



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

**FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS
POSGRADO EN OCEANOGRAFÍA COSTERA**

HISTORIA DE VIDA DE *Chondracanthus pectinatus* (GIGARTINALES, RHODOPHYTA) EN LA COSTA NOROESTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA

TESIS

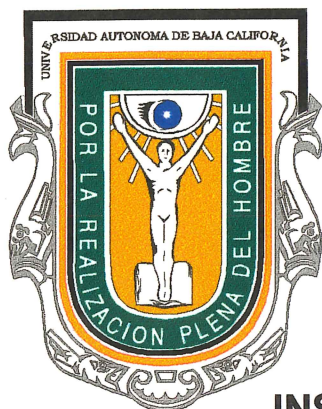
**que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios
para obtener el grado de DOCTOR EN CIENCIAS
presenta**

ISAÍ PACHECO RUÍZ



Ensenada, B.C., México.

Enero del 2000



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA



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

HISTORIA DE VIDA DE *Chondracanthus pectinatus* (GIGARTINALES, RHODOPHYTA) EN LA COSTA NOROESTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA

TESIS QUE PRESENTA ISAÍ PACHECO RUÍZ APROBADA POR:

Dr. José Antonio Zertuche González
Presidente del Jurado

Dr. Max H. Hommersand
Sinodal propietario

Dr. Steven N. Murray
Sinodal propietario

Dr. Jorge González González
Sinodal propietario

Dr. Guillermo Villarreal Chávez
Sinodal propietario

Dr. Alejandro Cabello Pasini
Sinodal propietario

RESUMEN de la tesis de **Isaí Pacheco Ruíz**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de DOCTOR EN CIENCIAS en OCEANOGRAFÍA COSTERA. Ensenada, B.C., México. Enero del 2000.

**HISTORIA DE VIDA DE *Chondracanthus pectinatus*
(GIGARTINALES, RHODOPHYTA) EN LA COSTA
NOROESTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA.**

Resumen aprobado por:



Dr. José Antonio Zertuche González

En el norte del golfo de California, existen muchas especies de algas marinas anuales, es decir, sin talo evidente en verano cuando los máximos valores de temperatura e irradiancia se presentan. El efecto que estos factores pueden tener en poblaciones de climas extremos, como el golfo de California, donde se exponen a un gradiente de hasta 17 °C en el año, pueden ser aún más determinantes que en climas templados o tropicales, donde los gradientes son menores. Se carece de información que explique la estrategia que siguen estas especies para sobrevivir en condiciones extremas. Para entender la estrategia de su supervivencia, se requiere conocer la ecofisiología de sus estructuras reproductoras y su acoplamiento a este ambiente. De lo anterior se deriva la hipótesis de que las plantas adultas soporten solo temperaturas de ambientes templados, y sus esporas o plántulas toleren intervalos mayores o extremos. Esta investigación describe y evalúa los procesos reproductivos del alga roja *Chondracanthus pectinatus* (Dawson) L. Aguilar & R. Aguilar. Los resultados muestran que existe reclutamiento *in situ* por propágulos de primavera (plántulas de 600 µm de longitud y fases costrosas 500 µm de diámetro). En este período también se detectó, adherido a conchas de moluscos, tejido vegetativo en forma de anillos con 1000 µm diámetro y sobre su periferia el desarrollo de plántulas

por crecimiento vegetativo. La irradiancia no tuvo efecto significativo en la supervivencia y el crecimiento de los primeros estadios de *C. pectinatus*; mientras que la temperatura sí. En este sentido, sus fases microscópica toleran condiciones más extremas de temperatura que las fase adultas. Cuando se probó el efecto de altas temperatura sobre plantas mayores de 0.5 cm de longitud, no se detectó supervivencia a 30 °C (0.0%), y a 26 °C se redujo (50 y 65 %). El crecimiento también se afectó negativamente en estos tratamientos. Los primeros estadios de plantas tetrasporofitas fueron más afectado por altas temperaturas que los carposporofitas, ya que estos últimos mostraron un 100% de supervivencia a todas las temperaturas y el crecimiento fue más alto que en las tetrasporofitas, particularmente a altas temperaturas. *C. pectinatus*, considerada una planta anual, presentó *in situ* una historia de vida isomórfica, con dos alternativas de supervivencia; una al producir carpósporas y tetrásporas que dieron lugar a nuevas plantas y otra, al formar costras microscópicas por crecimiento vegetativo. Ambas estrategias utiliza *C. pectinatus* para permanecer *in situ*. Lo anterior demuestra que la aparente desaparición del talo de una planta *in situ*, por cualquier factor adverso, no necesariamente significa que la planta desaparezca en su totalidad, ya que muchas algas persisten en el medio como diminutos fragmentos ocultos, tal comportamiento puede llevar a clasificar erróneamente talos *anuales*, cuando en realidad son *pseudoperennes*. Así, propágulos en diferentes grados de desarrollo proveen una población no observable y usualmente no identificable que es un banco de estadios microscópicos de algas. Estos “*estadios resistentes de verano*” sobreviven en condiciones desfavorables y proveen la nueva generación de plantas macroscópicas cuando las condiciones mejoran, lo anterior puede ser el comportamiento normal de muchas algas anuales del golfo de California y de otras partes del mundo.

ABSTRACT

In the north of the Gulf of California, many annual species of marine algae exist, that is to say, without evident thalli in summer when the maximum values of temperature and irradiance are presented. The effect that these factors can have in seaweeds populations under extreme climate, as the Gulf of California, where the populations are exposed to a gradient of up to 17 C° in the year, can be even more decisive than in temperate or tropical climates, where the gradients are smaller. There is no information that explains the strategy that these species follow to survive under extreme conditions. To understand the strategy of their survival, it is required to know the ecophysiology of their reproduction structures and their coupling to these extreme conditions. From these arguments derives the hypothesis that the mature plants support only temperatures of temperate ambients, and their spores or germlings tolerate higher temperatures common in the Gulf of California. This investigation describes and evaluates the reproductive processes of the red-algae *Chondracanthus pectinatus* (Dawson) L. Aguilar & R. Aguilar. The results show that *in situ* recruitment exists by propagules of spring (germlings of 600 µm long and crusty phases 500 µm diameter). In this period, it was detected, vegetative tissue in form of rings with 1000 µm diameter and on their periphery development of plantulets by vegetative growth stuck to shells of mollusks. The irradiance did not have significant effect on the survival and the growth of the first stages of *C. pectinatus*; while temperature did. In this sense, their microscopic phases tolerate conditions more extreme of temperature than the adult phases. When the effect of high temperature was proven on plants bigger than 0.5 cm long, survival was not detected at 30 °C (0.0%), and at 26 °C decreased (50 and 65%). The growth was also negatively affected in these treatments. The first stages from tetrasporophyte plants were more affected by the high temperatures than the carposporophytes, since these last ones showed 100% of survival to all their temperature range and growth was higher in the tetrasporophytes, particularly at high temperatures. *C. pectinatus*, considered an

annual plant, presented an *in situ* isomorphic life history, with two alternatives of subsistence; one where carpospores and tetraspores gave place to new plants and another, where microscopic crusts generated from vegetative growth. Both strategies are use by *C. pectinatus* to remain *in situ*. The above-mentioned demonstrate that the apparent disappearance of the thalli of a plant *in situ*, for any adverse factor, not necessarily means that the plant disappears entirely, since many algae plants persist in the environment like tiny hidden fragments. Such behavior can lead us to classify *annual* thalli erroneously, when in fact they are *pseudoperennes*. So, propagules in different degrees of development provide a population non-observable and usually not identifiable that in fact is a bank of microscopic stages of algae. These “*oversummering stages*” of *C. pectinatus* survive unfavorable conditions and they provide the new generation of macroscopic plants when the conditions improve. These can be the normal behavior of many annual algae of the Gulf of California and of other parts of the world.

AGRADECIMIENTOS

A mi familia por su apoyo moral durante estos cinco largos años en que pasé más tiempo en el trabajo que con ellos, gracias por su comprensión y su ayuda para salir adelante y superarme académicamente. Gracias Dora Luz, Job Jocabed, Judith y Juracith.

Gracias Dr. José Zertuche, tus consejos académicos fueron la clave para terminar con esta investigación, por tu excelente visión en la dirección de mi Tesis Doctoral y sobre todo por tu confianza.

Se que sin la ayuda de una gran cantidad de colegas jamás podría haber realizado tan grande proeza. Por ello mis agradecimientos por su apoyo en el campo al Oc. Alfredo Chee y sus atinadas sugerencias *in situ*; mi mano derecha en el trabajo de campo. Al Biol. Alberto Gálvez "Albertiny", por su apoyo durante muchos de los experimentos de laboratorio, pero sobre todo por soportar algunas de mis tantas frustraciones, sobre todo cuando las cosas no salieron tan bien. Al M.C. Rafael Blanco Betancourt por su constante apoyo durante los cientos de horas que pasamos juntos buceando en el golfo de California, con el fin de obtener datos y datos, los cuales dieron como resultado mi Tesis Doctoral, gracias "White". A todos los que me acompañaron en alguna salida de campo o me dieron alguna sugerencia que contribuyó a mejorar mi trabajo de investigación: Dr. Alejandro Cabello "Alex", M.C. Sergio Larios "El Guerito", Dr. José Luis Pech "Peich", Ocean. Fco. Becerril "BC", M.C. Marco A. González "Marquitos", M.C. Fernando Garza "Fer", M.C. Modesto Ortiz "Tito", Top. Cesar Yañez y a todos aquellos que colaboraron pero que en este momento por motivos involuntarios los omito, "Gracias".

Agradezco la ayuda logística y el trato especial que durante mis expediciones en Bahía de los Angeles me otorgaron el Oc. Antonio Resendiz y su esposa Bety. Gracias colegas, por su apoyo y amistad.

Agradezco a los Sinodales el tiempo invertido en mi investigación, Dr. González, Dr. Hommersand, Dr. Murray y Dr. Villareal, muchas gracias.

A los integrantes de la empresa privada PHYKOS S.A. de C.V. por su apoyo en Bahía de las Animas, Juvenal, Horacio y Baiza.

Deseo hacer mención especial del apoyo financiero que me otorgó la Universidad Autónoma de Baja California (UABC) y el Sistema de Investigación del Mar de Cortés (SIMAC/94/CM-11), para llevar a cabo esta investigación.

Agradezco también el apoyo financiero que recibí de la UABC al otorgarme una beca PROMEP, así como al CONACyT por la beca completa que recibí para realizar el Doctorado.

Pero principalmente, gracias Jehová Dios.

CONTENIDO	
	Página
Capítulo I	1
Introducción	1
Área geográfica	6
Capítulo II	10
Estructura, dinámica y reproducción de <i>C. pectinatus in situ</i>	10
Materiales y métodos	13
Resultados	15
Capítulo III	26
Ecología y dinámica de los propágulos	26
Materiales y métodos	28
Resultados	41
Capítulo IV	67
Fisiología de los propágulos	67
Materiales y métodos	69
Resultados	72
Capítulo V	79
Parámetros ambientales	79
Materiales y métodos	81
Resultados	82
Capítulo VI	86
Discusión	86
Literatura citada	113

LISTA DE FIGURAS

Figura	Descripción	Página
1.1	Localización del área de estudio en Bahía de Los Ángeles	8-9
2.1	Variación estacional de Biomasa (a), longitud (b), peso (c) y material de desecho (d) de <i>C. pectinatus</i> en Bahía de los Ángeles	16-18
2.2	Reproducción estacional de <i>C. pectinatus</i> en el manto de la Sílica en Bahía de los Ángeles durante nueve años de muestreo	19-20
2.3	Variación estacional de las fases reproductivas (a), y la precencia de plantas haploides/diploides al aplicar prueba de resorcinol (b) en <i>C. pectinatus</i> .	21-22
2.4	Esfuerzo reproductivo en <i>C. pectinatus</i> , expresado en número de cistócarpos y tetrasporangios por planta	24-25
3.1	Esquematzación y distribucion de los recolectores (a), y forma del recolector y diagrama que muestra la forma en que se recolectaron las esporas <i>in situ</i>	32-33
3.2	Distribucion y profundidad de los transectos instalados perpendiculares a la línea de costa y profundidad de instalación de los cuadrantes para detectar reclutamiento <i>in situ</i>	36-37
3.3	Diagrama de sarta con conchas recolectoras	39-40
3.4	Patrones temporales de liberación de esporas de <i>C. pectinatus</i> , bajo condiciones controladas de laboratorio en el período de 1994	42-43
3.5	Patrones temporales de germinación en <i>C. pectinatus</i> bajo condiciones controladas de laboratorio	45-46
3.6	Morfogenesis de las esporas y desarrollo de plántulas bajo condiciones controladas	48-49
3.7	Distribución, distancia entre recolectores y ubicación del manto de <i>C. pectinatus</i> en los periodos: a) 13-17 de febrero; b) 4 al 6 de abril; c) 24 al 28 de mayo; d) 29 de junio al 3 de julio; e) 1 al 5 de septiembre y f) 12 al 14 de noviembre	50-51

3.8	Densidad, dispersión y ubicación del manto de <i>C. pectinatus</i> en los periodos: a) 13-17 de febrero; b) 4 al 6 de abril; c) 24 al 28 de mayo; d) 29 de junio al 3 de julio; e) 1 al 5 de septiembre y f) 12 al 14 de noviembre de 1995	52-53
3.9	Dispersión vertical y horizontal de esporas en el manto de Bahía de los Ángeles	55-56
3.10	Desarrollo de plantulas de <i>C. pectinatus</i> a partir de esporas (a) y por crecimiento vegetativo (b)	61-62
3.11	Supervivencia de carpósporas (a) y tetrásporas (b) en suspensión	65-66
4.1	Efecto de la temperatura en el crecimiento de: plantulas esteriles(a); plantulas gametofitas (b); plantulas tetráspóricas (c); costras tetráspóricas (d) costras gametofitas (e).	74-75
4.2	Efecto de la oscuridad y la baja irradiancia en el crecimiento de los primeros estadios de desarrollo de <i>C. pectinatus</i>	77-78
5.1	Temperatura del agua en la Sílica, Bahía de Los Ángeles, en el período 1995-96	83-84
6.1	Desarrollo <i>in situ</i> de <i>C. pectinatus</i> por tejido vegetativo (a); las plantas macroscópicas (b) y esporas (c)	88-89
6.2	Historia de vida <i>in situ</i> de <i>C. pectinatus</i>	97-98

LISTA DE TABLAS

Tabla	Descripción	Página
3.1	Fecundidad y fertilidad de <i>C. pectinatus</i>	44
3.2	Número de esporas por fracción de recolector y por nivel, durante el muestreo del 13 al 17 de febrero de 1995	57
3.3	Número de esporas por fracción de recolector y por nivel, durante el muestreo del 4 al 8 de abril de 1995	57
3.4	Número de esporas por fracción de recolector y por nivel, durante el muestreo del 24 al 28 de mayo de 1995	58
3.5	Número de esporas por fracción de recolector y por nivel, durante el muestreo del 13 al 17 de febrero de 1995	58
3.6	Reclutamiento <i>in situ</i> determinado en cuadrantes permanentes a diferentes profundidades	59
4.1	Prueba de no adictividad para tejido vegetativo, plantulas y costras tetraspóricas y gametofitas de <i>C. pectinatus</i>	73
4.2	ANOVA paramétrico sin réplica, para comprobar efecto de temperatura e irradiancia en los diversos estadios de vida de <i>C. pectinatus</i>	73
5.1	Movimiento de sedimento en La Silica entre los cero y seis metros debajo del cero de marea	85

CAPITULO 1

INTRODUCCIÓN

En el norte del golfo de California, existen más de 328 especies de algas marinas (Norris 1975). La mayoría anuales, es decir, sin un talo evidente en verano cuando los máximos valores de temperatura e irradiancia se presentan en el año (Wynne y Norris 1976, McCourt 1984b, Bray 1988, Zertuche-González 1988, Pacheco-Ruíz *et al.* 1992). Sin embargo, se carece de datos que expliquen el destino de estas especies. Se sabe que las altas temperaturas de verano y otoño ($>29^{\circ}\text{C}$) reducen su crecimiento y son letales para la mayoría de las plantas en esa región (Norris 1975, Polne *et al.* 1981, Zertuche-González 1988, Pacheco-Ruíz *et al.* 1992). Con excepción de las algas calcáreas, no se observan talos evidentes durante este período crítico del año (Zertuche-González *et al.* 1995). Tampoco se reportan herbívoros que significativamente pudieran afectar la presencia o ausencia de las biomasas de macroalgas que se localizan en primavera y principios del verano (Dawson 1950, Barilotti y Zertuche-González 1990, Pacheco-Ruíz *et al.* 1992).

Para explicar la estrategia de supervivencia de estas algas, se requiere conocer la ecofisiología de sus estructuras reproductoras y su acoplamiento a un ambiente extremo, como es la región subtemplada del norte del golfo de California (Dawson 1960, Zertuche-González 1988, Espinoza-Avalos 1993).

En general, esporas, plántulas y plantas adultas de algas marinas de zonas frías y templadas, toleran bajas temperaturas e irradiancias por meses en estado

casi latente como si fuera un “banco de semillas” (Chapman, 1986) y reinician su crecimiento cuando las condiciones son favorables. Estos estadios de vida microscópicos resistentes a las bajas temperaturas son conocidos como “*overwintering stage*” (Hall y Murray 1998) o estadios resistentes a bajas temperaturas. En estas mismas zonas, altas temperaturas e irradiancias llegan a ser letales para plántulas y plantas adultas (Wynne y Norris 1976, Polne *et al.* 1980, Gallagher y Humm 1983, Lüning y Freshwater 1988, Pacheco-Ruíz *et al.* 1992, Lobban y Harrison 1994).

Existe discrepancia en cuanto al comportamiento que pudieran tener las esporas y los primeros estadios de vida de las algas a condiciones extremas *in situ*. Amsler y Neushul (1991) dicen que las esporas de algas marinas se comportan diferente de semillas y esporas de plantas terrestres, y que en muchos aspectos, las esporas de las algas son más parecidas a larvas de invertebrados bentónicos pues son capaces de proveer, al menos en parte, sus requerimientos de carbón vía fotosíntesis. Por esta razón, las esporas de las algas no están adaptadas a pasar largos períodos de inactividad (latencia) en suspensión o después del asentamiento (Lüning 1980, Santelices 1990). De hecho, se ha demostrado bajo condiciones de laboratorio que el máximo periodo de supervivencia de una espора en suspensión no es mayor de siete días y que estas comienzan a germinar 24 horas después del asentamiento, pudiéndose extender a cinco o doce días (Anderson y Bolton 1985, Correa *et al.* 1985, Santelices 1990). Por otro lado, Chapman (1986) menciona que muchos estadios de algas funcionan como un “*banco de semillas*”, con este termino el describe la

habilidad que pueden tener diferentes estadios microscópicos de las algas en las diferentes fases de su historia de vida, para sobrevivir a condiciones adversas, por medio de suspender casi totalmente su crecimiento, hipótesis que en la actualidad es apoyada por otros investigadores (Santelices 1991, Hoffman y Santelices 1991, Hall y Murray 1998). Lo anterior podría explicar la permanencia de plantas estrictamente anuales y endémicas del norte del golfo de California, cuando las temperaturas e irradiancias son extremadamente altas en los períodos críticos de verano y el tejido algal por su tamaño es imperceptible en la zona (septiembre/octubre) (Pacheco-Ruíz *et al.* 1992).

La estrategia de supervivencia de estas algas sugiere la hipótesis de que las plantas adultas soportan solo temperaturas de ambientes templados (Pacheco-Ruíz *et al.* 1992), y sus esporas o plántulas toleran intervalos mayores, ya el efecto que estos factores pueden tener en poblaciones de climas extremos, como el golfo de California, donde se exponen a un gradiente de hasta 17 °C en el año, pueden ser aún más determinantes que en climas templados o tropicales, donde los gradientes son menores (Zertuche-González, 1988, Pacheco-Ruíz *et al.*, 1992). Por ello, esta investigación propone que en el golfo de California las plantas sobreviven por medio de estadios microscópicos resistentes a las altas temperaturas e irradiancias; es decir un “*oversummering stages*” o “*estadio resistente de verano*”.

Por lo mismo, esta investigación se centró principalmente en describir y evaluar los procesos reproductivos del alga roja *Chondracanthus pectinatus* (Dawson) L. Aguilar & R. Aguilar, especie estrictamente anual y endémica de la

región norte del golfo de California, la cual es dominante en Bahía de los Ángeles, presenta alto crecimiento ($10.6\% \text{ día}^{-1}$), productividad ($209 \text{ mg C g}^{-1} \text{ seco h}^{-1}$) y es considerada económicamente importante por su contenido de carragenano (híbrido κ, ι) (Cabello-Pasini 1988, Zertuche-González 1988, Zertuche 1989, Barilotti y Zertuche-González 1990, López-Acuña 1990, Pacheco-Ruiz *et al.* 1992, Zertuche-González *et al.* 1995, Pacheco-Ruiz y Zertuche-González 1996a). Sin embargo, se desconoce donde o en que forma se encuentra cuando no se detecta *in situ*. El esclarecimiento de su historia de vida, con énfasis en su reproducción, dinámica, fisiología de sus esporas y tejido vegetativo, permitirá definir su estrategia de permanencia, correlacionando los resultados con otras especies de macroalgas anuales y endémicas del golfo de California.

Por lo tanto, este estudio considera una aproximación ecofisiológica en *C. pectinatus*, que describirá su historia de vida *in situ* y los factores que le controlan; de modo que explique su permanencia en el campo año tras año a pesar de los períodos crítico de verano. Por lo mismo, se dará seguimiento *in situ* de la especie, para conocer su período de reproducción, proporción de fases, esfuerzo reproductivo, fecundidad, fertilidad, dispersión, reclutamiento, y período de vida de sus esporas en suspensión. También, se prueba la hipótesis nula de que las esporas, plántulas y el tejido vegetativo de plantas adultas, presentan características fisiológicas diferentes; donde las esporas y las plántulas pudieran ser más resistentes a altas temperaturas e irradiancias, que el tejido vegetativo de plantas adultas.

Esta investigación, contribuye al creciente número de estudios ecológicos de campo en macroalgas, que se realizan en el golfo de California. De hecho, se tendrá una descripción ecofisiológica de la historia de vida en *C. pectinatus* con un entendimiento más claro de su estrategia de supervivencia, el cual pudiera ser extrapolado a otras especies o zonas geográficas del mundo.

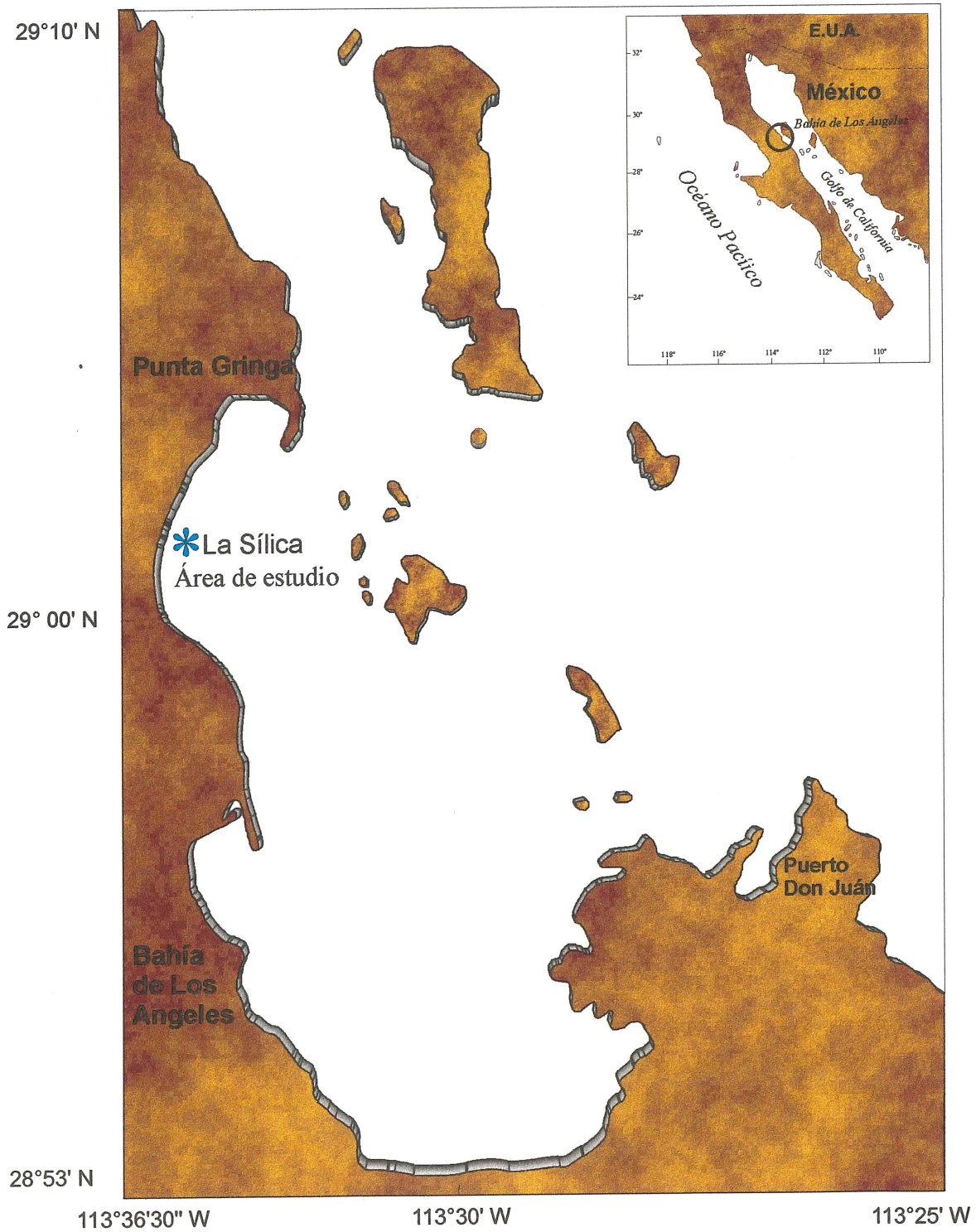
ÁREA GEOGRÁFICA DE ESTUDIO

Bahía de los Ángeles se localiza entre los 28° 53' 00" y 29° 10' 00" latitud N y 113° 25' 00" y 113° 36' 30" longitud W en la costa noroeste del golfo de California. Es una zona influenciada por surgencias provenientes de las aguas profundas del Canal de Ballenas y caracterizada por una fuerte mezcla por mareas (Roden y Groves 1959, Bray y Robles 1991), por lo que la concentración de nutrientes en el área es relativamente alta sobre todo en invierno y primavera (Álvarez-Borrego *et al.* 1978, Castro-Montoya *et al.* 1987). Los fosfatos, nitratos y silicatos fluctúan de 2, 13 y 29 μm en abril/mayo, bajando a 1, 4 y 14 μm durante octubre (Álvarez Borrego *et al.* 1978), reportándose concentraciones aún menores de 2 μm de nitratos en verano (Delgadillo-Hinojosa *et al.* 1997). En la región, se han predicho dos tipos de circulación marina inducidas por el viento, la de invierno, primavera y otoño cuya entrada de agua es por La Gringa e isla Ventana con flujo hacia SW paralelo a la costa que se extiende hasta el Rincón y tiene salida por el canal sur, entre isla Cabeza de Caballo y Punta Roja. La de verano, cuya entrada de agua es por el canal sur, la cual se divide en dos ramas una que se dirige hacia el oeste por entre las islas Ventana y Cabeza de Caballo y la otra se dirige hacia el sur hasta llegar al Rincón, posteriormente sigue el contorno de la bahía dirigiéndose hacia el noroeste, dando vuelta a toda la bahía, saliendo por Punta Gringa. Las corrientes residuales inducidas por las mareas en Bahía de los Ángeles son débiles ($<0.005 \text{ cm s}^{-1}$), debido a las bajas velocidades de las corrientes de marea ya que la batimetría presenta pendientes suaves; por

otra parte, las corrientes forzadas por el viento local muestran magnitudes altas (25 cm s^{-1}) en algunas zonas (Amador-Buenrostro *et al.* 1991).

