



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS

EFFECTO DE LA TEMPERATURA Y LA DESECACIÓN SOBRE LA
FOTOSÍNTESIS DE *PORPHYRA PERFORATA* (RHODOPHYTA)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA
PRESENTA

MARÍA ANTONIA DE LOS ANGELES DÍAZ MARTÍN

Ensenada, Baja California México

Agosto del 2002

Resumen

Se evaluó la variación anual de la fotosíntesis y el efecto de la temperatura y la desecación sobre la fotosíntesis de *Porphyra perforata*. La fotosíntesis máxima (P_{\max}), coeficiente de subsaturación (I_k), eficiencia fotosintética (α) y respiración (R), se evaluaron utilizando cámaras de incubación con electrodos tipo Clark, sometiendo las muestras a 7 diferentes intensidades de luz y a temperatura similar del lugar donde fue colectada. Los valores de P_{\max} fueron de aproximadamente $4.5 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{g PH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ para los meses de marzo y abril, con un decremento en invierno de aproximadamente $0.5 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{g PH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$. Los valores de α y R variaron significativamente durante el año. Los valores de P_{\max} no se vieron afectados a intervalos amplios de temperatura ($10\text{-}30^\circ\text{C}$). Sin embargo, posterior a los 30°C presentó un abrupto descenso. La respiración tendió a disminuir en intervalos de temperatura $10\text{-}30^\circ\text{C}$ y aumentó drásticamente después de los 30°C . Con respecto a la desecación en el campo, *P. perforata* perdió aproximadamente 50% de su contenido relativo de agua (CRA) a 1 h de estar expuesta y hasta 99% en las siguientes 4 h. Los valores de P_{\max} y α en esta especie presentaron diferencias significativas a intervalos amplios de deshidratación (5-100% de CRA). A valores menores de 5% de CRA, ambos parámetros decrecen drásticamente, los valores de R se mantuvieron constantes en rangos de 5-100% de CRA y contrario a los valores de P_{\max} y α ésta tendió a aumentar

a valores menores de 5% de CRA. Se rehidrataron muestras de *P. perforata* y se evaluó la recuperación de la fotosíntesis. La recuperación de la fotosíntesis fue completa después de 2 h de rehidratación. La concentración de clorofila *a*, ficoeritrina, ficocianina y aloficocianina disminuyeron en aproximadamente 40% después de que el tejido se deshidrató durante 4 h. Sin embargo, después de rehidratarse durante 4 h la recuperación en los niveles de pigmentos fue de aproximadamente 85%. La cosecha cuántica se mantuvo sin cambios drásticos, en las muestras que estuvieron hidratadas y con irradiancias de 35 y 100%. Sin embargo, en muestras deshidratadas sometidas a las mismas irradiancias, la cosecha cuántica decreció drásticamente y se recuperó completamente después de la rehidratación. La cosecha cuántica en *P. perforata* mostró un comportamiento directamente proporcional al CRA, mientras que la luz tuvo un efecto menor en la cosecha cuántica, en comparación al efecto causado por la desecación.

EFFECTO DE LA TEMPERATURA Y LA DESECACIÓN
SOBRE LA FOTOSÍNTESIS DE *PORPHYRA PERFORATA*
(RHODOPHYTA)

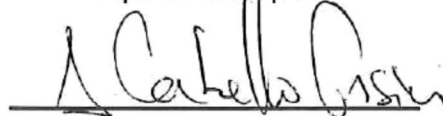
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA
COSTERA

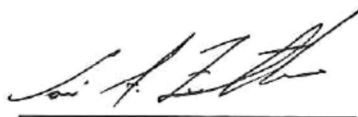
QUE PRESENTA:

MARÍA ANTONIA DE LOS ANGELES DÍAZ MARTÍN

Aprobada por:



Presidente del jurado
Dr. Alejandro Cabello Pasini



Sinodal
Dr. José Zertuche González



Sinodal
Dr. Roberto Millán Nuñez

Dedicatoria

A mis queridos padres: Luis Arturo y Albina, por ser los mejores padres del mundo, por su apoyo constante, por permitirme y dejar ser, por sus consejos y dedicación. Porque además de padres supieron ser amigos: Los amo!!!!!!

A mis hermanos: Roberto, Gabriel y Candy, por su constante compañía, su apoyo incondicional, por las alegrías y tristezas que juntos convivimos durante nuestra niñez y adolescencia: saben que los quiero mucho!

A mis tías: Naty, Lupita y Salustina (q.e.p.d.) por el apoyo incondicional de siempre, por ser mis amigas y madres a la vez. Son las mejores tías y saben lo mucho que las quiero.....

A mis queridos sobrinos: Gilberto, Deysi y Luis Roberto, porque ustedes me motivan a seguir adelante y a ponerme las pilas cuando flaqueo: los quiero chaparritos.....

A ti Polo, que has estado conmigo en todo momento: pensamientos, teléfono, correo electrónico, correo aéreo, motivándome y animándome en todo momento. Por ser la persona que amo y porque Dios nos ha permitido unir para siempre.

Agradecimientos

A las siguientes personas e instituciones que me apoyaron durante mi etapa de tesis: Gracias!!!!!!!!!!

A la Universidad Autónoma de Baja California, por el apoyo otorgado durante la Realización de Tesis de Maestría.

A la Facultad de Ciencias Marinas y al Instituto de Investigaciones Oceanológicas, por el préstamo de las aulas y laboratorios donde se nos impartían las clases, y en general por todas las facilidades recibidas durante mi estancia en ambas instituciones.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por proporcionarme el apoyo de beca con el que pude continuar mis estudios de posgrado.

Al proyecto "Desarrollo de cultivos de algas marinas de valor comercial" No. 28069 (CONACyT) por el apoyo recibido en la compra de equipo y material de laboratorio para la realización del trabajo experimental.

Al Dr. Alejandro Cabello Pasini, por ser además de mi director de tesis, mi maestro y comandante cuando llovían los regaños. Por aguantarme cuando la depresión hacía mella en mí y me le desaparecía por un buen rato. Por la revisión y crítica de la tesis y por estar siempre pendiente de mis actividades.

Al Dr. José Antonio Zertuche González por darme la oportunidad de incorporarme a su equipo de macroalgas, por todas las atenciones, por sus enseñanzas y consejos para mejorar el trabajo de tesis.

Al Dr. Roberto Millán Nuñez, por sus enseñanzas y consejos en las aulas de clases, por su opinión y comentarios para mejorar la tesis.

Al M. en C. Julio Espinoza Avalos por motivarme a continuar con mi desarrollo profesional, por sus sabios consejos, por adentrarme al fascinante mundo de las macroalgas y por ser ante todo mi amigo. Gracias Julius!!!!

A Lourdes Salgado Rogel, por ser mi mejor amiga, por sus consejos, por su apoyo incondicional en las buenas y en las malas, pero sobre todo por adoptarme en su familia: Mil Gracias, Lulú!!!!

A Concepción Ortiz por demostrarme que es una gran amiga, por las tardes de café y las charlas tan amenas que compartimos. Gracias conchis!!!!

A mis amigas de departamento: Blanca Ruíz, Silvia Avilés y Patricia Puente por ser mis super amigas y juntas formar un gran círculo de amistad. Por los secretos compartidos, por las noches en que reíamos y llorábamos juntas y por hacer más llevadera mi estancia en Ensenada. Gracias amigas, solo nosotras sabemos lo mucho que nos queremos y el gran valor que le tenemos a la amistad.....

A Verónica Hernández por ser una gran amiga, por compartir nuestros secretos, por nuestros días de reflexión y por darnos ánimos la una a la otra. Gracias Vero!!!!

A mi amigo René Valdivia, por todo el apoyo otorgado, por las alegrías y tristezas que compartimos, por esas tardes de cine en el que nos olvidábamos momentáneamente de los problemas. Gracias Ranita.....

A mis amigos: Rogelio Seañez, Esteban Torreblanca y Adrián López por los momentos de alegría compartidos, por estar presentes cuando los necesité, gracias cuates!!!!!!

A mis compañeros: Arturo López y Gildardo Rojo, por las horas compartidas en el curso TOEFL y por esos sabios consejos que la experiencia de la vida proporciona, gracias!!!!

A mi gran amigo del alma: Ignacio Sánchez Rodríguez (Nashin), por los consejos del día, por hacerme reír y por llorar juntos cuando sentíamos que los problemas se nos caían encima (lo siento!). Gracias Gallito !!!!!!!

A Raquel Muñiz, por estar conmigo en el laboratorio y juntas convertirlo en el "laboratorio feliz", gracias por la ayuda proporcionada en gran parte de mis experimentos y por la amistad ofrecida.

A José Guzmán (Pepillo), Alberto Gálvez y Edgar Arroyo por su apoyo incondicional cuando requería de material durante los experimentos en tanques, por sus consejos y amistad.

A mis compañeros de equipo de macroalgas: Lourdes, Benjamín, Nashin, Juan Manuel, Edgar, Raquel, Alberto y Pepillo; gracias por su amistad, consejos y compañía!!!

A Román Lizárraga y Primitivo Flores (Primi) por los sabios consejos que me proporcionaron y por contagiarme con esa alegría que los caracteriza.

Sin duda alguna, a esas personas que me ayudaron muchísimo con los trámites de la tesis: Suemy y Hortensia (IIO), gracias por la ayuda

Sin duda alguna, a esas personas que me ayudaron muchísimo con los trámites de la tesis: Suemy y Hortensia (IIO), gracias por la ayuda proporcionada al momento de las impresiones, engargolados y por ser además mis amigas. A Angélica (FCM) por ser una persona eficiente con los trámites de tesis, y que siempre tiene la solución para el problema que se presente con relación al posgrado. Gracias Angélica!!!!!!

A mis queridos alumnos de la Escuela Preparatoria Federal por Cooperación "Benito Juárez", por recordarme otra vez lo bello que es la vida cuando se es adolescente. Por dejarme compartir mis experiencias con ustedes y la satisfacción que sentía cuando me daban las gracias por los humildes consejos que les proporcionaba y por haber entendido al menos por ese día la clase.....

A los profesores de la escuela anterior, por darme la oportunidad de transmitir mis conocimientos y experiencias. Por dejarme probar el sabor de la docencia y por ser mis amigos.

A mi Dios, que está siempre conmigo.....

A aquellos que no menciono pero que saben que los tengo presente (perdón pero el espacio es reducido).

Índice

Resumen.....	i
Votos Aprobatorios	iii
Dedicatoria.....	iv
Agradecimientos	v
Abreviaturas.....	xi
Lista de figuras.....	xii
Introducción	1
Objetivo General	9
Objetivos Particulares	9
Materiales y Métodos	10
Caracterización Fotosintética Durante un Periodo Anual	10
Efecto de la Temperatura Sobre la Fotosíntesis y Respiración.....	11
Deshidratación de <i>P. perforata</i> en el Campo y su Efecto Sobre la Fotosíntesis y la Respiración.....	12
Efecto de la Desección Sobre la Concentración de Pigmentos.....	13
Efecto de la Desección en la Cosecha Cuántica Efectiva ($\Delta F/F_m$).....	15
Temperatura e Irradiancia	16
Análisis Estadístico.....	17
Resultados	18
Variación Anual de la Temperatura e Irradiancia en Campo Kennedy	18
Variación Anual de la Fotosíntesis	20

Efecto de la Temperatura Sobre la Fotosíntesis y Respiración.....	22
Deshidratación de <i>Porphyra perforata</i> en el Campo.....	27
Efecto de la Desección Sobre la Fotosíntesis y Respiración.....	27
Recuperación de la Fotosíntesis Después de la Desección.....	28
Efecto de la Desección Sobre la Concentración de Pigmentos.....	34
Efecto de la Desección en la Cosecha Cuántica Efectiva	35
Discusiones.....	43
Conclusiones	53
Literatura citada	54

Abreviaturas

α : Eficiencia fotosintética

AFC: Alococianina

ANOVA: Análisis de varianza

ATP: Adenosina trifosfato

CRA: Contenido relativo de agua

DE: Desviación estándar

ΔF : diferencia que existe entre la fluorescencia máxima de una muestra iluminada y que es inducida por un pulso de saturación

F_m' : pulso de saturación

$\Delta F/F_m'$: Cosecha cuántica efectiva

FC: Ficocianina

FE: Ficoeritrina

I_k : Coeficiente de subsaturación

NADPH: Nicotinamida adenina dinucleótido fosfato

PH: Peso húmedo

P_{max} : Fotosíntesis máxima

R: Respiración

Lista de figuras

Figura 1.- Variación anual de la irradiancia y la temperatura en la zona intermareal de Campo Kennedy.	19
Figura 2.- Variación anual de P_{max} (n=6) en <i>Porphyra perforata</i>	21
Figura 3.- Respuesta fotosintética en <i>Porphyra perforata</i> , con respecto a la irradiancia en función de la temperatura.	23
Figura 4.- Valores de Fotosíntesis máxima (P_{max} , n=6) en <i>Porphyra perforata</i> en función de la temperatura.	24
Figura 5.- Valores de Eficiencia Fotosintética (α , n=6) en <i>Porphyra perforata</i> en función de la temperatura.	25
Figura 6.- Valores de Respiración (R, n=6) en <i>Porphyra perforata</i> en función de la temperatura.	26
Figura 7.- Pérdida de CRA en <i>Porphyra perforata</i> , expuesta durante una marea baja (n=24).	29
Figura 8.- Efecto de la desecación sobre la Fotosíntesis Máxima (P_{max} , n=8) en <i>Porphyra perforata</i>	30
Figura 9.- Efecto de la desecación sobre la Eficiencia Fotosintética (α , n=8) en <i>Porphyra perforata</i>	31
Figura 10.- Efecto de la desecación sobre la Respiración (R, n=8) en <i>Porphyra perforata</i>	32

Figura 11.- Recuperación de la fotosíntesis (%) en <i>Porphyra perforata</i> , después de ser sometida a deshidratación.....	33
Figura 12.- Efecto de la desecación sobre la concentración de Clorofila a (n=6) en <i>Porphyra perforata</i>	37
Figura 13.- Efecto de la desecación sobre la concentración de Ficoeritrina (n=6) en <i>Porphyra perforata</i>	38
Figura 14.- Efecto de la desecación sobre la concentración de Aloficocianina (n=6) en <i>Porphyra perforata</i>	39
Figura 15.- Efecto de la desecación sobre la concentración de Ficocianina (n=6) en <i>Porphyra perforata</i>	40
Figura 16.- Evaluación de la cosecha cuántica efectiva en <i>Porphyra</i> <i>perforata</i> (n=6) mediante 4 tratamientos: ejemplares húmedos con 35 % y 100% de irradiancia, ejemplares deshidratados con 35% y 100% de irradiancia.	41
Figura 17.- Evaluación de la cosecha cuántica efectiva en <i>Porphyra</i> <i>perforata</i> n=6) con respecto al Contenido Relativo de Agua.	42

EFFECTO DE LA TEMPERATURA Y LA DESECACIÓN SOBRE LA FOTOSÍNTESIS DE *PORPHYRA PERFORATA* (RHODOPHYTA)

Introducción

Las algas marinas son los principales productores primarios de los océanos (macroalgas y fitoplancton), los otros grupos comprenden a las bacterias fotosintéticas y pastos marinos (Dawes 1986). Además de su importancia como productores primarios, las macroalgas son ecológicamente importantes porque constituyen el hábitat de numerosos organismos y muchas de ellas son explotadas comercialmente (Chapman 1980, Dawes 1986, Buschmann 1990). Las macroalgas se encuentran distribuidas a lo largo de las costas y desde la zona intermareal a la submareal (aproximadamente 150 m). Lo anterior, se debe no solo a los requerimientos de luz, sino además a los altos niveles de nutrientes que vienen del continente y que se depositan en los sustratos someros (Dawes 1986, Thomas *et al.* 1987).

