



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

**FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS**

POSGRADO EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

**"EFECTO DE EL NIÑO 1997-1998 EN LOS MANTOS DE
Ulva lactuca (L.) EN LA COSTA NOROESTE
DEL GOLFO DE CALIFORNIA"**



TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS**



PRESENTA:

FRANCISCO JAVIER ULISES BECERRIL BOBADILLA

Ensenada, B. C., México.

Noviembre del 2001.

"EFECTO DE EL NIÑO 1997-1998 EN LOS MANTOS DE *Ulva lactuca* (L.) EN LA COSTA NOROESTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA"

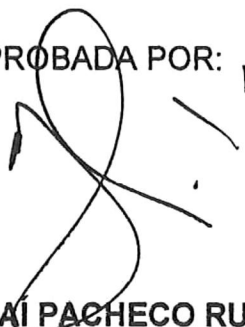
TESIS

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

PRESENTA:

FRANCISCO JAVIER ULISES BECERRIL BOBADILLA

APROBADA POR:



DR. ISAI PACHECO RUÍZ
PRESIDENTE DEL JURADO



DR. JOSÉ A. ZERTUCHE GONZÁLEZ
SINODAL PROPIETARIO



DR. ALEJANDRO CABELLO PASINI
SINODAL PROPIETARIO

Resumen

Se estudió el efecto de El Niño 1997-1998 sobre la biomasa y tamaño de los mantos de *Ulva lactuca* en la costa noroeste del Golfo de California. Las evaluaciones se realizaron en el mes de mayo (primavera) de 1998 y se compararon con años previos (mayo 1995, 1996 y 2000). La investigación muestra que El Niño 1997-1998 tuvo un efecto negativo sobre el área y biomasa de los mantos estudiados. El área se redujo en ~51% y la biomasa en ~77% respecto a años previos. Para el año 2000 se observó una recuperación completa de estos mantos. Se estudió el crecimiento de esta alga bajo condiciones controladas de luz y temperatura. No se detectó un efecto significativo de la irradiancia sobre el crecimiento. Sin embargo, la temperatura lo afectó significativamente. El óptimo crecimiento se detectó a 18°C y 14; 22 y 26 °C lo redujeron. Temperaturas de 30 °C fueron letales para *U. lactuca*. Los estudios fisiológicos de laboratorio, mostraron que a 26 °C se presentó la mayor capacidad fotosintética (P_{max}), disminuyendo a 30 °C. Por su parte, la tasa de asimilación de nitrato en *U. lactuca* se mantuvo constante entre 15 y 30 °C, pero a 35 °C se redujo significativamente. La fotosíntesis y la asimilación de nitrato se encuentran gobernados por los procesos enzimáticos, por lo que es posible que estos fueron alterados a elevadas temperaturas al mostrar un decaimiento fisiológico de *U. lactuca* a partir de los 30 °C. En la cinética de asimilación de nitrato, se detectó que *U. lactuca* no tiene buena afinidad por bajas concentraciones de nitrato. Por tanto, *U. lactuca* no puede sobrevivir en ambientes oligotróficos y con elevadas temperaturas, así que, eventos anormales como el fenómeno de El Niño, que trae consigo aguas con temperaturas por arriba de lo normal y poca cantidad de nutrientes, debilitan fisiológicamente a *U. lactuca*. En consecuencia, se observa la disminución en producción de biomasa como ocurrió en la primavera de 1998. Este trastorno fisiológico también explica la causa de su desaparición durante verano/otoño, épocas donde se registran elevadas temperaturas y pocos nutrientes.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Isai Pacheco por su confianza, apoyo y paciencia para el desarrollo de esta tesis.

Al Dr. José A. Zertuche por sus recomendaciones y críticas que sirvieron para mejorar el presente trabajo de tesis.

Al Dr. Alejandro Cabello por sus recomendaciones para desarrollar los experimentos de fisiología y sus acertadas críticas durante la realización de los experimentos y la revisión de la tesis.

A Alfredo Chee, Rafael Blanco y José Luis Pech por su apoyo durante las salidas de campo.

A la M.C. Graciela Guerra por su asesoría en los experimentos de nutrientes.

Al Dr. Mascarenhas, M.C. Sergio Larios y el C. Dr. Rubén Castro por su ayuda y tiempo en el análisis de datos de temperatura.

Al M.C. Guillermo Torres Moye, M.C. Eliseo Almanza Heredia y el Dr. Roberto Millán por su confianza y apoyo en todos los aspectos.

Al M.C. Raúl Yépez, M.C. Armando Rodríguez y la Psic. Carmen Meza por su amistad y los ratos amenos que me hicieron pasar.

A Alberto Gálvez y Pepe Guzmán por su valiosa ayuda en campo y laboratorio.

A Eneas, Mary y Raquel por su ayuda en los experimentos de fotosíntesis.

A Juvenal, Horacio, Antonio Reséndiz y familia por el apoyo logístico que nos brindaron en Bahía las Ánimas y Bahía de los Ángeles.

A René Valdivia y Rodrigo de la Peña por su amistad sincera que me han brindado durante todo este tiempo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para realizar los estudios de maestría.

La presente investigación fue financiada por CONACyT (058PÑ-1297) y la UABC (4078-19).

