NOTOYA M., KIKUCHI N., ARUGA Y. Y MIURA A. 1993a. Life history of *Porphyra tenuipedalis* Miura (Bangiales, Rhodophyta) in culture. *La mer* **31**: 125-130.
- NOTOYA M., KIKUCHI N., MATSUO M., ARUGA Y. Y MIURA A. 1993b. Culture Studies of four species of *Porphyra* (Rhodophyta) from Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 59: 431-436.
- NOTOYA M. Y SUGAWARA M. 1994. Culture studies of *Porphyra variegata* (Bangiales, Rhodophyta). Abstracts of papers presented in autumn meeting of the Japanese Society of Scientific Fisheries: 122.
- NOTOYA M. 1997. Diversity of Life History in the Genus *Porphyra*. *Nat. Hist. Res.* Special Issue No. 3: 47-56.
- NOTOYA M. Y MIYASHITA A. 1999. Life history, in culture, of the obligate epiphyte *Porphyra moriensis* (Bangiales, Rhodophyta). *Hydrobiologia* **398/399**: 121-125.
- NOTOYA M. Y NAGAURA K. 1998. Life history and growth of the epiphytic thallus of *Porphyra lacerata* (Bangiales, Rhodophyta) in culture. *Algae* **13**: 207-211.
- NOTOYA M. Y NAGAURA K. 1999. Studies on the growth, in culture, of two forms of *Porphyra lacerata* from Japan. *Hydrobiologia* **398/399**: 299-303.
- Oliveira M.C., Kurniawan J., Bird C.J., Rice E.L., Murphy C.A., Singh R.K., Gutell R.R. Y M.A. R. 1995. A preliminary investigation of the order Bangiales

- (Bangiophycidae, Rhodophyta) based on sequences of nuclear small-subunit ribosomal RNA genes. *Phycological Research* **43**: 71-79.
- ORFANIDIS S. 2001. Culture studies of *Porphyra leucosticta* (Bangiales, Rhodophyta) from the Gulf of Thessaloniki, Greece. *Bot. Mar.* **44**: 533-539.
- PACHECO-RUIZ I. Y AGUILAR-ROSAS L.E. 1984. Distribución estacional de Rhodophyta en el noroeste de Baja California. *Ciencias Marinas* **10**: 67-80.
- PACHECO-RUIZ I. 1999 Historia de vida de *Chondracanthus squarrulosus* (Gigartinales, Rhodophyta) en la costa noroeste del Golfo de California. *Tesis Doctoral*. Universidad Autónoma de Baja California, Facultad de Ciencias Marinas.
- PACHECO-RUIZ I. Y ZERTUCHE-GONZÁLEZ J.A. 1999. Population structure and reproduction of the carrageenophyte *Chondracanthus pectinatus* in the Gulf of California. *Hydrobiologia* 398/399: 159-165.
- PACHECO-RUIZ I., BECERRIL-BOBADILLA F., ZERTUCHE-GONZÁLEZ J.A., CHEE-BARRAGAN A., GÁLVEZ TELLES A. Y BLANCO-BETANCOURT R. 2003. Effects of El Niño on beds of *Ulva lactuca* along the northwest coast of the Gulf of California, Mexico. *Geofísica Internacional* 42(3): 447-453.
- PACHECO-RUIZ I., BOLAÑOS-ARIAS G., ZERTUCHE-GONZÁLEZ J.A., GÁLVEZ-TELLES A. Y CABELLO-PASINI A. 2005. Propagule release and recruitment in *Porphyra perforata* (Rhodophyta) from Baja California, Mexico. *Botanica Marina* **48**: 90-95.