La fotosíntesis es el proceso principal que realizan los productores primarios, donde la energía lumínica es transformada a energía química para la fijación de carbono inorgánico y evolución de oxígeno (Dawes 1986). Este proceso consta de dos partes principales, una parte enzimática en la cual se realiza la fijación del carbono y es dependiente de la temperatura y una parte

fotoquímica en la cual es necesaria la irradiancia para sintetizar compuestos de alta energía como ATP y NADPH (Kübler *et al.* 1991, Hanelt *et al.* 1993, Stryer 1995). La fotosíntesis a irradiancias menores a la saturación dependen básicamente de procesos fotoquímicos y del transporte de electrones. Sin embargo, cuando las algas se encuentran bajo saturación de luz la fotosíntesis depende de los procesos enzimáticos (Raven y Geider 1988, Davison *et al.* 1991). Las algas como todo organismo fotosintético, necesitan la luz para llevar a cabo sus funciones fisiológicas y este factor ambiental interviene de diferentes maneras en la eficiencia fotosintética según la cantidad, calidad o fotoperiodo a que el organismo se encuentra expuesto (Chapman 1980, Zimmerman *et al.* 1994, Cabioch *et al.* 1995).

Las macrofitas marinas que se localizan en el intermareal, en comparación a las submareales, se encuentran sujetas a mayores variaciones de la irradiancia solar durante el día, sobre todo cuando la marea baja coincide con las más altas irradiancias. Muchas especies de algas podrían absorber muchos más fotones de los necesarios para poder llevar a cabo la fotosíntesis y en este caso, la disipación del exceso de energía absorbida es un prerequisite para su sobrevivencia en el campo (Hanelt *et al.* 1993). Algunas algas como *Dictyota dichotoma*, son capaces de desplazar sus cromatóforos y de disminuir la absorción de fotones, evitando así un fotodaño al sistema fotosintético (Hanelt y Nultsch 1995).

La respuesta fotosintética a la irradiancia, en las algas marinas presentan una respuesta clásica a la saturación a altas irradiancias. A bajas intensidades de luz antes de la saturación, la respuesta de las algas es lineal (Coles y Jones 2000, Raven 1999, Rodrigues *et al.* 2000). La disminución de la fotosíntesis a altas irradiancias puede ser debido a un fotodaño en el aparato fotosintético y/o a una estrategia de protección llamada fotoinhibición. La recuperación de la fotosíntesis es más rápida en la fotoinhibición que en el fotodaño (Nultsch *et al.* 1990, Hanelt *et al.* 1993, Häder *et al.* 1996). Los procesos de reducción/recuperación de la fotosíntesis en periodos cortos de tiempo es conocida como fotoinhibición dinámica (Häder *et al.* 1997).

Los experimentos realizados en especies de algas que crecen a diferentes niveles del intermareal han demostrado que cada especie reacciona de diferente manera a la fotoinhibición, así como la capacidad para recuperar la fotosíntesis (Hanelt 1992, Hanelt *et al.* 1993). La disminución en el rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II ($\Delta F/F_m'$) se ha utilizado como un indicador de fotoinhibición (Hanelt 1992, Silva *et al.* 1998). La fotoinhibición generalmente se determina evaluando la disminución en la producción de oxígeno (electrodos de oxígeno) y/o la fluorescencia de la clorofila con un fluorímetro de pulsos de amplitud modulada (PAM) (Hanelt 1992, Einav y Beer 1993, Hanelt *et al.* 1993, Figueroa *et al.* 1997, Aguirre von Wobeser *et al.* 2001).

La temperatura, al igual que la irradiancia es uno de los factores ambientales que afectan la fotosíntesis y la distribución de las algas marinas (Dawes 1986, Davison 1987, Davison *et al.* 1991, Kübler y Davison 1993, Cabello Pasini y Alberte 1996). Estudios previos han evaluado la respuesta fotosintética de las algas intermareales cuando ocurren cambios físico-químicos en el ambiente, y reportan que algunas de ellas tienen una tolerancia a la temperatura y deshidratación (Avila *et al.* 1986, Davison 1987, Buschmann 1990, Kraemer 1990, Bell 1993, Davison *et al.* 1991, Kübler y Davison 1993, Bell 1995).

En *Chondrus crispus*, *Mastocarpus stellatus* y *M. papillatus* se demostró que la duración de la exposición durante la marea baja, es crítico para determinar la tolerancia a las temperaturas extremas, ya que mientras más tiempo pasan expuestas, menos tolerantes se vuelven a los incrementos de temperatura (Dudgeon *et al.* 1987). Así mismo, al evaluar la tasa fotosintética en estas mismas especies se determinó un incremento de la fotosíntesis en respuesta al aumento de temperatura. Sin embargo, existe un límite o grado de tolerancia que estas especies soportan antes de que la fotosíntesis disminuya, donde la tolerancia a la temperatura es específico para cada organismo (Davison 1987, Bell 1993, Kübler y Davison 1993, Bell 1995). Los mismos autores mencionan que lo anterior también podría deberse a que la planta se encuentra adaptada a ambientes con variaciones extremas de temperatura.

Las algas intermareales además de encontrarse expuestas a fluctuaciones extremas de irradiancia y temperatura, el mayor estrés al que se encuentran sometidas durante una marea baja es la desecación (Thomas y Turpin 1980, Thomas *et al.* 1987, Bell 1993, 1995). La importancia de entender el efecto de la desecación sobre la fisiología de las algas intermareales podría explicar el nivel de competencia y dominancia de éstas sobre otras especies (Levine 1998). Se ha determinado que ciertas algas intermareales pueden tolerar la deshidratación y ser capaces de fijar carbono para el crecimiento después de ser rehidratada (Quadir *et al.* 1979, Bell 1993, 1995).

Estudios proponen que las características del talo influyen en la desecación del alga. El grosor de la pared celular, el número de capas de células, tipo y número de ramificaciones son algunas de las características que se consideran importantes para una rápida o lenta deshidratación del talo (Dromgoole 1980, Madsen y Maberly 1990). *Porphyra perforata* es una lámina de una sola capa de células por lo que la deshidratación podría ser rápida. Las tasas de deshidratación para esta especie, se desconocen y podrían jugar un papel importante en la supervivencia de *P. perforata* en la zona intermareal. Así mismo, se ha demostrado que la desecación en las algas intermareales afecta la fotosíntesis y asimilación de nutrientes (Thomas y Turpin 1980, Thomas *et al.* 1987, Bell 1993, 1995), así como al crecimiento (Schonbeck y Norton 1980, Norton 1985).

Bell (1993), demostró que el alga roja *Mastocarpus papillatus* es fotosintéticamente activa cuando se expone al aire durante una marea baja. Lo anterior posiblemente se deba a que el carbono inorgánico necesario para realizar la fotosíntesis y el crecimiento se incorpora del aire en forma de CO₂ durante una marea baja (Beer y Shragge 1987, Davison 1987, Kraemer 1990, Davison *et al.* 1991, Einav y Beer 1993, Kübler y Davison 1993, Dudgeon *et al.* 1995).

En el caso de *Mastocarpus papillatus*, *Gigartina papillata*, *Enteromorpha intestinalis*, *Fucus distichus* y *Pelvetiopsis limitata* la fotosíntesis decreció cuando la deshidratación fue severa (20-30% de contenido relativo de agua: CRA), lo que lleva a la conclusión de que las algas también tienen una tolerancia limitada a la deshidratación (Thomas *et al.* 1987, Bell 1993, 1995). Esta tolerancia a la desecación en las algas puede ser definida como un límite en el cual el organismo después de ser deshidratado es capaz de recuperar la actividad fotosintética al rehidratarse (Dring y Brown 1982, Lüning *et al.* 1990).

Por otra parte, como los pigmentos forman parte esencial del sistema fotosintético de un autótrofo, y su principal función es la de capturar energía lumínica para utilizarla en la fotosíntesis, la variación en la concentración de éstos puede reflejarse en la fotosíntesis (Gantt 1996). En general, los pigmentos absorben luz a determinadas longitudes de onda, la clorofila a

presenta dos picos máximos de absorción (440 y 663 nm), y los pigmentos accesorios generalmente absorben a longitudes de onda intermedias (Stryer 1995, Gantt 1996). En el caso de *P. perforata* (Rhodophyta) además de tener clorofila *a* tiene otro tipo de pigmentos: Ficoeritrina (FE), Ficocianina (FC) y Aloficocianina (AFC) (Dawes 1986).

Los cambios en la concentración de biliproteínas y clorofila puede utilizarse para evaluar la fotosíntesis de las algas a diferentes niveles de luz (Dawes 1986). Sin embargo, la fotosíntesis puede decrecer a altas irradiancias producto de la fotoinhibición (Kursar *et al.* 1983a, 1983b, Hanelt y Nultsch 1995). Algunos estudios proponen la fluorescencia de la clorofila como un buen indicador de las reacciones primarias (lumínicas) y reacciones enzimáticas (oscuras). Así mismo, se ha observado una fuerte correlación entre la producción de oxígeno y la fluorescencia por medio del PAM, por lo que los resultados de ambos métodos se consideran confiables para la determinación en la producción de oxígeno (Silva *et al.* 1998, Aguirre *et al.* 2000, Cabello Pasini *et al.* 2000, Aguirre von Wobeser *et al.* 2001).

En la zona intermareal de Baja California se encuentran mantos de *P. perforata* las cuales pueden experimentar fluctuaciones diarias de irradiancia de aproximadamente $2500 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$, temperaturas mayores a los 20°C y deshidratación por más de 6 h principalmente cuando

hay marea baja (Cabello Pasini *et al.* 2002, en prensa). Esta especie se encuentra dominando la zona del intermareal superior y ecológicamente es importante ya que implica una habilidad del organismo para evitar la competición con otras especies (Dawes 1986). En algas intermareales y submareales se ha demostrado que las fluctuaciones extremas de los parámetros ambientales podrían influir en el comportamiento fisiológico de dichas especies. Sin embargo, se desconoce el efecto que la variación extrema de la irradiancia, desecación y temperatura tienen sobre la fotosíntesis de *P. perforata*. Por lo que en este trabajo se evaluó el efecto de la irradiancia, temperatura y desecación sobre la fotosíntesis, respiración y cosecha cuántica efectiva de *P. perforata*, así como el efecto que ésta desecación tiene en los niveles de pigmentos.

Objetivo General

Evaluar el efecto de la temperatura, irradiancia y desecación sobre la fotosíntesis en *Porphyra perforata*.

Objetivos Particulares

- 1) Evaluar la variación anual de la temperatura e irradiancia sobre la fotosíntesis máxima, eficiencia fotosintética, coeficiente de subsaturación y respiración de *Porphyra perforata*.
- 2) Evaluar el efecto de la desecación sobre la fotosíntesis máxima, eficiencia fotosintética, coeficiente de subsaturación y respiración de *Porphyra perforata*.
- 3) Evaluar el efecto de la desecación sobre la concentración de clorofila a, ficoeritrina, ficocianina y aloficocianina en tejido de *Porphyra perforata*.
- 4) Evaluar el efecto de la desecación sobre la cosecha cuántica efectiva de *Porphyra perforata*.

Materiales y Métodos

Parámetros Biológicos

Caracterización Fotosintética Durante un Periodo Anual

Se colectaron algas de la zona de Campo Kennedy y se transportaron al laboratorio, se aclimataron a oscuridad y a una temperatura similar a la del campo durante aproximadamente 1 h. La fotosíntesis en *P. perforata* se determinó mediante métodos polarográficos (n=6) utilizando segmentos de tejido de aproximadamente 0.1 g de peso húmedo (La toma de muestras y evaluación de la fotosíntesis se realizaron mensualmente durante un año desde agosto de 1999 a agosto del 2000). El tejido de alga se colocó dentro de cámaras de incubación de 5 ml conectadas a un termocirculador para mantener una temperatura igual que la del campo. Para evaluar la respiración, el electrodo con el tejido de la muestra se sometió a oscuridad. Para la determinación de evolución de oxígeno, se le proporcionó a la muestra diferentes intensidades de luz con una irradiancia aproximada de hasta 1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{quanta m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, utilizando como fuente de luz lámparas de halógeno de 250 W. Los niveles de irradiancia (0-1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{quanta m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), se obtuvieron colocando filtros de densidad neutra entre la muestra y la fuente de luz. Los datos se ajustaron al modelo exponencial descrito por Webb *et al.* (1974), y P_{max} , α e I_k se obtuvieron del ajuste utilizando un algoritmo no lineal de los

datos (Sigma Plot, Jandel Scientific). El modelo relaciona la fotosíntesis e irradiancia de la siguiente manera:

$$P = P_{\max} [1 - e^{(-I/k)}] + R$$

Donde P es la fotosíntesis a la irradiancia I, P_{\max} es la fotosíntesis máxima, I_k es el coeficiente de subsaturación obtenido de P_{\max}/α y R es la respiración.

Efecto de la Temperatura Sobre la Fotosíntesis y Respiración

El efecto de la temperatura sobre la fotosíntesis se evaluó en tejido de *P. perforata* de aproximadamente 0.1 g de peso húmedo. Las muestras se sometieron a diferentes intensidades de luz (0 a 1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{quanta m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) y temperaturas de 10, 15, 20, 25, 30 y 37°C (n=6). La temperatura de las cámaras de incubación fueron ajustadas por medio de un termocirculador. La fotosíntesis y respiración se evaluó de acuerdo a la metodología descrita anteriormente.

Deshidratación de *P. perforata* en el Campo y su Efecto Sobre la Fotosíntesis y la Respiración

Para determinar el grado de desecación a que *P. perforata* se encuentra expuesta durante una marea baja, se tomaron 24 ejemplares los cuales fueron sometidos a diversos grados de deshidratación con una temperatura ambiente de aproximadamente 25°C y a irradiancia solar natural durante 5 h. Se tomaron los pesos iniciales de cada una de las algas (húmedas), así como el peso de las muestras deshidratadas para cada intervalo de tiempo. La desecación del talo, se expresó en término de Contenido Relativo de Agua (CRA), donde:

$$\text{CRA} = \frac{\text{Peso de talo deshidratado} - \text{Peso seco}}{\text{Peso húmedo} - \text{Peso seco}} \times 100$$

El peso húmedo se determinó después de quitar el exceso de agua de la superficie del tejido de *P. perforata*. El peso seco se determinó después de secar la muestra durante 48 h a 60°C al finalizar la evaluación de la fotosíntesis.