DEDICATORIA

A MIS PADRES

Francisco y Ma. Elena Alejandrina

A MIS HERMANOS

Nacho, Aída y Alejandrina

A MIS TIOS

Balbi y Rodolfo

Y EN ESPECIAL A MI FAMILIA

Auxilio, Ulises y Karen

A LA MEMORIA DE

**Ma. de la Luz Palacios, Tere Bobadilla, Javier R. Bobadilla, Lolita Palacios,
Rafael Guadarrama y José Esparza**

Índice

	Pág.
Introducción	1
Hipótesis.....	6
Objetivo general.....	6
Objetivos particulares.....	6
Área de estudio.....	7
Materiales y Métodos.....	9
Biomasa.....	9
Crecimiento.....	11
Fotosíntesis.....	12
Asimilación de nitratos.....	13
Cinética de asimilación de nitrato.....	14
Tratamiento estadístico.....	15
Resultados.....	16
Discusión.....	38
Literatura citada.....	36

Lista de figuras

	Pág.
Figura 1. Localización de los mantos de <i>Ulva lactuca</i> estudiados en la costa noroeste del Golfo de California.....	8
Figura 2. Índice multivariado para los 7 eventos El Niño más intensos desde 1950 (se explica en el texto) (Tomado de Wolter y Timlin, 1998).....	17
Figura 3. Temperatura promedio semanal de la superficie del mar para el Canal de Ballenas. La sección sombreada corresponde a la duración del evento El Niño 1997-98.....	18
Figura 4. Anómala de las temperaturas superficiales del mar (promedio semanal) para el Canal de Ballenas. La sección sombreada corresponde a la duración del evento El Niño 1997-98.....	19
Figura 5. Registro de temperatura de un termografo colocado a 4 m de profundidad en la zona de Bahía Las Ánimas de marzo de 1998 a marzo de 1999.....	21
Figura 6. Variación estacional en biomasa de <i>Ulva lactuca</i> durante 1998 en cada localidad de estudio (\pm = I.C., $n \geq 30$).....	23
Figura 7. Variación interanual de la biomasa total de <i>Ulva lactuca</i> durante primavera (\pm = I.C., $n \geq 30$).....	25
Figura 8. Variación interanual de la biomasa de <i>Ulva lactuca</i> en cada localidad estudiada (\pm = I.C., $n \geq 30$).....	26
Figura 9. Variación de la tasa de crecimiento específico (μ) de <i>Ulva lactuca</i> en un intervalo de temperaturas de 14 a 30°C durante 42 días (\pm = I.C., $n=4$).....	28
Figura 10. Variación de la fotosíntesis máxima (P_{max}) en <i>Ulva lactuca</i> a diferentes temperaturas (\pm = DE, $n=6$).....	29
Figura 11. Eficiencia fotosintética (α) de <i>Ulva lacuca</i> en diferentes condiciones de temperatura (\pm = DE, $n=6$).....	31

	Pág.
Figura 12. Variación del coeficiente de subsaturación (I_k) en <i>Ulva lactuca</i> bajo diferentes condiciones de temperatura (\pm = DE, n=6).....	32
Figura 13. Variación de la respiración de <i>Ulva lactuca</i> bajo diferentes condiciones de temperatura (\pm = DE, n=6).....	33
Figura 14. Agotamiento de nitrato por <i>Ulva lactuca</i> a diferentes temperaturas bajo condiciones de laboratorio (\pm = DE, n=5).....	34
Figura 15. Tasa de asimilación de nitrato por <i>Ulva lactuca</i> a diferentes temperaturas bajo condiciones de laboratorio (\pm = DE, n=5).....	35
Figura 16. Variación de la tasa de asimilación en <i>Ulva lactuca</i> a diferentes concentraciones de NO_3^- . (\pm = DE, n=3).....	37

Lista de Tablas

	Pág.
Tabla I. Datos generales de los mantos de <i>Ulva lactuca</i> en los diferentes años de estudio.....	22
Tabla II. ANOVA paramétrico sin réplica, para comprobar el efecto de temperatura e irradiancia en <i>Ulva lactuca</i>	27

Introducción

El fenómeno de El Niño se caracteriza por presentar un incremento anómalo de temperatura en la superficie del mar, lo que provoca la disminución en el transporte de nutrientes a la superficie y una reducción en la productividad (Karl *et al.*, 1995). Este aumento de temperatura propicia mayor cantidad de calor disponible a la atmósfera, lo que provoca trastornos atmosféricos que originan la formación de tormentas tropicales o huracanes con mayor intensidad o duración lo que impacta a los climas de la región (Polis *et al.*, 1997; Trasviña *et al.*, 1999).

Particularmente los organismos marinos sésiles, entre ellos las macroalgas, son los más afectados cuando se presenta una invasión de masas de agua caliente con pocos nutrientes, sufren estrés termal, se debilitan fisiológicamente y en consecuencia hay poca o nula sobrevivencia (Zimmerman, 1985; Ladah *et al.*, 1999).

La desaparición de los mantos de algas a consecuencia de El Niño, provoca efectos negativos sobre la ecología de la región, ya que además de ser uno de los mayores productores primarios en la zona costera (Mann, 1973), son la base de la cadena trófica y también sirven como áreas de reclutamiento y refugio para larvas y juveniles de invertebrados y peces que pueden ser importantes comercialmente (Mann *et al.*, 1980).

Conjuntamente, la temperatura y factores ambientales como luz y la disponibilidad de nutrientes afectan a las macroalgas en su distribución, crecimiento, reproducción, sobrevivencia o competencia con otras algas (Lobban y Harrison, 1994; Valiela, 1995). Por lo tanto, durante los cambios estacionales que se presentan a lo largo del año, las algas marinas desarrollan ciertas respuestas fisiológicas para someterse a la aclimatación de las condiciones ambientales. Esto se puede reflejar en su historia de vida, y en la fluctuación de su biomasa en el medio natural. (Lobban y Harrison, 1994; Hernández *et al.*, 1997).