- PAUL-CHÁVEZ L Y RIOSMENA-RODRÍGUEZ R. 2000. Floristic and biogeographical trends in seaweed assemblages from a subtropical insular Island Complex in the Gulf of California. *Pacific Science* 54 (2): 137-147.
- PARK C.S., HWANG E.K. Y SOHN C.H. 2003. A stable seeding method for *Porphyra pseudolinearis* Ueda (Rhodophyta): developing a new species for cultivation of *Porphyra* in Korea. *Aquaculture Research* **34**: 895-898.
- PHILLIPS, S. J.Y WENTWORTH C. PATRICIA. 2000. A Natural History of the Sonoran Desert. Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson, AZ.
- PEDROCHE F.F. & SENTÍES A.G. 2003. Ficología marina mexicana. Diversidad y problemática actual. *Hidrobiológica* **13**: 23-32.
- PEREIRA N., KAKODE J. Y DHARGALKAR V.K. 2005. Factors affecting the occurrence of *Porphyra vietnamensis* Tanaka & Pham-Hoang Ho along the Goa coast. *Current Science* **88**: 492-496.
- PEREIRA R., SOUSA-PINTO I. Y YARISH C. 2004. Field and culture studies of the life history of *Porphyra dioica* (Bangiales, Rhodophyta) from Portugal. *Phycologia* **43**: 756-767.
- PEREIRA R., KRAEMER G.P., YARISH C. Y SOUSA-PINTO I. 2008. Nitrogen uptake by gametophytes of *Porphyra dioica* (Bangiales, Rhodophyta) under controlled-culture conditions. *European Journal of Phycology* **43**: 107-118.
- POLNE-FULLER M. Y GIBOR A. 1990. Developmental studies in *Porphyra* (Rhodophyceae). III. Effect of culture conditions on wall regeneration and differentiation of protoplasts. *Journal of Phycology* **26**: 674-682.

- POSADA D, Y CRANDALL K. 1998. MODELTEST: testing the model of DNA substitution 10.1093/bioinformatics/14.9.817. *Bioinformatics* **14**, 817-818.
- 10.1093/bioinformatics/14.9.817. *Bioinformatics* **14**, 817-818.
- POSADA D. & BUCKLEY T.R. 2004. Model Selection and Model Averaging in Phylogenetics: Advantages of Akaike Information Criterion and Bayesian Approaches Over Likelihood Ratio Tests. *Syst Biol* **53**, 793-808.
- PROVASOLI L. 1968. Media and prospects for the cultivation of marine algae. En Watanabe A. and Hattori A. (eds.). Cultures and Collections of Algae. Proc. U.S. – Japan Conf. Hakone, September 1966. *Jap. Soc. Plant Physiol.* 63-75 pp.
- RAGAN M.A., BIRD C.J., RICE E.L., GUTELL R.R., MURPHY C.A. Y SINGH K. 1994. A molecular phylogeny of the marine red algae (Rhodophyta) based on the nuclear small-subunit rRNA gene. *Plant Biology* **91**: 7276-7280.
- RIOSMENA-RODRÍGUEZ R. Y PAUL-CHÁVEZ L. 1997. Sistemática y biogeografía de las macroalgas de la Bahía de La Paz. En: Urbán R.J. y Ramírez M.R. (eds), La Bahía de La Paz. Investigación y Conservación. UABCS-CICIMAR-SCRIPPS. 59-82.
- ROCHA-RAMÍREZ V. Y SIQUEIROS- BELTRONES D.A. 1991. El herbario ficológico de la UABCS.: Elenco florístico de macroalgas para Balandra en La Bahía de La Paz, B.C.S. México. *Rev. Inv. Cient.* 2(1): 13-34.
- RODRÍGUEZ-MORALES E.O. Y SIQUEIROS-BELTRONES D.A. 1999. Time variations in a subtropical macroalgal assemblage from the Mexican Pacific. *Oceanides* 13(2), 14(1): 11-24.