El efecto de la desecación sobre la fotosíntesis en el laboratorio y campo, se determinó sometiendo a *P. perforata* a diversos niveles de deshidratación (n=8), a una temperatura ambiente de aproximadamente 25°C y a irradiancia solar durante 6 h. La deshidratación también se expresó como CRA. La respuesta fotosintética a la deshidratación, se evaluó de acuerdo a la metodología descrita anteriormente. Después de la desecación, los ejemplares

se rehidrataron a diferentes intervalos de tiempo y se evaluó la respuesta fotosintética y el tiempo de recuperación, de acuerdo al grado de desecación al que fueron sometidas.

Efecto de la Desecación Sobre la Concentración de Pigmentos

El efecto de la desecación en la concentración de pigmentos se evaluó sometiendo a las algas a diversos grados de desecación (n=8), a una temperatura ambiente de 25°C e irradiancia solar de 6 h. Durante el proceso de desecación, se tomaron plantas a diferentes intervalos de tiempo y se evaluaron los niveles de pigmentos. La extracción de la clorofila *a* se realizó homogeneizando aproximadamente 0.1 g de tejido en 5 mL de acetona al 90% (v/v). El extracto se centrifugó a aproximadamente 2,000 g durante 5 min y se determinó la absorbancia a 647, 664 y 730 nm con un espectrofotómetro. La concentración de clorofila *a* se calculó de acuerdo a las ecuaciones de Jeffrey y Humphrey (1975):

$$\text{Clorofila } a \text{ } (\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}) = 11.93 (A_{664} - A_{730}) - 1.93 (A_{647} - A_{730})$$

Donde A_{647} , A_{664} , A_{730} es la absorbancia a 647, 664 y 730 nm respectivamente.

Para determinar la concentración de Clorofila *a* normalizada a peso húmedo o seco, se aplicó la siguiente ecuación:

$$\text{Clorofila } a \text{ } (\text{mg}\cdot\text{gPH}^{-1}) = [\text{mg Cl } a \cdot \text{L}^{-1}] V \text{ (mL)} (1000) (P) p \text{ (gPH)}^{-1}$$

Donde V es el volumen del extracto, P es el grosor de la celda espectrofotométrica (1cm) y p es el peso del tejido utilizado.

Las biliproteínas: Ficoeritrina (FE), Ficocianina (FC) y Aloficocianina (AFC) se extrajeron con un homogeneizador de vidrio y una solución salina 0.1M Na_2HPO_4 , 5mM EDTA, 2mM MgCl_2 , 5mM ácido cítrico (pH 7.0). El extracto se centrifugó a aproximadamente 2,000 g durante 5 min y la absorbancia del homogeneizado se determinó con un espectrofotómetro a longitudes de onda de 498, 614, 652 y 730 nm. La concentración de FE, FC y AFC se obtuvieron de acuerdo a las ecuaciones de Kursar *et al.* 1983a.

$$\text{FE (mg L}^{-1}\text{)} = 155.8 (A_{498} - A_{730}) - 40.0 (A_{614} - A_{730}) - 10.5 (A_{651} - A_{730})$$

$$\text{FC (mg L}^{-1}\text{)} = 151.1 (A_{614} - A_{730}) - 99.1 (A_{651} - A_{730})$$

$$\text{AFC (mg L}^{-1}\text{)} = 181.3 (A_{651} - A_{730}) - 22.3 (A_{614} - A_{730})$$

Donde A_{498} , A_{614} , A_{651} y A_{730} es la absorbancia a 498, 614, 651 y 730 nm respectivamente.

Para determinar la concentración de biliproteínas normalizada a peso húmedo o seco, se aplicó la siguiente ecuación:

$$\text{Biliproteína (mg} \cdot \text{gPH}^{-1}\text{)} = [\text{Biliproteínas mg} \cdot \text{L}^{-1}] V (\text{mL}) (1000) (P) p (\text{gPH})^{-1}$$

Donde V es el volumen del extracto, P es el grosor de la celda espectrofotométrica (1cm) y p es el peso del tejido utilizado.

Efecto de la Desección en la Cosecha Cuántica Efectiva ($\Delta F/F_m'$)

La cosecha cuántica efectiva del FSII se evaluó con un fluorímetro de Pulsos de Amplitud Modulada (PAM-200, Teaching-PAM, Walz Mess-und Regeltechnik). La cosecha cuántica efectiva se determinó como $\Delta F/F_m'$, donde ΔF es la diferencia entre la fluorescencia máxima de la muestra iluminada e inducida por un pulso de saturación (F_m') y la fluorescencia basal (F_t) en el tejido (Genty *et al.* 1989). Los valores tanto de F_m' como de F_t se obtuvieron utilizando una luz baja (650 nm y $0.04 \mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ PAR), la cual produce fluorescencia basal de la clorofila. La medición de F_m' se realizó después de aplicar un pulso de luz actínica (durante 1s y $3500 \mu\text{mol}\cdot\text{quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ PAR) el cual cierra totalmente los centros de reacción.

Los valores de $\Delta F/F_m'$, se evaluaron sometiendo ejemplares de *P. perforata* (n=6) a cuatro tratamientos, con el fin de determinar si $\Delta F/F_m'$ es afectada por los altos niveles de irradiancia y desecación. Los tratamientos a los que se sometieron las muestras fueron: 1) Especímenes hidratados con 100% de irradiancia incidente 2) Especímenes hidratados con 35% de irradiancia incidente 3) Especímenes deshidratados con 100% de irradiancia incidente 4) Especímenes deshidratados con 35% de irradiancia incidente. Los experimentos se realizaron desde las 10 de la mañana, con una irradiancia de aproximadamente $1000 \mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, la cual aumentó hacia el medio día

a aproximadamente $2150 \mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Posteriormente se evaluó la recuperación de $\Delta F/ F_m'$ para cada uno de los tratamientos, durante la noche a una irradiancia aproximada de $1.0 \mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Así mismo, se evaluó el comportamiento de la cosecha cuántica con respecto al CRA de las muestras deshidratadas.

Parámetros Ambientales

Temperatura e Irradiancia

La temperatura del agua y del ambiente en Campo Kennedy, se monitoreó de manera continua utilizando termógrafos digitales (Onset computer, U.S.A). Los termógrafos se ubicaron en el intermareal superior, la irradiancia incidente en la zona se determinó por un irradiómetro 2π (LICOR) el cual se localizó a aproximadamente 20 m de la zona intermareal. El irradiómetro y los termógrafos registraron la temperatura e irradiancia cada hora de agosto de 1999 a agosto del 2000. Los datos que se obtuvieron se utilizaron para evaluar la fotosíntesis y respiración en el laboratorio, de tal forma que fuera similar a la del campo.

Análisis Estadístico

Los resultados de la variación de la fotosíntesis con respecto a la temperatura, desecación y de cosecha cuántica se analizaron por medio de Análisis de Varianza de una Vía (ANOVA), después de probar normalidad y homocedasticidad de los datos con un nivel de significancia de $P < 0.05$ (Zar 1999). Así mismo, las diferencias estadísticamente significativas en la concentración de pigmentos de *P. perforata* se evaluaron utilizando pruebas de *t* student (Sokal y Rohlf 1981, Daniel 1999).

Resultados

Variación Anual de la Temperatura e Irradiancia en Campo Kennedy

La temperatura del agua e irradiancia incidente en la zona mostraron patrones similares a lo largo del año. La temperatura tendió a disminuir hacia el invierno y a incrementarse durante la primavera y el verano (fig. 1). Los valores mínimos de temperatura se presentaron en diciembre y enero con aproximadamente 14°C y los máximos valores en verano (junio-agosto) con aproximadamente 17°C (fig. 1).

La irradiancia tendió a disminuir hacia el invierno y a incrementarse durante la primavera y el verano. Los valores mínimos de irradiancia se presentaron en diciembre y enero con aprox. 500 $\mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Los máximos valores de irradiancia se presentaron en la primavera (aproximadamente 1000 $\mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), manteniéndose constante durante los meses de abril-junio (fig. 1).

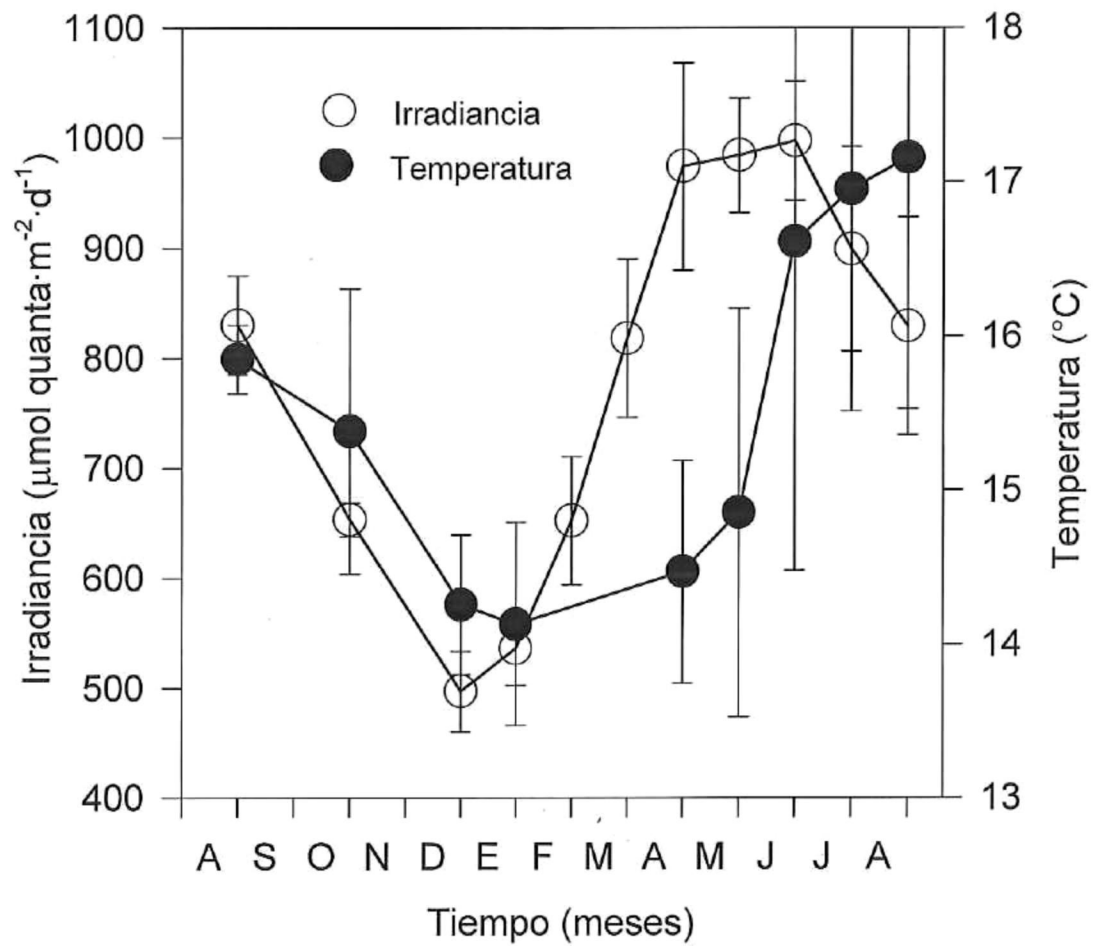


Fig. 1.- Variación anual de la irradiancia y la temperatura en la zona intermareal de Campo Kennedy ($\bar{X} \pm \text{DE}$).

Variación Anual de la Fotosíntesis

La fotosíntesis en general presentó diferencias significativas durante el año ($p < 0.05$). Los valores de P_{\max} tendieron a disminuir en el invierno hasta alcanzar un mínimo de aproximadamente $0.5 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ y presentó los máximos valores en marzo y abril de aprox. $4.5 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ (fig. 2). El promedio general de la fotosíntesis a lo largo del año, se mantuvo en aproximadamente $2.0 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$. Los valores de α y R no presentaron diferencias significativas y en general los valores no presentaron fluctuaciones a lo largo del año.

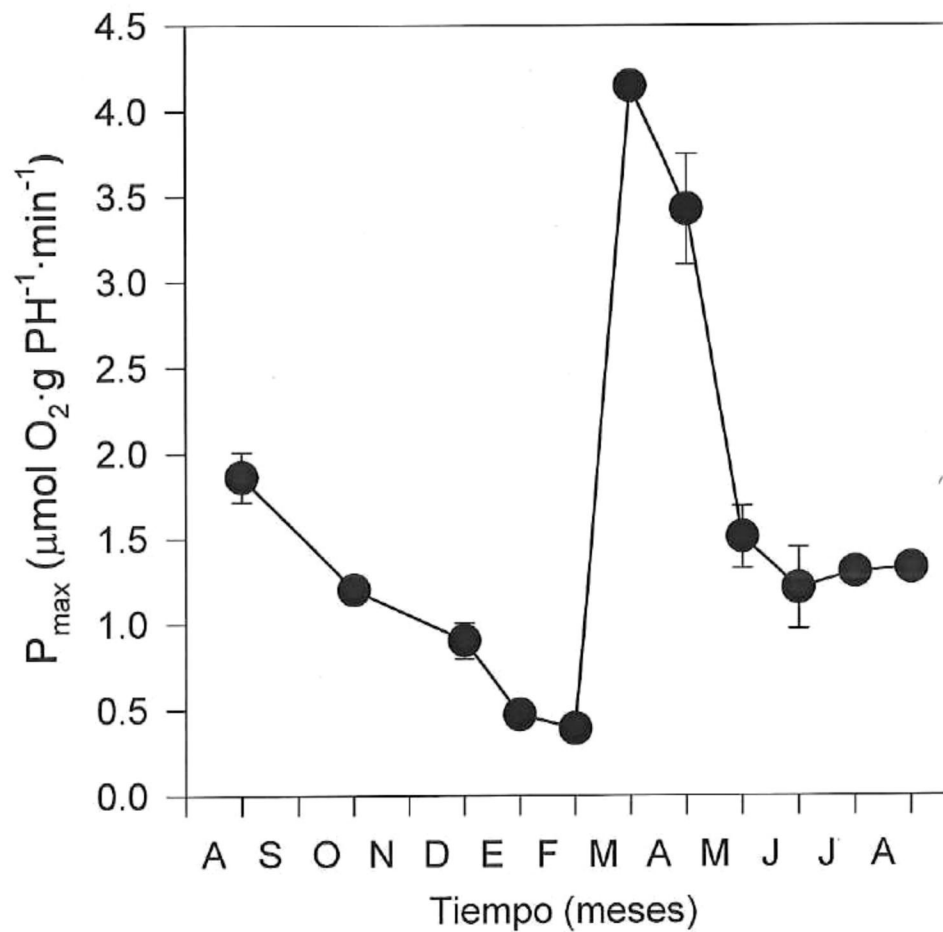


Fig. 2.- Variación anual de la fotosíntesis máxima ($\bar{X} \pm \text{DE}$, n=6) en *Porphyra perforata*. Barras de error no dibujadas son menores a los símbolos.

Efecto de la Temperatura Sobre la Fotosíntesis y Respiración

La respuesta fotosintética de *P. perforata* con respecto a la temperatura (10-37°C), presentó variaciones estadísticamente significativas (fig. 3). Los valores de P_{\max} fueron de aproximadamente $4.0 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ entre los 25-30°C Sin embargo, posterior a los 30°C existe un abrupto descenso de ésta con un valor aproximado de $0.6 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ (figs. 3 y 4).