Las costas de Baja California cuentan con el mayor potencial de macroalgas en México, donde el número de recursos algales actualmente explotados es reducido debido a la carencia de estudios específicos sobre especies de importancia comercial (Aguilar-Rosas *et al.*, 1982). Particularmente el Golfo de California es una región altamente dinámica y productiva (Alvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991), donde existen al menos 55 especies de algas con potencial económico (Zertuche-González *et al.*, 1995; Pacheco-Ruíz y Zertuche-González, 1996a). Recientes estudios han demostrado que en la costa Noroeste del Golfo de California el alga verde *Ulva lactuca* (L.) se encuentra en abundancia en varias bahías prístinas de la región (Pacheco-Ruíz y Zertuche-González, 1996a; Pacheco-Ruíz *et al.*, 1998; Pacheco-Ruíz, 2000; Pacheco-Ruíz *et al* 2001), y por su importancia comercial, puede ser usada para consumo humano o medicinal como se usa en Oriente (Castro-González

et al., 1996; Pacheco-Ruíz y Zertuche-González, 1996a; Istini *et al.*, 1998; Onho y Largo, 1998; Pacheco-Ruíz *et al.*, 2001).

Ulva lactuca es un alga cosmopolita con historia de vida isomórfica y con fase haploide y diploide. Su talo es parenquimatoso y forma láminas que están constituidas por dos capas de células, se fija al sustrato por un disco basal el cual puede formar frondas nuevas en primavera, por ello puede ser pseudoperenne. Los fragmentos de las hojas pueden separarse, continuar creciendo, reproducirse y formar grandes masas flotantes (Dawes, 1986; Zertuche-González *et al.*, 1995).

Estudios realizados con *U. lactuca* indican que la temperatura es un factor determinante en su desarrollo. Rivers y Peckol (1995), encuentran que temperaturas mayores de 25°C afecta drásticamente la capacidad fotosintética de *U. lactuca*. Por su parte, Israel *et al.* (1995), obtienen su crecimiento óptimo a 20°C. Geertz-Hansen y Sand-Jensen (1992), registran su mejor capacidad fotosintética entre 18 y 22°C. Niesenbaum (1988), determinó la óptima temperatura de crecimiento entre 15-19°C, mientras que la óptima para reproducción fue a los 21°C (Nordby, 1977). Hernández *et al.* (1997), sugieren que el estrés termal de las altas temperaturas en verano lleva a la muerte masiva de *Ulva*, contribuyendo así a los cambios en biomasa.

La disponibilidad de nutrientes es otro de los factores que regula la biología de las algas marinas, ya que limita su tasa de crecimiento, productividad (Topinka y Robins, 1976; DeBoer y Ryther, 1977) y en algunos

casos puede controlar el contenido bioquímico, reproducción, desarrollo, morfología y distribución (De Boer, 1981; Lobban y Harrison, 1994). Por lo tanto, conocer los factores que controlan la asimilación de nutrientes en las algas marinas es esencial para entender los efectos sobre la productividad (Fujita, 1985).

Como consecuencia de lo anterior, se esperaría que los incrementos anómalos en las temperaturas de la superficie del mar a causa de El Niño tengan efectos negativos en las poblaciones de *U. lactuca*, tal como se ha registrado en otras poblaciones marinas (Zimmerman, 1985; Santa María del Angel *et al.*, 1994; Ladah *et al.*, 1999). Por ello y dado que durante el período 1997-98 se presentó El Niño en la región del Pacífico Norte y por ende con efecto en el Golfo de California causando alteraciones oceanográficas de mayor duración a El Niño de 1982-83 (Fig. 2); se espera un efecto negativo sobre los grandes mantos de *U. lactuca* localizados en la costa Noroeste del Golfo de California.

Para determinar el efecto de El Niño 1997-1998 sobre los mantos de *U. lactuca* se realizaron colectas de biomasa en las localidades de Bahía Guadalupe y las Ensenadas: Alcatraz, El Pescador y Las Palomas; durante primavera, verano, otoño e invierno de 1998 y primavera del año 2000. Los resultados se compararon con estudios previos realizados por Pacheco-Ruiz (2000). Se realizaron experimentos de laboratorio para analizar el crecimiento de *U. lactuca* bajo un gradiente de temperatura y luz. Para conocer la

respuesta fisiológica de *U. lactuca*, se realizaron experimentos de fotosíntesis y de asimilación de nutrientes a diferentes temperaturas. Estos análisis ayudaron a conocer el comportamiento fisiológico de *U. lactuca* a temperaturas elevadas que se dan en la Costa Noroeste del Golfo de California durante verano o por efecto de el fenómeno de El Niño.

Hipótesis

El incremento anómalo de la temperatura del mar durante El Niño 1997-1998, es la causa de la disminución drástica en la biomasa de *U. lactuca*, en la costa noroeste del Golfo de California.

Objetivo general

Estimar el efecto de El Niño 1997-98 en la biomasa de los mantos de algas de *U. lactuca*.

Objetivos particulares

- Cuantificar la biomasa durante el evento El Niño 1997-98 y posterior al evento (2000) en Bahía Guadalupe, B. Alcatraz, El Pescador y Las Palomas; y compararlas con resultados obtenidos en estas mismas zonas con anterioridad (1995 y 1996).
- Determinar el efecto de la irradiancia y temperatura sobre el crecimiento de *U. lactuca*.
- Conocer su respuesta fotosintética a diferentes temperaturas e irradiancias para entender el alcance que puede ocasionar la presencia de El Niño en *U. lactuca*.
- Conocer la respuesta fisiológica de asimilación de nutrientes a diferentes temperaturas para estimar las consecuencias que puede ocasionar la presencia de El Niño en *U. lactuca*.