El área de muestreo se localizó en una playa llamada La Sílica (fig. 1.1). La zona entre mareas de este lugar la constituyen principalmente rocas volcánicas y fragmentos de cantos. El sublitoral es arenoso, con ocasionales afloramientos volcánicos, esporádicos cantos y conchas de moluscos. La temperatura en el agua de mar fluctúa de $14.0\text{-}20.0^\circ \text{C}$ en invierno/primavera y de $31.0\text{-}25.0^\circ \text{C}$ en verano/otoño. La irradiancia ambiental es de $1050\text{-}1750 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en invierno/primavera y de $1800\text{-}1500 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante verano/otoño. A cuatro metros de profundidad fluctúa entre $500\text{-}300 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en invierno/primavera y de $100\text{-}600 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante verano/otoño (Zertuche-González 1988).

Fig.1. 1. Localización del área de estudio en Bahía de Los Ángeles.



CAPITULO 2

ESTRUCTURA, DINÁMICA Y REPRODUCCIÓN DE *Chondracanthus pectinatus* IN SITU.

El golfo de California se considera un sistema dinámico y productivo (Alvarez-Borrego 1983), un laboratorio natural por su relativo "aislamiento" oceanográfico, variabilidad climática y riqueza de especies endémicas (Espinoza-Avalos 1993). Las investigaciones en macroalgas con enfoques florísticos, taxonómicos, de distribución y ecológicos con interés comercial, han sido relativamente amplias en la región (Espinoza-Avalos 1993; González-González *et al.* 1996), esto llevó a la hipótesis que apoya la existencia de grandes volúmenes de algas en el norte de esta región, ya que es un área con influencia de aguas frías ricas en nutrientes que provienen del Canal de Ballenas (Alvarez-Borrego *et al.* 1978, Castro-Montoya *et al.* 1978; Bray 1988 a, b, Pacheco-Ruíz y Zertuche-González 1996). Entre las especies de macroalgas con posibilidad de tener mayor abundancia está *Chondracanthus pectinatus* (Zertuche-González *et al.* 1995, Pacheco-Ruíz y Zertuche-González 1996), especie anual y endémica que aparece a finales de otoño (noviembre) y llega a ser la especie más abundante en primavera. La cual desaparece completamente a mediados del verano (agosto) cuando se incrementa la temperatura del agua hasta 30° C o más *in situ* (Zertuche-González 1988). Su máxima biomasa (398 ± 119 peso seco m^{-2}) y crecimiento ($10.6\% \text{ día}^{-1}$) se reporta a finales de primavera (Zertuche-González 1988, Cabello-Pasini 1988, Pacheco-Ruíz *et al.* 1993). Pero, se desconoce la estrategia que le da permanencia *in situ*.

C. pectinatus es una planta estrictamente anual (Zertuche 1989, Pacheco-Ruíz *et al.* 1993). Por lo tanto, se acepta a la reproducción como el factor principal que contribuye a la permanencia *in situ* de *C. pectinatus* y no se desecha la posibilidad de que nuevas generaciones provengan de crecimiento vegetativo como se ha detectado en otras macroalgas (Dixon 1973, Hansen y Doyle 1976, Hansen 1977, 1981). Sin embargo, poco o nada se conoce sobre este comportamiento biótico en *C. pectinatus*.

Estudios de historias de vida en Gigartinales se han descrito considerablemente en las últimas décadas, usando técnicas de cultivo bajo condiciones controladas (Polanshek y West 1977, West *et al.* 1978, 1983, Chen y McLachlan 1972, 1980, West y Guiry 1982, Zupan y West 1988). Empero, poco se ha hecho para historias de vida en poblaciones naturales de este orden (May 1986). Los aspectos más estudiados son, períodos de reproducción, proporción de fases y esfuerzo reproductivo (Hansen y Doyle 1976, Bhattacharya 1985, May 1986, Ballesteros *et al.* 1990, 1991, Dyck y DeWreede 1995). Respecto a proporción de fases, su interpretación es incierta, algunos reportan dominancia de plantas gametófitas sobre esporófitas, o viceversa y existen casos donde no hay reporte de fase masculina en poblaciones naturales (Melo y Neushul 1993). Además, no existen estudios específicos sobre estos temas en *C. pectinatus*, sólo se asume que tiene una historia de vida isomórfica; con plantas gametófitas femeninas con cistocarpos a todo lo largo, la planta masculina y sus espermacios nunca se han localizado, por lo que se desconocen. La fase tetraspórica presenta pequeños nematecios tetrasporangiales embebidos en masas asociados a la

base de sus espinas. La mayoría de las plantas se localizan con abundantes estructuras reproductoras (tetrasporangios y cistocarpos) en primavera (Dawson 1961, Norris 1975, Zertuche-González *et al.* 1995). A pesar de lo poco que se conoce de su reproducción, la hipótesis es que esta juega un papel primordial en la estrategia que utiliza *C. pectinatus* para permanecer y sobrevivir al ambiente ecológico extremo del norte del golfo de California (verano/otoño). El tener conocimiento de esta variable biológica, es un indicador de cuando las condiciones ambientales son las más favorables para su desarrollo y pudiera representar una medida de su potencial reproductivo.

Por lo anterior, se realizaron colectas de *C. pectinatus* con la finalidad de determinar la variación estacional de la población en el tiempo, conocer el período exacto de reproducción, su proporción de fases, esfuerzo reproductivo y la época de desintegración del tejido, con el objetivo de correlacionar estas variables con su permanencia *in situ*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Entre noviembre de 1994 y diciembre de 1995, se realizaron colectas mensuales de *C. pectinatus*. Para determinar la variación estacional de la biomasa, se utilizó un cuadrante de 50 x 50 cm (2500 cm²). El número de muestras requeridas se calculó con un 15% de error por muestreo, utilizando el método de Downing y Anderson (1985):

$$n = 5.75 x^{-0.433} A^{-0.157} p^{-2}$$

n= número de muestra

x= biomasa promedio

A= tamaño de cuadrante

p= precisión o error

Los muestreos fueron aleatorios en el interior del manto. La unidad de muestreo se colocó en el fondo y se colectó toda planta contenida en el área, por buceo autónomo. Se realizó una colecta de 45 muestras como mínimo por muestreo. El tejido se lavó con agua dulce para remover exceso de sales y se secó hasta peso constante, a 60 °C (Brinkhuis 1985). La misma metodología se utilizó para cuantificar el material de desecho de *C. pectinatus* en la playa durante abril/agosto de 1995.

En el período 1986-94, se realizaron 26 colectas esporádicas de fragmentos de *C. pectinatus* (n=60) en forma aleatoria, por buceo autónomo. En

el laboratorio, cada fragmento se separó por fase directa o indirectamente con la ayuda de un microscopio estereoscópico y compuesto.

Entre noviembre de 1994 y diciembre del 95, se realizaron colectas mensuales y aleatorias de plantas completas ($n > 40$), adheridas al sustrato por su órgano de fijación. Las plantas de ambos muestreos se preservaron en formaldehído al 4% en bolsas de plástico oscuras y se etiquetaron para su análisis posterior (Dawson 1966).

En el laboratorio, cada planta se midió, pesó y se separó por fase, siguiendo la metodología anterior. A las plantas estériles, se les aplicó la prueba del resorcinol (Garbary y DeWreede 1986).

El esfuerzo reproductivo se calculó en cada planta cistocárpica y tetraspórica que se recolectó en el período 94-95. En las plantas de noviembre y marzo, se realizó un conteo bajo microscopio estereoscópico de toda estructura reproductora, obteniendo la densidad de cistocarpos y tetrasporangios por planta. Entre abril y junio, cada planta se dividió en tres fracciones; basal, media y apical, ya que durante este período se presentó mayor densidad de estructuras por planta. De cada fracción, se separó aleatoriamente 30 gramos peso húmedo de muestra y sobre cada gramo se calculó la densidad de estructuras reproductoras. El resultado se extrapoló a toda la fracción, para estimar densidad de estructuras por planta.

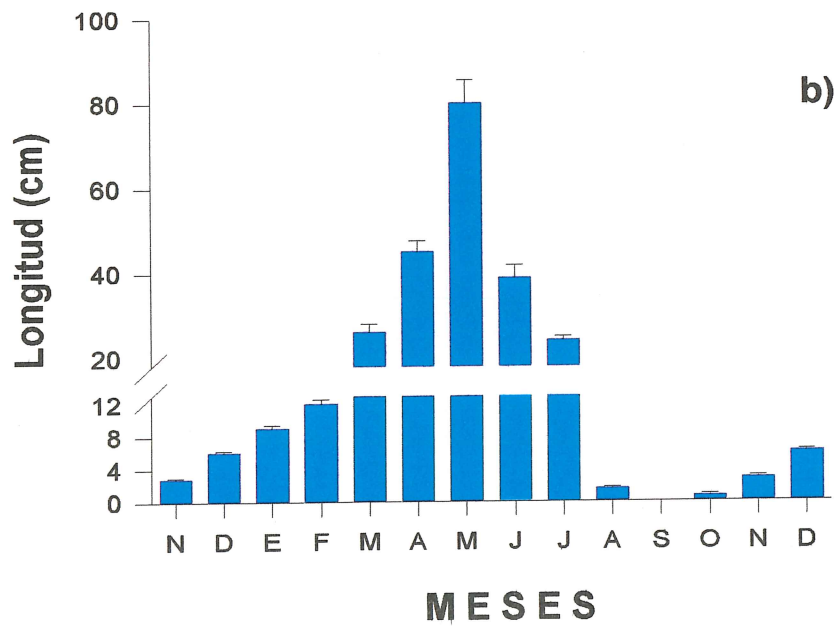
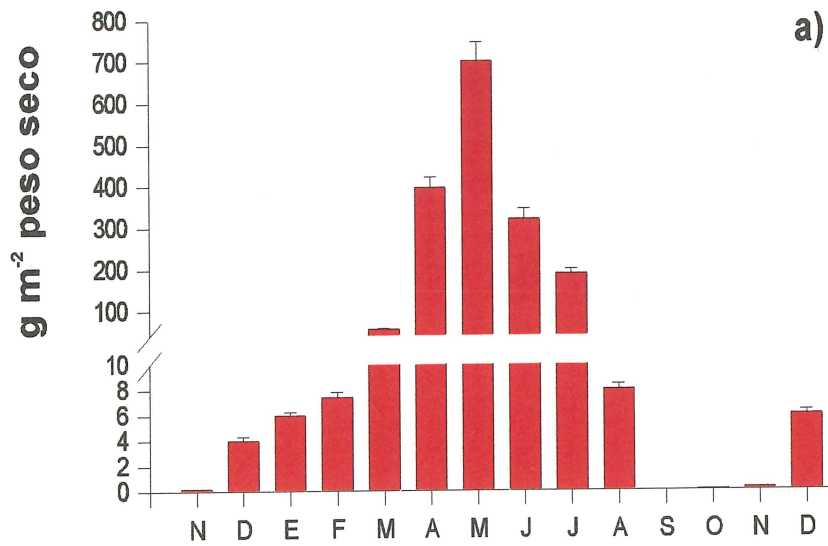
RESULTADOS

La máxima biomasa (731 ± 11 g secos m^{-2}), longitud (80 ± 5.5 cm planta $^{-1}$) y peso (509 ± 94 g secos planta $^{-1}$), se localizó en primavera (mayo) y la mínima biomasa (0.5 ± 0.001 g secos m^{-2}), longitud y peso (2.8 ± 0.15 cm; 0.006 ± 0.0006 g húmedos) “cuantificable *in situ*”, en otoño (octubre) (figs. 2.1 a, b y c). Los primeros fragmentos de desecho de *C. pectinatus* en playa, se localizaron mediados de primavera (abril) (100 gm $^{-2}$ peso seco). En verano (junio), la mayoría de las plantas se fragmentaron en trozos pequeños (10-15 cm longitud) y el material de *C. pectinatus* (< 1.5 cm longitud) se localizó en suspensión en la columna de agua, sobre el fondo en proceso de descomposición o se depositó en la playa, con biomasa de ≈ 4.6 Kg m^{-1} de línea de costa peso seco (fig. 2.1 d). El material presentó 90% de humedad, independientemente de la época del año.

En los periodos 86-94 y noviembre 94-diciembre 95, el mayor porcentaje de plantas carpospóricas se localizó en primavera y principios de verano (marzo/julio) (25 a 62%). El porcentaje de plantas tetraspóricas siempre fue menor que las carpospóricas. En el año de 1990, no se localizaron tetraspóricas *in situ*. Del 40 al 50% de las plantas monitoreadas entre 86 y 94, no se reprodujeron. La esterilidad en el periodo 94-95 fluctuó entre 30 y 35% (fig. 2.2 y 2.3 a).

Con la prueba del resorcinol, se determinó mayor porcentaje de plantas haploides (n), o con κ -carragenano (masculinas o femeninas), que diplóides (2n), o con ξ -carragenano (tetraspóricas), en el periodo 94-95. En primavera (mayo),

Fig. 2.1. Variación estacional de biomasa (a), longitud (b), peso (c) y material de desecho en playa (d) de *C. pectinatus* en Bahía de Los Ángeles ($\pm$ = ES, n= 40).



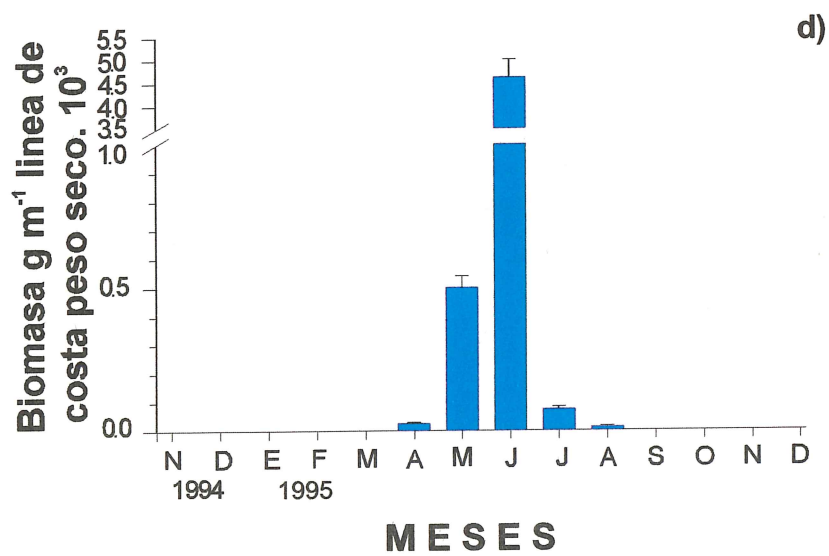
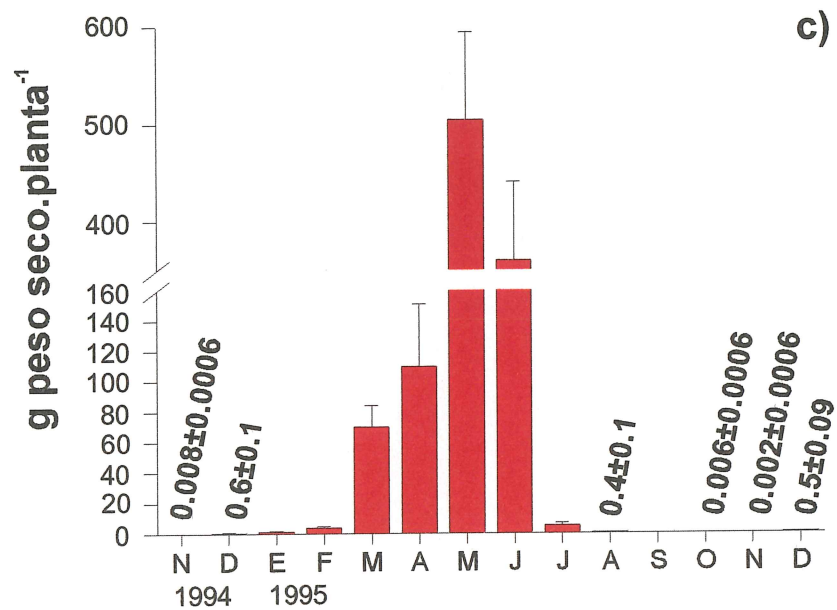


Fig. 2.2. Reproducción estacional de *C. pectinatus* en el manto de La Sílica, en Bahía de Los Ángeles, durante nueve años de muestreo [n=60].

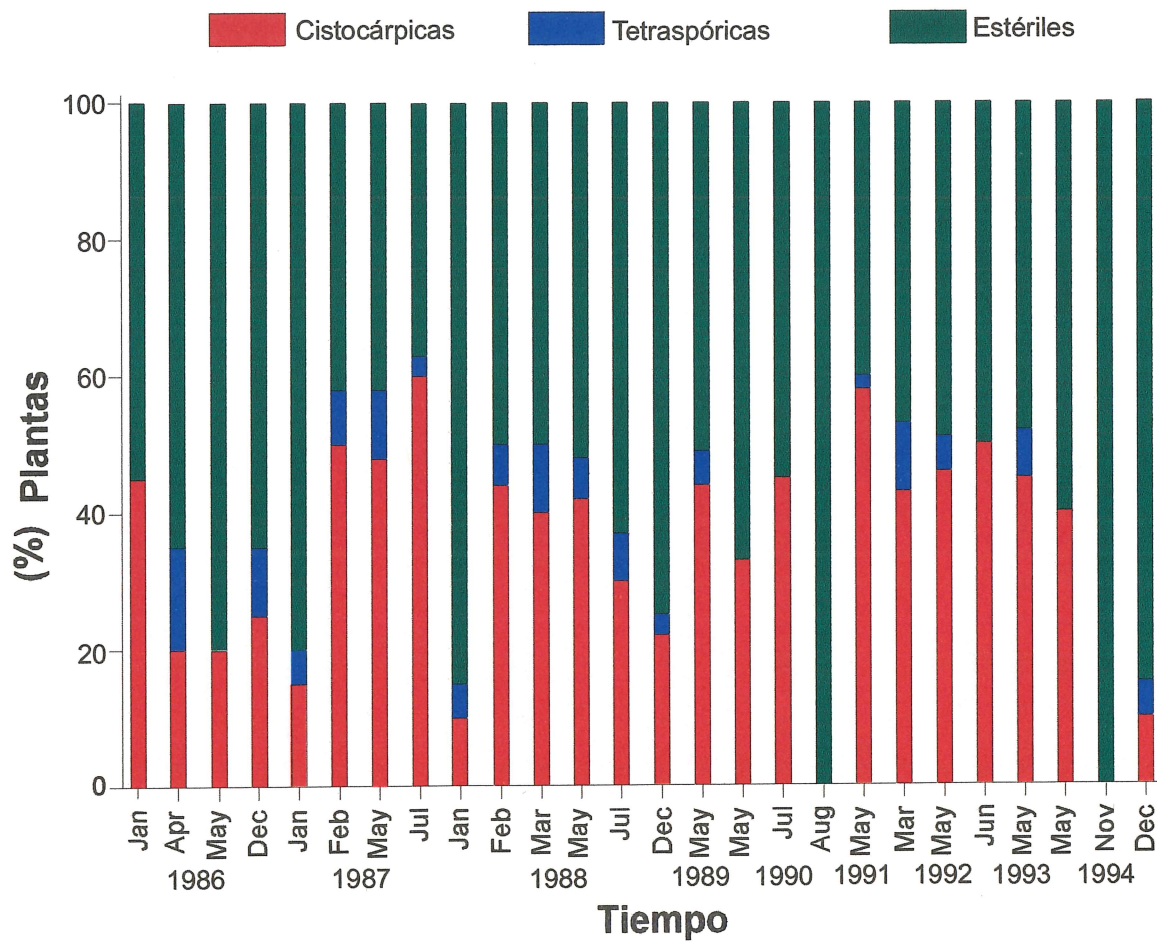
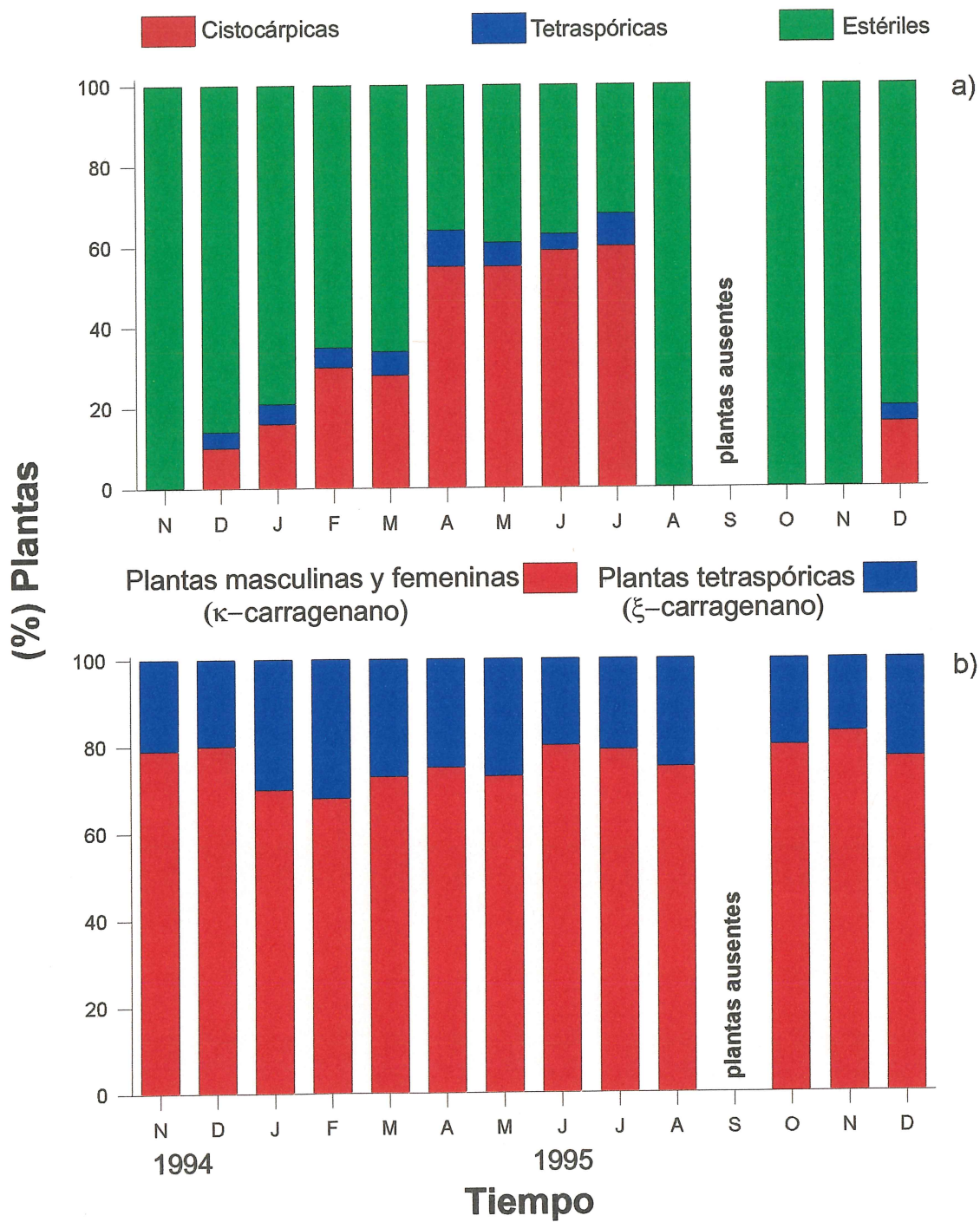


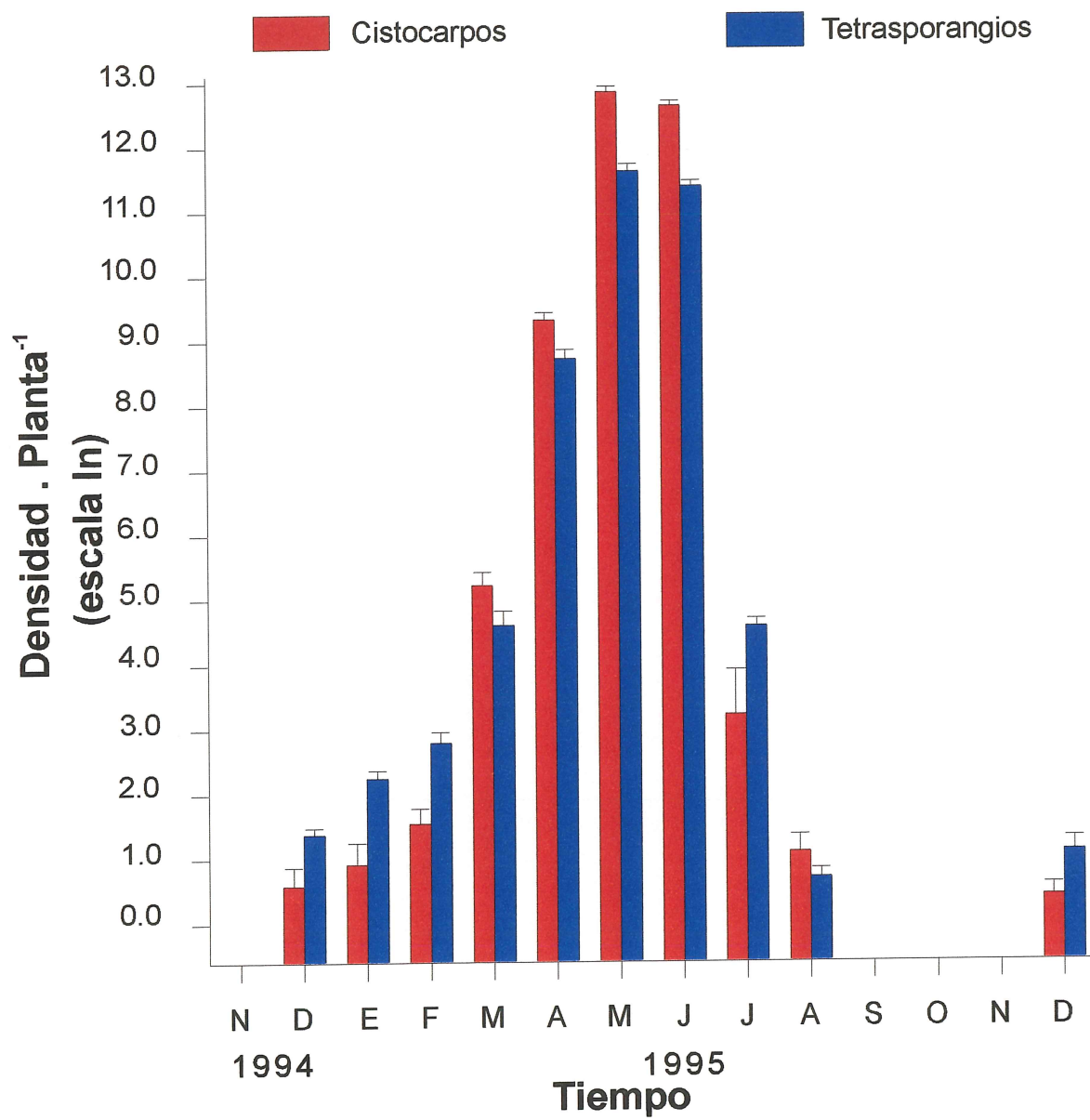
Fig. 2.3. Variación estacional de las fases reproductivas (a), y la presencia de plantas haploides/diploides al aplicar la prueba del resorcinol (b) en *C. pectinatus* (n=40).



70% de la población fue haploide (n), y 30% fue diplóide (2n), con proporción de 4:1 plantas gametófitas vs tetrasporófitas respectivamente (fig. 2.3 b).

La primera reproducción se detectó en invierno (diciembre), en plantas de 6.0 ± 0.3 cm de longitud, con baja densidad de cistocarpos y nematecios tetrasporangiales (1.8 ± 0.6 vs 4 ± 0.6 planta⁻¹). Estos se incrementaron exponencialmente en primavera (abril), con máxima densidad en mayo ($384,170 \pm 34,200$ cistocarpos y $11,270 \pm 12,033$ tetrasporangios planta⁻¹) (fig. 2.4). Nunca se detectaron plantas masculinas.