Los máximos valores de α fueron de aproximadamente $0.035 (\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$ y el comportamiento fue similar a los valores de P_{\max} , ya que posterior a los 30°C existe una disminución drástica de α (fig. 5). Los valores de α al igual que P_{\max} presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) en rangos de temperaturas de 10-37°C. La eficiencia fotosintética en *P. perforata* disminuyó aproximadamente 25% entre los 10 y 30°C. Sin embargo, a 37°C los valores de α disminuyeron drásticamente.

La respiración presentó diferencias significativas ($p < 0.05$) en rangos amplios de temperatura (10-37°C). Posterior a los 30°C la R aumenta drásticamente (fig.6). Los valores promedio de R fueron de aproximadamente $0.07 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$, en tanto que los máximos valores se alcanzaron después de los 30°C con aproximadamente $0.25 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ (fig. 6).

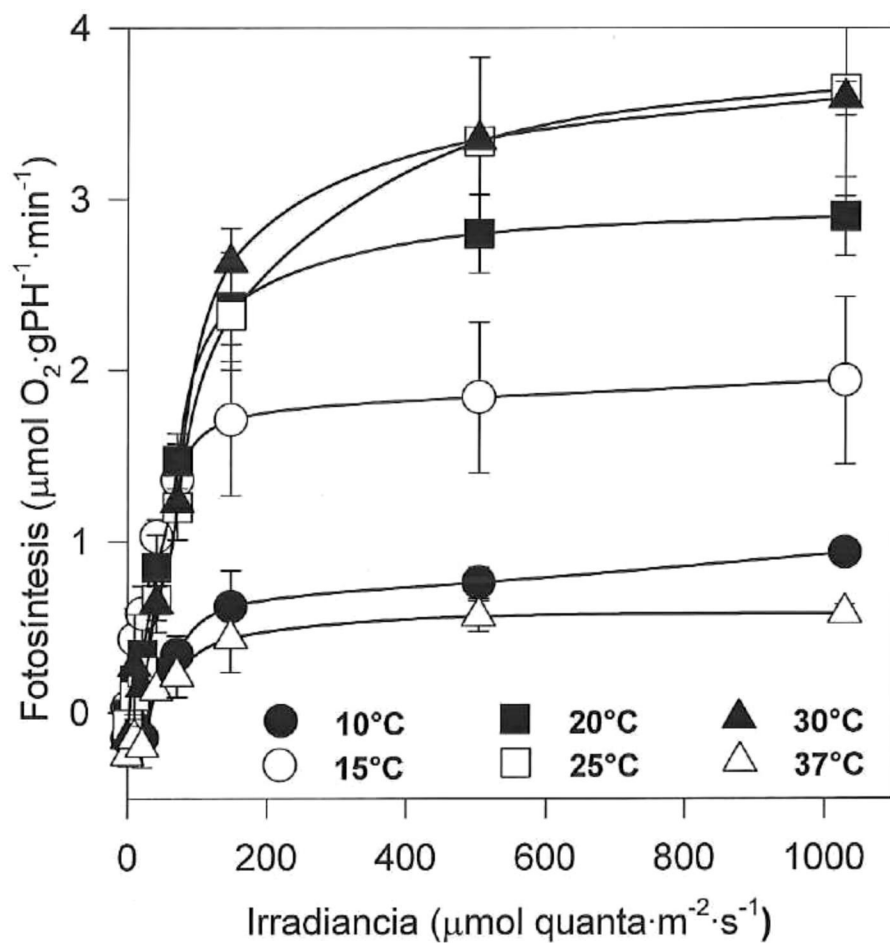


Fig. 3.- Respuesta fotosintética ($\bar{X} \pm \text{DE}$, $n=6$) en *Porphyra perforata*, con respecto a la irradiancia en función de la temperatura. Barras de error no dibujadas son menores que los símbolos.

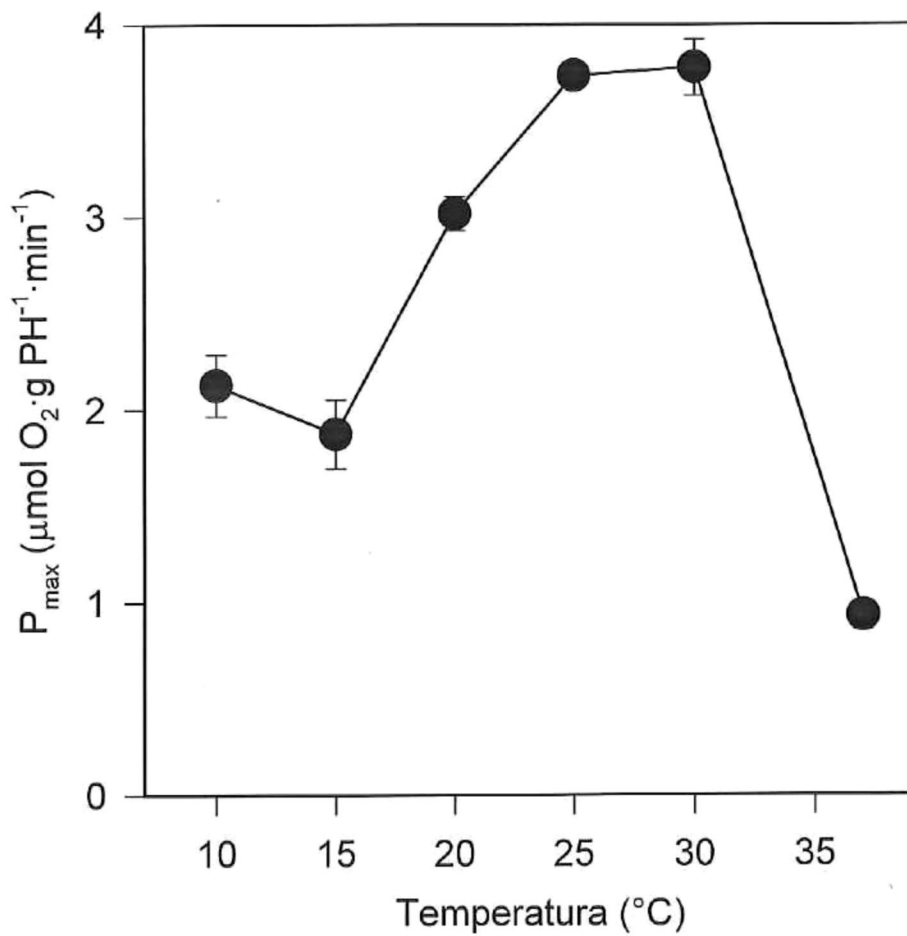


Fig. 4.- Fotosíntesis máxima ($\bar{X} \pm \text{DE}$, $n=6$) en *Porphyra perforata* en función de la temperatura. Barras de error no dibujadas son menores que los símbolos.

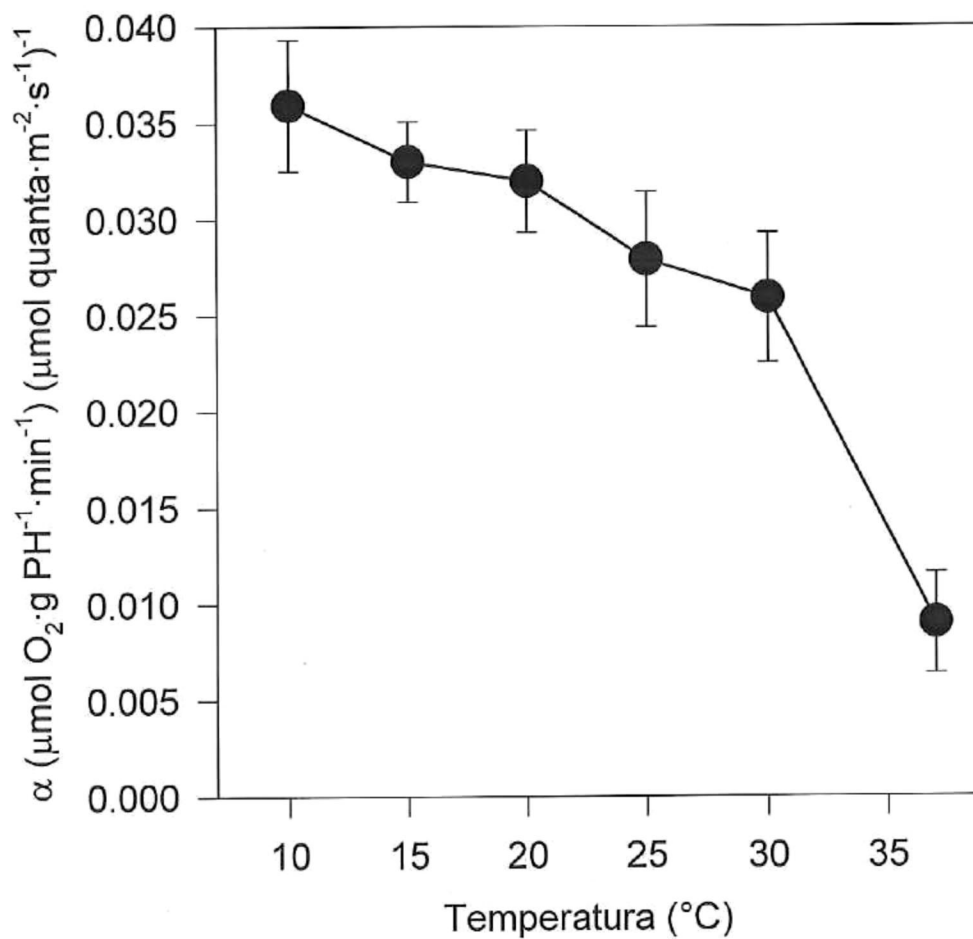


Fig. 5.- Eficiencia fotosintética ($\bar{X} \pm \text{DE}$, n=6) en *Porphyra perforata* en función de la temperatura.

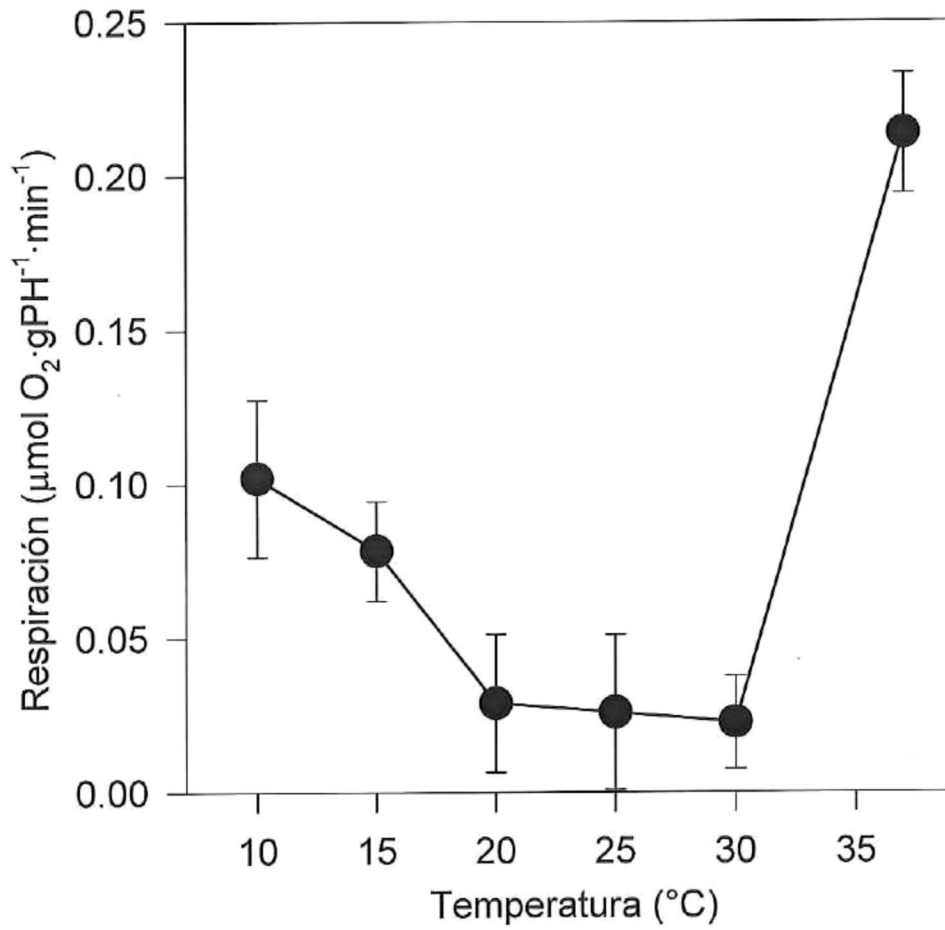


Fig. 6.- Respiración ($\bar{X} \pm \text{DE}$, $n=6$) en *Porphyra perforata* en función de la temperatura.

Deshidratación de *Porphyra perforata* en el Campo

Porphyra perforata, perdió aproximadamente 50% de su CRA en la primera hora de exposición a la desecación llegando a perder hasta 99% de CRA en 4 horas (fig. 7). La pérdida de CRA mostró un comportamiento inversamente proporcional con el tiempo y presentó diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

Efecto de la Desecación Sobre la Fotosíntesis y Respiración

La fotosíntesis presentó diferencias significativas en muestras que tenían de 100-5% de CRA. Los valores de P_{max} fueron de aproximadamente $2.0 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ en muestras que tenían aproximadamente 5% de CRA. En muestras con CRA menores al 5% los valores de P_{max} decrecieron drásticamente (fig. 8). El comportamiento de α fue similar a P_{max} y ambas presentaron diferencias significativas a valores aproximados de 5% de CRA ($0.016 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \mu\text{mol quanta}^{-1} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Sin embargo a valores menores de 5% de CRA, los valores de α descienden hasta ser casi cero (fig. 9).

Los valores de R en *P. perforata* ($0.008 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) con respecto al CRA (1-100%) presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) y fue inversamente proporcional a éste, con el máximo valor (0.020

$\mu\text{mol O}_2\cdot\text{gPH}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$) cuando CRA decreció a valores menores del 5% de CRA. Los valores promedio de R fueron de aproximadamente $0.10 \mu\text{mol O}_2\cdot\text{gPH}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ (fig. 10).

Recuperación de la Fotosíntesis Después de la Deseccación

Los valores de P_{max} en *P. perforata* presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) y existió una disminución de la fotosíntesis en aproximadamente 25% cuando los talos fueron sometidos a deshidratación (4 a $1 \mu\text{mol O}_2\cdot\text{gPH}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$). La recuperación de P_{max} fue completa y se alcanzó en 2 h (fig. 11). La recuperación de la fotosíntesis tuvo un comportamiento directamente proporcional con la rehidratación e inversa con la deshidratación.