Área de estudio

Las localidades para este estudio se encontraron en las costas adyacentes al Canal de Ballenas en la costa Noroeste del Golfo de California frente a las grandes islas, entre Bahía Guadalupe (29°14'32" N y 113°38'10" W) y Punta San Francisquito (28°25'50"N y 113°52'30" W). Los principales mantos localizados son de norte a sur: Bahía Guadalupe, Ensenada Alcatraz, Ensenada El Pescador y Ensenada Las Palomas (Fig. 1). Estas zonas se caracterizan por presentar fondo arenoso donde los mantos de *U. lactuca* se encuentran a una profundidad de 2 a 8 m. Son zonas prístinas donde la accesibilidad por tierra es difícil y existe poca o nula presencia del hombre.

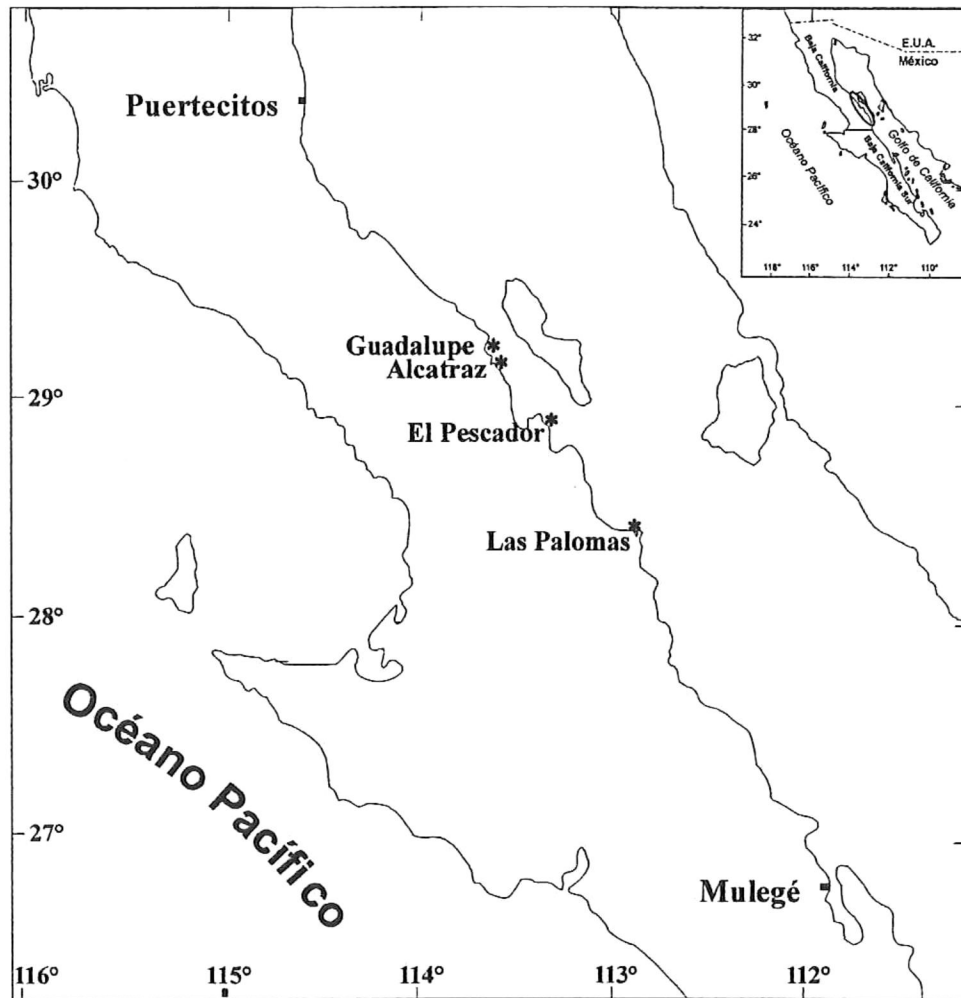


Fig. 1. Localización de los mantos de *Ulva lactuca* estudiados en la costa noroeste del Golfo de California.

Materiales y Métodos

Biomasa

Se realizaron colectas ($n \geq 30$) de *U. lactuca* en cada localidad (Bahía Guadalupe, Ensenada Alcatraz, Ensenada El Pescador y Ensenada Las Palomas) durante primavera, verano, otoño e invierno de 1998 para conocer la variación estacional; también se realizó una colecta en primavera de 2000. Los datos de primavera se compararon con muestreos realizados por Pacheco-Ruíz *et al.* (2001), en la primavera de 1995 y 1996 previos a El Niño 1997-98, en las mismas localidades.

Con ayuda de buceo autónomo se estimó la biomasa de *U. lactuca*, mediante muestreos aleatorios dentro del manto utilizando un cuadrante de 0.25 m^2 . El número de muestras requeridas se calculó con el método de Downing y Anderson (1985) y Pacheco-Ruíz *et al.* (1998) con un 15% de error por medio de la siguiente ecuación:

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

donde:

n = número de muestra

x = biomasa promedio

A = tamaño de cuadrante

p = precisión o error

Las coordenadas del lugar y del manto se obtuvieron con un posicionador geográfico (GPS; ± 25 m de precisión). El área de cada manto se calculó con un programa de cómputo IDRISI ver. 4.0 (Clark University, the United Nations Environment Programme Global Resource Information Database and the United Nations Institute for Training and Research European Office).