Fig. 2.4. Esfuerzo reproductivo en *C. pectinatus*, expresado en número de cistocarpos y tetrasporangios por planta ($\pm$ = ES, n=40).



CAPITULO 3

ECOLOGÍA Y DINÁMICA DE LOS PROPÁGULOS

Uno de los aspectos de la biología reproductora de las algas rojas estudiado en especies de importancia económica, es la fecundidad en uno o más de sus estadios de vida y la fertilidad de sus propágulos (Suto *et al.* 1950a,b, Oza y Krishnamurthy 1968, Umamaheswara-Rao 1974, Pacheco-Ruíz *et al.* 1989, 1993, Garza-Sánchez 1997). La cantidad de esporas que libera una alga, representa una medida de su potencial reproductivo y es un indicativo de cuando las condiciones ambientales son más favorables para esta actividad (Guzmán del Prío *et al.* 1972). En macroalgas, la espora (carpóspora o tetráspora) desempeña un papel importante en la permanencia, dispersión, reclutamiento y abundancia de poblaciones naturales. Esto es más significativo en poblaciones estrictamente anuales donde la nueva generación y permanencia *in situ*, depende estrictamente de propágulos; dada la ausencia de material vegetativo que contribuya a la generación de nuevas plantas por crecimiento vegetativo, como se demostró para *Eucheuma uncinatum* (Setch. & Gard.) Daw., *Gracilariopsis lemaneiformis* (Bory) Dawson, Acleto *et* Foldvik y *Sargassum* spp del golfo de California (McCourt 1984a,b, Zertuche-González 1988, Pacheco-Ruíz y Zertuche-González *et al.* 1999).

La hipótesis es que las carpósporas y tetrásporas de *C. pectinatus* son el medio o la estrategia de permanencia y supervivencia al extremo ambiente

ecológico del norte del golfo de California. Sin embargo, se desconoce la dinámica que permite a la espora sobrevivir, dispersarse y reclutarse, de tal forma que, permanentemente continúen apareciendo poblaciones naturales de *C. pectinatus* en la región norte del golfo de California.

Por ello, se cuantificó bajo condiciones controladas la fecundidad de las plantas carposporofitas y tetrasporofitas de *C. pectinatus*, la germinación de sus propágulos (fertilidad), su tiempo de vida en suspensión y se describió su tipo de germinación. Además, se determinó *in situ* el período de liberación, dispersión y reclutamiento de los propágulos, con el objetivo de conocer la dinámica y estrategia de la espora que da lugar a la nueva generación de *C. pectinatus*.

MATERIALES Y MÉTODOS.

En el manto de la Sílica en Bahía de los Ángeles (fig. 1.1), se realizaron seis colectas aleatorias de plantas de *C. pectinatus*, en diferentes épocas del año (enero, marzo, mayo, julio, noviembre y diciembre de 1994). En cada colecta se tomaron al azar 15 plantas cistocarpicas y 15 tetraspóricas. De estas, se seleccionaron seis de cada fase, se pusieron en bolsas oscuras con agua de mar, se introdujeron en el interior de una hielera con hielo y se transportaron al laboratorio. Sobre cada planta ($n=12$), se realizó una colecta aleatoria de ramificaciones con cistocarpos y nematecios tetrasporangiales hasta obtener tres gramos húmedos por planta. Los fragmentos se limpiaron, dejándolos libres de epífitas y epibiontes. En el interior de una caja de Petri (9.5 cm de diámetro por 7.5 de alto), se colocó un gramo de material, cada planta tuvo dos réplicas. En cada gramo de material se cuantificó el número total de cistocarpos y tetrasporangios bajo un microscopio estereoscópico. A cada caja se le agregó 380 ml de agua de mar filtrada y pasada por luz ultravioleta (UV). Posteriormente se introdujeron en un incubador (Precision), bajo las siguientes condiciones controladas: temperatura 18° C; irradiancia 23 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; salinidad 33.5 y fotoperíodo 12:12 luz:oscuridad (L:O), con el objetivo de determinar la fecundidad por fase.

Cada 24 horas, el gramo de planta se cambió a una nueva caja de Petri con agua de mar filtrada y a 18° C para evitar cualquier efecto térmico y se colocó de nuevo en el incubador. El exceso de agua de mar de las cajas de Petri

se decantó, las carpósporas y tetrásporas liberadas se recolectaron despegándose del fondo de la caja con un pincel de cerdas finas. Las esporas junto con el agua de mar se depositó en un tubo de ensayo, el cual se colocó sobre un agitador eléctrico por tres minutos para homogeneizar la muestra. Con un gotero, se colocó una muestra sobre un hematocímetro y se contó el número de esporas con un microscopio compuesto (Guillard 1973). El número de réplicas por muestreo dependió de la variabilidad entre los conteos, el promedio fue de 20 ± 5 . El número de esporas que se cuantificó, se extrapoló a la cantidad de mililitros de cada tubo de ensayo, obteniendo así, el total de esporas liberadas por día y por gramo de planta en peso húmedo ($n=18$). Por separado, se calculó el error por manejo (0.5%), al contabilizar las esporas que se drenaron junto con el exceso de agua o que quedaron adheridas al fondo de la caja de Petri o entre las cerdas del pincel.

El total de esporas liberadas por día y por fase (carpósporas y tetrásporas), se concentró en un vaso de precipitado, la muestra se homogeneizó y una submuestra se inoculó en una caja de Petri de 8.5 cm de diámetro por 1.5 de alto, con cinco réplicas ($n=6$), este procedimiento se realizó durante todos los días de liberación. El número de propágulos por caja fue de 100 ± 10 . Las esporas crecieron en agua de mar enriquecida con medio Provasoli's (Bold y Wynne 1978), con cambios cada tercer día. Las cajas de Petri se pusieron en un incubador bajo las condiciones del experimento anterior por 30 días, después de los cuales se obtuvo la viabilidad por fase o el porcentaje de germinación.

A los resultados se les probó homogeneidad de varianza con una prueba de Cochran, Bartlett y se analizaron con un ANOVA (Zar 1984).

Material de carpósporas y tetrásporas se colectó a diario durante los primeros ocho días, posteriormente a los 15, 30 y 45 días de su liberación. El material se midió (micrómetro) y dibujo para determinar su morfogénesis.

Para estimar el período de vida de un propágulo en suspensión, se uso una caja de Petri de 380 ml, a la cual se le agregó 360 ml de medio Provasoli's y sobre los primeros cinco centímetros de líquido se puso una malla de dos milímetros de luz, con 10 g húmedos de material reproductivo por fase de *C. pectinatus*. El experimento se realizó sobre una plancha de agitación calibrada a 80 revoluciones min.⁻¹. Cada fase tuvo dos réplicas. Después de 24 horas de liberación, la maya con material se sacó y se cuantificó el total de esporas por caja, al extraer 15 muestras de 50 µl por caja, utilizando una pipeta automática (Eppendorf) de 10-100 µl. Sobre cada volumen se realizó un conteo directo y completo de esporas diariamente con la ayuda de un microscopio esteroscópico (Zeiss). Dado que la mortalidad de las esporas se incrementó con el tiempo, la unidad de muestreo (volumen) se incrementó a 100, 200 y 1000 µl; para lo cual se utilizó una pipeta automáticas de 100-1000 µl. El experimento se realizó en un incubador bajo las siguientes condiciones controladas: temperatura 18° C; irradiancia 23 µmol quanta m⁻² s⁻¹; salinidad 33.5 y fotoperíodo 12:12 (L:O).

A los resultados se les probó homogeneidad de varianza con una prueba de Cochran, Bartlett y se analizaron con un ANOVA (Zar 1984).

Además, se realizaron cinco colectas de esporas *in situ*, al establecer 22 recolectores en forma radial a partir del centro del manto (fig. 3.1a), el centro y su dimensión se determinó con buceo autónomo, al marcar con boyas sus límites paralelos a la línea de costa y perpendiculares a la misma. Con dos teodolitos en tierra se interceptaron las marcas y se obtuvieron las coordenadas, definiendo su área y distribución. Lo anterior se realizó antes de cada muestreo. La primer recolecta se realizó del 13 al 17 de febrero, la segunda del 4 al 8 de abril, la tercera del 24 al 28 de mayo, la cuarta del 29 de junio al 3 de julio, la quinta del 1 al 5 de septiembre y la sexta del 12 al 16 de noviembre de 1995.

Cada recolector (cuerdas nylon blancas N°. 30, de dos milímetros de grosor), se suspendió desde la superficie (por una boya) hasta el fondo (muerto de concreto) (fig. 3.1b). Para su instalación se utilizó una lancha inflable Zodiac Mark II con motor fuera de borda. Tres recolectores se colocaron en dirección norte (16, 17 y 18), tres al sur (1, 2 y 3), uno frente al centro del manto (22, zona somera) y cuatro al este (8, 9, 10 y 11, zona profunda). Se colocaron dos transectos oblicuos con cuatro recolectores, uno en dirección noreste (12, 13, 14 y 15) y otro sudeste (4, 5, 6 y 7). Finalmente, se instalaron tres recolectores en el interior del manto, uno en cada extremo y el del centro (19, 20 y 21) (fig. 3.1a). La distancia y ubicación exacta de los recolectores se determinó en cada colecta mediante la toma de sus ángulos con dos teodolitos ubicados en la costa. Después, se graficó su distribución y se calculó la distancia entre recolector mediante el programa Autocad Versión 13.

Fig. 3.1 Esquematización y distribución de los recolectores (a), forma del recolector y diagrama que muestra la forma en que se recolectaron las esporas *in situ* (b). (S=superficie, 1,2,3... ∞ = Profundidad en metros, F= Fondo).

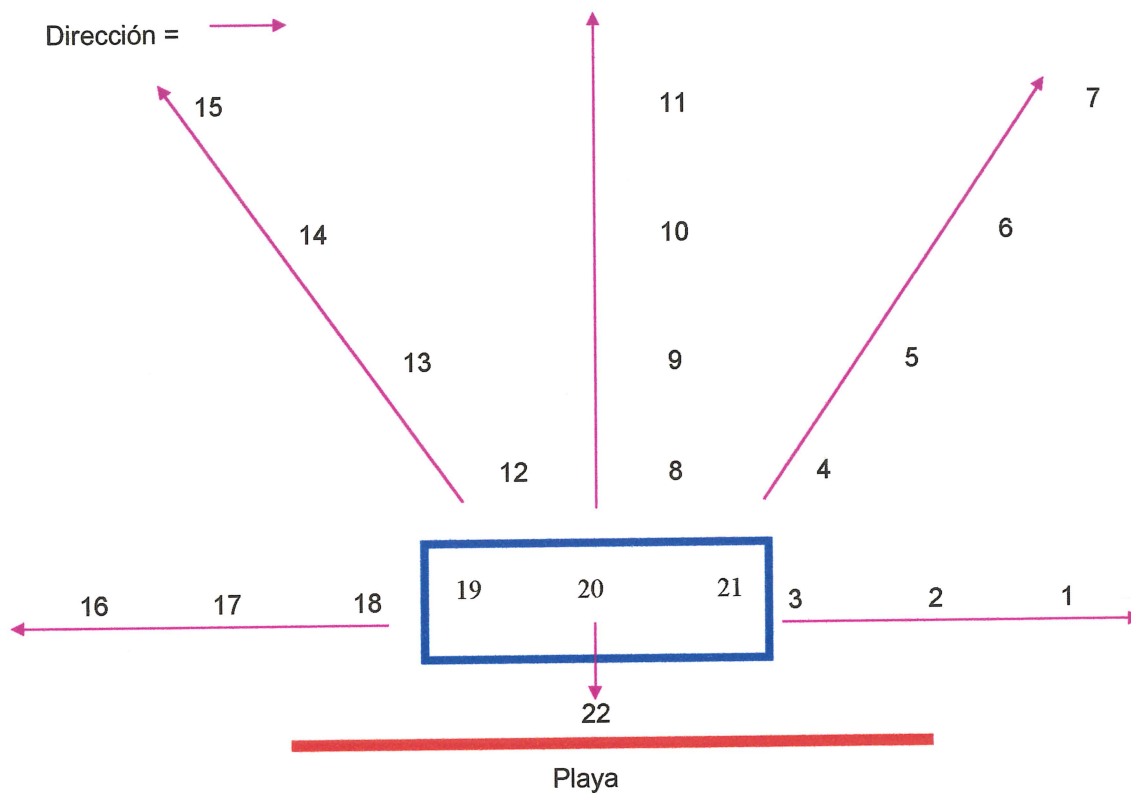
No. = Estaciones de recolectores

a)

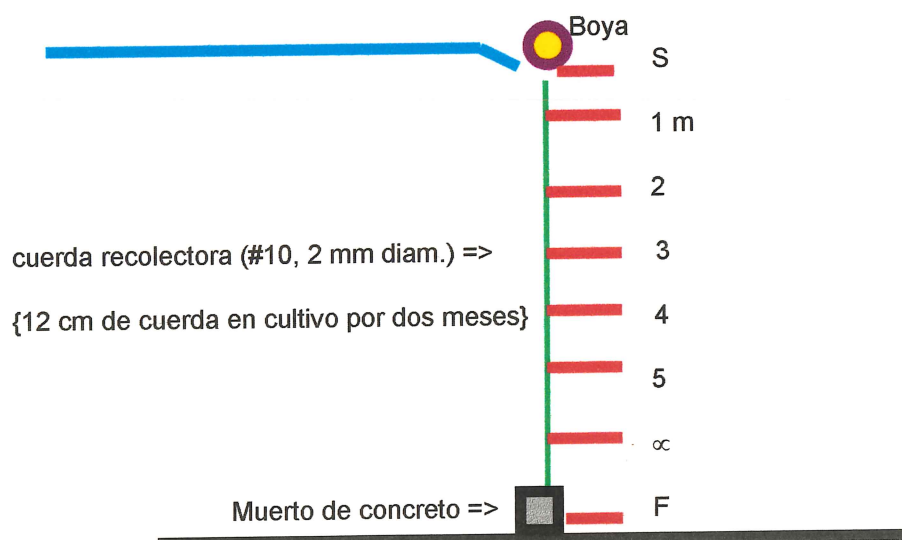
Manto = 

Línea de costa = 

Dirección = 



b)



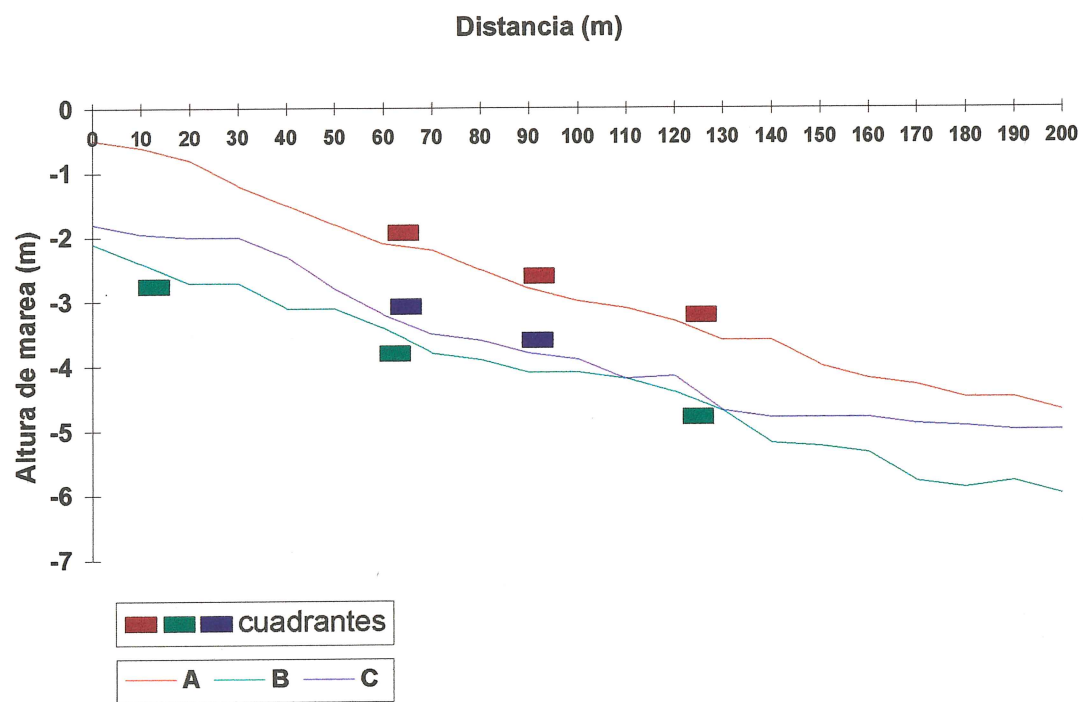
Después de un período de cinco días en el mar (Amsler y Searls 1980), las cuerdas recolectoras se extrajeron, etiquetaron y pusieron en agua de mar en el interior de bolsas de plástico oscuras, dentro de una hielera con hielo y se transportaron al laboratorio, donde cada cuerda se fraccionó a cada metro de profundidad, tomando una muestra parcial de 15 cm de longitud (fig. 3.1b), con un superficie o área de 100 mm². Cada fracción se etiquetó (cinta de plástico) con datos de la estación y profundidad correspondiente al recolector. La fracción de cuerda con “esporas”, se colocó en un carboy (20 L) donde se cultivó por 60 días, tiempo suficiente para que las plántulas de *C. pectinatus* fueran visibles e identificables (≈ 3 mm de longitud). El agua de mar para el cultivo se esterilizó con cloro comercial. Cada carboy se llenó a su máxima capacidad con agua de mar prefiltrada y pasada por UV; y se agregó seis mililitros de cloro comercial. El agua reposó bajo ese tratamiento por 24 horas, quitándosele el exceso de líquido hasta dejar un volumen de 18 litros. El cloro se neutralizó con tres y medio mililitros de tiosulfato de sodio 1 M, durante dos horas con burbujeo de aire. El medio de cultivo utilizado fue el Provasoli's (Bold y Wynne, 1978); además de 15 mg l⁻¹ de penicilina G, 15 mg l⁻¹ estreptomycin y 15 mg l⁻¹ GeO₂, con el propósito de controlar bacterias y diatomeas. Las cuerdas en el recipiente(s) completo se introdujeron en un incubador (Precisión). El carboy se mantuvo con burbujeo de aire, con el propósito de inyectar dióxido de carbono y dar movimiento al cultivo. El incubador se mantuvo a 18 ± 1 °C, 45 $\mu\text{mol quanta m}^2 \text{ s}^{-1}$ y a un fotoperíodo de 12:12 (L:O). Las cuerdas se analizaron al microscopio estereoscópico dos meses después, para determinar el número de plántulas de *C. pectinatus* que crecieron

por fragmento de cuerda. Los datos de fijación de esporas en las cuerdas, se graficaron utilizando el paquete MatLab 5.1 para conocer la dispersión y el número de nubes en la columna de agua.

Para evaluar el período de reclutamiento *in situ*, se instalaron en febrero de 1995, tres cuerda de nailon perpendiculares a la línea de costa con dirección este franco, las cuales atravesaron el manto de *C. pectinatus*. Las cuerdas marcadas previamente en el exterior cada 10 m, estuvieron separadas entre sí por una distancia de 200 m y tuvieron una longitud de 200 m cada una. Todo se instaló por debajo del cero de marea y su pendiente se determinó con buceo autónomo por medio de un profundímetro, con mediciones cada 10 m y por corrección de marea se calculó la profundidad de cada punto. Las cuerdas de nailon (n=3) tuvieron diferente pendiente y ubicación. La primera (A), se puso al sur del manto e inició a los -0.5 m y terminó a -4.0 m de profundidad; la segunda (B) se colocó en el centro e inició a los -2.1 m y terminó a -5.5 m; y la tercera al norte del manto e inició a los -1.8 m y terminó a -4.5 m (fig. 3.2).

A la derecha de cada transecto al que se denominó A, B y C respectivamente, se ubicaron tres zonas permanentes de 20 m² cada una (rectángulos de 2x10 m, con cuerda blanca de nailon N° 30 y varillas de acero en las esquinas). Los cuadrantes permanentes se colocaron con base a la presencia de plantas fijas en la zona y quedaron ubicados A1, A2 y B1 de 20 m², entre los -2.0 y -2.9 m (zona somera), A3, B2, C1 y C2, entre los -3.0 y -3.9 m (zona media) y B3 y C3 bajo los -4.0 m del cero de marea (zona profunda) (fig. 3.2).

Fig. 3.2. Distribución y profundidad de los transectos instalados perpendiculares a la línea de costa y profundidad de instalación de los cuadrantes para detectar reclutamiento *in situ*.



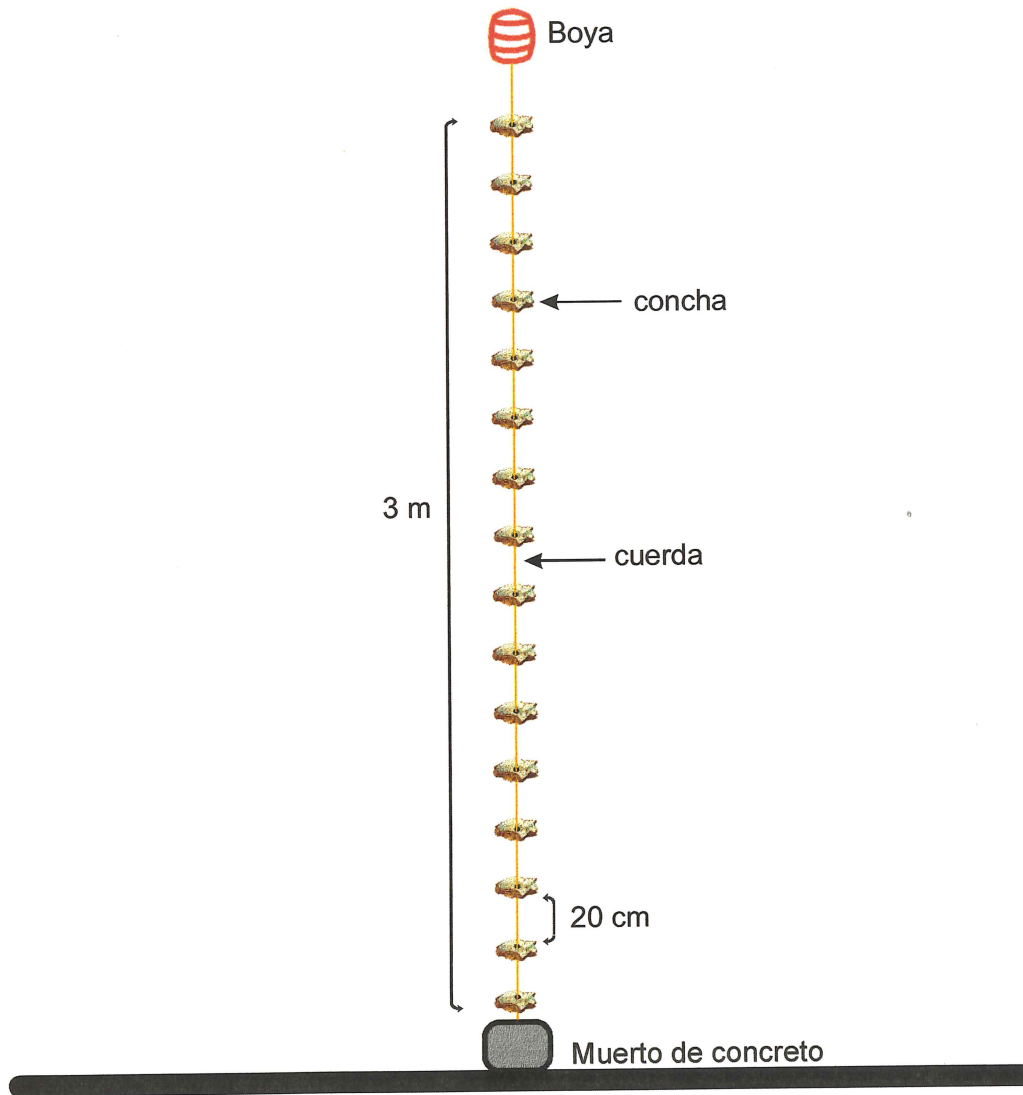
En estos cuadrantes se realizó el primer muestreo el 12 de febrero de 1995, el segundo el 3 de abril, el tercero el 24 de mayo, el cuarto el 1 de septiembre, el quinto 12 octubre, el sexto el 13 de noviembre y el último el 15 de febrero de 1996.

A la izquierda del transecto A, se instaló cada 20 metros una sarta de conchas de 3 m de longitud, con 16 conchas de ostión separadas cada 20 cm (fig. 3.3). El número total de sartas instaladas el 8 de marzo de 1997 fue de 11. Cada sarta se etiquetó, y se sujetó al fondo con un muerto de concreto y una boya en su extremo superior para mantenerla vertical en la columna de agua. El 28 de mayo se instalaron seis nuevas sartas, una cada 40 m sobre el mismo transecto y finalmente el 14 de agosto, tres sartas a los 40, 120 y 200 m.

En mayo de 1997, se recolectaron en forma aleatoria tres sartas colocadas en marzo (20,100 y 180 m). En agosto de 1997, se sacaron aleatoriamente tres sartas de marzo (60, 140 y 200 m) y tres de mayo (40,120 y 200 m). Finalmente, en octubre de 1997, se sacaron tres sartas de marzo (0, 80 y 160), tres de mayo (0, 80 y 160 m) y tres de agosto (40,120 y 200 m). Las sartas se pusieron en agua de mar en el interior de una bolsa de plástico oscura y se introdujeron en una hielera con hielo y se trasladaron al laboratorio, donde se analizaron bajo el microscopio estereoscópico, con el fin de detectar reclutas.

Fig. 3.3. Diagrama de sarta con conchas recolectoras.

Superficie del mar



RESULTADOS

Bajo condiciones controladas, se encontró mayor fecundidad en plantas carposporófitas que en tetrasporófitas, con máxima liberación de esporas en primavera (mayo) y mínima en verano (julio) en ambas fases. En invierno no se detectó fecundidad. El mayor período de liberación en carpósporas y tetrásporas fue en primavera (marzo), con 35 y seis días respectivamente, el menor en verano (julio), con nueve y cuatro días. No se observó liberación en otoño e invierno, y la primera liberación se detectó en ambas fases en marzo. Se encontró diferencia significativa ($p < 0.00001$) entre el número de carpósporas vs tetráspora liberadas en todos los períodos (fig. 3.4, tabla 3.1). Se detectaron ritmos de liberación en carpósporas, con períodos de un día de máxima liberación, seguidos de 4, 7 y 12 días de baja. Este patrón no fue evidente en tetrásporas, más bien, se detectó máxima liberación el primer día, seguido de una disminución conforme transcurrió el tiempo (fig. 3.4).

La fertilidad fue mayor en tetrásporas que en carpósporas. En el mes de mayo fluctuó entre 60-80 % en tetrásporas y entre 10-65 % para carpósporas. En marzo de 30-65 % en tetrásporas y de 2-40 % en carpósporas. Los propágulos de verano (julio) no presentaron fertilidad (fig. 3.5, tabla 3.1).

Las carpósporas tuvieron un tamaño entre 18 y 22 μm y las tetrásporas de 15 a 19 μm de diámetro, encontrándose diferencias significativas entre ellas ($p < 0.0001$). El desarrollo de estos propágulos produjo una relativa masa de células, la cual se generó por divisiones perpendiculares al sustrato, dando las

Fig. 3.4 Patrones temporales de liberación de esporas de *C. pectinatus*, bajo condiciones controladas de laboratorio en el período 1994 ($\pm$ = ES, n= 18).