- RUANGCHUARY R. Y NOTOYA M. 2003. Physiological responses of blade and conchocelis of *Porphyra vietnamensis* Tanaka et Pham-Hoang Ho (Bangiales, Rhodophyta) from Thailand in culture. *Algae* **18**: 21-28.
- SAHOO D., TANG X. Y YARISH C. 2002. *Porphyra* the economic seaweed as a new experimental system. *Current Science* **83**: 1313-1316.
- SAHOO D.B., BAWEJA P. Y KUSHWAH N. 2006. Developmental studies in *Porphyra vietnamensis*: a high-temperature resistant species from the Indian Coast. *Journal of Applied Phycology* **18**: 279-286.
- SANTAMARIA DEL ANGEL E., ALVAREZ-BORREGO S. Y MULLER KAGER F.E. 1999. Regiones biogeográficas del Golfo de California basadas en las imágenes del Coastal Zone Color Scanner. En: *Temas de oceanografía biológica en México* González Farias F, de la Rosa-Vélez J (eds.), pp. 63-83. Universidad Autónoma de Baja California.
- SAUNDERS G.W. Y KRAFT G.T. 1994. Small-subunit rRNA gene sequences from representatives of selected families of the Gigartinales and Rhodymeniales (Rhodophyta). 1. Evidence for the Plocamiales or.nov. *Can. J. Bot.* **72**: 1250-1263.
- SECKBACH J. Y CHAPMAN D.J. 2010. *Red Algae in the Genomic Age*. Springer. 498 pp.
- SERVIERE-ZARAGOZA E. 1993. "Descripción y análisis de la ficoflora del litoral rocoso de Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit". Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 146 pp.
- SERVIERE-ZARAGOZA E., GONZÁLEZ-GONZÁLEZ J. Y RODRÍGUEZ-VARGAS D. 1993. Ficoflora de la región de Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit. En:

- Salazar-Vallejo S.I. y González N.E. (eds.). Biodiversidad marina y costera de México. CONABIO y CIQRO, Chetumal. México. 475-485 pp.
- SERVIERE-ZARAGOZA E., CASTILLO-ARGUERO S. Y GONZÁLEZ-GONZÁLEZ J. 1998. Descripción ficológica de los ambientes de la región de Bahía de Banderas, Nayarit-Jalisco, México. *Boletín, IBUG*. 5 (1-3) 157-180.
- SCHNEIDER S., KUEFFER J.M., ROESSLI D. Y EXCOFFIER L. 1997. ARLEQUIN: A software for population genetic data. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.
- SCHNEIDER C.W. Y WYNNE M.J. 2007. A synoptic review of the classification of red algal genera a half century after Kylin's "Die Gattungen der Rhodophyceen". *Botanica Marina* **50**: 197-249.
- SIDIRELLI-WOLFF M. 1992. The influence of temperature, Irradiance and Photoperiod on the Reproductive life history of *Porphyra leucosticta* (Bangiales, Rhodophyta) in laboratory culture. *Botanica Marina*. **35**: 251-257.
- SIGMASTAT Version 3.5 2006. Systat Software, Inc.
- STEKOLL S.M., LIN R. Y LINDSTROM S.C. 1999. *Porphyra* cultivation in Alaska: conchocelis growth of three indigenous species. *Hydrobiologia* **398/399**: 291-297.
- STILLER J.W. Y WAALAND R. 1993. Molecular analysis reveals cryptic diversity in *Porphyra* (Rhodophyta). *Journal of Phycology* **29**: 506-517.
- SUTO S. 1972. Variation in species characters of *Porphyra* under culture conditions. In: *Contributions to the systematics of benthic marine algae of*

the North Pacific. (Ed. by A.I.A. & K. M.), pp. 193-201. *Japanese Society of Phycology*, Japan.

- SWOFFORD D.L. 2002. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- TAMURA K, DUDLEY J, NEI M, & KUMAR S (2007) MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution* **24**, 1596-1599.
- TANAKA T. 1952. The systematic study of the Japanese protofloridae. *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.* **2**: 1-92.
- TEASDALE B., WEST A.J., TAYLOR H.A. & KLEIN A.S. 2002. A simple restriction fragment length polymorphism (RFLP) assay to discriminate common *Porphyra* (Bangiophyceae, Rhodophyta) taxa from the Northwest Atlantic. *Journal of Applied Phycology* **14**: 293-298.
- THOMPSON J.D., GIBSON T.J., PLEWNIAL F., JEANMOUGIN F., & HIGGINS D.G. 1997. The CLUSTAL-Windows interface: flexible strategies for multiple alignment aided by quality analysis tools. *Nucl. Acids Res.* **25**, 4876-4882.
- TSENG C.K. & CHANG T.J. 1956. Conditions of *Porphyra* conchospores formation and discharge and the discharge rhythm. *Acta Botanica Sinica* **5**: 33-48.
- VARELA-ALVAREZ E., STENGEL D.B. & GUIRY M.D. 2004. The use of image processing in assessing conchocelis growth and conchospore production in *Porphyra linearis*. *Phycologia* **43**: 282-287.