Se midió la temperatura del agua en superficie y fondo con un termómetro ERTCO con $\pm 1^\circ\text{C}$ de precisión. En una de las bahías intermedias (Bahía Las Ánimas) se instaló un termógrafo marca ONSET ($\pm 0.2^\circ\text{C}$ de precisión) a 4 m de profundidad, el cual tomó lecturas cada 2 hrs durante 15 meses.

Durante mayo de 1998 y 2000 se colectaron plantas de *U. lactuca* (n=6) aleatoriamente y se guardaron en bolsas oscuras con agua de mar, se colocaron dentro de recipientes con hielo y se trasladaron al laboratorio vivas para estudios posteriores.

En el laboratorio se tomaron algunas muestras de tejido de *Ulva* que se lavaron con agua destilada para remover las sales, posteriormente se secaron a 60°C hasta alcanzar peso constante para determinar la relación peso seco:peso húmedo (Brinkhuis, 1985).

Crecimiento

Se diseñó un experimento en la mesa de gradientes de acuerdo a la metodología descrita por Lee y Brinkhuis (1988) para determinar las temperaturas letales y óptimas de crecimiento en *U. lactuca*. Se realizó una colecta de tejido vegetativo a cada planta de *U. lactuca* traída del campo, hasta obtener 3 gramos húmedos. Los fragmentos se limpiaron de epifitas y epibiontes, y se dividieron al azar en 20 cajas de Petri conteniendo 35 ml de agua de mar enriquecida con medio de Provasoli (Bold y Wynne, 1978). Las cajas se colocaron en una mesa de gradiente, previamente calibrada a temperaturas de 14, 18, 22, 26 y 30°C e irradiancias de 5, 80, 160 y 320 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$, generando un factorial de 4x5. La iluminación se proporcionó con tubos de luz fluorescente (GE/F40D-EX) empleando un fotoperíodo de 12:12 (Luz:Oscuridad) y se calibró con un irradiómetro QSL-100 4 π (Biospherical Instruments). La temperatura se ajustó con un termocirculador (Fisher-Scientific/ISOTEMP, P-1016D). El tejido se colocó en cajas de Petri con 35 ml de agua de mar enriquecida con medio de Provasoli. El medio de cultivo se agitó tres veces al día y se cambió cada tercer día. La tasa de crecimiento específico (μ) se calculó en peso húmedo semanalmente durante 42 días mediante la siguiente fórmula:

$$\mu = [\ln (W_f - W_i) / t] \times 100$$

Donde:

μ = Porcentaje de crecimiento específico por día.

W_i = Peso inicial en gramos.

W_f = Peso final en gramos.

t = tiempo.

(De Boer *et al.*, 1978)

Fotosíntesis

La fotosíntesis en *U. lactuca* se midió mediante la evolución de oxígeno con un electrodo tipo Clark (Rank Brothers, Inglaterra) montado en una cámara de 5 ml ajustada a una temperatura constante y controlada por un termocirculador (Cabello-Pasini y Aberte, 1997). Las mediciones se llevaron a cabo a 14, 18, 22, 26 y 30°C, y en cada temperatura se varió la irradiancia de 0 a 1020 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ utilizando filtros neutros que se colocaron entre el tejido y la fuente de luz (lámpara de halógeno 150 watts UL/3G45). La irradiancia se calibró con un irradiómetro QSL-100 4π .

Los parámetros fotosintéticos P_{max} (fotosíntesis máxima), Alfa (α) (capacidad fotosintética) y Respiración se determinaron ajustando los datos a la ecuación exponencial descrita por Webb *et al.* (1974):

$$P = P_{\text{max}}(1 - e^{(-\alpha I/P_{\text{max}})}) - R$$

donde:

P = Fotosíntesis a la irradiancia I .

α = Eficiencia fotosintética.

P_{max} = Fotosíntesis máxima.

R = Respiración.

Se calculó el coeficiente de subsaturación (I_k), que es la medida de la cantidad de luz necesaria para saturar la fotosíntesis y proviene de la razón de P_{\max} / α .

Asimilación de nitratos

Se estimó la asimilación de nitratos mediante la desaparición de nitrato (NO_3^-) en el medio. El experimento se realizó a temperaturas de 10, 15, 20, 25, 30 y 35°C. La temperatura se reguló con un termocirculador. Se utilizaron cinco cámaras de incubación (n=5) colocadas sobre planchas de agitación expuestas a una irradiancia máxima de $315 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ de la luz fría fluorescente, para lo cual se utilizaron dos lámparas GE/F40D-EX 40 watts, la irradiancia se evaluó con un irradiómetro QSL-100 4π .

Tejido de *U. lactuca* se colocó en cámaras de incubación con 40 ml de agua de mar y $20 \mu\text{M}$ de nitrato a la temperatura deseada y máxima irradiancia. Se tomaron alícuotas de 1 ml cada minuto a partir del tiempo cero hasta los 10 minutos. La concentración de nitrato en la muestra se determinó usando la técnica de reducción del cadmio (Jones, 1984). Las lecturas de absorbancia se realizaron con un espectrofotómetro a 543 nm.

La tasa de asimilación se calculó empleando la pendiente de la curva de desaparición de nitrato mediante una regresión lineal de mínimos cuadrados

(D'Elia y DeBoer, 1978), los resultados se normalizaron con respecto al promedio del tejido húmedo utilizado (~0.5 gr).