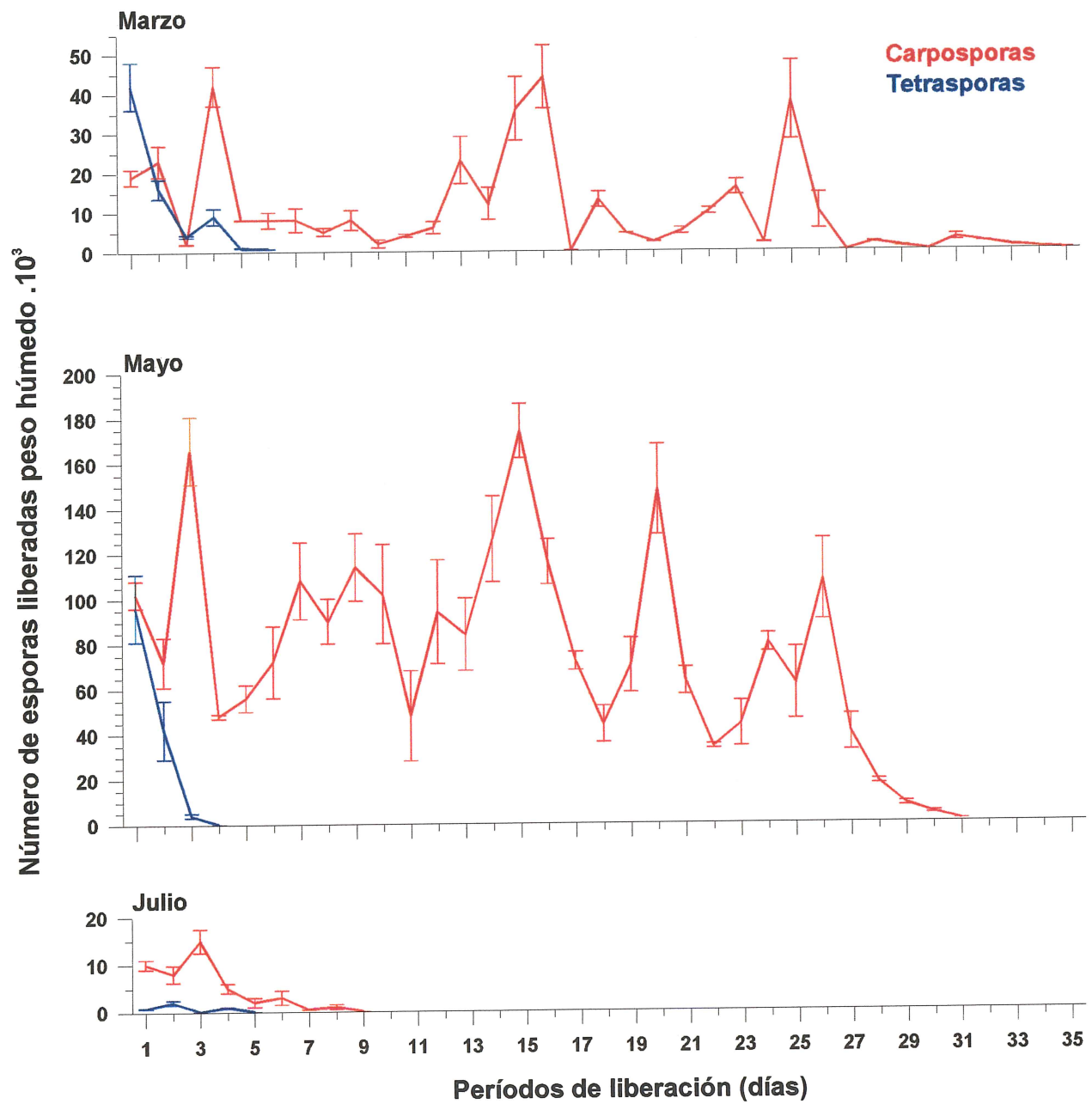
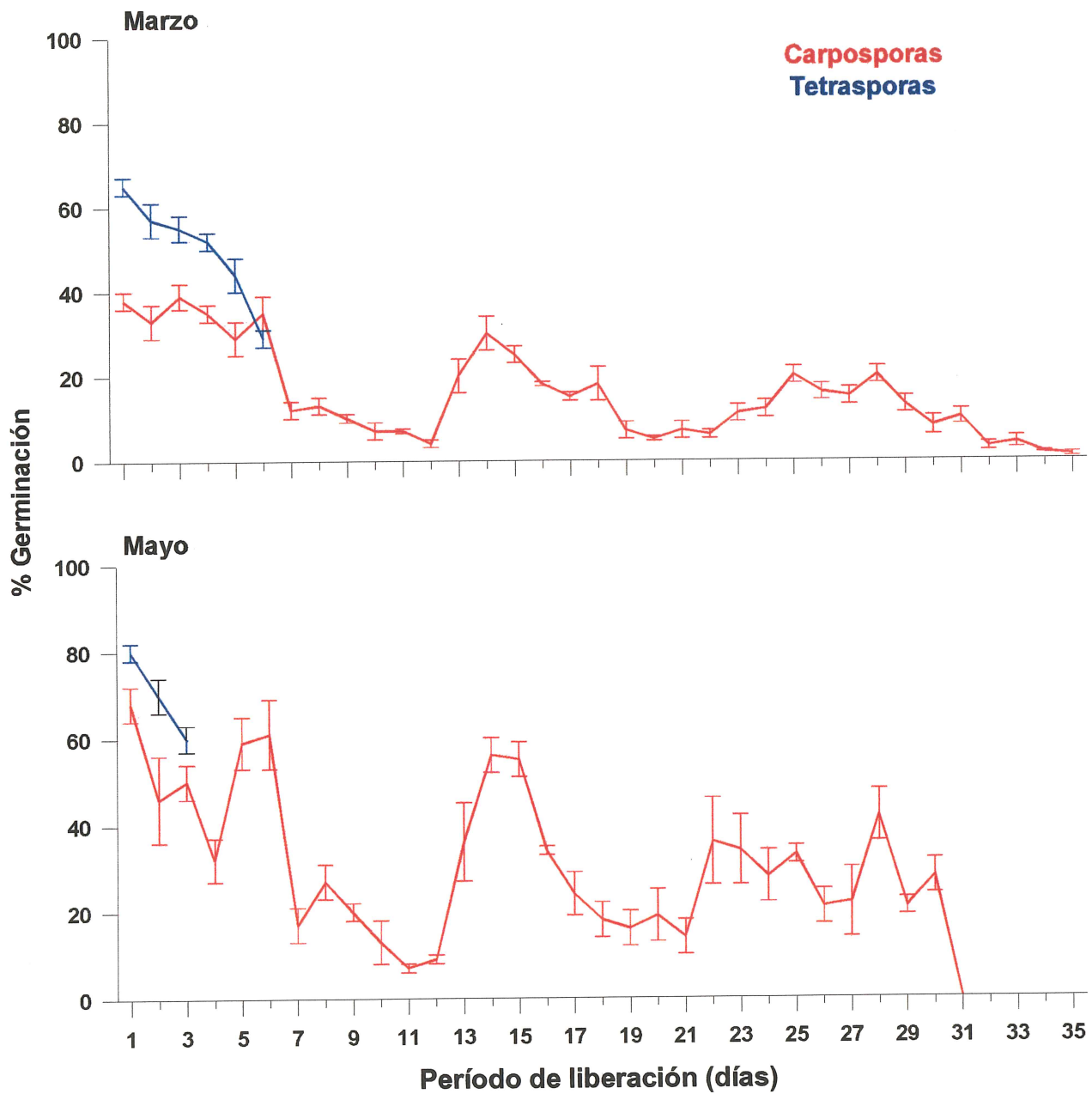


TABLA 3.1. Fecundidad y fertilidad de *C. pectinatus*.

Fecha de colecta	Fase	N° de cistocarpos g ⁻¹ peso húmedo (n=19)	N° de nematecios tetrasporangiales g ⁻¹ peso húmedo (n=19)	Actividad (días)	Liberación total de esporas x10 ³ g ⁻¹ (n=18)	(g) Peso húmedo por planta g (n=30)	Longitud por planta en cm (n=30)	(%) Fertilidad de esporas en 30 días (n=3)
Enero 1994	T		1 ± 0.2	----	0	23 ± 2	12 ± 3	----
	C	3 ± 0.3		----	0	25 ± 2	15 ± 2	----
Marzo 1994	T		59 ± 10	6	71 ± 7	400 ± 50	30 ± 4	50 ± 4.0
	C	53 ± 10		35	377 ± 2	450 ± 80	42 ± 6	15 ± 1.8
Mayo 1994	T		180 ± 8	4	142 ± 10	1000±250	35 ± 4	70 ± 3.3
	C	175 ± 7		31	2,360 ± 17	2500±500	80 ± 6	31 ± 2.0
Julio 1994	T		116 ± 20	5	7 ± 0.7	100 ± 10	30 ± 4	0
	C	80 ± 20		8	50 ± 1.5	50 ± 1.5	25 ± 5	0
Sep. 1994	P L A N T A S A U S E N T E S							
Oct. 1994	P L A N T A S A U S E N T E S							
Nov. 1994	T		0	----	0	0.03±0.003	2.5 ± 0.5	----
	C	0			0	0.03±0.003	2.5 ± 0.5	----
Dic. 1994	T		2.3 ± 0.2	----	0	13 ± 4	6 ± 2	----
	C	1.2 ± 0.2			0	15 ± 2	7 ±	----

Temperatura °C= 18; Fotoperíodo= 12:12; Irradiancia= 23 μmol quanta m⁻² s⁻¹; Salinidad=33.5; ± = E. S.

Fig. 3.5 Patrones temporales de germinación en *C. pectinatus*, bajo condiciones controladas de laboratorio ($\pm$ =ES, n=3).



características de una mórula (día 7-8). Posteriormente (día 8-15), se formó una costra (disco) de unos 100-150 μm de diámetro (25-30 días), que generó una fronda erecta a partir de su centro (>45 días) (fig. 3.6).

La distribución de los recolectores de esporas por muestreo (febrero, abril, mayo, julio, septiembre y noviembre) fue variable y su distancia fluctuó entre 60 y 400 m. La mayor área del manto se localizó en mayo con 144,000 m^2 , y la menor en febrero, con 75,400 m^2 . En otoño (octubre) no se detectó manto perceptible de cuantificar (fig. 3.7), aunque sí esporádicas plántulas de 0.6 ± 0.1 cm de longitud (fig. 2.1b).

La mayor densidad de esporas se recolectó *in situ* en primavera (mayo) con 240 (ó 1.33 esporas cm^{-2} ; 100%) y la menor en invierno (febrero) con 43 (ó 0.28 esporas cm^{-2} ; 21%). En otoño (septiembre y noviembre) no se detectaron esporas. La mayor dispersión horizontal fue ≈ 700 m, se observó en primavera y verano (mayo y julio), y fue paralela a la playa o en dirección noreste (NE). En invierno y primavera (febrero, abril y mayo) la dispersión fue tanto en dirección NE como sudeste (SE). En verano (julio), la mayoría de las esporas se localizaron en dirección NE (fig. 3.8). La distribución vertical de las esporas en invierno (febrero) generó tres evidentes nubes de esporas; la primera al SE del manto y se localizó desde la superficie hasta los -2 m de profundidad con baja densidad ($\delta=2$ a 5 esporas cm^{-2}), la segunda en dirección NE, entre los -2 y -3 m de profundidad ($\delta=3$ a 8 esporas cm^{-2}) y la tercera en la región NE a los -5 m,

Fig. 3.6. Morfogénesis de las esporas y desarrollo de plántulas de *Ch. pectinatus* bajo condiciones controladas.

Carpósporas

Tetrásporas



1- 2 días



3- 4 días



5- 6 días

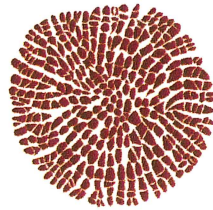


7- 8 días



15 días

50 μ m



30 días



30-45 días

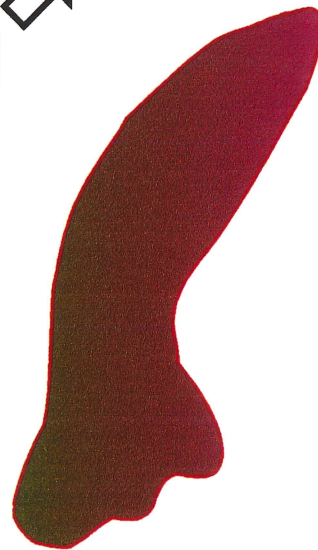
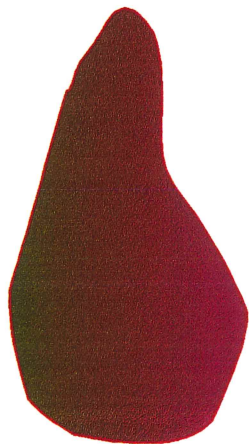


Fig. 3.7. Distribución, distancia entre recolectores y ubicación del manto de *C. pectinatus* en los períodos: a) 13 al 17 de febrero; b) 4 al 6 de abril; c) 24 al 28 de mayo; d) 29 de junio al 3 de julio; e) 1 al 5 de septiembre y f) 12 al 14 de noviembre de 1995.

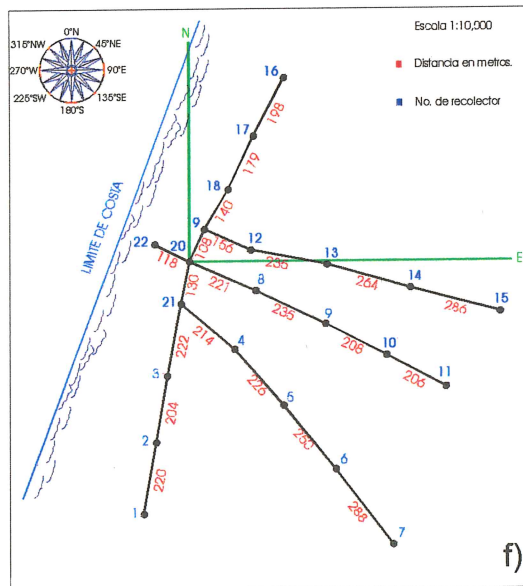
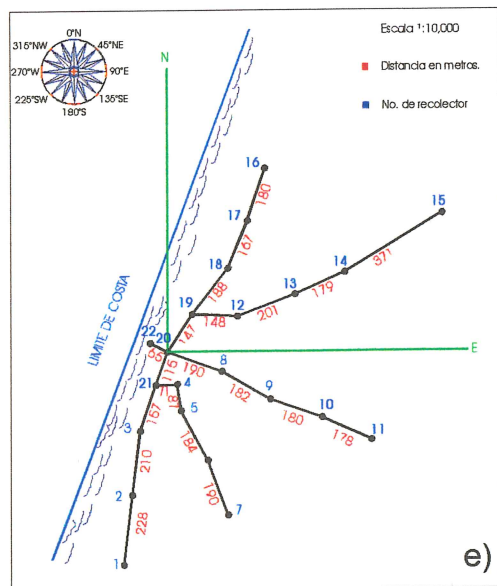
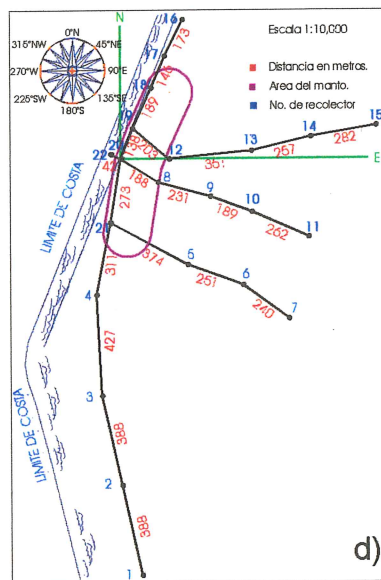
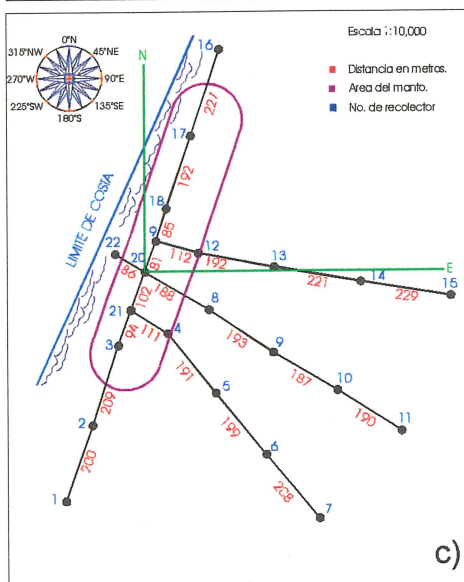
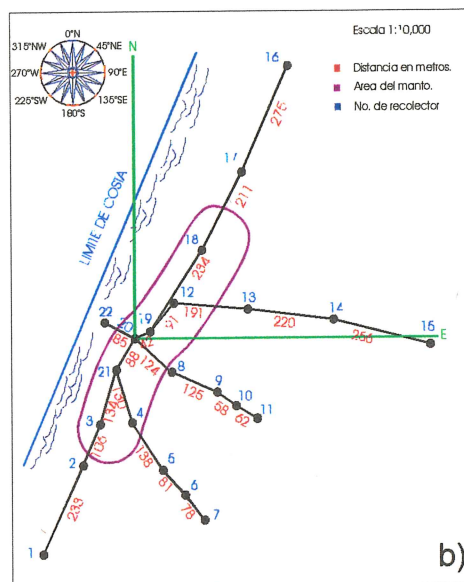
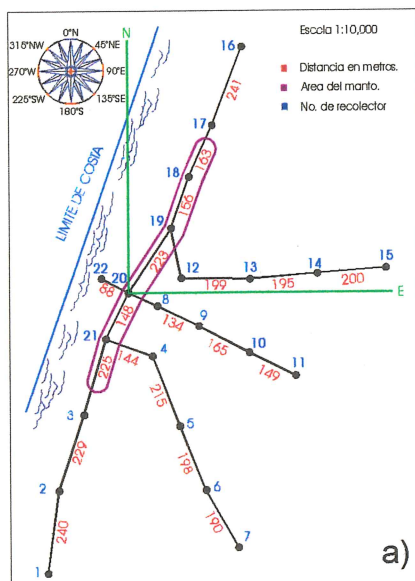
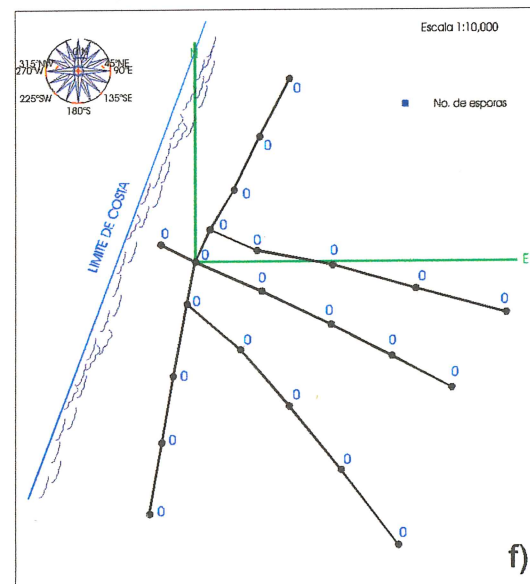
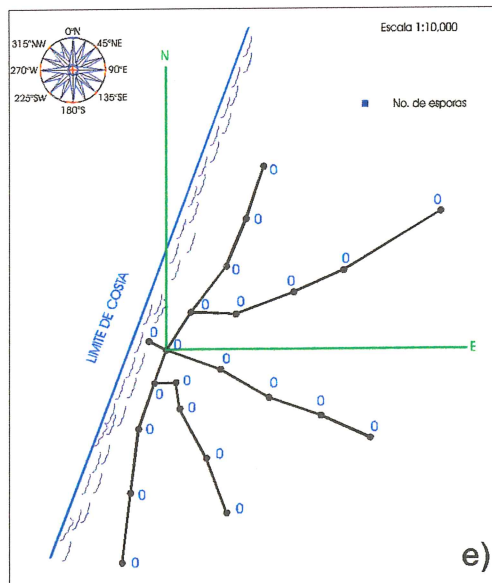
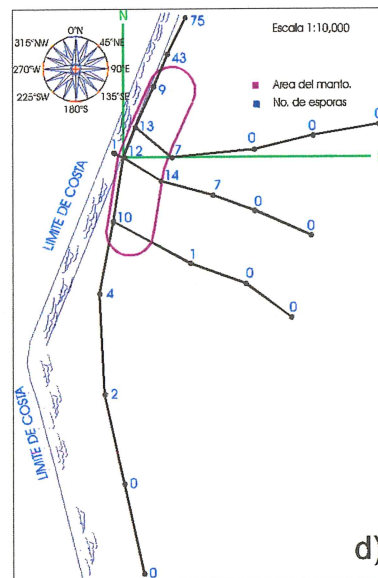
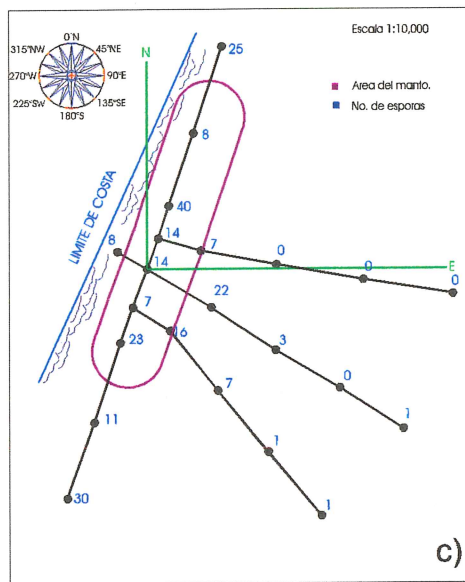
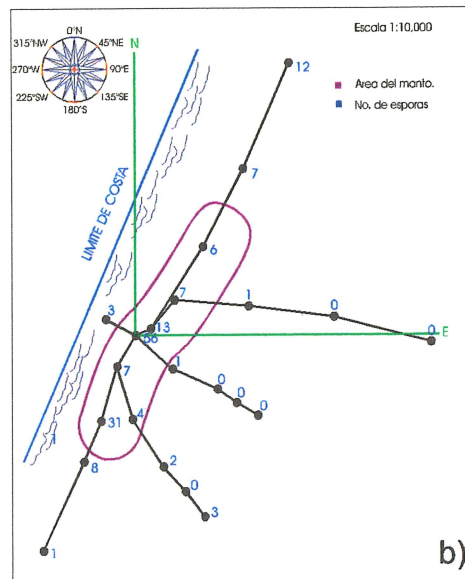
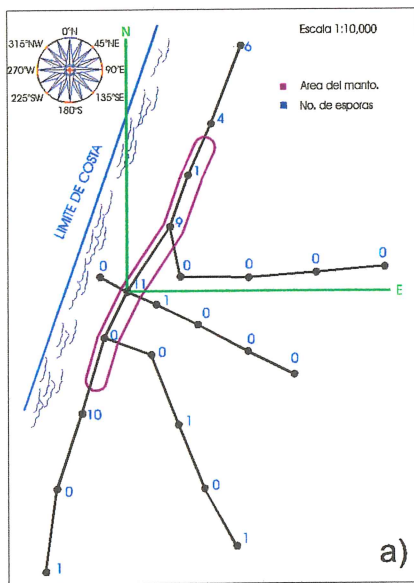


Fig.3.8. Densidad, dispersión de esporas y ubicación del manto de *C. pectinatus* durante los períodos: a) 13 al 17 de febrero; b) 4 al 6 de abril; c) 24 al 28 de mayo; d) 29 de junio al 3 de julio; e) 1 al 5 de septiembre y f) 12 al 14 de noviembre de 1995.



con la más baja densidad ($\delta=2$ a 4 esporas cm^{-2}). En primavera (abril), una nube de esporas con baja densidad ($\delta=2$ a 8 esporas cm^{-2}) se localizó sobre el manto de *C. pectinatus*, las esporas se detectaron desde la superficie hasta -5 m, también se localizó otra nube de menor densidad ($\delta=2$ a 5 esporas cm^{-2}) en dirección NE, entre -7 y -9 m. A mediados de primavera (mayo), se localizó una gran nube de esporas con alta densidad ($\delta=4$ a >10 cm^{-2}), desde la superficie hasta los -7 m, distribuida sobre el manto y en dirección SE a partir de su centro. A principios del verano (julio), se localizaron dos nubes, una en dirección NE entre -1 y -4 m ($\delta=4$ a >10 esporas cm^{-2}) y otra en dirección SE entre los -2 y -7 m de profundidad, con menor densidad ($\delta=2$ a 6 esporas cm^{-2}) (fig. 3.9).

En general, la mayor densidad de esporas en la columna de agua, se localizó entre -1 y -5 m de profundidad. Nunca se localizaron esporas a profundidades mayores de -10 m y en otoño (septiembre y noviembre), no se detectaron esporas en la columna de agua (tablas 3.2, 3.3, 3.4, 3.5).

El número de reclutas en invierno de 1995 (febrero), en la zona somera fue de 1.4 ± 0.2 ; en la región media 1.7 ± 0.24 y en la profunda 0.6 ± 0.2 plantas m^2 . En primavera (abril) las plantas se desprendieron del substrato. En otoño (octubre) la zona somera presentó 0.5 ± 0.13 ; la intermedia 1.2 ± 0.22 y la profunda 0.7 ± 0.2 plantas m^2 . En invierno 1996 (febrero), la zona somera presentó 1.7 ± 0.3 ; la intermedia 2.0 ± 0.32 y la profunda 0.7 ± 0.2 plantas m^2 (tabla 3.6). No se encontró diferencia significativa ($p=0.00005$) en reclutamiento entre invierno de 1995 y 96. Además, el reclutamiento se vio afectado por la profundidad ($p=0.21029$), al ser

Fig. 3.9. Dispersión vertical y horizontal de esporas en el manto de Bahía de los Ángeles. (La barra representa densidad de esporas por cm^2 y el cero es el centro del manto).

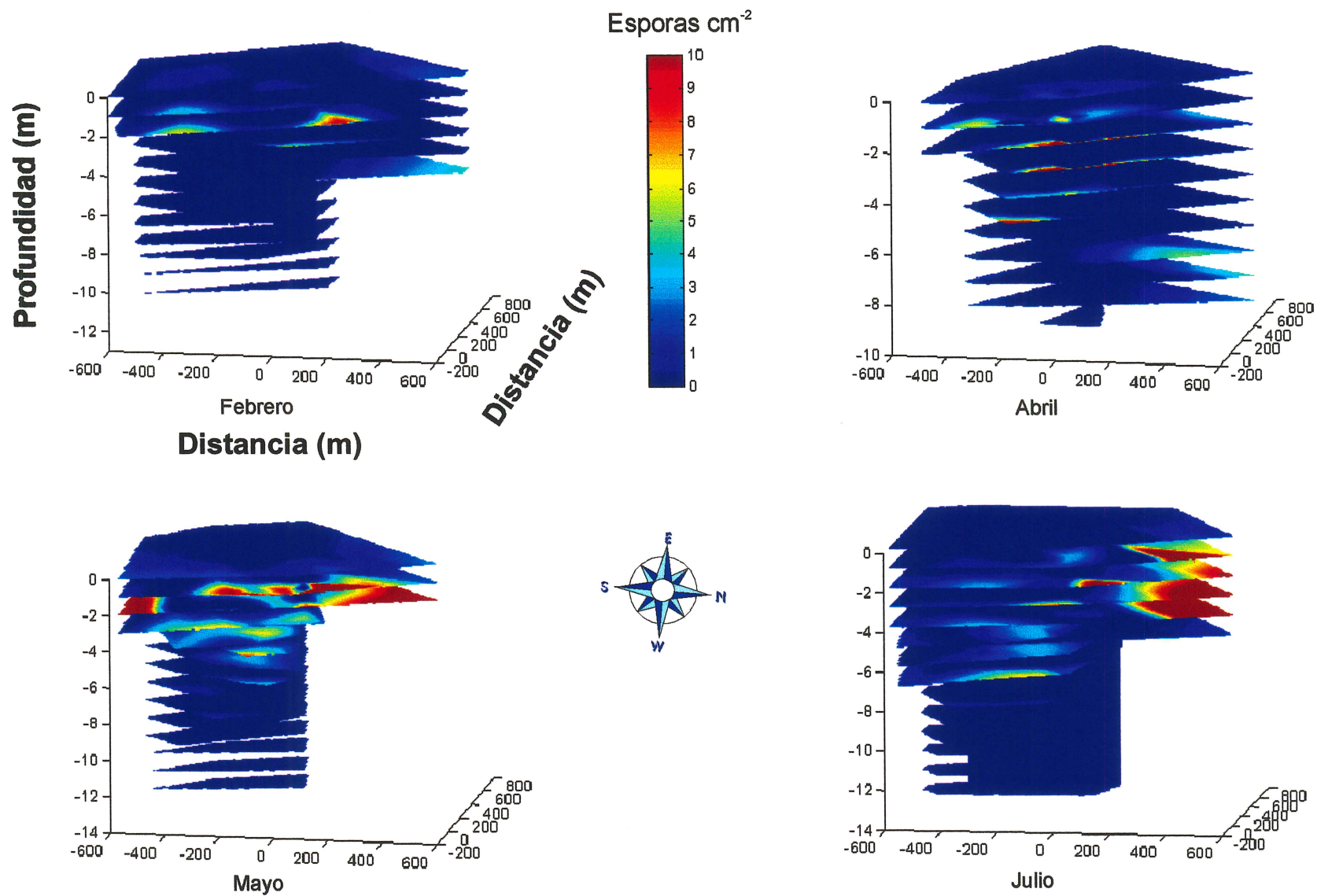


Tabla 3.2. Número de esporas por fracción de recolector y por nivel, durante el período de muestreo del 13 al 17 de febrero de 1995.