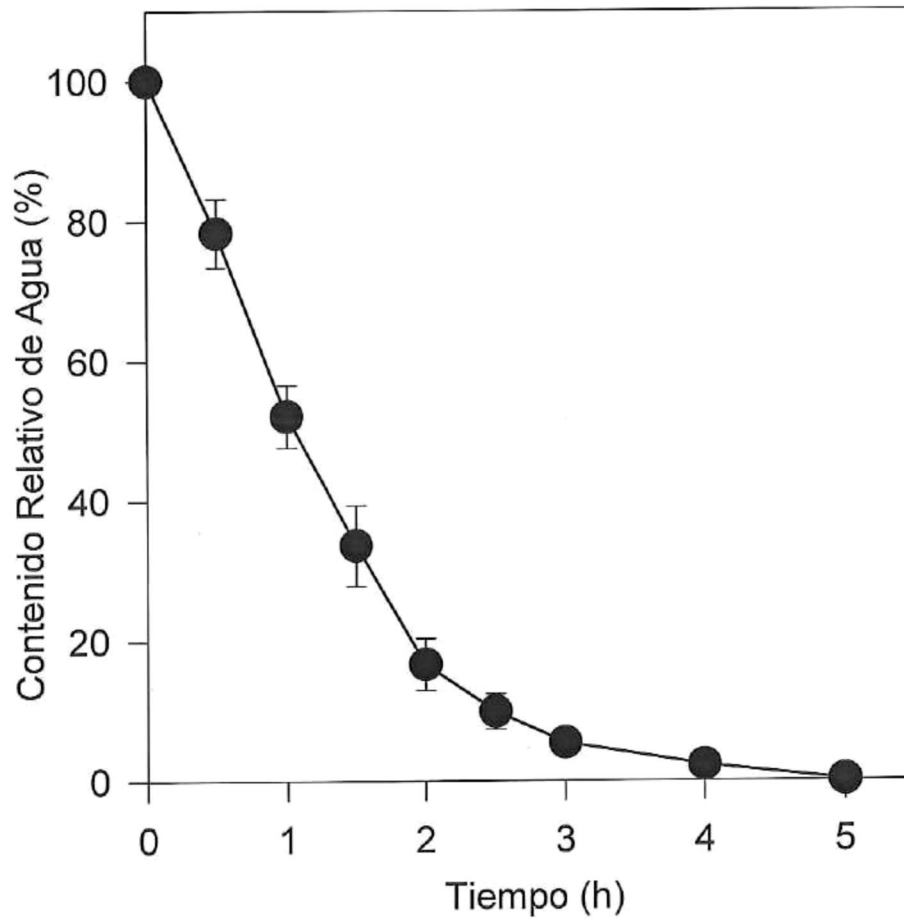


Fig. 7.- Pérdida de contenido relativo de agua en *Porphyra perforata*, expuesta durante una marea baja ($\bar{X} \pm DE$, $n=24$). Barras de error no dibujadas son menores que los símbolos.

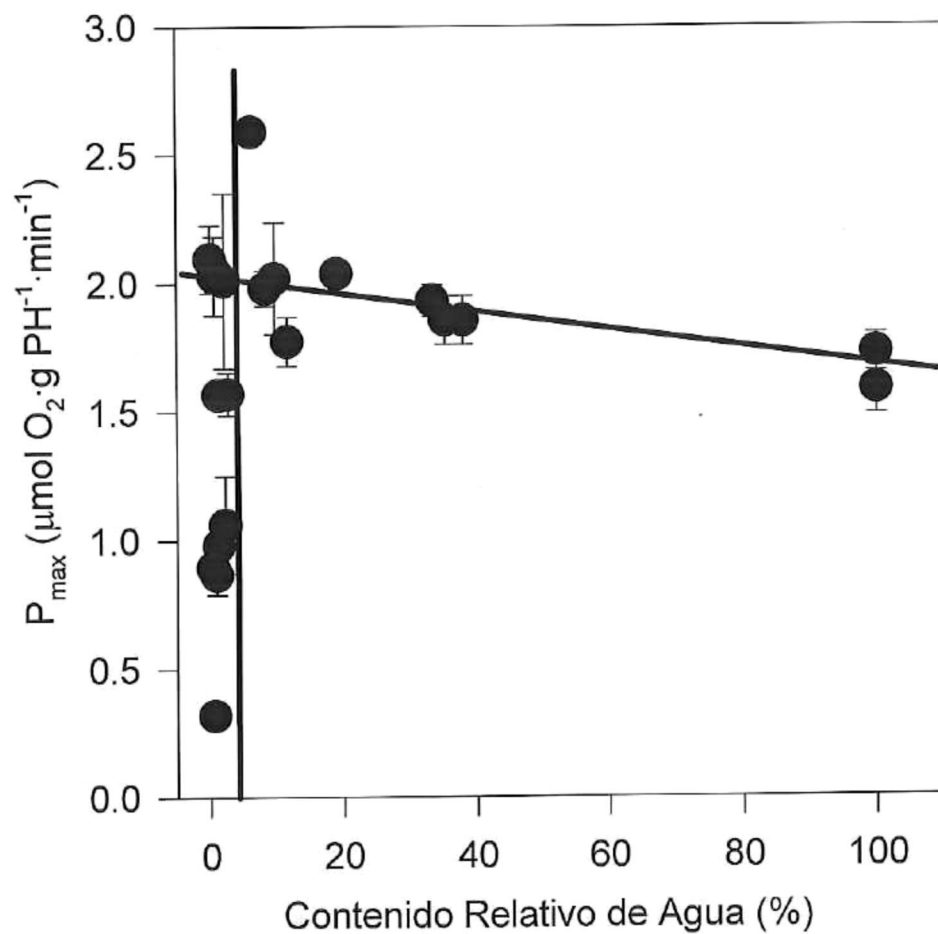


Fig. 8.- Efecto de la desecación sobre la fotosíntesis máxima en *Porphyra perforata* ($\bar{X} \pm \text{DE}$, n=8). Barras de error no dibujadas son menores que los símbolos.

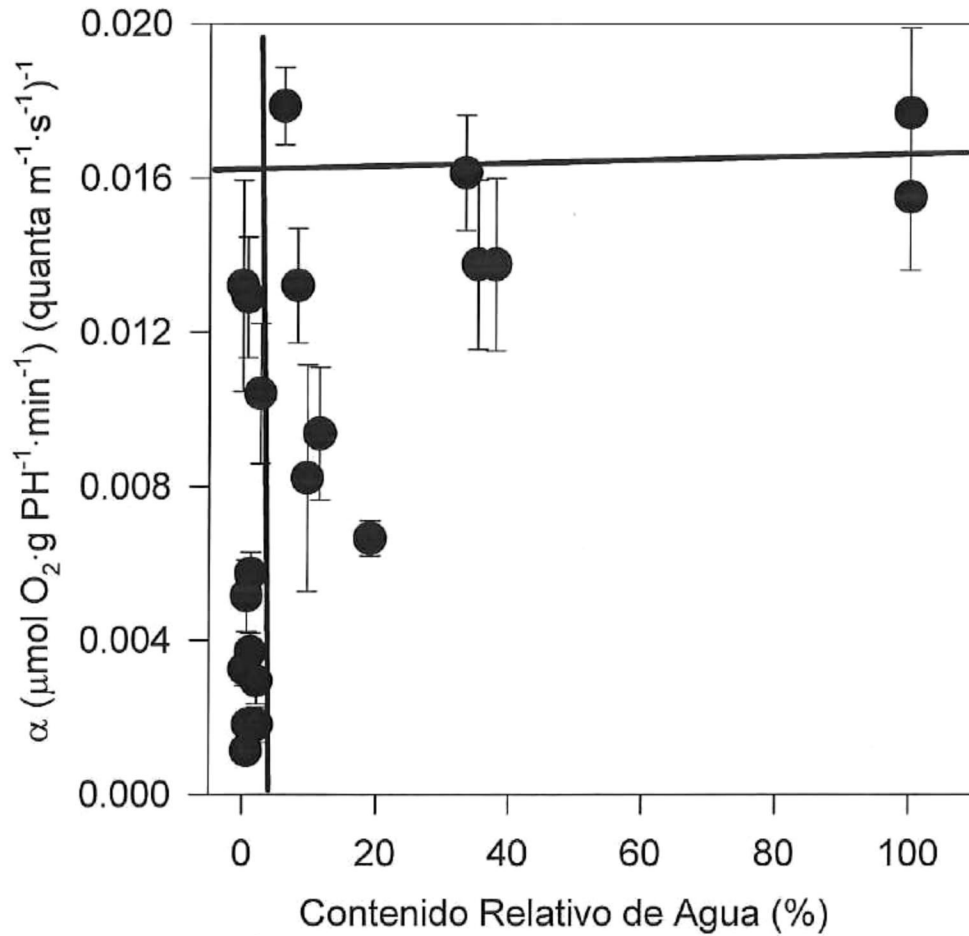


Fig. 9.- Efecto de la desecación sobre la eficiencia fotosintética ($\bar{X} \pm \text{DE}$, $n=8$) en *Porphyra perforata*. Barras de error no dibujadas son menores que los símbolos.

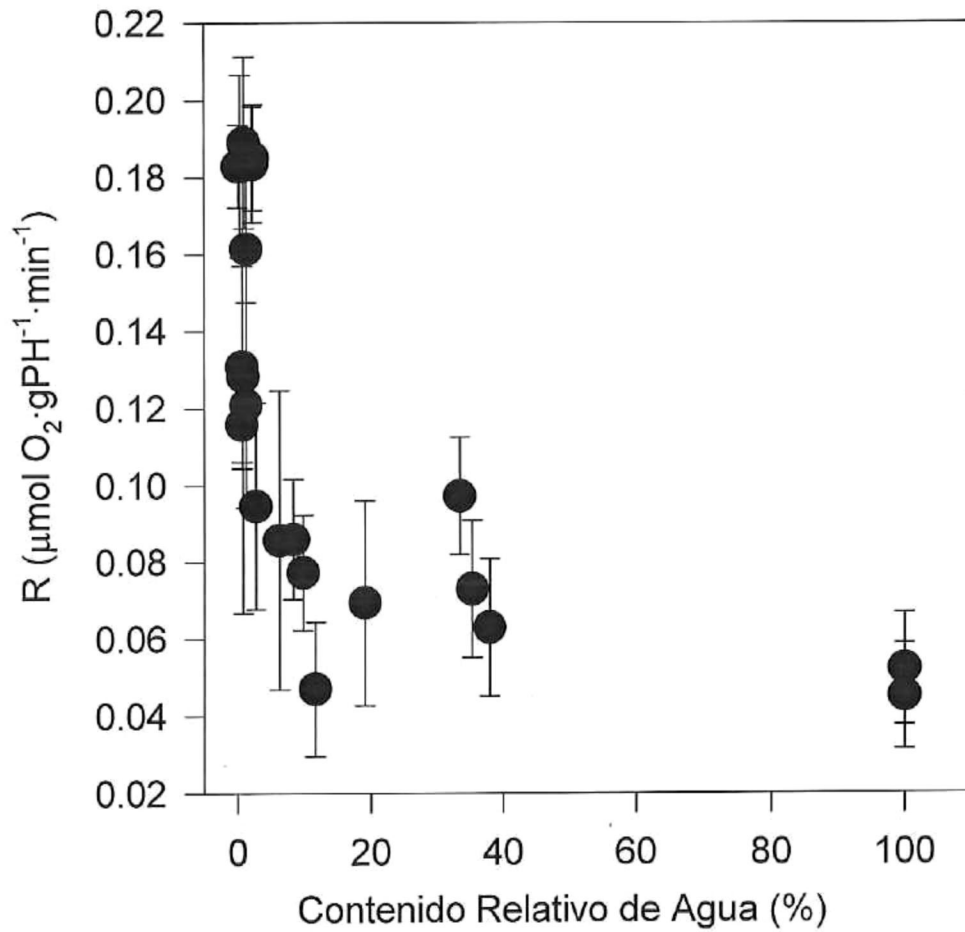


Fig. 10.- Efecto de la desecación sobre la respiración ($\bar{X} \pm DE$, n=8) en *Porphyra perforata*. Barras de error no dibujadas son menores que los símbolos.

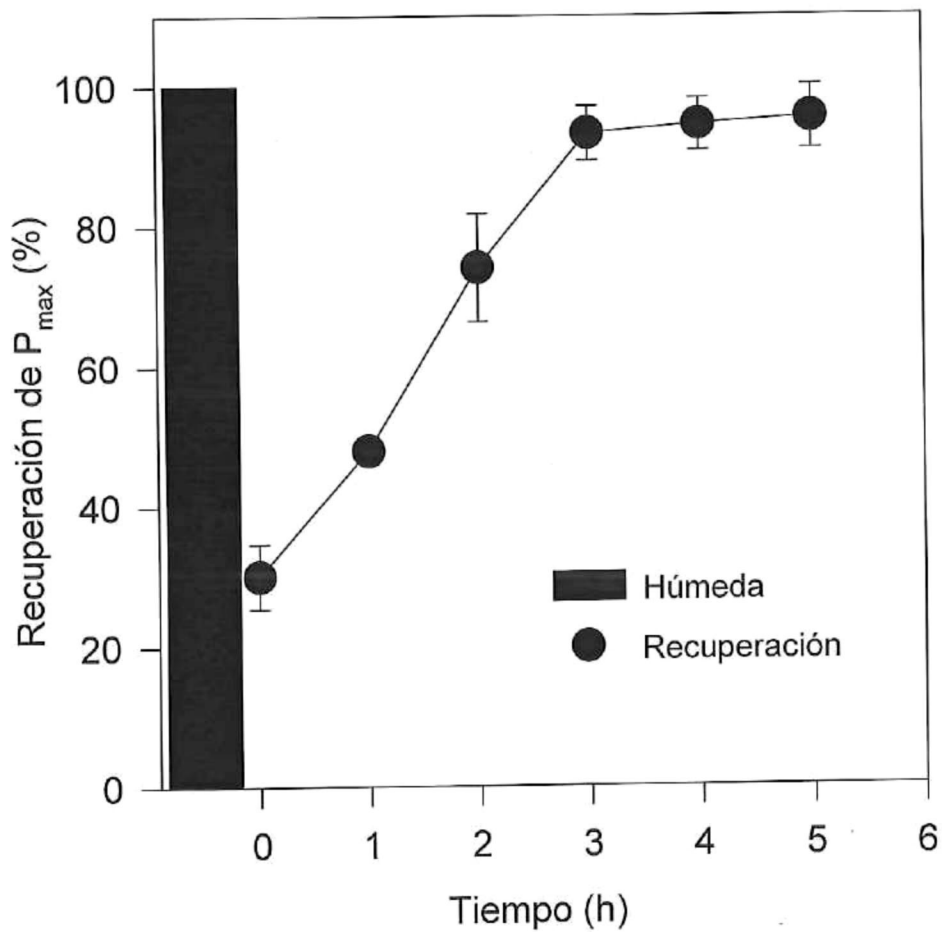


Fig. 11.- Recuperación de la fotosíntesis (%) en *Porphyra perforata*, ($\bar{X} \pm DE$, n=8) después de ser sometida a una pérdida de hasta 99% de CRA. Barras de error no dibujadas son menores que los símbolos.

Efecto de la Deseccación Sobre la Concentración de Pigmentos

Clorofila a

Las concentraciones clorofila a, ficoeritrina, aloficocianina y ficocianina en el tejido de *P. perforata*, presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$). La concentración inicial de la clorofila a fue de aproximadamente $7 \text{ mg}\cdot\text{gPH}^{-1}$ y disminuyó aproximadamente 40% a 1 h de someterse a desecación (fig. 12). Sin embargo, al rehidratarse los ejemplares durante 4 h, se observó que la recuperación en los niveles de clorofila a fue de aprox. 75% ($5 \text{ mg}\cdot\text{gPH}^{-1}$). A pesar de que existió una recuperación rápida en la concentración de este pigmento, la recuperación no fue completa (fig. 12).