Cinética de asimilación de nitrato

Se prepararon concentraciones de nitrato a 4, 8, 12, 16, 20, 40, 50, 60 y 80 μM . Cada concentración se realizó por triplicado a una temperatura constante de 20° y a una irradiancia de $315 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ empleando dos lámparas fluorescentes (el termocirculador, irradiómetro y lámparas se describieron con anterioridad). La colecta de alícuotas se realizó cada minuto a partir del tiempo cero y finalizó a los 10 minutos. La concentración de nitrato se determinó usando la técnica de reducción del cadmio (Jones, 1984). Las lecturas de absorbancia se realizaron con un espectrofotómetro a 543 nm.

La tasa de asimilación se calculó empleando la pendiente de la curva de desaparición de nitrato mediante una regresión lineal de mínimos cuadrados (D'Elia y DeBoer, 1978), los resultados se normalizaron con respecto al promedio del tejido húmedo utilizado (~0.5 gr).

Se determinó la velocidad máxima (V_{max}) y la constante de saturación media (K_s) a partir de las gráficas tipo Woolf (Harrison, 1988).

Tratamiento estadístico

Todos los datos que cumplieron con la prueba de normalidad y homocedasticidad, se les aplicó un ANOVA de una vía para ver diferencias entre tratamientos y posteriormente se les aplicó una prueba *a posteriori* de Tukey para determinar los tratamientos que fueron diferentes (Zar, 1997). Se empleó el paquete Statistica, Vers. 4.2.

Los datos que no cumplieron con la prueba de normalidad y homocedasticidad, se trataron con un ANOVA de una vía no paramétrico de Kruskal-Wallis. Para determinar las diferencias entre tratamientos y se empleó una prueba *a posteriori* no paramétrica de Tukey para determinar las diferencias entre tratamientos (Zar, 1997). Todos los tratamientos se realizaron al 95% confianza.

Resultados

Wolter y Timlin (1998), realizaron mediciones de El Niño 1997-98 por medio de un índice multivariado (presión atmosférica, dirección y velocidad del viento, temperatura superficial del mar, temperatura superficial del aire y nubosidad) para el Océano Pacífico Ecuatorial, encontraron que durante abril-junio de 1997 El Niño creció muy rápidamente, se debilitó ligeramente en septiembre/octubre, pero entre noviembre de 1997 y abril de 1998 se incrementó por segunda vez, y a partir de mayo de 1998 El Niño perdió su intensidad de manera gradual (Fig. 2).

Los registros de temperatura promedio para 8 días de la superficie del mar con 9 km de resolución, derivados de AVHRR (Advanced Very High Resolution Radiometer) (Halpern *et al.*, 2000); mostraron para la zona del Canal de Ballenas un patrón cíclico con temperaturas máximas en verano ($>30^{\circ}\text{C}$) y mínimas en invierno (15 y 16°C) de enero de 1995 a enero del 2000, con excepción de invierno de 1997-98 (año Niño) donde se detectó que la temperatura superficial del mar se encontró por arriba de los 18°C lo cual indicó la presencia de aguas cálidas en esta región durante este periodo (Fig. 3). Las temperaturas anómalas, mostraron una anomalía de $\sim 1.5^{\circ}\text{C}$ en mayo/junio (primavera/verano) de 1996, mientras que en 1998 se presentó una anomalía mayor a 1.5°C , en el mes de enero (invierno) la cual decayó de manera continua hacia 1999 por efecto de La Niña (Fig. 4).