PROFUNDIDAD	NÚMERO DE RECOLECTOR Y DE ESPORAS FIJADAS																						Σ
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
Superficie	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	6
1m	1	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0		7
2m		0	6	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	9	1	0		18
3m				0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			7			7
4m				0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						0
5m				0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5							5
6m					0	0	0		0	0	0		0	0	0								0
7m					0	0	0		0	0	0		0	0	0								0
8m						0	0			0	0		0	0	0								0
9m						0	0			0	0		0	0	0								0
10m							0			0	0			0	0								0
11m							0				0			0	0								0
12m							0				0			0	0								0
13m							0							0	0								0
14m															0								0
15m															0								0
16m															0								0
17m															0								0
18m																							0
Total	1	0	10	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	6	2	1	9	11	0	0	43

Tabla 3.3. Número de esporas por fracción de recolector y por nivel, durante el período de muestreo del 4 al 8 de abril de 1995.

PROFUNDIDAD	NÚMERO DE RECOLECTOR Y DE ESPORAS FIJADAS																						Σ
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
Superficie	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	2	2	11
1m	0	6	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	2	1	7	1	1	22
2m	0	1	6	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	20	4		35
3m			2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0		3	1	21			29
4m			4	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	6	6			20
5m			19		1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	4				24
6m					1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0						2
7m						0	0		0	0	0	0	1	0	0	2	5						8
8m						0	1		0	0	0		0	0	0	5	0						6
9m							1		0	0	0		0	0	0	3							4
10m											0		0	0	0								0
11m													0	0	0								0
12m														0	0								0
13m														0	0								0
14m														0	0								0
15m														0	0								0
16m														0	0								0
17m														0	0								0
18m														0	0								0
19m															0								0
20m															0								0
Total	1	8	31	4	2	0	3	1	0	0	0	7	1	0	0	12	7	6	13	56	7	3	161

m=metros

Σ=sumatoria

Tabla 3.4. Número de esporas por fracción de recolector y por nivel, durante el período de muestreo del 24 al 28 de mayo de 1995.

PROFUNDIDAD	NÚMERO DE RECOLECTOR Y DE ESPORAS FIJADAS																						Σ
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
Superficie	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	1	2	1	1	1	1	17
1m	2	0	10	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	7	30	1	9	4	7	76
2m	26	1	4	0	2	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	20		7	10	4	0		78
3m	0	5	7	2	0	0	1	1	0	0	0	5	0	0	0			1	2		2		26
4m		3	0	2	3	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0						0		14
5m				9	0	0	0	4	0	0	1	0	0	0	0								14
6m					0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0								5
7m					0	0	0	5	0	0	0		0	0	0								5
8m					2	1	0		0	0	0		0	0	0								5
9m						0	0		0	0	0		0	0	0								0
10m						0	0		0	0	0			0	0								0
11m						0	0			0	0			0	0								0
12m							0			0	0			0	0								0
13m							0			0	0			0	0								0
14m							0			0	0			0	0								0
15m							0				0				0								0
16m											0				0								0
17m											0				0								0
Total	30	11	23	16	7	1	1	22	3	0	1	7	0	0	0	25	8	40	14	14	7	8	240

Tabla 3.5. Número de esporas por fracción de recolector y por nivel, durante el período de muestreo del 29 de junio al 3 de julio de 1995.

PROFUNDIDAD	NÚMERO DE RECOLECTOR Y DE ESPORAS FIJADAS																						Σ
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
Superficie	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	4
1m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	6	21	0	0	2	1	0	33
2m	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	12	6	2	12	1	3	0	39
3m		0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	14	6	1	9	2		53
4m			1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	35		1			4		43
5m				1	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	1					0		8
6m				0	0	0	0	3	3	0	0	2	0	0	0								8
7m				0	0	0	0	7	0	0	0	1	0	0	0								8
8m					0	0	0		0	0	0		0	0	0								0
9m					1	0	0		1	0	0		0	0	0								2
10m					0	0	0		0	0	0		0	0	0								0
11m					0	0	0		0	0	0		0	0	0								0
12m						0	0			0	0		0	0	0								0
13m						0	0			0	0		0	0	0								0
14m						0	0			0	0		0	0	0								0
15m						0	0			0	0			0	0								0
16m						0	0				0			0	0								0
17m							0				0			0	0								0
18m							0				0			0	0								0
19m							0			0				0	0								0
20m							0								0								0
21m							0								0								0
22m															0								0
23m															0								0
24m															0								0
25m															0								0
Total	0	0	2	4	1	0	0	14	7	0	0	17	0	0	0	75	43	9	13	12	10	1	198

m=metros

Σ=sumatoria

Tabla 3.6. Reclutamiento *in situ*, determinado en cuadrantes permanentes fijos a diferentes profundidades

Fecha de Monitoreo (1995, 1996*)	Número de reclutas m ⁻² Prof. -2.0 a -2.9 m n= 60	Número de reclutas m ⁻² Prof. -3.0 a -3.9 m n= 80	Número de reclutas m ⁻² Prof. > -4.0 m n= 40	Promedio de reclutas por muestreo
12 febrero	1.4±0.2	1.7±0.2	0.6±0.2	1.2±0.2
3 abril	---	---	---	---
13 noviembre	0.5±0.1	1.2±0.2	0.7±0.2	0.8±0.15
15 febrero*	1.7±0.3	2.0±0.2	0.7±0.2	1.46±0.25

la zona profunda significativamente diferente de la somera e intermedia, sin embargo, no se observó diferencia significativa entre la somera e intermedia ($p=0.00001$).

Los primeros microrreclutas generados de esporas, se detectaron *in situ* en primavera (mayo) sobre los recolectores de conchas de moluscos colocados en marzo y extraídos en mayo, las plántulas presentaron 600 ± 50 μm de longitud ($n=4$) y las fases costrosas de 500 ± 30 μm de diámetro ($n=18$) (fig. 3.10a). En esta misma fecha (mayo), se observaron también los primeros fragmentos vegetativos de *C. pectinatus* menores de 4 mm de longitud ($n=38$) adheridos a las conchas. En ellos se vió descomposición del tejido vegetativo del ápice hacia la base, detectándose supervivencia solo en la masa de tejido color claro del tejido vegetativo por el cual el fragmento se adhirió a la concha. Esta masa de tejido, presentó la forma de un anillo o costra perforada en el centro, la cual tuvo un diámetro de 1060 ± 108 μm ($n=14$) y sobre su periferia se desarrollaron plántulas de 1150 ± 303 μm de longitud ($n=4$) (fig. 3.10b). Juveniles y tejido vegetativo con y sin brotes se sometieron a cultivo por dos meses a 28°C y $3\text{ }\mu\text{mol quanta m}^{-2}\text{ s}^{-1}$, al final del cual, juveniles, costras, tejido vegetativo con y sin brotes sobrevivieron en un 100%. El material se analizó taxonómicamente (Dawson 1961), confirmando que las plantas eran de *C. pectinatus*.

En agosto se localizó plántulas en conchas que se instalaron en marzo, con una longitud de 1527 ± 273 ($n=22$), algunas presentaron su primera ramificación con 554 ± 87 μm de longitud ($n=5$), también se detectaron costras generadas por

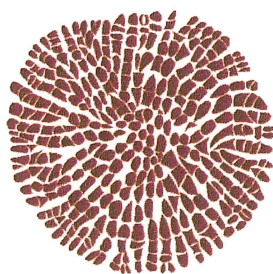
Fig. 3.10. Desarrollo de plántulas de *C. pectinatus* a partir de esporas (a) y por crecimiento vegetativo (b). [i) espora; ii) desarrollo de costra a partir de espora; iii) desarrollo de plántula a partir del centro de la costa; iv) fragmento fijo en proceso de descomposición a partir del ápice; v) costra vegetativa resultante de la descomposición del tejido tejido viejo; vi) costra con crecimiento vegetativo, mostrando nuevas plántulas].

a)

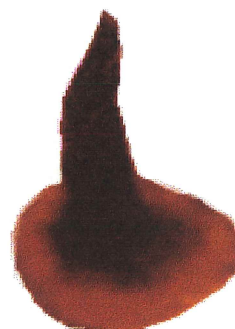
500 μ m



i)



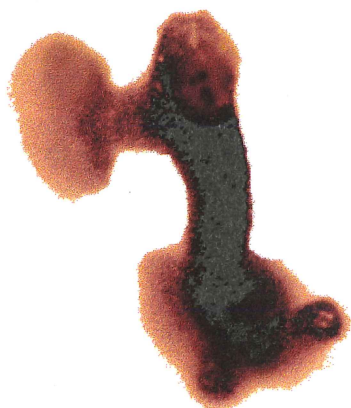
ii)



iii)

b)

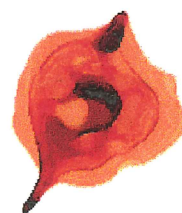
4 mm



iv)



v)



vi)

esporas de 908 ± 213 μm de diámetro ($n=3$) y anillos de tejido vegetativo de 979 ± 170 μm de diámetros ($n=4$), algunos de los cuales presentaban hasta cuatro brotes de 637 ± 92 de longitud ($n=8$). También se detectaron plántulas en conchas colocadas en mayo, con 1125 ± 204 μm de longitud ($n=19$), donde solo una presentó ramificación de 545 μm de longitud; también se localizaron costras de material vegetativo con 829 ± 138 μm de diámetro ($n=3$) y brotes de 964 ± 108 μm de longitud ($n=3$).

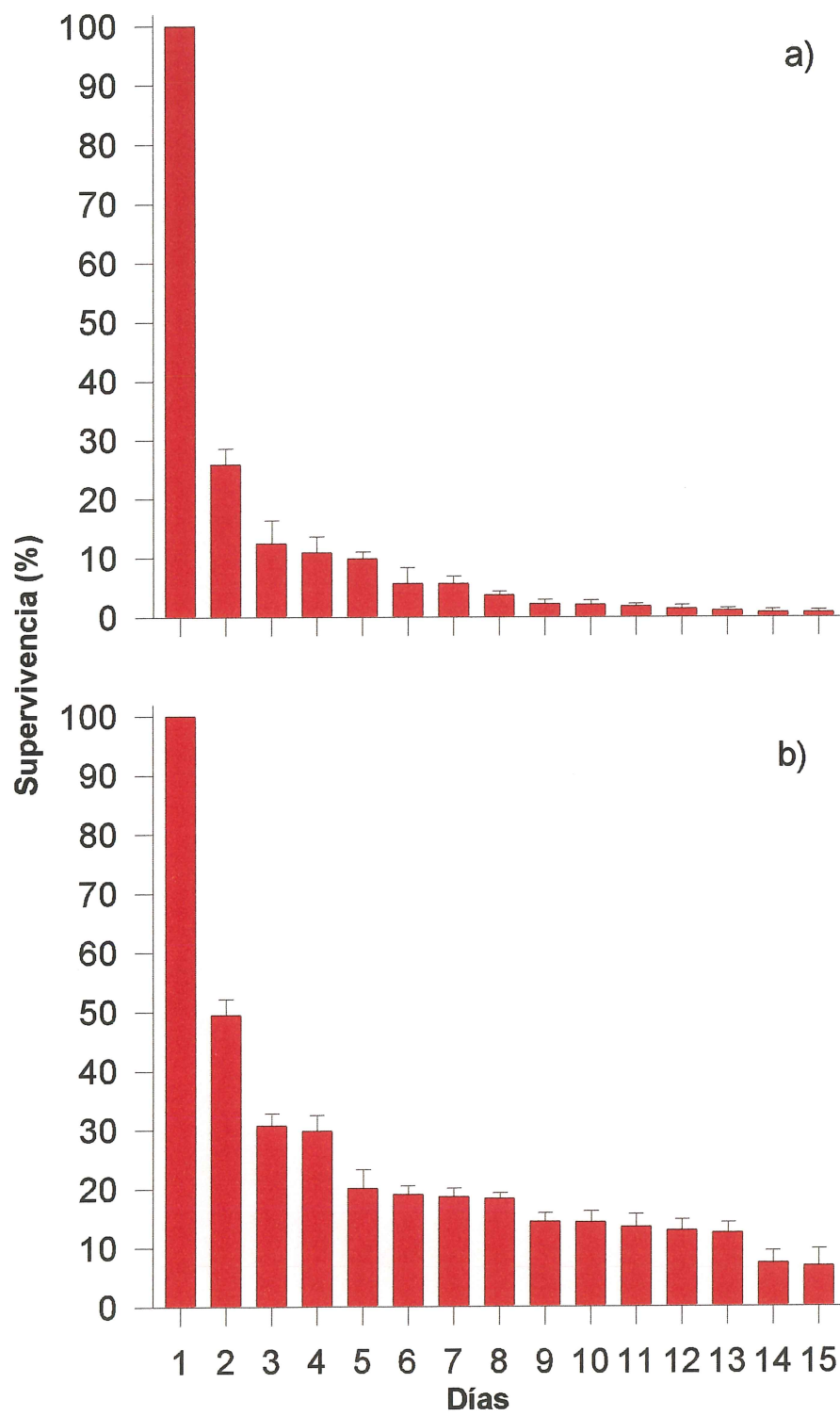
En octubre se encontró plántulas en las conchas recolectoras que se instalaron en marzo con 5840 ± 540 μm de longitud ($n=38$) provenientes de esporas y plántulas originadas de material vegetativo con 5890 ± 1500 μm de longitud ($n=13$). El 40% del material anterior presentó entre 1 y 6 ramificaciones por plántula, con 4500 ± 595 μm de longitud. También se detectó plántulas en conchas colocadas en mayo, con 4199 ± 831 μm de longitud ($n=29$), donde, cuatro presentaron ramificaciones de 3671 ± 460 μm de longitud y plántulas producto de crecimiento vegetativo con brotes de 3658 ± 688 μm de longitud ($n=5$).

Durante el período marzo/septiembre el $\approx 74\%$ de los reclutas se generaron de esporas y $\approx 26\%$ de la población macroscópica natural que aparece en otoño se desarrolló a partir de tejido vegetativo de la población anterior. Las conchas recolectoras que se instalaron en agosto, no presentaron reclutas de esporas o producto de material vegetativos de *C. pectinatus*.

La supervivencia de propágulos en suspensión, fue mayor en tetrásporas que en carpósporas. Para el segundo día de experimentación se detectó una

supervivencia de ≈ 30 % en carpósporas y 50% en tetrásporas. La supervivencia de carpósporas a los 15 días fue menor de 0.55% y en tetrásporas de 7% (fig. 3.11). En 60 días de experimentación se detectó 0.01% supervivencia en carpósporas y 5% en tetrásporas. Después de 60 días no se detectó mortalidad en ninguna fase.

Fig. 3.11. Supervivencia de carpósporas (a) y tetrásporas (b) en suspensión (n= 3).



CAPITULO 4

FISIOLOGÍA DE LOS PROPÁGULOS

Durante su estadio bentónico y plantónico, las algas marinas existen en el tiempo por una variación en su tamaño, diferencias morfológicas, cambios en sus niveles de ploidia; presentando cada fase diferencias en tolerancia y requerimientos fisiológicos. Por lo tanto, el tiempo que una alga persiste en una zona determinada, esta en función de su capacidad a soportar los cambios que se presenten *in situ* (Druehl 1981); aceptándose la temperatura como principal factor ambiental que gobierna la distribución, supervivencia, crecimiento e historia de vida de las algas marinas (Lüning 1990). Lo previo, llevó a clasificar las algas marinas bentónicas sobre la base de su permanencia o longevidad en el medio (Garbary 1976). El golfo de California es ejemplo, por que mucha de su flora esta compuesta por organismos anuales y pseudoperennes debido a los cambios drásticos de temperatura entre verano e invierno con $\approx 17^{\circ}\text{C}$ (Zertuche-González 1988, Pacheco-Ruíz *et al.* 1992, Pacheco-Ruíz y Zertuche-González 1996a). Este comportamiento específico de la flora anual y endémica del golfo de California, llevó a cuestionar la estrategia de supervivencia de *C. pectinatus*, dado que sus fases gametófito y esporófito, macroscópicas ambas, solo están presentes *in situ* entre invierno y primavera cuando las temperaturas del agua son bajas ($14-20^{\circ}\text{C}$) y existe una ausencia total de ellas desde finales del verano hasta otoño cuando las temperaturas del agua son altas ($29-25^{\circ}\text{C}$) (Bray 1988, Zertuche-González 1988, Pacheco-Ruíz *et al.* 1992). Esto motivó a plantear la hipótesis de que las plantas adultas soportan temperaturas de ambientes

templados y sus esporas intervalos mayores o similares a los que presentan esporas de plantas tropicales o subtropicales. De hecho, se ha demostrado que distintas etapas de la historia de vida de una misma especie, presentan distinta tolerancia a la temperatura (Santelices 1977). Así, la fase filamentosa de *Phorphyra* tiene una resistencia mayor a bajas temperaturas (congelación) que la foliosa (Migita 1966, 1971), en *Laminaria japónica* Arech., el esporófito tolera temperaturas más altas que el gametófito (Tseng *et al.* 1957). La edad de una determinada etapa de la vida del alga también es importante. De hecho, la sensibilidad acentuada de las partes jóvenes de un talo fue reconocida por Kylin desde 1917. Más recientemente, Li y Li (1966) demostraron que el talo joven de *Undaria pinnatifida* (Harv.) Suringar, puede alcanzar un máximo de crecimiento bajo temperaturas entre 5 y 15 °C. Sin embargo, si la longitud del talo excede 60 cm, el crecimiento rápido sólo ocurre a temperaturas más bajas.

Por lo anterior, se realizó experimentos bajo condiciones controladas en una mesa de gradiente, con el propósito de determinar intervalos de tolerancia de temperatura y luz; en tejido de plantas adultas, juveniles, plántulas y fases costrosas de una semana de germinación. También se hicieron crecer plantas en ausencia de luz y a bajas irradiancias, con el fin de conocer su supervivencia y desarrollo a estas condiciones de estrés.

MATERIALES Y MÉTODOS.

Estudios de temperatura e irradiancia se condujeron en una mesa de gradientes de acuerdo a la descrita por Lee y Brinkhuis (1988). En el primero, se utilizaron 60 segmentos apicales de 5.0 cm de longitud de *C. pectinatus*, que se dividieron al azar en 20 cajas de Petri contenidos en 300 ml de agua de mar enriquecida con medio Provasoli's (Bold & Wynne 1978). El material se expuso a una irradiancia de 45, 75, 105 y 135 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y a 14, 18, 22, 26 y 30 °C de temperatura. La luz se proporcionó con tubos de luz fría fluorescente usando un fotoperíodo de 12:12 (L:O). Se determinó el porcentaje de supervivencia y el crecimiento (% día⁻¹) en peso húmedo de cada caja, cada 15 días por seis semanas usando la siguiente ecuación:

$$\text{SGR} = [\ln (W_f/W_i)/t].100 \quad (1)$$

Donde SGR es el porcentaje de crecimiento específico por día, W_i es el peso inicial en gramos o la talla inicial en milímetros, W_f es el peso final o la talla final al día de terminación t (De Boer *et al.* 1978).

El segundo y tercer experimento se realizó con 200 plántulas cistocarpicas de 6.3 ± 0.18 mm de longitud y 200 plántulas tetraspóricas de 1.1 ± 0.02 mm de longitud respectivamente. Las plantas de cada fase se dividieron al azar en 20 cajas de Petri, contenidos en 125 ml de agua de mar enriquecida con medio Provasoli's (Bold & Wynne, 1978). El material fue expuesto simultaneamente a irradiancias de 30, 60, 90 y 120 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y temperaturas de 14, 18, 22, 26 y 30 °C. La luz y el fotoperíodo se suministró de la misma manera que en el

primer experimento. Las plántulas se menearon tres veces al día y el medio se cambió cada semana. El porcentaje de crecimiento día^{-1} (longitud) y porcentaje de germinación o supervivencia por caja, se determinó a los 30 días de experimentación, utilizando la ecuación 1.

El cuarto y quinto experimento se hizo con 400 carpósporas de $71 \pm 1 \mu\text{m}$ de diámetro y 400 tetrásporas de $77 \pm 3 \mu\text{m}$ de diámetro, en ambos fueron diminutas costras de 15 días de liberación. Las costras de cada fase se dividieron al azar en 20 cajas de Petri de cultivo, contenidas con 35 ml de agua de mar enriquecida con medio Provasoli's (Bold & Wynne, 1978). El material se expuso a las mismas condiciones de los experimentos dos y tres. El cálculo del crecimiento y supervivencia se realizó de igual modo.

Las costras de ambas fases sometidas a bajas (14°C) y altas (30°C) temperaturas, se trasladaron gradualmente (6 días) a 22°C por 15 días. Se midió el porcentaje de crecimiento y la supervivencia en cada caja utilizando la ecuación 1.

También se sometieron nueve plántulas a una total ausencia de luz y nueve a bajas irradiancias Este experimento inició con plántulas de $1.4 \pm 0.13 \text{ mm}$ de longitud y un peso húmedo de $5.8 \pm 0.13 \text{ mg}$ como promedio. Las plántulas de cada experimento se colocaron en forma individual en nueve cajas de Petri de cultivo ($15 \times 60 \text{ mm}$), contenidas con 15 ml de agua de mar enriquecida con medio Provasoli's (Bold & Wynne, 1978). Las 18 cajas se colocaron en un incubador a 22°C , las primeras nueve con total ausencia de luz y las restantes a una

irradiancia de $3.3 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y un fotoperíodo de 12:12. Las cajas se menearon tres veces al día y el porcentaje de crecimiento día^{-1} (peso húmedo) se determinó cada 15 días al pesar las plántulas en una balanza analítica Perkin-Elmer ($\pm 0.001 \text{ mg}$). Durante este período se cambió de caja y de medio, y cada plántula se expuso por un minuto (manejo) a $4.8 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. El experimento tuvo una duración de 150 días y para los cálculos de porcentaje de crecimiento se utilizó la ecuación 1. El porcentaje de supervivencia se calculó al final del experimento.

Todos los resultados de crecimiento en las diferentes fases de desarrollo de *C. pectinatus*, se les aplicó una prueba de no aditividad (Winer *et al.* 1991). Después, se les probó homogeneidad de varianza, normalidad y se analizaron con un ANOVA sin replica (Zar, 1997) de 4×5 para valorar el efecto de la irradiancia (profundidad) y temperatura (estación) en el crecimiento de las diferentes fases. Los resultados del experimento de baja irradiancia y oscuridad se compararon con un ANOVA. Para todos los experimentos se utilizó un nivel de significancia de $p=0.05\%$.

RESULTADOS

No se halló aditividad en todos los resultados de supervivencia de tetrásporas y carpósporas (tabla 4.1), por ello se aplicó un ANOVA sin réplica (Zar, 1997), y dado que los datos mostraron homogeneidad de varianza y normalidad, se les aplicó un ANOVA sin réplica, el cual no arrojó diferencias significativas entre irradiancias, pero las temperaturas fueron altamente significativas, de modo que las irradiancias se tomaron como réplicas (tabla 4.2). En los experimentos donde se utilizó plantas mayores de 1mm, la supervivencia a 30 °C fue de cero y en 26 °C fluctuó entre 50 y 65 %. En las temperaturas restantes (14, 18 y 22 °C), la supervivencia fue del 100% y los mejores crecimientos se presentaron entre 18 y 22 °C (fig. 4.1a, b, c). Los juveniles tetrasporofitos presentaron significativamente mayor crecimiento ($p= 0.00001$) que las plantulas gametofitas (fig. 4.1b, c)

En fases costrosas tetrasporicas, los máximos crecimientos ($>8\% \text{ día}^{-1}$) ocurrieron entre 18 y 22 °C. A temperaturas altas (26 y 30 °C) la supervivencia fue baja (26 y 20%) y el crecimiento se inhibió ($<3\% \text{ día}^{-1}$). Baja temperatura (14 °C), también arrojó el mismo patrón de inhibición en el crecimiento ($\approx 4\%$) pero con mayor supervivencia (82%). La supervivencia en todo el experimento fluctuó entre 20 y 86% (fig. 4.1d).

En fases costrosas gametofitas, el máximo crecimiento ($\approx 13\% \text{ día}^{-1}$) ocurrió entre 18 y 26 °C; e inhibición a 14 ($<3\% \text{ día}^{-1}$) y 30 °C ($<6\% \text{ día}^{-1}$). La supervivencia en todo el experimento fue de 100% (fig. 4.1e).

Tabla 4.1. Prueba de no aditividad, para tejido vegetativo, plántulas y costras tetraspóricas y gametofitas de *C. pectinatus*.

Estadio de vida	F _{cal}	F _{crit}	Significancia
Planta esteril	1.16496	1.796	NS
Plántula gametofita	0.17452	1.796	NS
Plántula tetraspórica	0.06379	1.796	NS
Costra tetraspórica	0.19475	1.796	NS
Costra gametofita	1.51686	1.796	NS

NS Diferencia no significativa o sin aditividad.
F_{.05} (1,11).

Tabla 4.2. ANOVA paramétrico sin réplica, para comprobar efecto de temperatura e irradiancia en los diversos estadios de vida de *C. pectinatus*.