Ficoeritrina

La concentración inicial de FE fue de aproximadamente $100 \text{ mg}\cdot\text{gPH}^{-1}$ y disminuyó hasta en un 40% después de 1 h de ser sometida a deshidratación y hasta 15% a las 4 h (fig. 13). Sin embargo, al rehidratarse los ejemplares por 4 h, los niveles de FE se recuperaron en aproximadamente un 80% (fig. 13). Este pigmento es el más abundante en la especie y la concentración es aproximadamente 15 veces mayor que la de clorofila a. Se ha determinado que las biliproteínas tienen la capacidad de absorber luz en diferentes partes de la ventana verde de la clorofila a, con un leve traslape en el pico de absorción.

Aloficocianina

La concentración inicial de AFC fue de aproximadamente $65 \text{ mg}\cdot\text{gPH}^{-1}$ y disminuyó hasta en un 60% después de 1 h de ser sometida a deshidratación y hasta 15% a las 4 h (fig. 14). Sin embargo, al rehidratarse los ejemplares de *Porphyra* durante 4 h se observó que la recuperación en los niveles de AFC fue de aproximadamente 85% (fig. 14).

Ficocianina

La concentración inicial de FC fue de aproximadamente $35 \text{ mg}\cdot\text{gPH}^{-1}$ y disminuyó hasta en un 60% después de 1 h de ser sometida a deshidratación y hasta 10% a las 4 h (fig. 15). Sin embargo, al rehidratarse los ejemplares durante 4 h, la recuperación en los niveles de FC fue de aproximadamente 90% (fig. 15).

Efecto de la Desección en la Cosecha Cuántica Efectiva

La cosecha cuántica efectiva ($\Delta F/F_m'$) decreció cuando la irradiancia incidente aumentó ($>1000 \mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Se presentaron diferencias significativas ($p<0.05$) en los 4 tipos de tratamientos (fig. 16). Sin embargo, se observó un efecto directo de la deshidratación en $\Delta F/F_m'$ ya que en ejemplares húmedos sometidos a 35% y 100% de irradiancia, los valores de $\Delta F/F_m'$ decrecieron ligeramente en las muestras expuestas a 100% de irradiancia (fig. 16). Por otra parte, en muestras deshidratadas con 35% y 100% de irradiancia

$\Delta F/F_m'$ decreció abruptamente en ambos casos. La recuperación de $\Delta F/F_m'$ fue completa en todos los casos y se dió en aproximadamente 3 h. Los valores de $\Delta F/F_m'$ tienen un comportamiento directamente proporcional al CRA de *Porphyra perforata* (fig. 17).

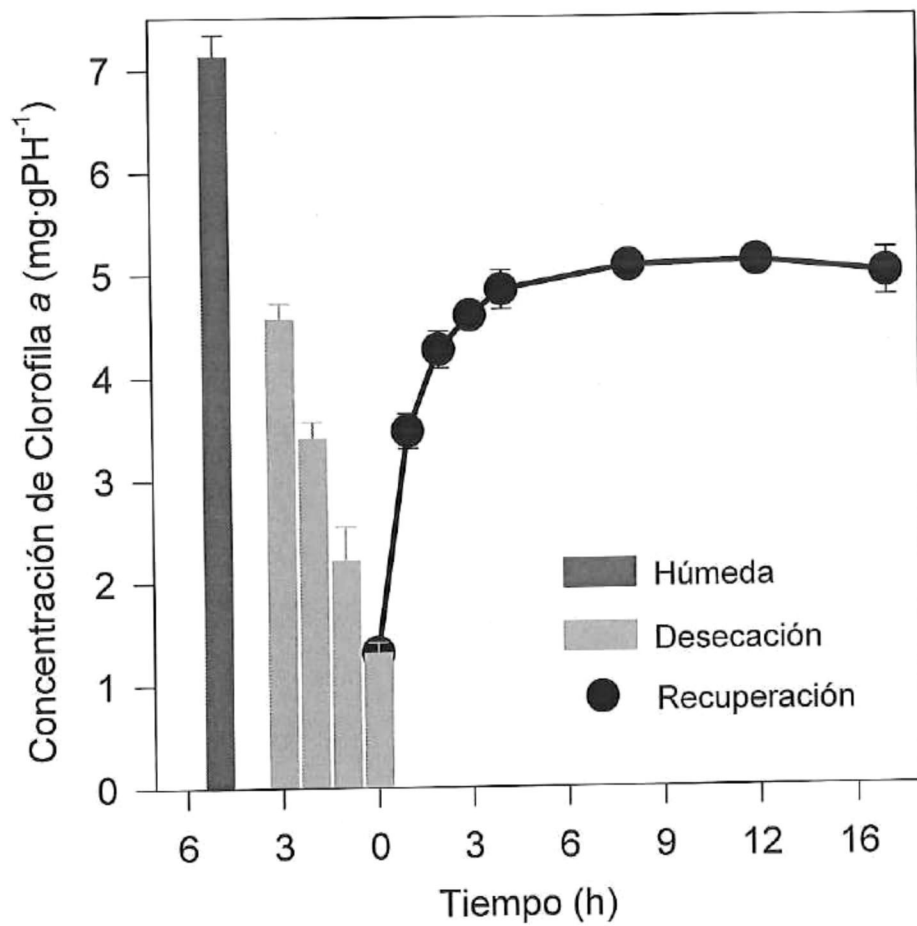


Fig. 12.- Efecto de la desecación sobre la concentración de Clorofila a ($\bar{X} \pm DE$, n=6) en *Porphyra perforata*. Barras de error no dibujadas son menores que los símbolos.

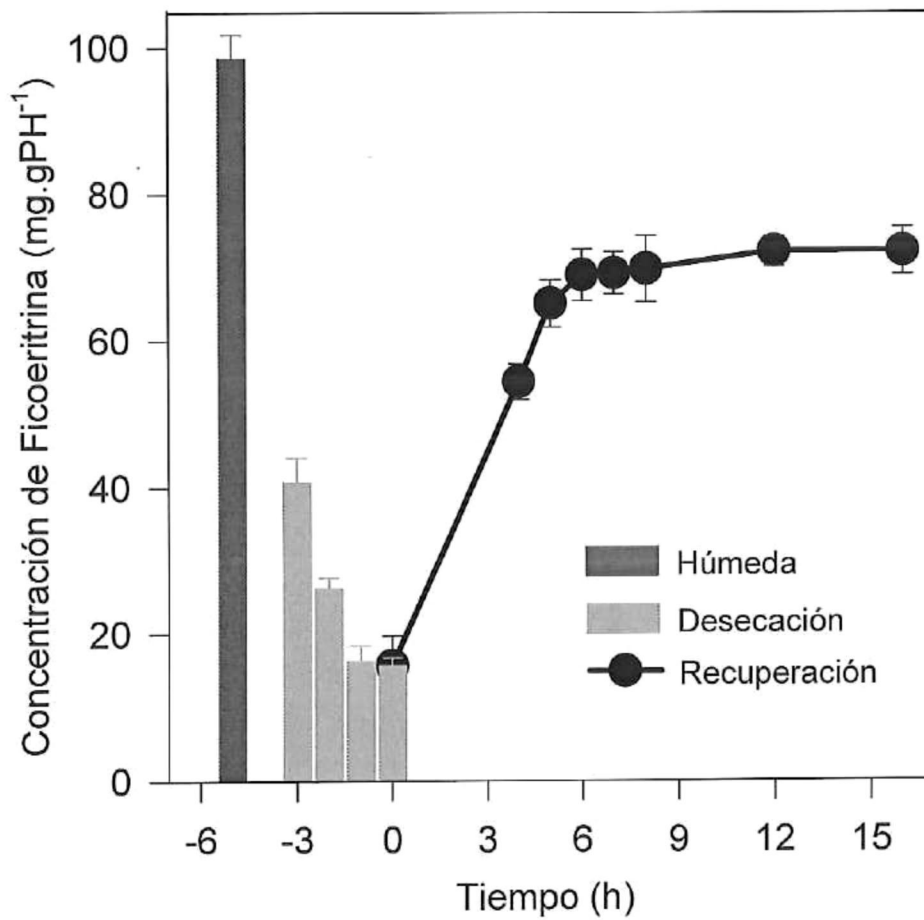


Fig. 13.- Efecto de la desecación sobre la concentración de Ficoeritrina ($\bar{X} \pm DE$, n=6) en *Porphyra perforata*. Barras de error no dibujadas son menores que los símbolos.

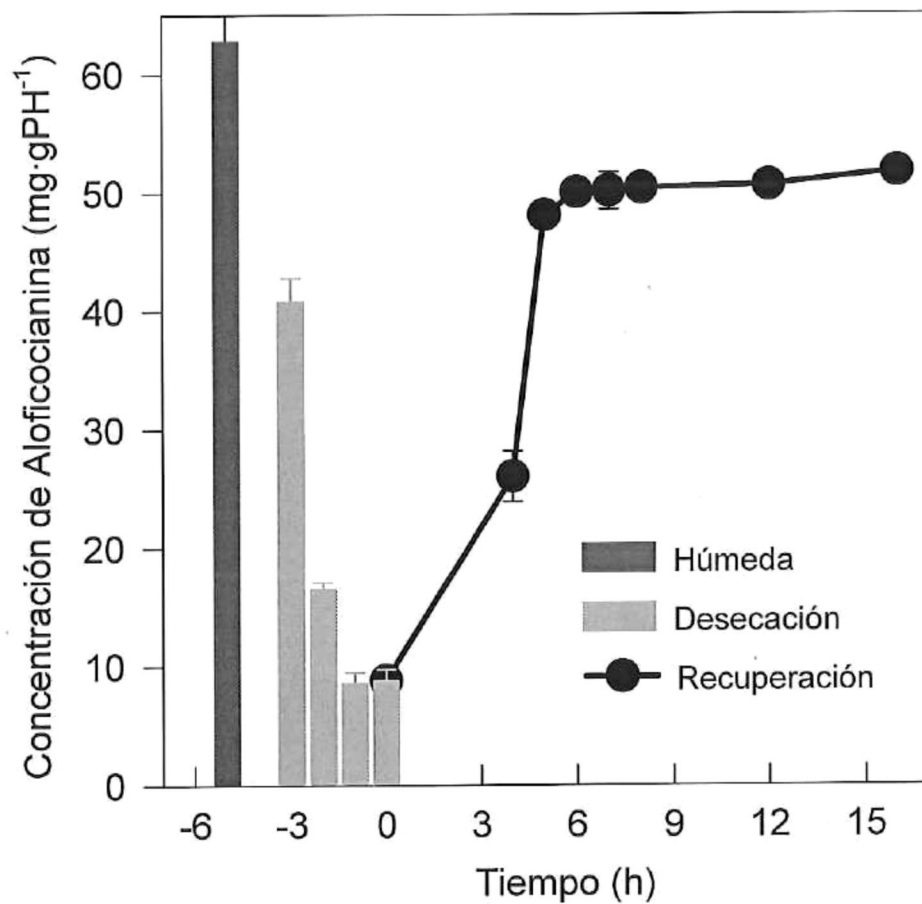


Fig. 14.- Efecto de la desecación sobre la concentración de Alococianina ($\bar{X} \pm DE$, n=6) en *Porphyra perforata*. Barras de error no dibujadas son menores que los símbolos.

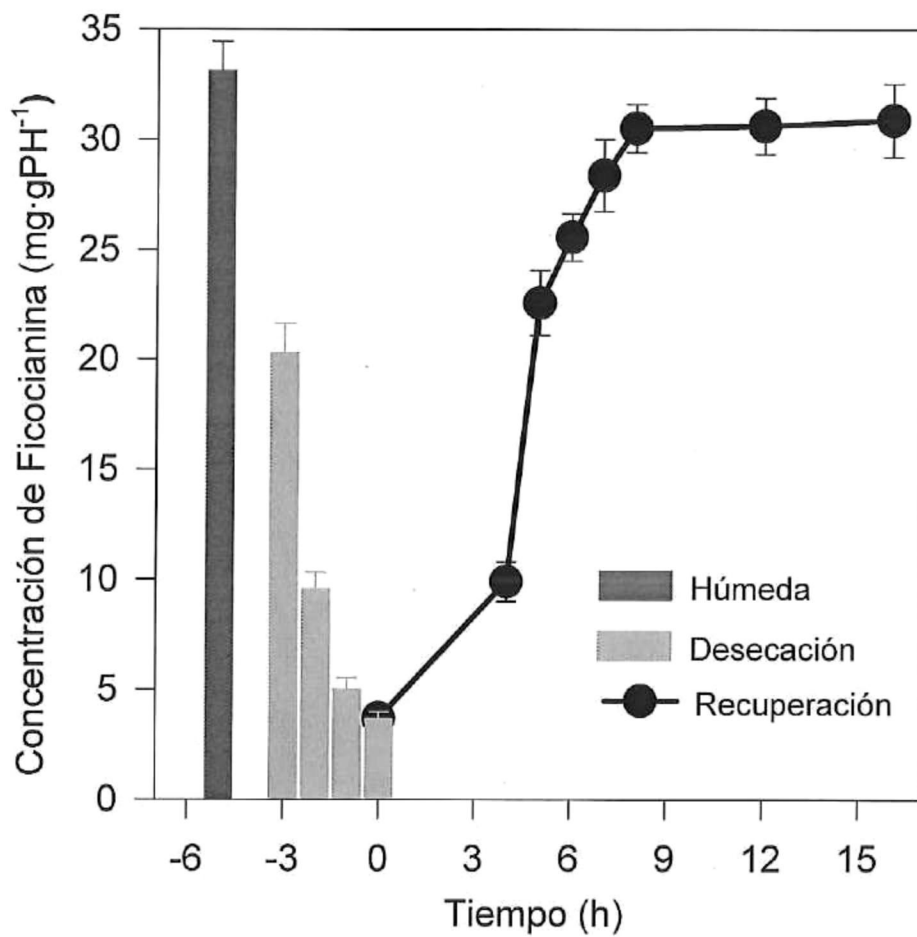


Fig. 15.- Efecto de la desecación sobre la concentración de Ficocianina ($\bar{X} \pm DE$, n=6) en *Porphyra perforata*. Barras de error no dibujadas son menores que los símbolos.