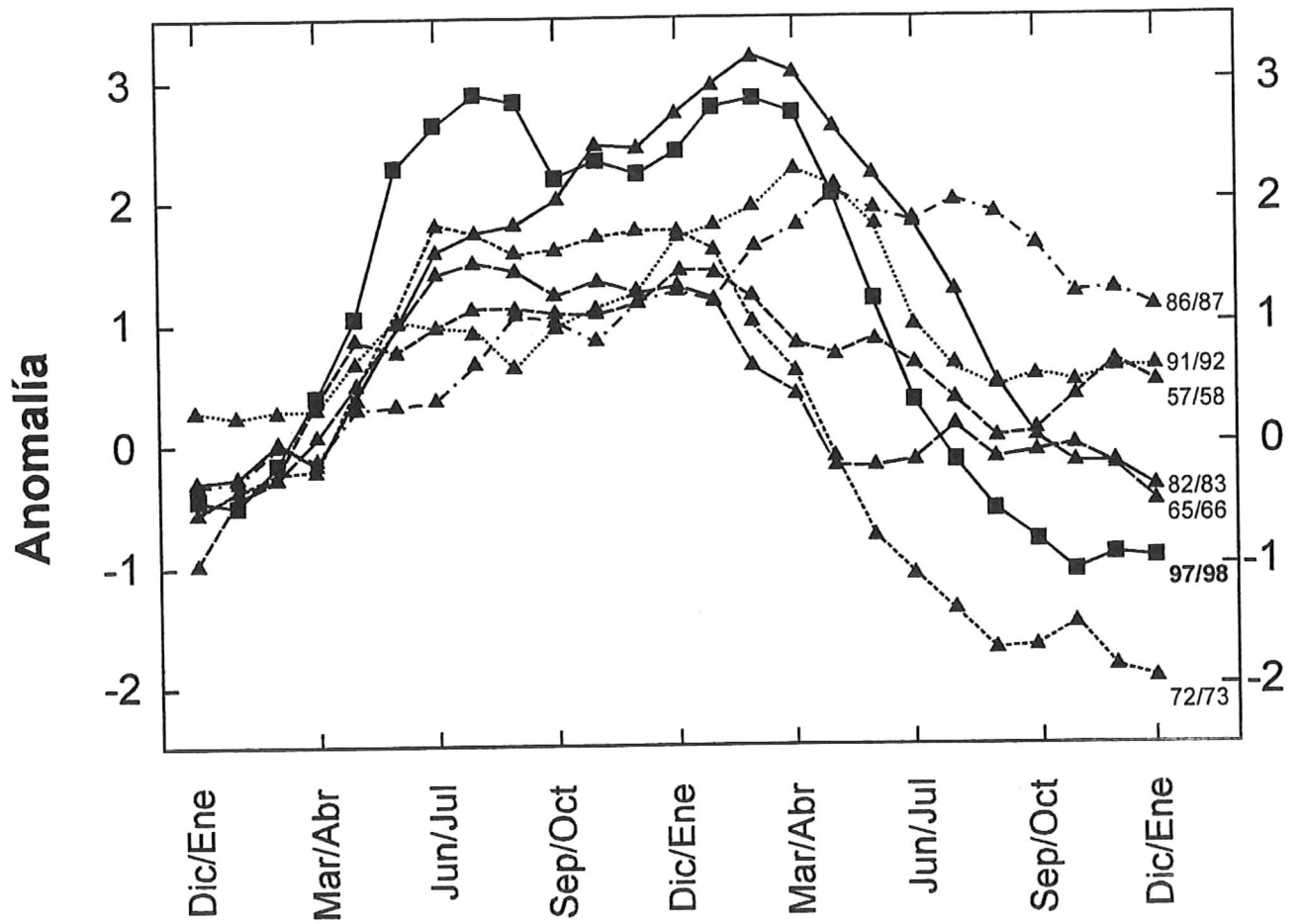


Fig. 2. Índice multivariado para los 7 eventos El Niño más intensos desde 1950 (se explica en el texto) (Tomado de Wolter y Timlin, 1998).

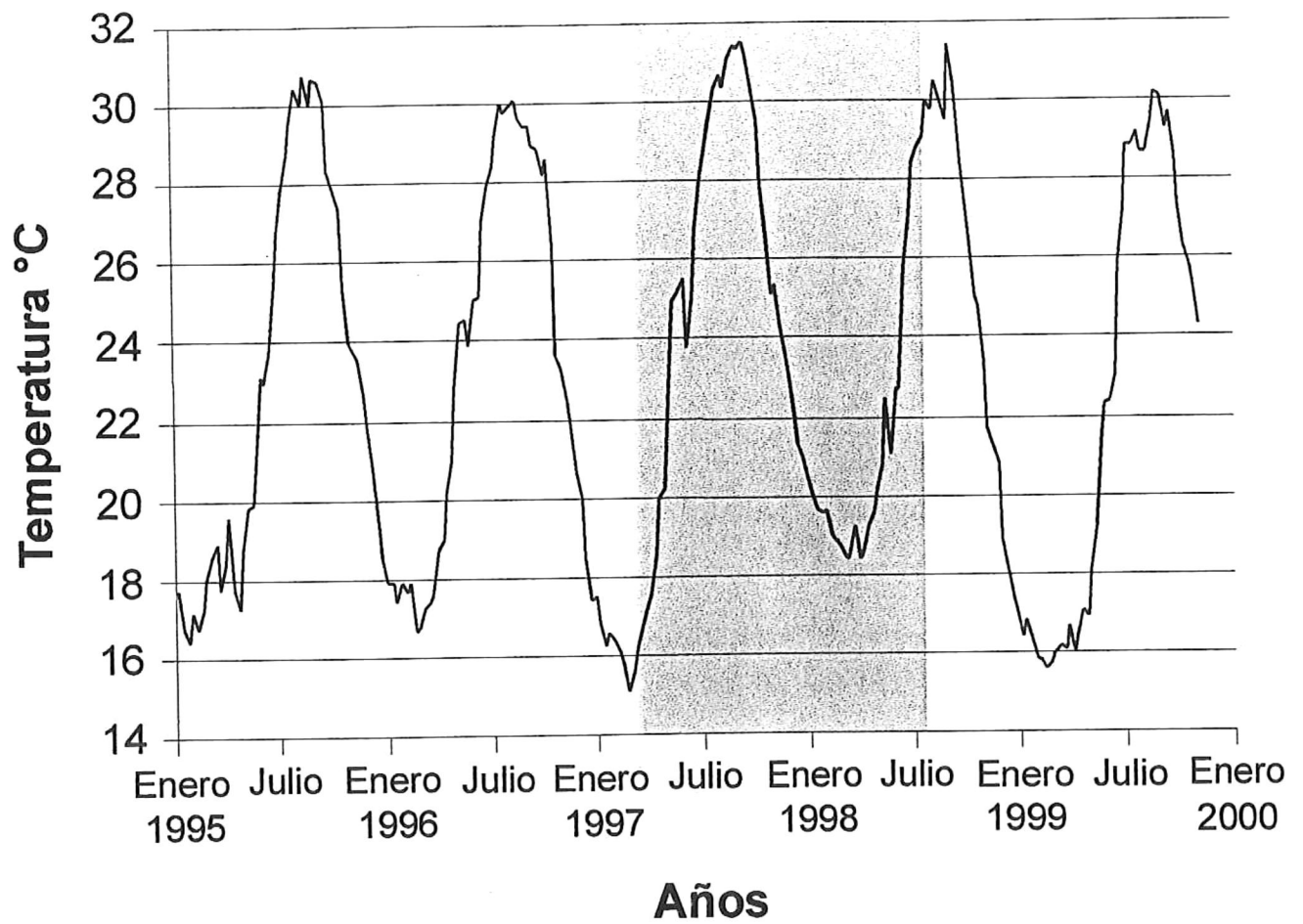


Fig.3. Temperatura promedio semanal de la superficie del mar para el Canal de Ballenas. La sección sombreada corresponde a la duración del evento El Niño 1997-98.