- VILLARD-BOHNSACK M. Y HARBIN M.M. 1997. The appearance of *Grateloupia doryphora* (Halymeniaceae, Rhodophyta) on the northeast coast of North America. *Phycologia* 36(4): 324-328.
- WAALAND J.R., DICKSON L.G., DUFFIELD J.E. Y BURZYCKI G.M. 1983. Research on *Porphyra aquaculture*. En: W.P. Barclay Y R.P. McIntosh (eds), Algal biomass technologies: An Interdisciplinary Perspective. Beihefte zur Nova Hedwigia 83: 124-131.
- WAALAND J.R., DICKSON L.G. Y DUFFIELD J.E. 1987. Conchocelis growth and photoperiodic control of conchospore release in *Porphyra torta* (Rhodophyta). *J. Phycol.* **23**: 399-406.
- WAALAND J.R., DICKSON L.G. Y DUFFIELD C.S. 1990. Conchospore production and seasonal occurrence of some *Porphyra* species (Bangiales, Rhodophyta) In Washington State. *Hydrobiologia* 204/205: 453-459.
- WILKES R.J., YARISH C. Y MITMAN G.G. 1999. Observations on the Chromosome Numbers of *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta) populations from Long Island Sound to the Canadian Maritimes. *Algae* **14**: 219-222.
- YARISH C., LEE K.W. Y EDWARDS P. 1979. Short communication. An improved apparatus for the culture under varying regimes of temperature and light intensity. *Botanica Marina* **22**: 395-397.
- YARISH C., CHOPIN T., WILKES R.J., MATHIESON A.C., FEI X.G. Y LU S. 1999. Domestication of nori for Northeast America: the asian experience. *Bull. Aquacul. Assoc.* **99**: 11-17.
- YOSHIDA T. 1997. The history and future prospects of systematics of Bangiaceae, Rhodophyta. In: *Present and future on biology of Porphyra*

(Ed. by M.Y.M. NOTOYA, M.), pp. 1-4. Natural History Museum and Institute, Chiba., Japan.

YOSHIDA T., NOTOYA M., KIKUCHI N. Y MIYATA M. 1997. Cataloge of species of *Porphyra* in the world, with special reference to the type locality and biogeography. In: *Present and future on biology of Porphyra* (Ed. by M. NOTOYA Y M. MIYATA), pp. 5-18. Natural History Museum and Institute, Chiba., Japan.

ZHANG Q., LI N., LIU X., ZHAO Z., LI Z. Y XU Z. 2004. The structure of a sulfated galactan from *Porphyra haitanensis* and its in vivo antioxidant activity. *Carbohydrate Research* **339**: 105-111.

ZERTUCHE-GONZÁLEZ, J.A. 1988. In situ life history, growth and carrageenan characteristics of *Eucheuma uncinatum* (Setchell and Gardner) Dawson from the Gulf of California. Ph. D. dissertation, State University of New York at Stony Brook, 162 pp.

ZERTUCHE-GONZÁLEZ J.A., PACHECO-RUIZ I Y GONZÁLEZ-GONZÁLEZ J. 1995. Macroalgas. En: Fischer W., Krupp F., Schneider W., Sommer C., Carpenter K.E y Niem V.H. (eds.) *Pacifico Centro-Oriental Volumen I Plantas e Invertebrados*. FAO. Italia. 10-82.