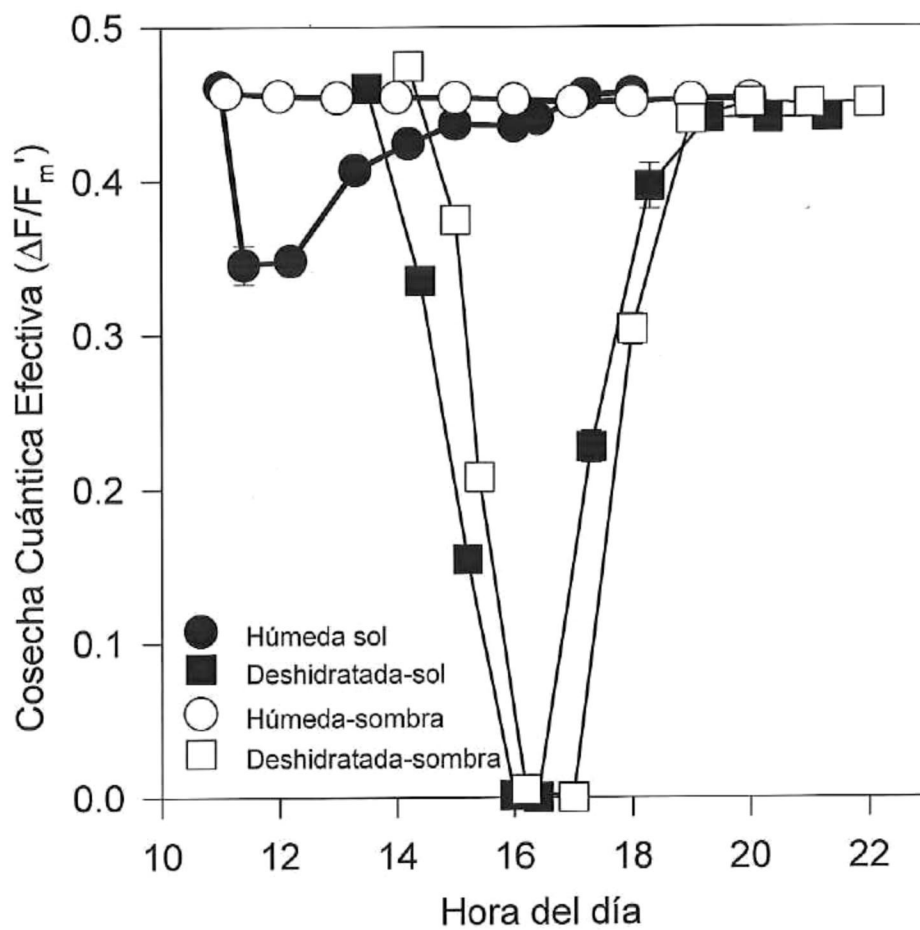


Fig. 16.- Evaluación de la cosecha cuántica efectiva en *Porphyra perforata* ($\bar{X} \pm DE$, n=6) mediante 4 tratamientos. La recuperación se evaluó por ≥ 6 h. Barras de error no dibujadas son menores que los símbolos.

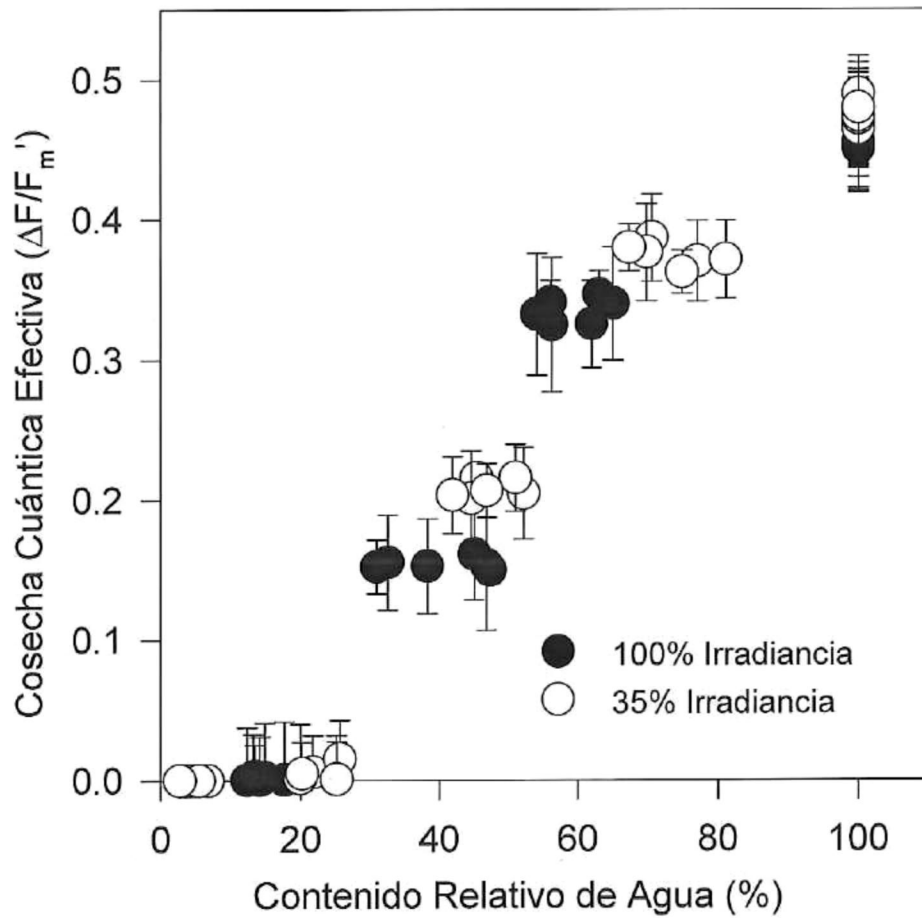


Fig. 17.- Evaluación de la cosecha cuántica efectiva en *Porphyra perforata* ($\bar{X} \pm DE$, n=6) con respecto al contenido relativo de agua. Barras de error no dibujadas son menores que los símbolos.

Discusiones

De acuerdo con los resultados de este estudio, *Porphyra perforata* es una especie que se encuentra adaptada a ambientes con variaciones extremas de irradiancia y temperatura. Lo anterior, presenta una ventaja para la especie con relación a otras especies que no están adaptadas a este estrés y que podrían competir por el espacio. Posiblemente por ésta razón, *P. perforata* es una de las escasas especies que se encuentran dominando las rocas del intermareal superior de las costas de Baja California.

Los máximos valores de P_{\max} ($4 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gPH}^{-1}$) se presentaron cuando la irradiancia y la temperatura empezaron a incrementarse en los meses de marzo-abril. Sin embargo, P_{\max} disminuye (hasta $1.5 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gPH}^{-1}$) cuando los incrementos de la temperatura e irradiancia en el campo se prolongan hasta el mes de agosto. El comportamiento de la fotosíntesis con respecto a los incrementos de temperatura e irradiancia es similar a lo observado en otras rodofitas (Raven y Geider 1988, Davison *et al.* 1991). Sin embargo, los máximos valores de α ($0.035 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), se presentaron a temperaturas más bajas.

Los mantos de *P. perforata* pueden experimentar fluctuaciones diarias de irradiancia de aproximadamente $2500 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y temperaturas

mayores a los 20°C en la zona intermareal de Baja California. Así mismo, en los ambientes naturales los mayores niveles de irradiancia coinciden con las mayores temperaturas, sobre todo durante las mareas bajas. Por lo tanto es de esperarse que algunos organismos del intermareal presenten una disminución de la fotosíntesis durante el día que es cuando se encuentran las más altas irradiancias, o cuando hay incrementos en la temperatura ambiental (Bell 1993, 1995).

En *P. perforata*, el máximo valor de P_{\max} ($4 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$), se presentó a los 25-30°C, mientras que a los 37°C los valores de P_{\max} decrecieron abruptamente hasta $1 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$. Lo anterior podría deberse a que una o más enzimas involucradas en la fijación del carbono sufrieron daños severos durante los aumentos de temperatura. Este comportamiento es similar a lo reportado para *M. papillatus* y *Chondrus crispus*, en donde P_{\max} se incrementa hasta los 34°C para decrecer después de los 39°C (Bell, 1993, Kübler y Davison 1993, Bell 1995).

Por otra parte, Einav y Beer (1993) determinaron el efecto que la temperatura tiene sobre la fotosíntesis de *Acantophora najadiformis* (un alga del intermareal medio). Se observó que el patrón general de la respuesta fotosintética a la temperatura fue similar en todas las muestras con una fotosíntesis máxima entre los 30 y 35°C. Sin embargo, la fotosíntesis decrece

abruptamente después de los 38°C. Rico y Fredriksen (1996), evaluaron el efecto de la temperatura en la fotosíntesis en tres especies de *Gelidium*: *G. sesquipedale* (intermareal bajo), *G. latifolium* y *G. pulchellum* (intermareal bajo y medio). Se observó que en *G. latifolium* y *G. pulchellum* la actividad fotosintética se incrementó cuando la temperatura aumentó de 5-25°C. Sin embargo, a temperaturas mayores de 25°C la fotosíntesis decreció drásticamente. Por otra parte, *G. sesquipedale* fue tolerante a una temperatura de 20°C y a temperaturas mayores de los 20°C la fotosíntesis decreció. *Chondrus crispus* fue sometido a temperaturas extremas (0-40 °C) y se evaluó la fotosíntesis (Kübler y Davison 1993). La fotosíntesis se incrementó a temperaturas de 0-25 °C y decreció a temperaturas mayores a 30°C. En el caso de *P. perforata*, la fotosíntesis se mantuvo sin cambios drásticos en temperaturas de 25-30°C y al igual que en *A. Najadiformis* y *C. Crispus* la fotosíntesis decreció drásticamente después de los 35°C.

La respiración presentó sus máximos valores ($0.20 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) cuando la temperatura se incrementó drásticamente. Lo anterior concuerda con los estudios anteriores donde las mínimas tasas respiratorias se estimaron cuando la fotosíntesis era máxima y la respiración se incrementaba cuando los ejemplares tenían la mínima productividad (Raven y Geider 1988, Bell 1993, Kübler y Davison 1993, Bell 1995, Rico y Fredriksen 1996). *Porphyra perforata*

demonstró que fotosintetiza activamente en rangos amplios de temperatura (10-30°C) y que es tolerante hasta valores menores de los 30°C.

Con respecto a la desecación *Porphyra perforata* pierde rápidamente su CRA después de 4 h de someterse a deshidratación. Lo anterior posiblemente se debe a que esta especie es una lámina de una sola capa de células que la hace ser más susceptible a la deshidratación. Por otra parte, en tres especies de *Gelidium* que fueron sometidas a deshidratación, la deshidratación fue diferente ya que a pesar de pertenecer al mismo género, morfológicamente son diferentes. *Gelidium sesquipedale* tarda hasta 2 h en perder 60% de CRA, en tanto que *G. latifolium* y *G. pulchellum* tardan 3 h para perder un 40% de CRA (Rico y Fredriksen 1996). Sin embargo, Bell (1993, 1995) menciona que la deshidratación también puede estar influenciada por otros factores como la morfología de la especie, velocidad del viento, humedad del ambiente.

Estudios han propuesto que la forma de los talos puede influir en la deshidratación, Dromgoole (1980) sugiere que el contenido de agua en el talo, grosor de la pared celular y la composición bioquímica afectan la tasa de deshidratación. Incrementos en el grosor del talo disminuyen la tasa de deshidratación; ya que mientras más grueso sea el talo menor será la pérdida de agua, no así cuando se trata de talos delgados. Sin embargo, cuando se

realizan cortes en las ramas, ya sean ramas gruesas o delgadas la deshidratación se incrementa y es rápida en ambos casos (Thomas et al. 1987, Bell 1993, 1995). Beer y Eshel (1983) encontraron que la tasa de deshidratación de *Ulva* sp. fue tres veces más alta en la tarde que en la mañana y esto se presentó cuando había marea baja. Madsen y Maberly (1990) observaron similar comportamiento en *Fucus spiralis* cuando fue sometida durante el día a diferentes condiciones: variaciones en la temperatura del aire, irradiancia y humedad relativa. La rápida deshidratación en *Porphyra perforata* se debió a que morfológicamente es una lámina de una sola capa de células y en consecuencia tendió a deshidratarse de manera más rápida que una macroalga de 2 o más capas de células.

Bell (1993) evaluó el efecto que tiene la deshidratación en la fotosíntesis de *Mastocarpus papillatus* cuando perdió de 80-75% de CRA. Se observó que conforme el alga perdía humedad, la fotosíntesis decrecía hasta dejar de presentarse cuando la pérdida de CRA era de un 75%. Los valores de P_{max} en *Porphyra perforata* tendieron a aumentar ($2.2 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) hasta valores de 5% de CRA. Los valores de α se mantuvieron sin cambios aparentes en rangos amplios de deshidratación y concuerda con los resultados obtenidos en P_{max} . Los valores de R aumentaron ($0.2 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) conforme la deshidratación aumentó y esto supone el gran estrés al que la muestra se encontraba sometida. Estudios anteriores asumen que las algas

intermareales fijan el carbono para crecer, solamente cuando se encuentran inmersas (Dring y Brown 1987). Sin embargo, otros estudios han demostrado que muchas algas son fotosintéticamente activas cuando son expuestas al aire durante una marea baja (Quadir *et al.* 1979, Oates 1986, Madsen y Maberly 1990). Lo anterior posiblemente sea el caso de *Porphyra perforata* ya que los valores de P_{max} mostraron un patrón a aumentar conforme la deshidratación aumentaba.

Bell (1993, 1995) demostró que en ejemplares de *M. papillatus* expuestos a pérdida de hasta 75% de CRA, la fotosíntesis puede recuperarse completamente. La fotosíntesis en el aire se incrementa en talos que tienen de 90-80% de CRA y decrece en ejemplares con un 25% de CRA. Einav y Beer (1993) determinaron el efecto de la desecación sobre la fotosíntesis de *Acantophora najadiformis*, y encontraron que es una especie sensible a la desecación ya que es incapaz de recuperar la fotosíntesis después de rehidratarse. La fotosíntesis fue evaluada con un Analizador de Gas Infrarojo (IRGA) y con electrodos Clark y en ambos casos, la respuesta fotosintética fue similar: no ocurre una recuperación de la fotosíntesis después de la rehidratación (Einav y Beer 1993).

Porphyra perforata es capaz de recuperar rápidamente la fotosíntesis después de someterse a deshidratación extrema y rehidratarse durante 4 h. La

recuperación de la fotosíntesis se dió de manera completa y similar comportamiento se había observado en otras algas intermareales: *Fucus spiralis* y *Endocladia muricata* (Madsen y Maberly 1990, Britting 1992). *Porphyra perforata* demostró tolerancia a rangos amplios de deshidratación, lo cual puede ser una de las razones por las cuales se encuentra como una de las especies dominantes en la zona intermareal de Campo Kennedy. Así mismo, aparentemente no hubo una desnaturalización de las proteínas involucradas en el aparato fotosintético, ya que las muestras fueron capaces de recuperar completamente la fotosíntesis cuando se rehidrataron.

La energía necesaria para realizar la fotosíntesis es llevada a la clorofila *a*. En el caso de *P. perforata* que es una rodofita, presenta otros tipos de pigmentos además de la Cl *a*: FE, AFC y FC (Gantt 1996). Por lo tanto, si existen muchas diferencias en las concentraciones de los pigmentos, las respuestas fisiológicas en las algas será diferente dependiendo de la especie (Kursar *et al.* 1983a, b). En *P. perforata*, la concentración de los pigmentos fue 4 veces mayor a lo reportado por otros autores para otras algas rojas del intermareal (Madsen y Maberly 1990, Rodrigues *et al.* 2000). Es importante mencionar que las altas concentraciones de los pigmentos posiblemente sean las que permitan que exista una recuperación rápida de la fotosíntesis, además de que las otras algas de estudio eran talos carnosos y no una lámina como *Porphyra perforata*.