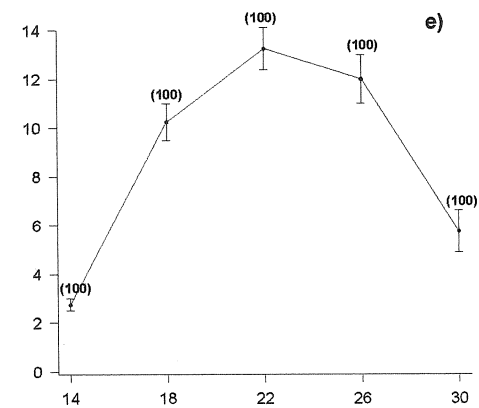
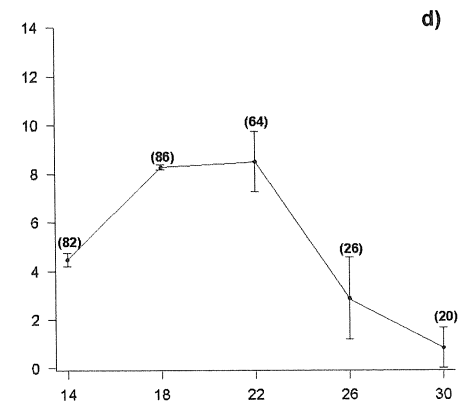
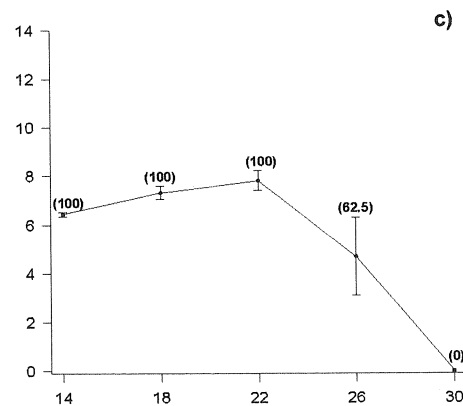
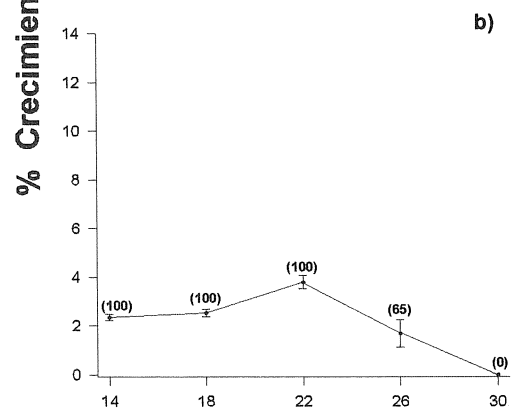
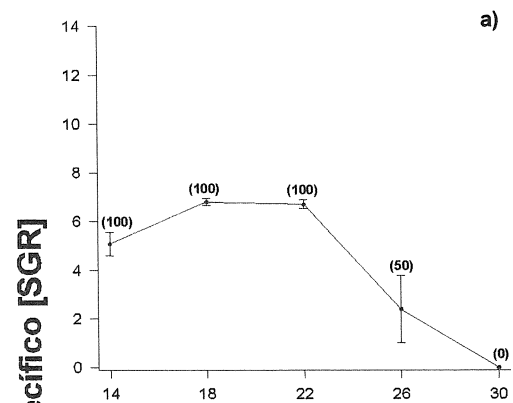
Estadio de vida	Irradiancia			Temperatura		
	F _{cal}	F _{crit}	Significancia	F _{cal}	F _{crit}	Significancia
Planta esteril	0.45750	3.49	NS	17.3263	3.49	*
Plántula gametofita	1.85923	3.49	NS	25.7577	3.49	*
Plántula tetraspórica	2.27426	3.49	NS	22.4375	3.49	*
Costra tetraspórica	3.45647	3.49	NS	23.5713	3.49	*
Costra gametofita	1.48148	3.49	NS	34.6889	3.49	*

* Diferencia significativa

NS Diferencia no significativa

F_{.05} (3,12)

Fig. 4.1. Efecto de la temperatura en el crecimiento de:
plantas estériles de 4.0 ± 0.3 cm de longitud (a);
plántulas gametofitas de 0.6 ± 0.02 cm de
longitud (b); plántulas tetraspóricas de 0.5 ± 0.03
cm de longitud (c); costras tetraspóricas de 71
 μm de diámetro (d) y costras gametofitas de
77 μm de diámetro (e). El valor entre paréntesis
representa el porcentaje de germinación o
supervivencia ($n = 4$; $\pm = \text{ES}$).

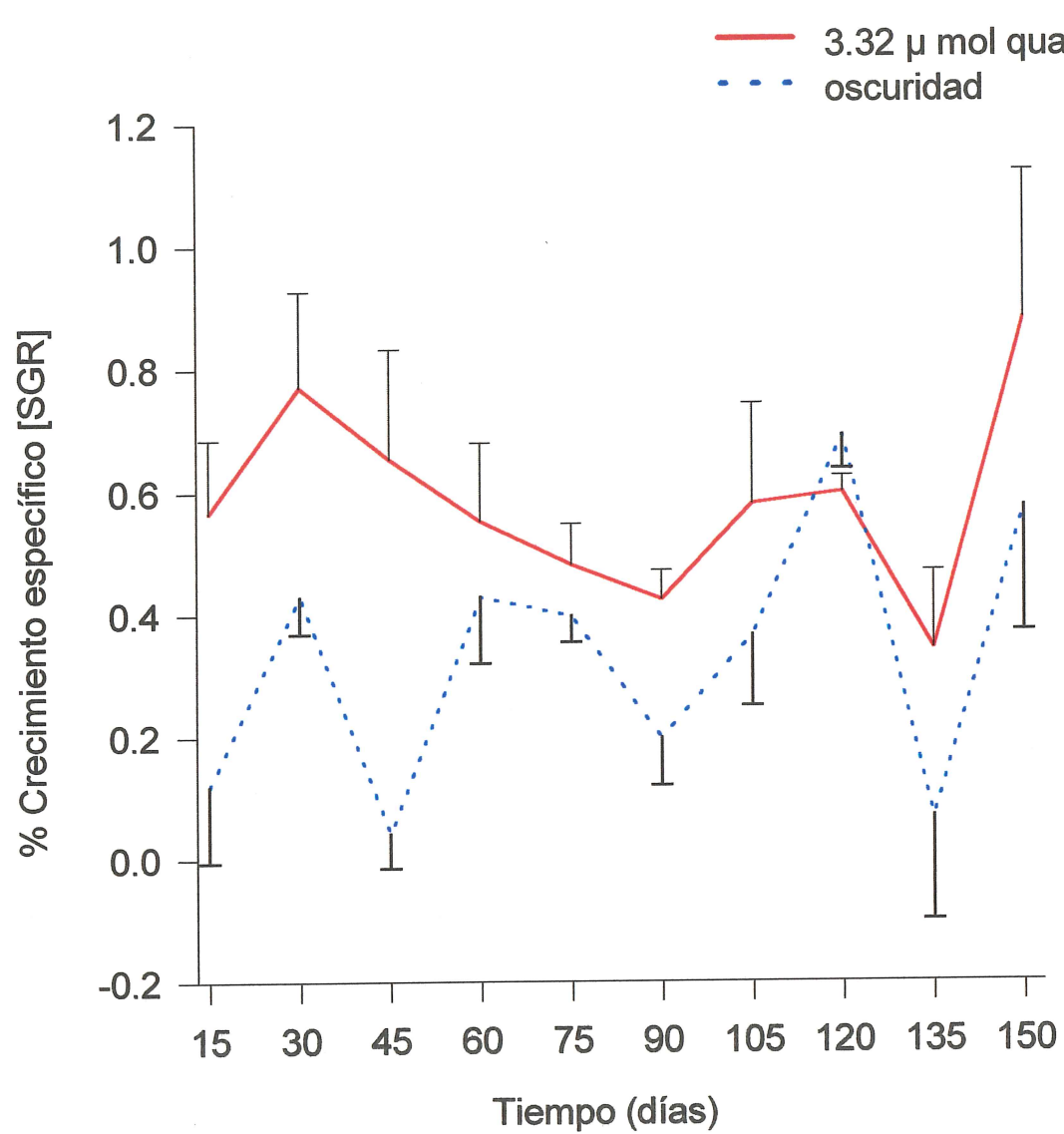


T e m p e r a t u r a °C

Las costras de ambas fases (tetraspóricas y gametofitas) sometidas a bajas (14 °C) y altas (30 °C) temperaturas, se trasladaron gradualmente (un grado por día) a 22 °C. Las plántulas estuvieron 15 días a 22 °C, en todos los casos se detectó un 100% de supervivencia. Sin embargo; mayor crecimiento se observó en costras sometidas anteriormente a 14 °C (tetrasporicas, $\approx 9.1\%$ día⁻¹ y gametofitas, $\approx 16\%$ día⁻¹), En costras sometidos con antelación a 30 °C, el crecimiento fue menor (tetrasporicas, $\approx 1.5\%$ día⁻¹ y gametofitas $\approx 2.5\%$ día⁻¹). Desarrollo normal se observó en plántulas sometidas anteriormente a 14 °C, mientras que las de 30 °C fueron más robustas. Todas las plántulas se colocaron en un incubador a 18 °C, irradiancia 23 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$; salinidad 33.5, fotoperíodo 12:12 (L:O) y crecieron por tres meses hasta llegar a plantas adultas con un 100 % de supervivencia.

Se encontró diferencia significativa ($p=0.00001$) entre las plántulas que crecieron en ausencia de luz y las que crecieron a bajas irradiancias. El crecimiento en las primeras (sin luz) fluctuó entre 0.1 a 0.7 % día⁻¹, mientras que en las plantas sometidas a bajas irradiancias (3.3 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$), este fluctuó de 0.4 a 0.9 % día⁻¹. Sin embargo, la supervivencia en ambos experimentos fue del 100% a los 150 días (fig. 4.2).

Fig. 4.2. Efecto de la oscuridad y la baja irradiancia en el crecimiento los primeros estadios de desarrollo de *C. pectinatus*. La supervivencia en todos los días de experimentación fue del 100% (n= 9; $\pm$ ES).



CAPITULO 5

PARÁMETROS AMBIENTALES

INTRODUCCIÓN

El establecimiento de muchas algas marinas bentónicas sobre un sustrato depende de la dispersión, fijación y germinación de sus esporas. En casi todas las algas bentónicas hay una fase planctónica en su historia de vida. Durante esta fase, la característica de la espora y su interacción con el agua de mar son factores significativos en su conducta, destino y asentamiento (Coon *et al.* 1972). Las corrientes, juegan un papel importante en este sentido (Hoffmann 1987). En Bahía de los Ángeles, se han predicho (modelo numérico) dos tipos de circulación marina inducidas por el viento, la de invierno, primavera y otoño con flujo SW y la de verano con dirección oeste o sur. Se ha concluido que las corrientes residuales inducidas por mareas son débiles ($<0.005 \text{ cm s}^{-1}$), ya que la batimetría presenta pendientes suaves; mientras que las corrientes forzadas por el viento local muestran magnitudes de 25 cm s^{-1} , que pueden ser consideradas como altas (Amador-Buenrostro *et al.* 1991).

En la zona de muestreo denominada La Sílica (fig. 1.1), la zona entre mareas esta constituida principalmente por rocas volcánicas y fragmentos de cantos. El sublitoral es arenoso, con ocasionales afloramientos volcánicos y conchas de moluscos (Pacheco-Ruíz *et al.* 1982). Dado que *C. pectinatus* aparece entre los 2 y 4 metros por debajo del cero de marea, ya que en esta zona se ha observado que ocurren movimientos de sedimento en forma

estacional. Por ello, se cuantificará el transporte de sedimento en la zona del manto de *C. pectinatus* y los resultados se relacionaran con el reclutamiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

En la Sílica y al final del transecto "A" se instaló un termógrafo por debajo del cero de marea a 8 metros de profundidad en el período 1995-6.

Tomando como referencia los transectos A, B y C colocados perpendiculares a la línea de costa, se instaló cada 10 m de longitud una varilla de acero a un costado de cada cuerda y sobre cada varilla se midió la acumulación o desaparición del sedimento sobre la base de la altura de la varilla en cada muestreo. Las mediciones se realizaron a mediados de cada estación (1996). Los datos obtenidos se procesaron por medio de la paquetería SURFER V 5.1, calculando los metros cúbicos de arena acumulados o desplazados por estación del año en el área de distribución del manto de *C. pectinatus*.

RESULTADOS

La mayor temperatura en el agua de mar se localizó en verano con 26°C y la mínima en invierno con 14°C (fig. 5.1).

El área donde se midió el transporte de sedimentos fue de $80,000\text{ m}^2$, en esta zona se movió aproximadamente 1000 m^3 de arena. En verano, se calculó un aporte a la zona de 970 m^3 de arena, en otoño hubo una pérdida de 1000 m^3 de arena, este movimiento de sedimentos fue muy evidente entre los dos y tres metros debajo del cero en zona de muestreo. Lo anterior correspondió a una capa de arena que se depositó de $2.1 \pm 0.19\text{ cm}$ de espesor como promedio y una capa que se removió de $2.5 \pm 0.26\text{ cm}$ como promedio (tabla 5.1).

**Fig. 5.1- Temperatura del agua en la Sílica, Bahía de Los
Ángeles, en el período 1995-96.**

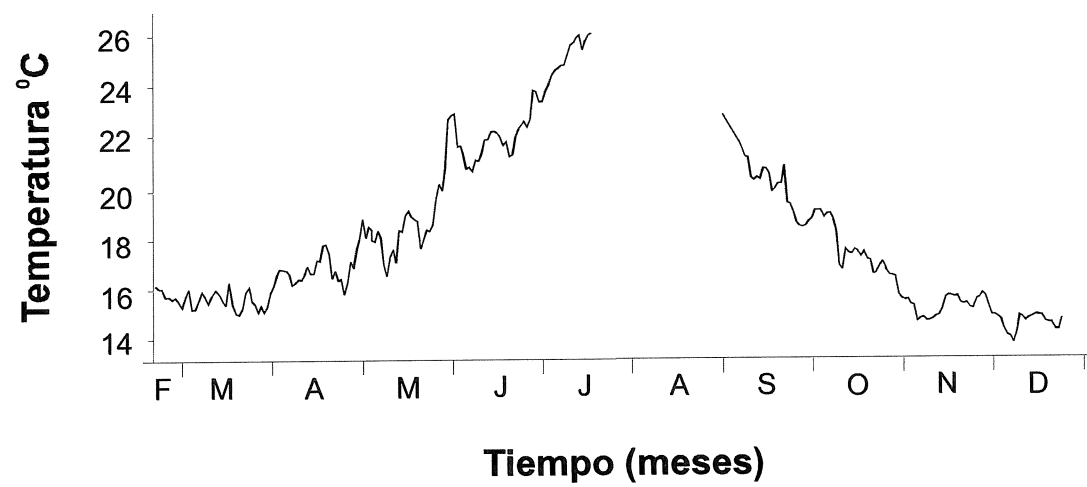


Tabla 5.1. Movimiento del sedimento en la Sílica, entre los 0 y 6 m debajo del cero de marea.

Prof. m	TRANSECTO A				TRANSECTO B				TRANSECTO C			
	Jul. vs Nov.	Nov. vs Mar.	Mar. vs May.	May. vs Jul.	Jul. vs Nov.	Nov. vs Mar.	Mar. vs May.	May. vs Jul.	Jul. vs Nov.	Nov. vs Mar.	Mar. vs May.	May. vs Jul.
	Nov.	Mar.	May.	Jul.	Nov.	Mar.	May.	Jul.	Nov.	Mar.	May.	Jul.
0-1	1.0	0.5	-0.5	1.0								
0-1	1.0	0	1.0	2.0								
0-1	-1.0	0.5	1.0	0.5								
0-1	1.0	-1.0	-0.5	-0.5								
1-2	0	0	1.0	1.0					-1.0	-1.0	-0.5	-0.5
1-2	1.5	2.5	-1.0	3.0					1.0	1.0	-1.0	1.0
1-2	0	2.0	1.5	3.5					0.5	0.5	4.0	1.5
2-3	-2.5	2.5	1.0	2.0	-0.5	1.0	-1.5	-1.0	-1.0	-0.5	1.0	-0.5
2-3	-10.5	1.5	1.0	-7.0	1.5	-1.0	-0.5	0	-4.0	3.5	1.5	1.0
2-3	-2.0	0	0	2.0	-1.0	1.0	1.0	1.0	-10.5	11.5	0	1.0
2-3	-2.0	2.0	1.0	1.0	1.0	-1.0	-1.5	-1.5	-2.0	-10.0	0	-12.0
3-4	-2.5	0.5	0.5	-1.5	-1.0	0	1.5	0.5	2.0	2.0	-1.0	0
3-4	0	0	3.0	3.0	5.5	-5.0	2.0	2.5	1.0	1.0	0	2.0
3-4	-2.0	2.0	0	0	-5.0	4.0	0.5	-0.5	0.5	-1.5	2.5	1.5
3-4	1.0	2.0	1.5	4.5	-3.5	1.0	-1.0	-1.0	0	-0.5	0.5	0
3-4	-0.5	1.0	0.5	1.0	-6.0	6.0	0	0	-0.5	1.5	-1.5	-0.5
4-5	0	0.5	2.5	3.0	-7.0	8.0	-1.0	0	-14.0	13.0	1.0	0
4-5	-6.5	7.5	-1.5	-0.5	-2.0	2.5	0	0.5	0	-2.0	1.5	-0.5
4-5	-6.5	5.5	2.0	1.0	-1.0	-0.5	-0.5	-2.0	-1.5	-0.5	-2.0	-4.0
4-5	---	---	1.0	-3.0	1.5	-3.5	0	-2.0	-2.0	-4.0	1.0	0.5
4-5	---	---	2.5	1.0	3.5	-4.5	0	-1.0	4.0	5.5	1.5	0
5-6					4.6	-6.5	1.0	-2.0	---		0	0
5-6					-2.0	0	0.5	-1.5	---		-0.5	-1.5
5-6					-1.5	0.5	-1.0	-2.0	---		1.5	-0.5
5-6					2.0	0	-2.0	0	---		3.0	2.0
5-6					---	---	2.5	0.5				
5-6					---	---	0	-1.0				
5-6					---	---	-0.5	1.0				

+ = Deposición de arena en cm.

- = Pérdida de arena en cm.

0 = Sin pérdida ni ganancia.

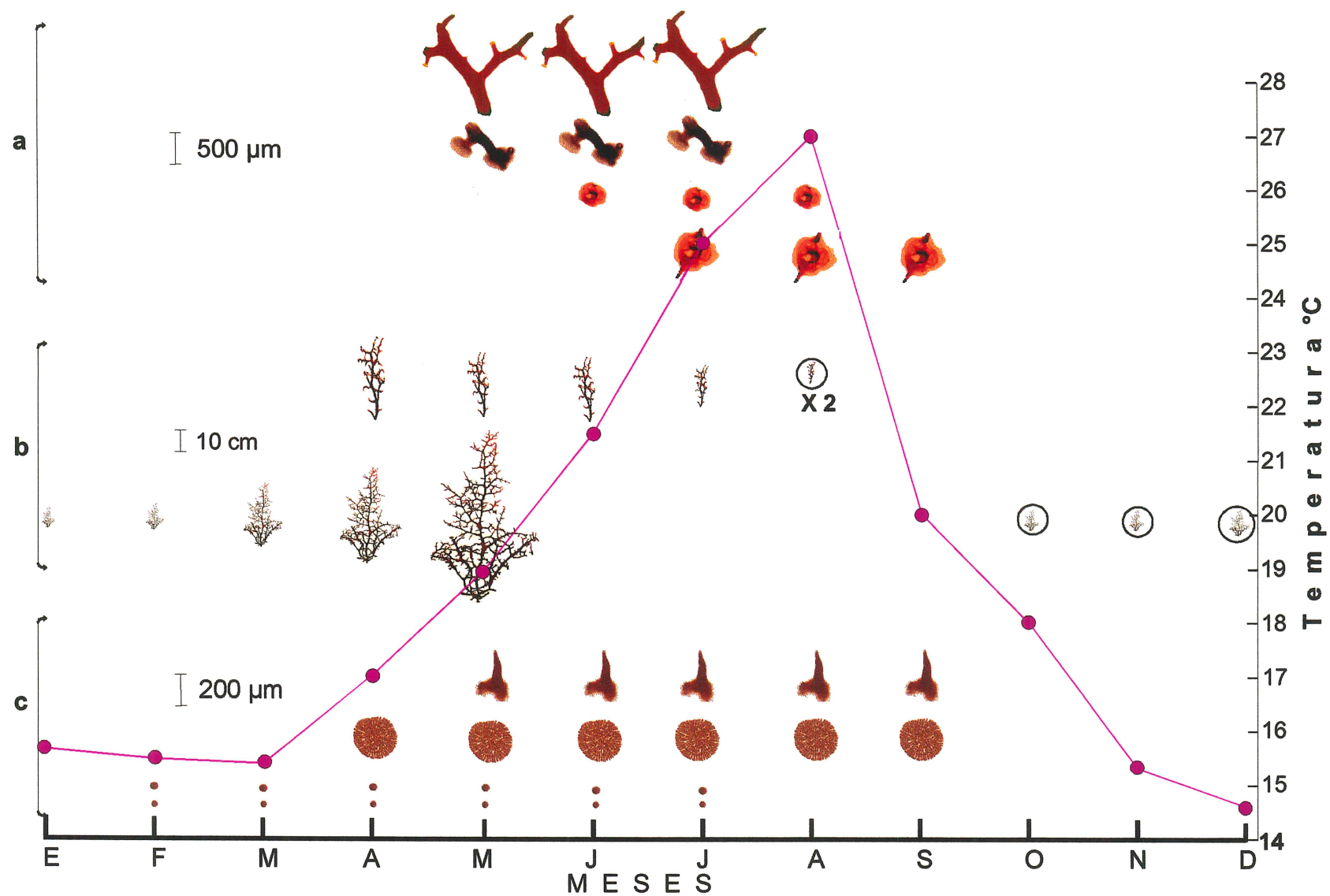
CAPITULO 6

DISCUSIÓN

Por años, *C. pectinatus* se consideró una planta estrictamente anual (Zertuche 1989), dada su aparente desaparición por las altas temperaturas (29-31°C) que se presentan entre agosto y octubre en el golfo de California (Pacheco-Ruíz *et al.* 1992). Este estudio demuestra que plantas macroscópicas de 0.5 cm están presentes desde otoño y los primeros reclutas de $600 \pm 50 \mu\text{m}$ se encuentran *in situ* desde primavera (mayo). Este reclutamiento que se da por dos medios, hace que *C. pectinatus* presente al menos en parte una historia de vida pseudoperenne, ya que $\approx 26\%$ de la población macroscópica natural que es perceptible directamente a la vista en otoño, se desarrolló de la población anterior a partir de tejido vegetativo producto de “anillos” microscópicos que subsisten a los periodos críticos de verano y otoño. En este período, las plantas al liberar sus esporas entran en un período de senectud y por el incremento en la temperatura del agua sufren un proceso de fragmentación (Pacheco-Ruíz, *et al.* 1992), con subsiguiente acopio de material en la playa de hasta $4.5 \pm 0.5 \text{ kg peso seco m}^{-1}$ de línea de costa a finales de primavera (junio). Durante esta época (abril/agosto), trozos pequeños de *Chondracanthus* menores de 1.5 cm longitud se mantienen sobre el substrato en el fondo del manto o en suspensión debido al movimiento del agua. Estos fragmentos activan sus ápices y generan un tejido nuevo que actúa como una “ventosas” que se adhiere a superficies duras como rocas, conchas de moluscos y otras algas comunes en el fondo del infralitoral. Conforme

la temperatura del agua aumenta, la fracción de talo adherida se degrada hasta desaparecer y solo persiste sobre el substrato el tejido nuevo en forma de “ventosa”, el cual queda finalmente adherido al substrato como un pequeño “anillo” microscópico de $450\pm 50\text{ }\mu\text{m}$ de diámetro. Por crecimiento vegetativo que se presenta sobre la periferia de estas estructura (“anillos” o costras microscópicas), aparecen pequeños brotes o nuevas plántulas, siendo esto común desde mediados de primavera (mayo) hasta verano (agosto), algunos con más de un brote por su periferia (2 y 5) y con $400\pm 30\text{ }\mu\text{m}$ de longitud. Por medio de estos micro-reclutas de crecimiento vegetativo, se mantiene parte de la población durante el período crítico de verano, las cuales al desarrollarse, se incorpora en otoño como nuevas plantas a los mantos de *C. pectinatus* (fig. 6.1a, b). Dawson (1961), Norris (1975) y Zertuche-González *et al.* (1995), describen a *C. pectinatus* como una planta que se adhiere al substrato por medio de estructuras de fijación en forma de disco y estolones ramificados. También reportan que las plantas se adhieren por medio de discos accesorios de crecimiento externo que nacen debajo de la superficie del talo, en los ápices de las ramificaciones que ahí se encuentran, dándole mayor fijación a las plantas al substrato, por medio de estas estructuras secundarias de fijación. Estos discos accesorios, son similares a los que desarrollan los fragmentos de las plantas en sus ápices y por los cuales se adhieren a substratos duros durante el período de fragmentación de las plantas al subir la temperatura. Esta es parte de la estrategia que por crecimiento vegetativo, le permite subsistir *C. pectinatus* como una planta pseudoperenne.

Fig. 6.1 .Desarrollo *in situ* de *C. pectinatus* por tejido vegetativo (a), plantas macroscópicas (b) y esporas (c). Las plantas de los círculos se aumentaron al doble.



La presencia de macroalgas o tejido vegetativo pseudoperenne en el golfo de California, está documentado para *Sargassum herporhizum* (Setch. et Gard.), *Sargassum johnstonii* (Setch. et Gard.) y *Sargassum sinicola* (Setch. et Gard.), ya que la recuperación de sus biomasa *in situ* se atribuye a sus estructuras de fijación y/o a sus estipes pseudoperennes (McCourt 1984a, b). *Eucheuma uncinatum* (Setch. et Gard.) descrita como una planta anual (Dawson 1961, Norris, 1975) que desaparecía en verano por la alta temperatura $>28^{\circ}\text{C}$ (Polne et al., 1981), es considerada hoy una carragenofita pseudoperenne, que subsiste *in situ* por fragmentos vegetativos (tocones) que se mantienen embebidos en la arena y regeneran por crecimiento vegetativo (cuando menos en parte) una nueva generación de plantas (Zertuche-González 1988). Este patrón de desarrollo se reporta también en poblaciones de *Gracilariopsis lemaneiformis* (Bory) Dawson, Acleto et Foldvik del golfo de California (Pacheco-Ruiz et al. 1999). La permanencia *in situ* de macroalgas a partir de tejido vegetativo no es una característica particular del golfo de California, más bien es un fenómeno cosmopolita (Knight y Parke 1931). Dixon desde 1973 lo reportó en *Gelidium* sp, *Pterocladia capillacea* (Gmel.) Born et Thur. y *Pterosiphonia complanata* Loomis en las costas de Irlanda. Perennación también se atribuye a la porción costrosa basal de *Iridaea cordata* (Turn.) Bory de California (Hansen y Doyle 1976, Hansen 1977, 1981), y alta proporción de los talos perennes de *Bornetia secundiflora* Setch. del Canal Ingles, son producto de fragmentos basales (Dixon 1965). Lo mismo sucede con *Chondrus crispus* del Atlántico (Taylor et al. 1981,

Bhattacharya 1985, Laura-Lazo 1989) y *Gelidium robustum* (Gardn.) Hollenb. & Abb. del Pacífico (Espinoza-Avalos, 1996).

Lo anterior, demuestra que el crecimiento vegetativo de *C. pectinatus* a partir de fragmentos microscópicos de tejido, es parte integral de la estrategia que la planta utiliza para permanecer durante los períodos críticos de verano-otoño del golfo de California y en vista de lo observado en *Sargassum*, *E. uncinatum*, *G. lemaneiformis* y *C. pectinatus*, es muy factible que otras macroalgas consideradas hoy como “anuales” y endémicas del golfo de California, tengan estrategias microscópicas que les den la característica de pseudoperennes. Esto también pudiera aplicar para otras especies anuales a nivel mundial. Esta modificación en las historias de vida de las algas “anuales” concuerda con lo expuesto por Dixon (1973): **“la aparente desaparición del talo de una planta *in situ*, por cualquier factor adverso, no necesariamente significa que la planta desaparezca en su totalidad, ya que muchas algas persisten en el medio como diminutos fragmentos ocultos, tal comportamiento puede llevar a clasificar erróneamente talos anuales, cuando en realidad son pseudoperennes”**.

Respecto a la reproducción en *C. pectinatus*, esfuerzo reproductivo se detectó a partir de invierno (diciembre), en plantas pequeñas (5 ± 0.3 cm de longitud). Durante este período, el número de cistocarpos y tetrasporangios por planta fue bajo (≤ 3). A partir de abril (primavera), se detectó un incremento exponencial en la generación de estas estructuras, alcanzándose en mayo y

junio el máximo esfuerzo reproductivo ($\approx 300,000$ cistocarpos y $150,000$ tetrasporangios planta⁻¹). A pesar de lo anterior, solo se detectó fecundidad a partir de primavera (marzo) y fertilidad solo durante este mismo período (marzo y mayo) bajo condiciones controladas. En la columna de agua (*in situ*), se localizó baja densidad de propágulos a mediados de invierno (febrero), incrementándose estos en primavera (marzo y mayo) y declinando nuevamente en verano (julio). No se detectaron esporas *in situ* en los experimentos de colecta de esporas realizados en septiembre y noviembre. Esto concordó con los experimentos de laboratorio ya que bajo condiciones controladas no se detectó fertilidad en plantas recolectadas a principios de invierno (diciembre y enero), a pesar de que si presentaban cistocarpos y nematecios tetrasporangiales. Lo anterior se atribuye a que los propágulos estaban en proceso de desarrollo y las estructuras reproductoras en formación (cistocarpos y tetrasporangios). El que sólo se detectara liberación en primavera bajo condiciones controladas; confirma que la madurez de estas estructuras es posterior a su aparición. Por ello, la fecundidad presenta un desfase en el tiempo respecto al esfuerzo reproductivo. Por lo anterior, reclutamiento de plantas vía esporas, inicia *in situ* desde mediados de invierno (febrero) ya que propágulos en la columna de agua se localizaron en el experimento de colecta de esporas *in situ* realizado a finales de el mes de febrero. Este comportamiento en la dinámica y desarrollo de las esporas concuerda con la detección de los primeros micro-reclutas en primavera (mayo), costras microscópicas de $600 \pm 50 \mu\text{m}$ de diámetro, es decir con algun tiempo de desarrollo.

Lüning (1980) y Santelices (1990), señalan que las esporas de las algas no están adaptadas a pasar largos períodos de inactividad en suspensión. Amsler y Neushul (1991) indican que los propágulos de algas marinas se comportan diferente de semillas y esporas de plantas terrestres, ya que los primeros son más parecidas a larvas de invertebrados bentónicos pues son capaces de proveer, al menos en parte, sus requerimientos de carbón vía fotosíntesis. Por esta razón, no están adaptadas a pasar largos períodos de inactividad después de su asentamiento (Lüning 1980, Santelices 1990). De hecho, se ha demostrado bajo condiciones de laboratorio que las esporas comienzan su germinación 24 horas después de su asentamiento, pudiendo extenderse a cinco o siete días (Anderson y Bolton 1985, Correa *et al.* 1985, Santelices 1990). Por este motivo, los primeros micro-reclutas detectados *in situ* en primavera (mayo), fueron producto de propágulos liberados en períodos anteriores (febrero-abril), ya que bajo condiciones controladas, el tiempo de desarrollo de una espora hasta una fase costrosa de 600 μm es de aproximadamente dos meses o más. Este mecanismo de reclutamiento, se detectó en primavera y principios de verano, mientras las plantas adultas presentaron fecundidad. Se estima que el 74% de la población que aparece año tras año y genera los mantos de *C. pectinatus* en el golfo de California, utiliza esta estrategia de desarrollo y sus micro-reclutas son los que subsisten al período crítico de verano del golfo de California (fig. 6.1b, c).

En esta investigación, se demostró que la irradiancia no tuvo efecto significativo sobre la supervivencia y el crecimiento de *C. pectinatus*; mientras que la temperatura sí. En este sentido, las fases microscópica de *C. pectinatus*

toleraron condiciones más extremas de temperatura que las fase adultas. Cuando se probó el efecto de altas temperatura sobre plantas mayores de 0.5 cm de longitud, no se detectó supervivencia a 30 °C (0.0%), y a 26 °C se redujo (50 y 65 %). El crecimiento también se vio afectado al reducirse en estos tratamientos, por el efecto de las altas temperaturas. Este comportamiento concuerda con lo reportado por Pacheco-Ruíz *et al.* (1992), al mencionar que la desaparición de *C. pectinatus in situ* ocurre por un incremento de la temperatura, la cual genera un estrés en el metabolismo de las plantas. Littler y Littler (1981) también encuentran una correlación entre la muerte y desaparición de muchas especies en el norte del golfo de California, con el aumento de la temperatura de verano.

El efecto de las altas temperaturas sobre la supervivencia y crecimiento en costras gametofitas y esporofitas microscópicas fue radicalmente diferente que en las plantas gametofitas, esporofitas y tejido vegetativo macroscópico (0.5 cm de longitud). Temperaturas de 26 y 30 °C redujeron el crecimiento en la fase esporofita microscópicas, mientras que en la gametofita efecto negativo solo se detectó en la temperatura de 30 °C. Respecto de la supervivencia, las costras gametofitas presentaron mayor resistencia a la alta temperatura (100%) que las esporofitas (20-26%). La mayor resistencia de las fases microscópicas costrosas y/o pequeñas plántulas (<0.2 cm de longitud) a las altas temperaturas bajo condiciones controladas, indican que este estadios de vida, son los que menos efecto recibe en su metabolismo por el incremento en la temperatura. Mientras que, entre más viejo es el tejido, más susceptible es este a los incrementos en temperatura (Pacheco-Ruíz *et al.* 1992). Por ello, son las fases microscópicas de

C. pectinatus la estrategia que utiliza la planta para subsistir a los períodos críticos de altas temperaturas que son comunes en el golfo de California durante verano y es probable que esta sea la estrategia que siguen otras especies de macroalgas anuales que se reproducen, mueren y desaparecen en el norte del golfo de California con el incremento en la temperatura (Littler y Littler 1981).

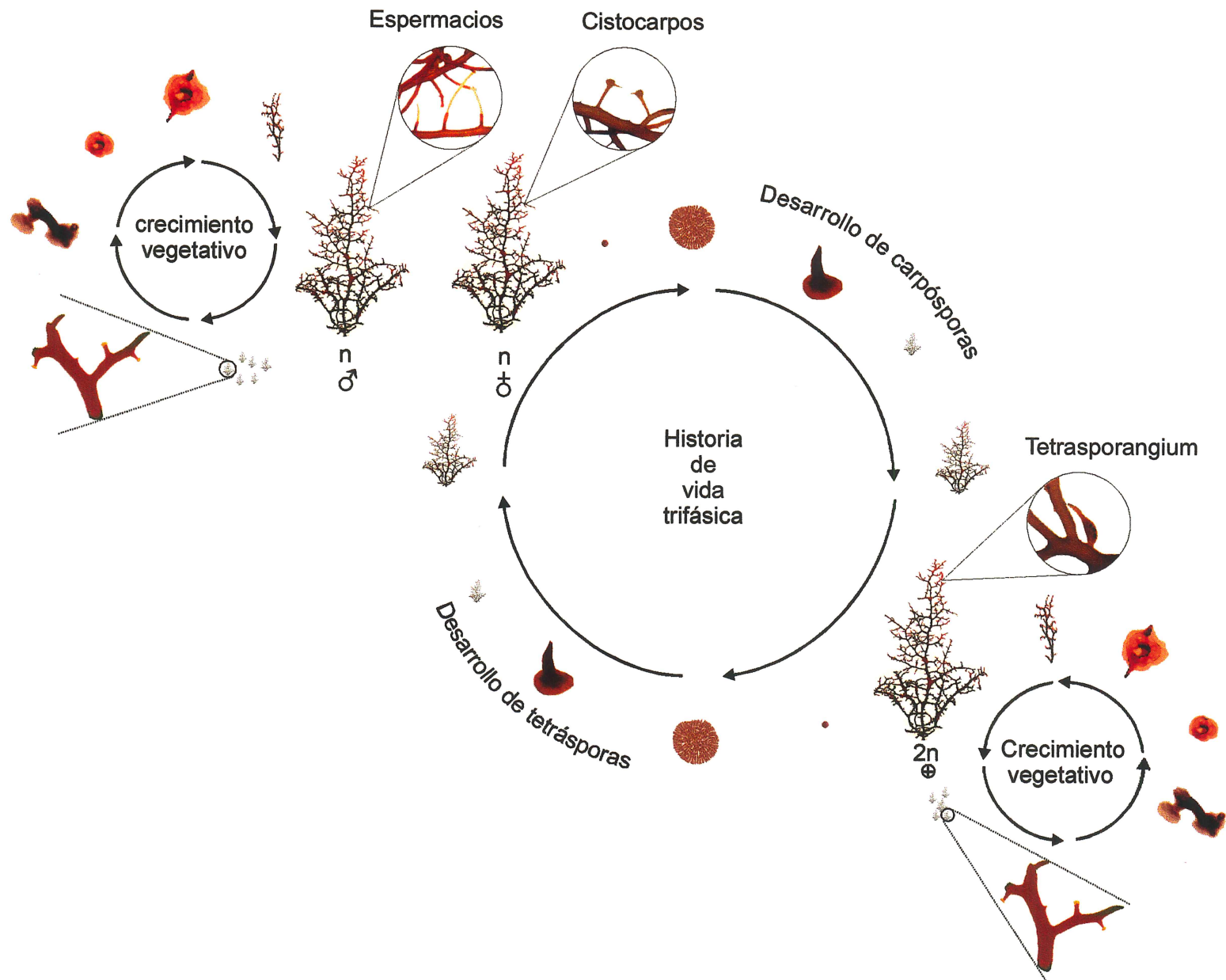
A pesar de que esta investigación no cuantificó el efecto de la herbivoría por peces o invertebrados en la desaparición de las poblaciones de *C. pectinatus* en verano, el crecimiento inhibitorio de las altas temperaturas es el factor que controla la desaparición de los grandes volúmenes *C. pectinatus* y otras macroalgas como *Ulva lactuca* L., *G. lemaneiformis* y *Sargassum* sp que son comunes en primavera en esta región del golfo (Pacheco-Ruíz *et al.* 1992, Pacheco-Ruíz *et al.* 1998a, b, 1999).

Polne *et al.* (1980) demostraron que las esporas, plántulas y plantas adultas de algas marinas de zonas templadas y frías, toleran bajas temperaturas e irradiancias por meses en estado casi latente y reinician su crecimiento cuando las condiciones son favorables. Antes de esta investigación se desconocía el efecto que las altas irradiancias y temperaturas tenían en las esporas y plántulas. Lo único que se sabía es que eran letales para las plantas adultas de esta region (Wynne y Norris 1976, Polne *et al.* 1980, Littler y Littler 1981, Pacheco-Ruíz *et al.* 1992). Con esta investigación, se demuestra que las fases costrosas microscópicas o pequeñas plántulas de *C. pectinatus*, son una estrategia de supervivencia para plantas con historias de vida isomórficas. Estrategias similares se han encontrado en el golfo de California en macroalgas con historias

de vida heteromórficas como en *Ishige sinicola* (Setch. et Gardn.) Chichara, *Colpomenia phaeodactyla* Wynne et Norris, *Colpomenia sinuosa* (Roth) Derb. et Sol. y *Colpomenia tuberculata* Saund., que superan el período crítico de verano a través de su fase costrosa macroscópica, las cuales resisten los incrementos térmicos, ya que estas fases costrosas se localizan en verano y otoño, mientras que sus fases foliares han desaparecido del medio después de reproducirse y producto de un incremento en la temperatura (Littler y Littler 1981, Pacheco-Ruíz y Zertuche-González 1996b).

En conclusión, *C. pectinatus* presenta *in situ* una historia de vida isomórfica, con dos estrategias de subsistencia. La primera, al producir carpósporas y tetrásporas que dan lugar a nuevas plantas; estrategia “normal” esperada. En la segunda, la cual era totalmente desconocida para el golfo de California, fragmentos apicales desarrollan costras microscópicas que generan parte de la nueva población (fig. 6.2). Ambas estrategias desarrollada por *C. pectinatus*, se acopla al argumento descrito por Chapman (1986), Santelices (1990) y Hoffman y Santelices (1991): **“donde los primeros estadios de una macroalga pueden “suspender” y/o reducir su crecimiento y propágulos en diferentes grados de desarrollo proveen una población no observable y usualmente no identificable que de hecho es un banco de estadios microscópicos de algas. Estos estadios sobreviven a condiciones desfavorables y proveen la nueva generación de plantas macroscópicas cuando las condiciones mejoran”.**

Fig. 6.2. Historia de vida *in situ* de *C. pectinatus*.



En el verano (julio/septiembre), la zona de muestreo o el área donde se localizó el manto de *C. pectinatus*, se cubrió por 970 m³ de arena. En otoño (octubre), esta capa de arena de 2.1 ± 0.19 cm de espesor, se removió de la zona a una región más profundas de la bahía. Este movimiento natural y normal de los sedimentos fue más evidente entre los dos y tres metros por debajo del cero de marea; es decir, la zona donde se localizó el mayor reclutamiento de *C. pectinatus*. Como consecuencia, es factible que parte de la población este cubierta en cierto período por arena (2 o 3 meses). Sin embargo, como se demostró en esta investigación, las esporas de *C. pectinatus* pueden sobrevivir sin luz o a bajas irradiancias ($3.3 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$), con 100% de supervivencia e inhibición del crecimiento ($\leq 1.0\% \text{ día}^{-1}$) por períodos de 150 días. Lo mismo se ha encontrado en esporas y plántulas de *Chondrus crispus* Stackhouse que han sobrevivido 273 días sin luz y en esporas y plántulas de otras especies algales, que han logrado sobrevivir hasta un año en obscuridad completa (Leukart y Luning 1994). Esta reducción del crecimiento al bajar la irradiancia e incrementarse la temperatura encaja perfectamente con la estrategia descrita por Chapman (1986) para estadios de vida microscópicos que sobreviven a condiciones ambientales adversas, suspendiendo su crecimiento (?). *C. pectinatus* presentó dicha estrategia en verano, la cual puede ser definida como “estadio resistente de verano” a altas temperaturas o “oversummering stage”. En zonas templadas, un comportamiento similar se ha detectado cuando la temperatura del agua es baja y es conocido como fase resistente de invierno o “overwintering stage” (Hall y Murray 1998).

Para poder detectar la presencia de los reclutas *in situ*, fue necesario conocer la morfogénesis de las esporas bajo condiciones controladas. Los propágulos de *C. pectinatus* presentaron un desarrollo del tipo *dumontia*, donde la espora al germinar produce una masa de células tipo “mórula”, la cual desarrolla hasta formar un disco del que nacen o se forman frondas erectas a partir de la porción central de esta fase costrosa. Este desarrollo concuerda con el descrito por Dixon (1973) y Guiry (1990) para Gigartinales.

Zertuche-González (1988) y Pacheco-Ruíz *et al.* (1992), mencionan que los primeros reclutas de *C. pectinatus* aparecían a finales del otoño (noviembre). Sin embargo, lo que ellos detectaron fueron los primeros juveniles observables directamente *in situ*; plantas de *C. pectinatus* de 2 a 4 cm de longitud que son las únicas que pudieron observar directamente y cuantificaron en porciento de cobertura y biomasa. La realidad es que el reclutamiento *in situ* inicia a finales de invierno (febrero-marzo) y se extiende hasta verano (julio/agosto), período durante el cual se detectaron esporas *in situ* en la columna de agua y pequeñas costras microscópicas sobre los substratos artificiales de conchas de moluscos. Lo anterior, refleja un período amplio de fecundidad y reclutamiento para *C. pectinatus*.

El reclutamiento en la zona del manto de *C. pectinatus* fue bajo ($\leq 2.0 \pm 0.2$ plantas m^{-2}), sobre todo si se toma en cuenta los millones de propágulos que se liberan durante el amplio período de fecundidad de las plantas. Varios factores quizás contribuyen, entre ellos, el escaso substrato duro o rocoso en la zona, ya que $\approx 70\%$ del lugar donde el manto crece está constituido por arena. Por ello, en

el gradiente vertical hubo mayor número de reclutas en la zona somera ($\leq 2.0 \pm 0.2$ plantas m^{-2}) ya que esta presenta mayor superficie dura (rocas y conchas de moluscos) susceptible de ser colonizada por esporas y fragmentos de material de *C. pectinatus*. En la zona profunda, el reclutamiento fue mucho menor ($\leq 0.7 \pm 0.2$ plantas m^{-2}) y esto se debió a que el substrato duro es raro (rocas y conchas de moluscos), más bien el fondo esta constituido principalmente por arena.

A pesar de que la fecundidad de *C. pectinatus* fue mucho más alta que la reportada para plantas completas como *G. robustum* (Gardn.) Hollenb. & Abb. (Guzmán del Prío *et al.* 1972), *Gracilaria edulis* (Gmel.) Silva, (Rama-Rao y Thomas 1974) y *Gigartina canaliculata* Harvey (Pacheco-Ruíz *et al.* 1989), la baja fertilidad o supervivencia en sus propágulos, también contribuyó al bajo reclutamiento. Una posible explicación de esta baja fertilidad de los propágulos la presentan De Wreede y Klinger (1988) y esta relacionada con la canalización de la energía para la reproducción. Ellos proponen que cuando un número de esporas se producen de una cantidad de energía predeterminada y el resto de esta energía (la mayoría) se utiliza para el crecimiento, el resultado es el decremento en la viabilidad de los propágulos que se producen, como resultado de una menor cantidad de la energía canalizada para la reproducción. Esta hipótesis, explica la relación inversa que se presentó entre la alta fertilidad y la baja supervivencia de las esporas, producto del exuberante crecimiento que se presenta en *C. pectinatus* durante la primavera ($10.6\% \text{ día}^{-1}$) (Pacheco-Ruíz *et al.* 1992). Adicionalmente, bajo reclutamiento también puede ser atribuido al

intensivo pastoreo que las esporas reciben durante su fase plantónica así como bentónica (Buschmann y Santelices 1987; Buschmann y Bravo 1990). Sin descartar que la competencia por espacio con otras algas y la competencia entre plántulas de *C. pectinatus*, suele ser un importante regulador del agrupamiento *in situ* de macroalgas (Amsler 1992).

Aparentemente, el bajo reclutamiento detectado en otoño e invierno en la zona, es compensado en primavera por un vigoroso crecimiento en las plantas superior a $10\% \text{ día}^{-1}$ (Pacheco-Ruiz *et al.* 1994), el cual hace que las plantas de *C. pectinatus*, alcancen longitudes de hasta $80 \pm 5.5 \text{ cm}$ las cuales cubren áreas superiores a 50 cm^2 . Esto genera en la zona durante el período de primavera (mayo), una biomasa de hasta $480 \pm 92 \text{ g m}^{-2}$ peso seco de *C. pectinatus*.

La población natural de *C. pectinatus* presentó mayor proporción de plantas haploides (gametofitas) que diploides (esporofitas) en una proporción aproximada de 6:1, con abundancia de plantas estériles. Cuando se aplicó la prueba del resorcinol para las plantas estériles, el ratio de plantas gametofitas:esporofitas fue de 7:3. Tal dominancia de fases gametofitas es común en poblaciones de la familia Gigartinaceae (Abbott 1980, Mathieson 1982, Hannach y Santelices 1985, Rodríguez-Garza y Espinoza-Avalos 1987), y se debe en *C. pectinatus* a la mayor germinación (fertilidad) de las tetrásporas, así como a la mayor resistencia que presentan los primeros estadios gametofitos de desarrollo (costras), a los drásticos cambios estacionales que ocurren en el golfo de California en verano (temperaturas >26.0) (Zertuche-González 1998). Este comportamiento no demostrado con anterioridad para ninguna macroalga del golfo de California, se

hipotetizó desde 1944 por Johnston y Feeney, al sugerir que la diferencia en la proporción de fases de *Gelidium robustum* (Gardn.) Hollenb. & Abb., podría deberse a **una mortalidad diferencial de una fase sobre otra y/o una supervivencia diferencial entre un tipo de propágulos sobre otro**. Carter (1985), lo demostró con *Gelidium pristoides* (Turn.) Kütz. ya que sus carpósporas efectivamente tuvieron mayor porcentaje de supervivencia y esta es en parte la razón a la cual se le atribuyó la dominancia de la fase tetrasporofita. Sin embargo, para *C. pectinatus*, ambas hipótesis fueron correctas, la dominancia constante de fases gaméticas *in situ* (Pacheco-Ruíz y Zertuche-González 1999), se debieron a una mortalidad diferencial de una fase sobre otra y/o una supervivencia diferencial entre un tipo de propágulos sobre otro. Dado que en muchos géneros de la familia Gigartinaceae es notoria esta dominancia de plantas gametofitas vs tetrasporofitas (Hannach y Santelices 1985, Hannach y Waland 1986), este trabajo demuestra que temperaturas ≥ 26.0 °C, afectan el crecimiento y la supervivencia en fases costrosas tetrasporofitas, mientras que en las costras gametofitas tal efecto no fue significativo. Investigaciones anteriores asumían que la diferencia en la proporción de fases reproductivas de algas en el medio natural podía estar influenciada por factores físicos como irradiancia y temperatura, cuyas magnitudes y variaciones podrían influir de manera diferente en la fecundidad y germinación (fertilidad) de las diferentes fases y propágulos (Umamaheswara y Kaliperumal 1983, Ngan y Price 1983, Friedlander y Dawes 1984). Así, los drásticos cambios de temperatura que afectan la supervivencia de las plántulas, concuerda con la idea de que las

diferencias en proporción pueden ser resultado de causas no relacionadas directamente con los ciclos de vida; si no atribuibles a características locales del medio como: temperatura, irradiancia, fotoperíodo, grado de exposición al oleaje, herbivoría, ubicación en la zona litoral, etc. (Mathienson 1982, Foster y Schiel 1985).

Por otra parte, la diferencia de germinación (fertilidad) entre propágulos, se puede atribuir a la naturaleza intrínseca de las plantas o a que los propágulos no acumulan suficiente material de reserva, como se detecta en esporas de otras macroalgas (Amsler y Neushul 1991), lo cual no les confiere el suficiente recurso energético y estas no germinan y mueren.

Así mismo, se demuestra que $\approx 20\%$ de la población *C. pectinatus* desarrollada *in situ* año tras año, es producto de crecimiento vegetativo, este comportamiento de *Chondracanthus*, también puede estar contribuyendo a la dominancia de plantas gametofitas, ya que sí existe dominancia de tejido gametofito, la posibilidad de un mayor reclutamiento en este, será mayor que el de tejido esporofito, por encontrarse este último en menor cantidad (Pacheco-Ruiz y Zertuche-González 1999).

La dominancia de ciertas fase, pudiera deberse también a un camino alterno de reproducción, la apomixia, la cual se reporta en Gigartinales con historias de vida heteromórficas (Chen *et al.* 1974, Polanshek y West 1977, West *et al.* 1992, Klinger 1993). A pesar de que *C. pectinatus* tiene una historia de vida isomórfica, Abbott (1980), considera la posibilidad de esta "anomalía" (apomixia),

en Gigartinales con historias de vida isomórficas, la cual por un rápido y frecuente asentamiento de esporas, permite la dominancia de plantas cistocárpicas, como se demostró en *Iridaea flaccida* (S. & G.) Silva. A pesar de que en este momento no se ha detectado apomixia en *C. pectinatus* bajo condiciones controladas, no se descarta que tal fenómeno pudiera ocurrir *in situ*.

Por otro lado, este trabajo demostró que las tetrásporas vs carpósporas tienen mayor supervivencia después de su liberación en suspensión en la columna de agua, es decir sin fijarse al sustrato y por ello, **“si los propágulos de *C. pectinatus* se mantienen en la columna de agua por más de 24 horas sin fijarse, la posibilidad de supervivencia de las tetrásporas serían superiores a la de las carpósporas en una proporción de 4:1**, esto también contribuye a la dominancia de plantas gametofitas vs tetrasporofitas. El hecho de que las esporas sobrevivan en suspensión en la columna de agua bajo condiciones de laboratorio, demuestra la factibilidad de que algunas esporas inicien su desarrollo en la columna de agua y conforme su volumen y peso se incrementa producto del desarrollo, estas se asientan y se desarrollen en plantas adultas fijándose posteriormente al sustrato por sus estructuras secundarias de fijación”.

En primavera (mayo), se detectó la mayor liberación de propágulos, tanto en laboratorio como en el campo. Este comportamiento coincidió con el pronóstico de Hoffman (1987) para especies templado-cálidas, máxima liberación en la época de mayor porcentaje de talos reproductivos y/o de mayor esfuerzo reproductivo. Este comportamiento se explica por la alta actividad metabólica y mitótica que se lleva a cabo en esta estación, resultado de la mejor irradiancia,

fotoperíodo, temperaturas y nutrimentos (Alvarez-Borrego *et al.* 1978, Cabello-Pasini y Zertuche-González 1998, Pacheco-Ruíz *et al.* 1992, Zertuche-González 1988).

Se ha establecido que la fecundidad, representa una medida del potencial reproductivo y es un indicativo del tiempo cuando las condiciones medioambientales son más favorables para la actividad reproductiva (Pacheco-Ruíz *et al.* 1989). Así, variaciones temporales en la producción de esporas se ha observado para *Gelidium robustum* (Gardn.) Hollenb. & Abb. (Guzmán del Próo *et al.* 1972), *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. (Oza y Krishnamurthy 1968) y *Chondracanthus canaliculatus* Harvey (Pacheco-Ruíz *et al.* 1989), siendo atribuidas a fluctuaciones de temperatura. Aunque se considera la temperatura como un factor regulador de la liberación de esporas y de los periodos estacionales de fertilidad en muchas especies (Katada 1955, Christie y Evans 1962, Rao y Subbarangaiah 1981, Santelices 1978, Rao y Kaliaperumal 1983), respuestas fotoperiódicas se han demostrado recientemente en algas rojas como el principal regulador de la fertilidad, correlacionándose frecuentemente con la irradiancia y temperatura (Lüning 1981, Waaland y Dickson 1983, Rao y Kaliaperumal 1983, Ávila *et al.* 1985). Aunque estos factores no se han establecido de manera experimental para *C. pectinatus*, es notable mencionar su fecundidad se incrementó conforme se incrementó la temperatura. Cabello-Pasini (1988) y Pacheco-Ruíz *et al.* (1992), atribuyen el decaimiento de la productividad y el crecimiento de *C. pectinatus* en el medio ambiente natural a las altas temperaturas y en mucha menor influencia a irradiancia. Estudios más

recientes han demostrado que la disminución en el potencial fotosintético por las altas temperaturas es la causa de la muerte del tejido viejo (Cabello-Pasini y Zertuche-González 1998). Oza y Krishnamurthy (1968), indican que además de la temperatura, la madurez del alga influye significativamente sobre las tasas de descarga de esporas. Tomando como base lo anterior, la variación en la densidad de esporas aparentemente se presenta por la influencia de la temperatura y el fotoperíodo en el proceso de maduración de las plantas. Esto generó un aumento gradual en el número de esporas liberadas de febrero a julio antes de que las plantas pasen al estado de senectud, se fragmenten y mueran (Zertuche 1988). Por lo tanto, un período amplio en la liberación y una alta densidad de liberación a principios de verano es la estrategia que asegura la permanencia de las plantas *in situ*.

La máxima liberación de propágulos en mayo, coincidió con la mayor longitud de las plantas, el mayor porcentaje de talos reproductivos y el máximo esfuerzo reproductivo (Pacheco-Ruíz y Zertuche-González 1999). En diciembre y enero, no se detectó liberación de propágulos a pesar de localizarse cistocarpos y tetrasporangios en ambas fases de *C. pectinatus*. Lo anterior se atribuyó a que los propágulos estaban en proceso de desarrollo. En julio (verano), las plantas presentaron escasa descarga de propágulos, quizás como consecuencia de su previa liberación. Dado que se detectó fecundidad entre marzo y julio, debe esperarse también un extenso período de reclutamiento. Así, los primeros micro-reclutas de 0.6 mm de longitud, se detectaron en mayo y los últimos en agosto con 0.96 mm longitud sobre conchas de moluscos. El hecho de no localizar

reclutas sobre conchas de moluscos introducidas *in situ* en agosto, reafirma que es entre primavera y principio de verano (marzo-julio), cuando la fertilidad en plantas de *C. pectinatus* y la fecundidad en sus propágulos contribuye al reclutamiento (Pacheco-Ruíz y Zertuche-González 1999).

La mayor liberación de propágulos en primavera, se presentó durante un período de 35 días para marzo y 31 para mayo. Este fue amplio si lo comparamos con los máximos periodos de liberaciones reportados para *Gracilaria verucosa* (Huds.) Papenf., 20 días (Oza y Krishnamurthy 1968), *G. edulis* cinco días (Rama-Rao y Thomas 1974) y *G. canaliculata* 18 días (Pacheco-Ruíz *et al.* 1989). Sin embargo, fue muy similar al reportado para *G. robustum*, 29 días (Guzmán del Prío *et al.* 1972). En contraste, la liberación de tetrásporas se dio en un período corto (cuatro a seis). Comportamiento similar se reporta en *G. robustum* (Guzmán del Prío *et al.* 1972) y *G. canaliculata* (Pacheco-Ruíz *et al.* 1989), atribuible a que el número de propágulos que genera un tetrásporangio es menor al número de carpósporas que produce un cistocarpio.