La inhibición de la fotosíntesis a altas irradiancias ha sido evaluada en un gran número de especies de algas rojas, verdes y pardas (Hanelt 1992, Hanelt *et al.* 1993, 1994). La inhibición de la fotosíntesis en algas intermareales y su recuperación fue investigada en laboratorio y en el campo mediante fluorescencia y producción de oxígeno (Hanelt *et al.* 1993, Häder *et al.* 1996). Las especies mostraron diferentes grados de fotoinhibición: *Delesseria sanguinea* que crece en el intermareal inferior es más sensible a las altas irradiancias ($500 \mu\text{mol}\cdot\text{quanta}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$) que *Porphyra* spp. La cual crece en el intermareal superior (Hanelt *et al.* 1993). Después de someterse a la anterior irradiancia, no se produjo oxígeno en *D. sanguinea* (fotoinhibición al 100%) en comparación a *Porphyra* que fue fotoinhibida en un 75%.

En talos con varias capas de células, la fotoinhibición es menor que en aquellas especies que tiene una sola capa de células, en el alga roja *Porphyra purpurea* se midió el efecto de la fotoinhibición con respecto a una sola lámina, a dos y tres láminas superpuestas. Se observó que en muestras de una sola lámina la fotoinhibición fue de hasta un 100%, en tanto que en muestras de dos y tres láminas la fotoinhibición se redujo hasta en un 8%. La eficiencia cuántica efectiva se midió en *C. crispus* con un fluorímetro de pulsos de amplitud modulada (PAM) durante un día. La fotoinhibición ocurre aproximadamente a las 10:00 h con valores de 0.4 y continúa decreciendo a lo largo del día, con el valor más bajo a las 16:00 h (0.2) indicando que la

inhibición de la fotosíntesis fue máxima. La recuperación de la fotosíntesis es completa a las 22:00 h (0.65) por lo que aparentemente esta especie es muy sensible a la luz. En el experimento se colocaron ejemplares de esta especie sobre una boya flotante en el mar y se dejó expuesta a la luz solar directa durante todo un día.

La inhibición de la fotosíntesis en macroalgas marinas determinada mediante dos diferentes métodos: producción de oxígeno (electrodos Clark) y fluorescencia (PAM), produjo resultados similares (Hanelt y Nultsch 1995, Hader *et al.* 1996) y se demuestra que en un ambiente natural, la fotoinhibición en algas como *D. sanguinea* ocurre cuando se presentan las mareas bajas y de allí que esta especie solo se encuentre en el intermareal inferior y parte del submareal (hasta 2 m). Por otra parte, *C. crispus* y *Porphyra* sp. también presentaron fotoinhibición y la recuperación de la fotosíntesis fue completa después de estar fuertemente inhibida por cerca de 2 h. (Hanelt *et al.* 1993). Este estudio demostró claramente que las diversas especies difieren en su sensibilidad a la luz fuerte ($2500 \mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

Experimentos realizados en algas pardas (*Padina* sp., *P. boryana*, *P. minor* y *P. pavonica*) muestran que la cosecha cuántica efectiva de estas especies cuando no están fotoinhibidas es de aproximadamente 0.7 en tanto que para *Porphyra perforata* siempre fue de 0.5. La cosecha cuántica efectiva

en estas especies es máxima (0.75) a las 10:00 h y decrece hasta 0.20 a las 14:00 y no llega a tener valores de cero como en el caso de *P. perforata*. La fotosíntesis se recupera en la tarde (17: 00h) con valores de 0.70 y esto muestra una fuerte relación de la fotoinhibición con las mareas bajas (Hanelt 1992, Hanelt *et al.* 1993).

La fotoinhibición en *Porphyra perforata* se presentó en muestras sometidas a diferentes irradiancias (35-100%) y humedad (0-100%). La fotoinhibición se reflejó en la cosecha cuántica y fue notable en las muestras que estuvieron deshidratadas y con irradiancias de 35-100%. En muestras sometidas a irradiancias de 35-100% e hidratadas, la cosecha cuántica decreció menos que en las deshidratadas con las mismas irradiancias. Sin embargo, para los cuatro tratamientos la recuperación de la cosecha cuántica fue de manera rápida, lo que sugiere que *P. perforata* es capaz de tener una fotoinhibición dinámica con el fin de evitar un fotodaño. En este estudio se demuestra que la fotoinhibición, además de verse afectada por las altas irradiancias es mucho más vulnerable a la pérdida de CRA.

Conclusiones

Porphyra perforata es una especie que se encuentra adaptada a ambientes con variaciones extremas de irradiancia y temperatura. Esto representa una ventaja para la especie con relación a otras especies que no están adaptadas a este estrés y que podrían competir por el espacio. Posiblemente por ésta razón, *P. perforata* es una de las escasas especies que se encuentran dominando las rocas del intermareal superior de las costas de Baja California.

Porphyra perforata se encuentra adaptada a ambientes con variaciones extremas de humedad y periodos cortos de inmersión. La drástica disminución de la cosecha cuántica en muestras sometidas a deshidratación, sugiere que la desecación influye directamente en la fotoinhibición. Así mismo, la rápida recuperación de la fotosíntesis muestra que esta especie es capaz de realizar una fotoinhibición de tipo dinámica con el fin de evitar daño al fotosistema.

El comportamiento fotosintético de *Porphyra perforata* demuestra que es una especie que se encuentra adaptada a variaciones extremas de irradiancia, temperatura y deshidratación. Así mismo, tiene la capacidad de disminuir la actividad fotosintética para evitar que las irradiancias excesivas dañen el aparato fotosintético.

Literatura citada

- Aguirre von Wobeser, E., Figueroa, F., Cabello Pasini, A. 2000. Effect of UV radiation on photoinhibition of marine macrophytes in culture systems. *J. Appl. Phycol.* 12: 159-168.
- Aguirre von Wobeser, E., Figueroa, F., Cabello Pasini, A. 2001. Photosynthesis and growth of red and green morphotypes of *Kapaphycus alvarezii* (Rhodophyta) from the Philippines. *Mar. Biol.* 138: 679-688.
- Bell, E.C. 1993. Photosynthetic response to temperature and desiccation of the intertidal alga *Mastocarpus papillatus*. *Mar. Biol.* 117: 337-346.
- Bell, E.C. 1995. Environmental and morphological influences on tallus temperature and desiccation of the intertidal alga *Mastocarpus papillatus* Kützing. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 191: 29-55.
- Beer, S. y A. Eshel. 1983. Photosynthesis of *Ulva* sp. I. Effects of desiccation when exposed to air. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 70: 91-97.
- Beer, S. y B. Shragge. 1987. Photosynthetic carbon metabolism in *Enteromorpha compressa* (Chlorophyta). *J. Phycol.* 23: 580-584.

- Britting, S.A. 1992. The effects of emergence on the physiology of a high intertidal alga, *Endocladia muricata*. *J. Phycol.* 29: 739-745.
- Buschmann, A.H. 1990. The role of herbivory and desiccation on early succesional patterns of intertidal macroalgae in southern Chile. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 139: 221-230.
- Cabello Pasini, A., R. Alberte. 1996. Seasonal patterns of photosynthesis and light independent carbon fixation in marine macrophytes. *J. Phycol.* 33: 321-329.
- Cabello Pasini, A., E. Aguirre von Wobeser, F. Figueroa. 2000. Photoinhibition of photosynthesis in *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyceae), *Chondrus crispus* (Rhodophyceae) and *Ulva lactuca* (Chlorophyceae) in outdoor culture systems. *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.* 57: 169-178.
- Cabioch, J., J.Y. Floch, A.L. Toquin, C.F. Boudousresque, A. Meinesz, M. Verlaque. 1995. Algas de los mares de Europa: Atlántico y Mediterráneo. Omega. 250 pp.
- Chapman, V.J. 1980. Seaweed and their uses. *Bot. Mar.* 20: 137-147.

- Coles, J.F. y R.C. Jones. 2000. Effect of temperature on photosynthesis-light response and growth of four phytoplankton species isolated from tidal freshwater river. *J. Phycol.* 36: 7-16.
- Daniel, W.W. 1999. Bioestadística: base para el análisis de las ciencias de la salud. *Harla*. 3a. ed. México, D.F. 878 p.
- Davison, I.R. 1987. Adaptation of photosynthesis in *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) to changes in grown temperature. *J. Phycol.* 23: 273-283.
- Davison, I.R., R.M. Greene, E.J. Podolak. 1991. Temperature acclimation of respiration and photosynthesis in the brown alga *Laminaria saccharina*. *Mar. Biol.* 110: 449-454.
- Dawes, C.J. 1986. Botánica Marina. *Limusa*. México, D.F. 675 p.
- DeBoer, J.A. 1981. *In*:The biology of seaweeds. pp. 356-392. ed. Lobban, C.S. y M.J. Wynne. Berkeley. Univ. Calif.
- Dring, M.J. y F.A. Brown. 1982. Photosynthesis of intertidal brown algae during and after periods of emersion: a renewed search for physiological causes of zonation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8: 301-308.

- Dromgoole, F.I. 1980. Desiccation resistance of intertidal and subtidal algae. *Bot. Mar.* 23: 149-159.
- Dudgeon, S.R., J.E. Kübler, R.L.Vadas, I.R. Davison. 1995. Physiological responses to environmental variation in intertidal red algae: does thallus morphology matter? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 117: 193-206.
- Einav, R. y S. Beer. 1993. Photosynthesis in air and in water of *Acanthophora najadiformis* growing within a narrow zone of the intertidal. *Mar. Biol.* 117: 133-138.
- Figueroa, F.L., S. Salles, J. Aguilera, C. Jiménez, J. Mercado, B. Viñegla, A. Fores-Moya, M. Altamirano. 1997. Effects of solar radiation on photoinhibition and pigmentation in the red alga *Porphyra leucosticta*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 151: 81-90.
- Gantt, E. 1996. Pigment protein complexes and the concept of the photosynthetic unit: Chlorophyll complexes and phycobilisomes. *Photosynt. Res.* 48: 47-53.

- Genty, B., J. Briantais, N.R. Baker. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta.* 990: 87-92.
- Häder, D.P., M. Leber, J. Mercado, J. Aguilera, S. Salles, A. Flores-Moya, C. Jiménez, F.L. Figueroa. 1996. Photosynthetic oxygen production and PAM fluorescence in the brown alga *Padina pavonica* measured in the field under solar radiation. *Mar. Biol.* 127: 61-66.
- Häder, D.P., M. Leber, A. Flores-Moya, C. Jiménez, J. Mercado, S. Salles, J. Aguilera, F.L. Figueroa. 1997. Effects of solar radiation on the photosynthetic activity of the red alga *Corallina elongata* Ellis and Solander. *J. Photochem. Photobiol.* 37: 196-202.
- Hanelt, D. 1992. Photoinhibition of photosynthesis in marine macrophytes of the south Chinese sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 82: 199-206.
- Hanelt, D. y W. Nultsch 1995. Field studies on photoinhibition show no correlation between oxygen and fluorescence measurements in the Arctic red alga *Palmaria palmata*. *J. Plant. Physiol.* 145: 31-38.

- Hanelt, D., K. Huppertz, W. Nultsch 1993. Daily course of photosynthesis and photoinhibition in marine macroalgae investigated in the laboratory and field. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 97: 31-37.
- Hanelt, D., K. Huppertz, W. Nultsch, S. Senger, R. Westermeier. 1994. Photoinhibition as a regulative mechanism of photosynthesis in marine algae of Antarctica. *Ser. Cienc. INACH.* 44: 67-77.
- Herbert, S.K. y Waaland, J.R. 1988. Photoinhibition of photosynthesis in a sun and a shade species of the red algal genus *Porphyra*. *Mar. Biol.* 97: 1-7.
- Jeffrey, S.W. y G.F. Humphrey. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanzen.* 167: 191-194.
- Kraemer, G.P. 1990. Influence of desiccation on the mechanical properties of *Iridea cordata* (Rhodophyta) *J. Phycol.* 26: 586-588.
- Kübler, J.E., I.R. Davison, C. Yarish. 1991. Photosynthetic adaptation to temperature in the red algae *Lomentaria baileyana* and *Lomentaria orcadensis*. *Br. Phycol. J.* 26: 9-19.

- Kübler, J.E. y I.R. Davison. 1993. High-temperature tolerance of photosynthesis in the red alga *Chondrus crispus*. *Mar. Biol.* 117: 327-335.
- Kursar, T.A., J. Van Der Meer, R.S. Alberte. 1983a. Light-harvesting system of the red alga *Gracilaria tikvahiae*. I. Biochemical analyses of pigment mutations. *Plant. Physiol.* 73: 353-360.
- Kursar, T.A., J. Van Der Meer, R.S. Alberte. 1983b. Light-harvesting system of the red alga *Gracilaria tikvahiae*. II. Phycobilisome characteristics of pigment mutants. *Plant. Physiol.* 73: 361-369.
- Lüning, K., C. Yarish, H. Kirkman. 1990. Seaweeds: their environment. Biogeography and ecophysiology. *Wiley y Sons*. Nueva York. 589 p.
- Madsen, T.V. y S.C. Maberly. 1990. A comparison of air and water as environments for photosynthesis by the intertidal alga *Fucus spiralis* (Phaeophyta) *J. Phycol.* 26: 24-30.
- Norton, T.A. 1985. The zonation of seaweeds on rocky shores. *Hodder press*. 7-21.

- Nultsch, W., J. Pfau, K. Huppertz. 1990. Photoinhibition of photosynthetic oxygen production and its recovery in the subtidal alga *Polyneura hilliae*. *Bot. Acta.* 103: 62-67.
- Oates, B.R. 1986. Components of photosynthesis in the intertidal saccate alga *Colpomenia peregrina*. *Mar. Biol.* 89: 109-119.
- Quadir, A., P.J. Harrison, R.E. DeWreede. 1979. The effects of emergence and submergence on the photosynthesis and respiration of marine macrophytes. *Phycol.* 18: 83-88.
- Raven, J.A. 1999. Photosynthesis in the intertidal zone: algae get an airing. *J. Phycol.* 35: 1102-1105.
- Raven, J.A., R.J. Geider 1988. Temperature and algal growth. *New. Phytol.* 110: 441-461.
- Rico, J.M. y S. Fredriksen. 1996. Effects of environmental factors on net photosynthesis and growth of intertidal species of the genus *Gelidium* (Gelidiaceae, Rhodophyta) in northern Spain. *Sci. Mar.* 60(2-3): 265-273.

- Rodrigues, M.A., C. Pereira, Y. Yoneshigue, D. Strbac, D.O. Hall. 2000. Photosynthetic light-response curves and photoinhibition of the deep water *Laminaria abyssalis* and the intertidal *Laminaria digitata* (Phaeophyceae). *J. Phycol.* 36: 97-106.
- Schonbeck, M.W. y T.A. Norton. 1980. The effects on intertidal furoid algae exposure to air under various conditions. *Bot. Mar.* 23: 141-147.
- Silva, J., R. Santos, J. Serodio, R.A. Melo. 1998. Light response curves for *Gelidium sesquipedale* from different depths determined by two methods: O₂ evolution and chlorophyll fluorescence. *J. Appl. Phycol.* 10: 295-301.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1981. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 2a. ed. Nueva York. 859 pp.
- Stryer, L. 1995. Bioquímica (tomo II). 4a. Ed. Edit. Reverté. Barcelona. 1000 pp.
- Thomas, T.E. y D.H. Turpin. 1980. Desiccation enhanced nutrient uptake rates in the intertidal alga *Fucus distichus*. *Bot. Mar.* 23: 479-481.