Picos de alta y baja liberación de carpósporas cada seis y siete días se detectaron en *C. pectinatus*. West y Crump (1975), detectaron picos de alta y baja liberación cada dos a tres días en *Gigartina* sp bajo condiciones controladas y Umamaheswara (1976), de cuatro y cinco días en *Gracilaria corticata* (Agardh). En las plantas tetrásporas no se observaron estos picos, posiblemente por lo breve del periodo de liberación. Se desconoce que es lo que provoca dichos ritmos de liberación, pero posiblemente pudieran atribuirse a mecanismos

endógeno (¿hormonas?), que aceleran o retardan el proceso de liberación de propágulos en las algas.

Respecto a la dispersión, el número de esporas que se originan de un manto, parece ser importante en el intervalo de distribución de la especie. Sin embargo, la concentración de esporas decrece con el incremento de la distancia de donde la planta esporula (Hoffmann 1987). En este sentido, Anderson y North (1966) encuentran en *Macrocystis pyrifera*, (L) C. Ag. que si el recurso de esporas es de una sola planta, los intervalos de dispersión no exceden a cinco metros; cuando las esporas se originan de un grupo pequeño de plantas, la dispersión se incrementa (20 m); y cuando las esporas provienen de un manto, la dispersión es mayor (40 m). En *G. robustum* (Gardn.) Hollenb. & Abb., se encontró que el número de reclutas se reduce conforme aumenta la distancia de la planta progenitora (Guzmán del Prío *et al.* 1972). Lo anterior concuerda con los resultados obtenidos en este estudio, ya que la dispersión declinó conforme las esporas se alejaron de las plantas progenitoras, nunca excediendo los 600 m de su periferia. Sin embargo, esta dispersión fue mayor que la encontrada en *M. pyrifera*, *Alaria sculenta* Grev., *C. peregrina*, *Postelsia palmaeformis* Rupr., *Sargassum muticum* (Yendo) Fen. y *G. robustum* (Anderson y North 1966, Sundene 1962, Vandermeulen y DeWreede 1986, Dayton 1973, Paine 1979, Chapman 1986, Guzmán del Prío *et al.* 1972). No obstante, se han encontrado esporas de macroalgas con capacidad de fijarse de cinco a 35 km de las poblaciones progenitoras más próximas (Amsler y Searles 1980, Zechman y

Mathieson 1985, Druehl 1981). Por consiguiente, se puede decir que la dispersión de las esporas en *C. pectinatus* fue relativamente corta.

Se encontró gran densidad de propágulos en los dos primeros metros por encima del manto, formando una nube de esporas. Norton (1992) menciona que cuando el flujo en el agua no es excesivamente turbulento, los propágulos liberados se sostienen en la corriente como el humo de una chimenea, diluyéndose progresivamente hacia el fondo conforme transcurre su tiempo de residencia. Esto explicaría porqué la fijación de esporas fue más densa en cierta profundidad de los recolectores en la columna de agua y particularmente los ubicados en el interior o próximos al manto diluyéndose conforme los recolectores se alejaron del mismo.

Aunque la mayor densidad de esporas se encontró paralela a la línea de costa en todos los muestreos, la mayor dispersión se detectó en mayo y en los recolectores perpendiculares a la línea de costa, es decir, en dirección sudeste (zonas profundas). Dado que las corrientes son paralelas a la costa y en dirección nordeste (Amador-Buenrostro 1991), existe la posibilidad de encontrar mayor dispersión en esa dirección si se colocaran recolectores a una mayor distancia durante estos períodos de muestreo. Por lo tanto, es posible que la dispersión de 600 m, este subestimada y que las esporas de *C. pectinatus* pudieran llegar a tener mayor dispersión por un efecto directo de las corrientes dominantes de la zona. Durante el muestreo de mayo las mareas fueron amplias, aspecto que no se presentó en otra época de muestreo. Esto quizás contribuyó por su amplitud a un mayor desplazamiento de las nubes de esporas hacia los

recolectores perpendiculares a la línea de costa (zonas profundas), lo antedicho concuerda con lo reportado por Ngan y Price (1983), quienes mencionan que las oscilaciones de marea permiten que las esporas liberadas durante mareas altas, sean más efectivamente dispersados por el movimiento del agua.

Se ha dicho que el movimiento del agua juega un papel clave en la dispersión de las esporas y esto es especialmente cierto para hábitats costeros o zonas someras. Al respecto, Coon *et al.* (1971), establecieron que el movimiento del agua es el factor de mayor influencia en la distribución de células algales, donde la velocidad del agua es comúnmente más grande que las tasas de sedimentación de las esporas y que junto con el tamaño, forma y densidad de ésta, hacen que existan variaciones en la dispersión. Igualmente, Norton (1992) afirma que la diseminación de las esporas a partir del manto progenitor, se da principalmente por el flujo del agua en la cual las mismas esporas están y su expansión varía según sea su dirección y velocidad en el tiempo.

En febrero y abril se localizó un menor número de nubes de esporas y una menor densidad que en mayo y julio. Santelices (1990) señala que la composición de la nube puede cambiar en el espacio dependiendo de como las esporas suspendidas en la columna de agua se pierden por asentamiento o se ganan por nuevas liberaciones en el tiempo. Esto explica porque en un mismo muestreo, las nubes de esporas se encuentran a diferente profundidades y direcciones en el plano vertical. Las condiciones físicoquímicas del agua, también juegan un papel primordial en el asentamiento de las esporas. Este mismo autor indica que cambios en la viscosidad y densidad son comunes en el agua y ésta

puede variar con la concentración de sustancias disueltas y la temperatura. Entre febrero y julio hubo una variación térmica de 8-10°C y probablemente este cambio permite mayor tiempo de suspensión a las esporas entre febrero/abril y se diseminan menos en la columna agua apareciendo como una sola nube paralela a la costa. En mayo/julio por el aumento de la temperatura, tienen mayor sedimentación debido al decremento de la densidad del agua lo cual genera una mayor tasa de sedimentación ya que la mayoría de las esporas se localizaron en el fondo.

Un factor importante en la determinación de los límites de dispersión de las algas bentónicas, es el tiempo que las esporas permanecen viables *in situ* en la columna de agua. La máxima viabilidad reportada es de ocho a once días (Suto 1950a,b, Kain 1964, Jones y Babb 1968, Hoffman y Camus 1989). Sin embargo, en experimentos bajo condiciones controladas, uno por ciento de las carpósporas y ocho por ciento de las tetrásporas logró sobrevivir 15 días en suspensión. Lo trascendente de esto radica en que 0.5% de las carpósporas y 1.5% de las tetrásporas llegaron a plantas adultas en suspensión. Tal suceso es importante ya que este hecho, hace que se incremente el potencial de dispersión de *C. pectinata in situ* (Hoffman y Camus 1989).

LITERATURA CITADA

- Alvarez-Borrego, S. 1983. Gulf of California. In B.H. Ketchum (ed.), *Estuaries and Enclosed Seas*, pp. 427-429. Elsevier Sci. Publ. Co. Amsterdam.
- Alvarez-Borrego, S., J. A. Rivera, G. Gaxiola-Castro, M. J. Acosta-Ruiz & R. A. Schwartzlose. 1978. Nutrientes en el Golfo de California. *Ciencias Marinas*, 5: 53-71.
- Amador-Buenrostro, A., S.J. Serrano-Guzmán y M.L. Argote-Espinoza. 1991. Modelado numérico de la circulación inducida por el viento en Bahía de los Angeles, B.C. México. *Ciencias Marinas* 17:39-57.
- Amsler Ch. D. and M. Neushul, 1991. Photosynthetic physiology and chemical composition of spores of the kelp *Macrocystis pyrifera*, *Nereocystis luetkeana*, *Laminaria farlowii* and *Pteroglyphora californica* (Phaeophyceae). *J. Phycol.*, 27:26-34.
- Amsler, Ch. D. & R. B. Searles. 1980. Vertical distribution of seaweed spores in a water column offshore of North Carolina. *J. Phycol.*, 16: 617-619.
- Amsler, Ch. D., D.C. Reed and M. Neushul. 1992. The Microclimate Inhabited by Macroalgal Propagules. *Br. Phycol. J.* 27:253-270.
- Anderson, R.J. and J.J. Bolton. 1985. Suitability of the agarophyte *Suhria vittata* (L.) J. Ag. (Rhodophyta: Gelidiaceae) for mariculture: geographical distribution, reproductive phenology and growth of sporelings in culture in relation to light and temperature. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 3:169-178.
- Anderson, E. K. & North W. J. 1966. In situ studies of spore production and dispersal in the giant kelp *Macrocystis*. *Proc. Intl. Seaweed Symp.*, 5: 73-86.
- Avila, M., A. J. Hoffman and B. Santelices. 1985. Interacciones de temperatura, densidad de flujo fotónico y fotoperíodo sobre el desarrollo de etapas microscópicas de *Lessonia nigrescens* (Phaeophyta, Laminariales). *Revista Chilena de Historia Natural.*, 58: 71-82

- Ballesteros-Grijalva, G., J.U. Labastida-Woods y E. Durazo-Beltrán. 1990. Abundancia de *Gigartina canaliculata* Harvey, en el ejido Eréndira y Popotla B.C., México. Ciencias Marinas, 16:23-34.
- Ballesteros-Grijalva, G., G. Chauvet-Allard y E. Durazo-Beltrán. 1991. Estimación de la abundancia de *Gigartina canaliculata* Harvey, en Bahía San Quintín, Baja California, México. Ciencias Marinas, 17:99-108.
- Barilotti, D.C. & J.A. Zertuche-González. 1990. Ecological effects of seaweed harvesting in the Gulf of California and Pacific Ocean off Baja California and California. Hydrobiologia 204/205:35-40.
- Bhattacharya, D. 1985. The demography of fronds of *Chondrus crispus* Stackhouse. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 91:217-31.
- Bold H.C. & Wynne M.J. 1978. Introduction to the Algae. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey. 706 pp.
- Bray, N.A. 1988. Thermohaline Circulation in the Gulf of California. J. Geophys. Res., 93:4993-5020.
- Bray, N.A. and J.M. Robles. 1991. Physical Oceanography of the Gulf of California. In: J.P. Dauphin and B.R.T. Simoneit (eds.). The Gul and Peninsular Province of the California. Tulsa, Okla.: Am. Assoc. Petrol. Geol. 834 pp.
- Brinkhuis, H.B. 1985. Growth patterns and rates. In Littler M.M. and D.S. Littler (ed.), Handbook of Phycological Methods: Ecological Field Methods: Macroalgae, pp. 461-77. Cambridge University Press, Cambridge.
- Buschmann, A.H. and A. Bravo. 1990. Intertidal amphipods as potential dispersal agents of carpospores of *Iridaea laminarioides* Bory (Gigartinales, Rhodophyta). J. Phycol. 26:417-420.
- Buschmann, A.H. and B. Santelices. 1987. Micrograzers and spore release in *Iridaea laminarioides* Bory (Rhodophyta: Gigartinales). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 108:171-179.

- Cabello-Pasini, A. 1988. Fotosíntesis, respiración y crecimiento *in situ* de *Gigartina pectinata* (Dawson) en Bahía de los Angeles. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma de Baja California, México. 42 pp.
- Castro-Montoya, H., J. A. Segovia-Zavala & F. Delgadillo-Hinojosa. 1987. Resultados preliminares de nutrientes en la parte Norte de Bahía de Los Angeles, B.C., (verano 1986). abstract VII Congreso Nacional de Oceanografía, Ensenada, 120 pp.
- Coon, D. A., Neushul, M. & Charters, A. C. 1972. The settling behavior of marine algal spores. Proc. Intl. Seaweed Symp., 7: 237-242.
- Correa, J., M. Avila and B. Santelices. 1985. Effects of some enviromental factors on growth of sporelings in two species of *Gelidium* (Rhodophyta). Aquaculture 44:221-227.
- Christie, A. O. and L. V. Evans. 1962. Peridicity in the liberation of gametes of zoosporas of *Enteromorpha intestinalis* Link. Nature., 193: 193-194.
- Chapman, A. R. O. 1986. Population and community ecology of seaweeds. Adv. Mar. Biol. , 23:1-161.
- Chapman, A.R.O. 1980. Demography. pp 251-268. In Handbook of phycological methods. M.M. Littler & D.S. Littler (eds.). Cambridge University Press, London, 617 pp.
- Chen, L. C-M.and J. McLachlan. 1972. The life history *Chondrus crispus*. Can. J. Bot., 50:1055-60.
- Chen, L. C-M.and J. McLachlan. 1980. *Rhodoglossum affine* (Harv.) Kylin (Gigartinaceae, Rhodophyta) in culture. Syesis, 12:113-16.
- Dawson, E.Y. 1950. Notes on Pacific Coast marine algae. V. Amer. J. Bot. 37:337-344.
- Dawson, E.Y. 1960. A review of the ecology, distribution and affinities of the benthic flora, In: The Biogeography of Baja California and Adjacents Seas. Part. II. Marine Biotas. Syst. Zool. 9:93-100.

- Dawson, E.Y. 1961. Marine red algae of Pacific Mexico (Gigartinales). *Pac. Nat.* 2:191-375.
- Dawson, E.Y. 1966. Seashore plants of northern California. University of California Press, Berkeley, California, 103 pp.
- Dayton, P. K. 1973. Dispersion, dispersal and persistence of the annual intertidal alga *Postelsia palmaeformis*. *Ecology*, 54: 433-438.
- Delgadillo-Hinojosa, F., G. Gaxiola-Castro, J.A. Segovia-Zavala, A. Muñoz-Barbosa and M.V. Orozco-Borbón. 1997. The effect of Vertical Mixing on Primary Production in a Bay of the Gulf of California. *Estuarine Coastal Shelf Sci.* 45:135-148.
- Dixon, P.S. 1973. Biology of the Rhodophyta. Edinburgh: Oliver & Bold, 285 pp.
- Dixon, P.S. 1965. Perennation, vegetative propagation and algal life histories, with special reference to *Asparagopsis* and other Rhodophyta. *Botanica Gothoburg.* 3:67-74.
- Druehl, L. D. 1981. Geographical distribution. In: C. S. Lobban & M.J. Wynne, (eds) *The Biology of Seaweeds*. Univ. of California Press. Berkeley., 814-837 pp.
- Espinoza-Avalos, J. 1993. Macroalgas del Golfo de California. pp328-357, In: Biodiversidad Marina y Costera de México. S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds). Com. Na. Biodiversidad y CIQRO, México, 865 pp.
- Espinoza-Avalos, J. 1993. Estructura de talas y reproducción de *Gelidium robustum* (Rhodophyta) en la parte central de la península de Baja California, México. *Ciencias Marinas* 22:415-426.
- Gallagher, S. B. and H.J. Humm. 1983. Techniques of laboratory cultivation of marine algae. Gas Research Institute, Topical report. Dec. 82-83. pp. 119.
- Garbary, D.J. 1976. Life-forms of algae and their distribution. *Bot. Mar.*, 19:97-106.

- Garbary, D.J. and R.E. DeWreede. 1986. Life history phases in the natural populations of Gigartinales (Rhodophyta): quantification using resorcinol 174-178 pp.
- Garza-Sánchez, F. 1997. Efecto de la temperatura e irradiancia en la liberación, supervivencia y fijación de esporas de *Gracilaria pacifica* Abbott (Rhodophyta), del estero de Punta Banda, B.C. Universidad Autónoma de Baja California. Tesis de Maestría, 48 pp.
- Guillard, R.R.L. 1973. Methods for microflagellates and nanoplankton. In Stein, J.R. (ed.), Handbook of Phycological Methods: Culture Methods and Growth Measurements, pp. 53-68. Cambridge University Press, Cambridge.
- Guiry, M.D. 1990. Sporangia and spores. In K.M. Cole & R.G. Sheath (eds.), Biology of the red algae, (pp. 347-76). Cambridge University Press.
- Guzmán del Prío, S.A., S. de la Campa de Guzmán y Pineda-Barrera J. 1972. Shedding Rhythm and Germination of spores in *Gelidium robustum* Proc. Intl. Seaweed Symp., 7:221-228.
- Hall, D.J and S.N. Murray. 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.
- Hansen, J.E. 1981. Studies on the population dynamics of *Iridaea cordata* (Gigartinales, Rhodophyta). Proc. Intl. Seaweed Symp. 8:336-341.
- Hansen, J.E. 1977. Ecology and natural history of *Iridaea cordata* (Gigartinales, Rhodophyta) growth. J. Phycol. 13:395-402.
- Hansen, J.E. and W.T. Doyle. 1976. Ecology and natural history of *Iridaea cordata* (Rhodophyta; Gigartinales): population structure. J. Phycol. 12:273-78.
- Hoffmann, A. J. 1987. The arrival of seaweed propagules at the shore: A Review. Bot. Mar., 30:151-165.

- Hoffmann, A. J. y P. Camus. 1989. Sinking rates and viability of spores from benthic algae in central Chile. *Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 126: 281-291.
- Hoffmann, A. J. and B. Santelices. 1991. Banks of algal microscopic forms: hypotheses on their functioning and comparisions with seed banks. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 79:185-194.
- Hoyle, M.D. 1978. Reproductive phenology and growth rates in two species of *Gracilaria* of Hawaii. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 35:273-283.
- Jones, W. E. & M.S. Babb. 1968. The motile period of swarms of *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link. *Br. Phycol. Bull.*, 3: 525-528.
- Kain, J. M. 1964. Aspects of the Biology of *Laminaria hyperborea*. III. Survival and growth of gametophytes. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 44: 415-433.
- Katada, M. 1955. Fundamental studies on the prpagation of Gelidiaceous algae with special reference to shedding and adhesion of the spores, germination, growth and vegetative reproduction. *J. Shim. Col. Fish.*, 5: 1-87.
- Knight, H. and M.W. Parke. 1931. *Manx algae*. Liverpool University Press, Liverpool, 260 pp.
- Kylin, H. 1917. Über die Kalteresistenz der Meeresalgen. *Ber. dt. bot. Ges.* 35:370-384.
- Laura-Lazo, M. M. Greenwell and J. McLachlan. 1989. Population structure of *Chondrus crispus* Stackhouse (Gigartinaceae, Rhodophyta) along the coast of Prince Edward Island, Canada: distribution of gametophytic and esporophytic fronds. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 126:45-58.
- Leukart, P. and K. Lüning. 1994. Minimum spectral light requeriments and maximum light levels for long-term germling growth of several red algae from different water depths and a green algae. *Europ. J Phycol.* 29:103-112.
- Littler, M.M. and D.S. Littler. 1981. Intertidal macrophyte communities from Pacific Baja California nad the upper Gulf of California: relatively constant vs envierementally fluctuating sistem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 4:145-158.

- Lobban, Ch. S. and P.J. Harrison 1994. Seaweed ecology and physiology. Cambridge Univsity Press. pp. 366.
- López-Acuña, L.M. 1990. Cuantificación y caracterización estacional de los carragenanos de *Gigartina pectinata* Dawson (Rhodophyta, Gigartinales) en muestras de campo y de cultivo. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California, México. 28 pp.
- Lüning, K. 1990. Seaweeds. Their Environment, Biogeography, and Ecophysiology. (trans. & ed. C. Yarish & H. Kirkman). New York: Wiley-Interscience. 527pp.
- Lüning, K. 1980. Critical levels of light and temperature regulating the gametogenesis of three *Laminaria* species (Phaeophyceae). J. Phycol., 16:1-15.
- Lüning, K. and W. Freshwater 1988. Temperature tolerance of northeast Pacific marine algae. J. Phycol. 24:310-315.
- McCourt, R.M. 1984a. Niche differences between sympatric *Sargassum* species in the northern Gulf of California. Mar. Ecol. Prog. Ser., 18:139-148.
- McCourt, R.M. 1984b. Seasonal patterns of abundance, distributions, and phenology in relation to growth strategies of three *Sargassum* species. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 74:141-156.
- May, G. 1986. Life history variation in a predominantly gametophytic population of *Iridaea cordata* (Gigartinaceae, Rhodophyta). J. Phycol. 22:448-55.
- Melo, A.R. and M. Neushul. 1993. Life history and reproductive potential of the agarophyte *Gelidium robustum* in California. Hydrobiologia 260/261:223-29.
- Merrifield, M.A., A. Badan-Dagón, and C.D. Winant. 1987. Temporal behavior of lower atmospheric variables over the Gulf of California. A. Data Report 1983-1985. SIO Reference Series 87-6, 192 pp.

- Migita, S. 1966. Freeze preservation of *Porphyra* thalli in viable state. 2. Effect of cooling velocity and water content of rhalli on the frost resistance. Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ. 21:131-139.
- Migita, S., M. Yamaguchi and S. Tanaka. 1971. Freeze preservation of *Porphyra yezoensis* in viable estate. Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ. 31:69-76.
- Ngan, Y. & I. R. Price. 1983. Periodicity of spore discharge in tropical Florideophyceae(Rhodophyta). Br. Phycol. J., 18: 83-95.
- Norris, J.N. 1975. The marine algae of the northern Gulf of California. Ph. D. dissertation, Univesity of California, Santa Barbara, 575 pp.
- Norton, T. A. 1992. Dispersal by Macroalgae. Br. Phycol. J., 27: 293-301
- Oza, R. M. & V. Krishnamurthy. 1968. Studies on carposporic rhythm of *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. Bot. Mar., 11: 118-121.
- Pacheco-Ruiz, I., Zaúl García Esquivel y Luis E. Aguilar Rosas. 1989. Spore discharge in the carragenophyte *Gigartina canaliculata* (Rhodophyta, Gigartinales), J. Exp. Biol. Ecol., 126: 293-299.
- Pacheco-Ruíz, I., J.A. Zertuche-González and R. Aguilar-Rozas. 1993. Reproductive ecology of *Gracilaria pacifica* Abbott (Gracilariales; Rhodophyta), in estero de Punta Banda, México.Ciencias 19:4911-501.
- Pacheco-Ruíz, I., J.A. Zertuche-González, A. Cabello-Passini and B. H. Brinkhuis. 1992. Growth responses and seasonal biomass variation of *Gigartina pectinata* Dawson (Rhodophyta) in the Gulf of California. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 157:263-274.
- Pacheco-Ruíz, I., J.A. Zertuche-González. 1996a. The commercially valuable seaweeds of the Gulf of California.Bot. Mar., 39:201-206.
- Pacheco-Ruíz, I., J.A. Zertuche-González. 1996b. Brown algae (Phaeophyta) from Bahía de los Angeles, Gulf of California, México. Hydrobiologia 326/327:169-172.

- Pacheco-Ruíz, I., J.A. Zertuche-González, F. Correa-Díaz, F. Arellano-Carbajal and A. Chee-Barragán. 1999. *Gracilariopsis lemaneiformis* beds along the west coast of the Gulf of California, Mexico. *Hydrobiologia* 398/399:509-514.
- Paine, R. T. 1979. Disaster, catastrophe and local persistence of the sea palm, *Postelsia palmaeformis*. *Sci.*, 205: 685-687.
- Polanshek, A.R. and J.A. West. 1977. Culture and hybridization studies on *Gigartina papillata* (Rhodophyta). *J. Phycol.* 73:889-92
- Polne, M., M. Neushul and A. Gibor. 1980. Growing *Eucheuma uncinatum* in culture: domestication of marine crop plant. In: I.A. Abbott, M.S. Foster and Eklund (eds.). *Pacific Seaweeds Aquaculture*. Calif. Sea Grant Coll. Prog., pp. 115-122.
- Polne, M., M. Neushul and A. Gibor. 1981. Studies in the domestication of *Euchuma uncinatum*. *Proc. Int. Seaweed Symp.*, 10:619-624.
- Rao, U. M. and N. Kaliaperumal. 1983. Effects of environmental factors on the liberations of spores from some red algae of Visakhapatnam coast. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 70: 45-53.
- Rao, U. M. and G. Subbarangaiah. 1981. Effects of environmental factors on the diurnal periodicity of tetraspores of some Gigartinales (Rhodophyta). *Proc. Intl. Seaweed Symp.*, 10: 209-214.
- Roden, G.I. and G.W. Groves. 1959. Recent oceanographic investigations in the Gulf of California. *J. Mar. Res.* 18:10-35.
- Santelices, B. 1977. *Ecología de algas marinas bentónicas. Efecto de factores ambientales*. Ediciones Vicerrectoría Académica, Universidad Católica de Chile. 488 pp.
- Santelices, B. 1990. Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanog. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 28:177-276.

- Sokal, R.R. and F.J. Rohlf. 1981. Biometry. W.H. Freeman and Company, second edition, 859 pp.
- Sundene, O. 1962. The implications of transplant and culture studies on the growth and distribution of *Alaria sculenta*. *Nytt. Mag. Bot.*, 9: 153-175.
- Suto, S. 1950 a. Shedding, floating and fixing of the spores of *Gelidium*. *Bull. Sap. Soc. Sci. Fish.*, 15: 671-673.
- Suto, S. 1950 b. Studies on Shedding, swimming and Fixing of the spores of seaweeds. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 16: 1-9.
- Taylor, A.R.A., L.C-M Chen, B.D. Smith and L.S. Staples. 1981. *Chondrus* holdfasts in natural populations and in culture. *Proc. Int. Seaweeds Symp.* 8:140-143.
- Tseng, C.K., C.Y. Wu and K.Y. Sun. 1957. The effects of temperature on the growth and development of Haitai (*Laminaria japonica* Aresch.) *Acta Bot. Sinica*, 6:124-130.
- Umamaheswara-Rao, M. 1974. Observations on fruting cycle, spore output and germination of tetraspores of *Gelidiella acerosa* in the gulf of Mannar. *Bot. Mar.*, 17:204-207.
- Vandermeulen, H. & DeWreede, R.E. 1986. The phenology, mortality, dispersal and canopy species interaction of *Colpomenia peregrina* (Sauv.) Hamel in British Columbia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 99:31-47.
- West, J.A. and M.D. Guiry. 1982. A life history study of *Gigartina johnstonii* (Rhodophyta) from the Gulf of California. *Bot. Mar.* 25:205-11.
- West, J.A., A.R. Polanshek and D.E. Shevlin. 1978. Field and culture studies on *Gigartina agardhii* (Rhodophyta). *J. Phycol.* 14:416-26.
- West, J.A., M.D. Guiry and M. Masuda. 1983. Further investigations on the genetic affinities and life history patterns of the red algae *Gigartina*. In *Proceedings of the Joint China-U.S. Phycology Symposium*, ed. C.K. Tseng, pp. 137-66. Beijing: Science Press.

- Winer, B.J, D.R. Brown, K.M. Michels. 1991. Statistical principles in experiemntal desing. 3^{ra}. Mc Graw-Hill. New York 1057 pp.
- Wynne, M.J. and J.N. Norris. 1976. The genus *Colpomenia* Derbes *et* Solier (Phaeophyta) in the Gulf of California. *Smithson. Con. Bot.* 35:1-18.
- Zechman, F. W. & Mathieson, A.C. 1985. The distribution of seaweed propagules in estuarine coastal and offshore waters of New Hampshire, U.S.A. *Bot. Mar.*, 28: 283-294.
- Zertuche, J. 1989. Estrategies for continous culture of non-perennial carragenophytes from the Gulf of California. *In: Cultivation of seaweeds in Latin America*. E.C. de Oliveira & N. Kautsky, (eds.) Univ. S. Paulo/Int. Foundation for Science, 95-100 pp.
- 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., I. Pacheco-Ruíz y J. González-González. 1995. Macroalgas. *En: Guía FAO para la identificación de las especies para los ffines de la pesca. Pacifico centro-oriental. Volúmen I. Plantas e invertebrados*. (eds.) W. Ficher, F. Krupp, F. Schneider, W. Sommer, K.E. Carpenter y V.H. Niem., Roma FAO, 646 pp.
- Zupan, J.R. and J.A. West. 1988. Geographic variation in the life history of *Mastocarpus papillatus* (Rhodophyta). *J. Phycol.* 24:223-229.