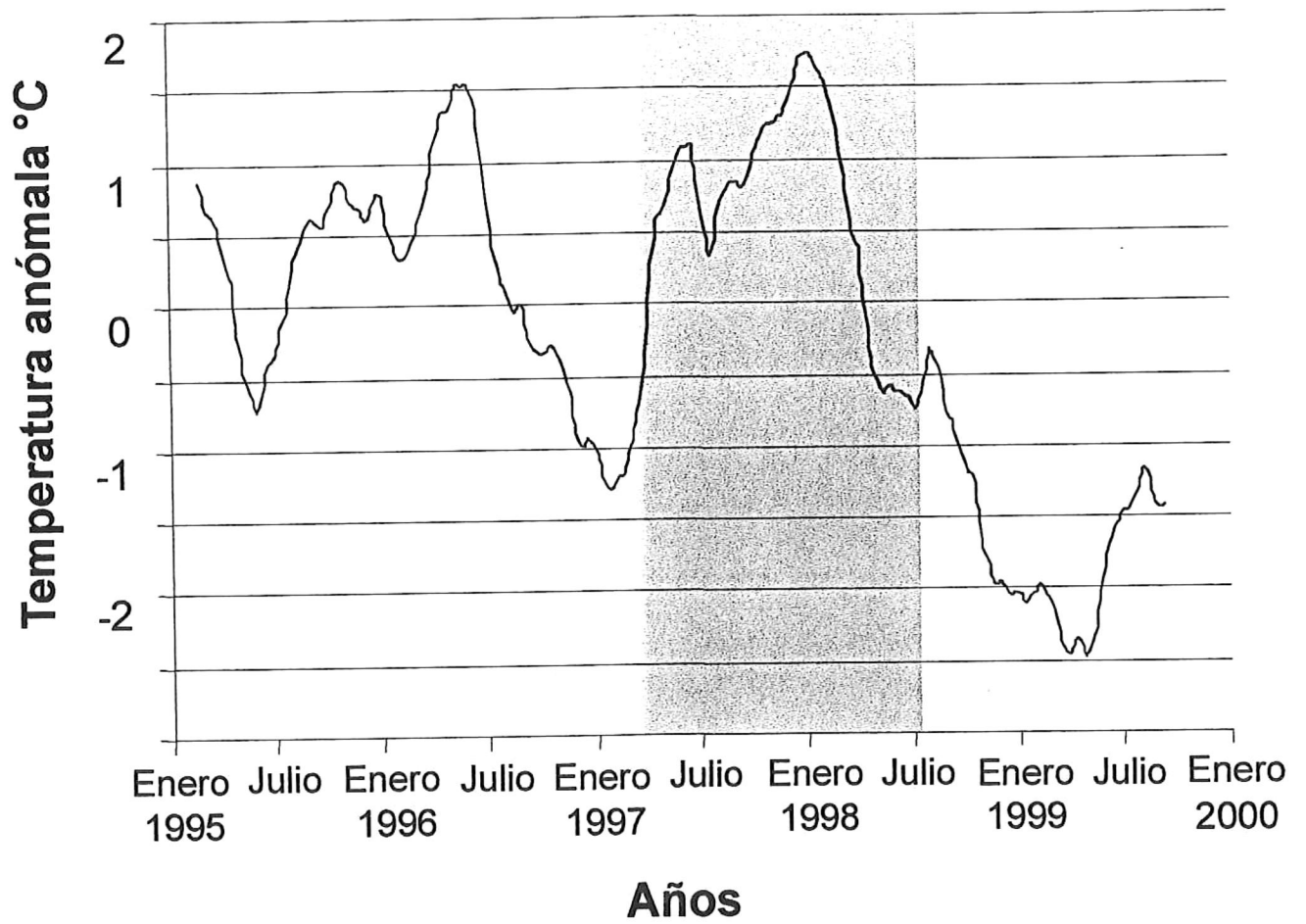


Fig. 4. Anomalía de las temperaturas superficiales del mar (promedio semanal) para el Canal de Ballenas. La sección sombreada corresponde a la duración del evento El Niño 1997-98.

Los datos obtenidos del termógrafo durante el período 1998-99, indican que la máxima temperatura del agua *in situ* se detectó en septiembre de 1998 (31°C) y la mínima en febrero de 1999 (~13.5°C). Se detectó una diferencia de 2 °C al comparar las temperaturas mínimas entre marzo de ambos años (Fig. 5).

Durante los muestreos de 1998 y 2000 solo se encontraron mantos de *U. lactuca* en Bahía Guadalupe, Ensenadas Alcatraz, El Pescador y Las Palomas. Los mantos de Playa el Rincón y Ensenada el Alacrán no se localizaron durante 1998 y 2000 (Tabla 1).

Durante el evento El Niño las áreas se redujeron 51% al compararlas con las áreas de 1995 y 1996 (1500 km² vs 740 km²). Las áreas se incrementaron hacia el año del 2000 (1180 km²) quedando un 21% por debajo de los años previos a El Niño (Tabla 1).

La máxima biomasa se registró en primavera y la mínima en invierno. No se encontró material susceptible de cuantificar durante verano y otoño. En otoño se detectaron pequeños fragmentos de *U. lactuca* de 3 cm de diámetro, en su mayoría sueltos sobre substrato arenoso y pocos adheridos a substratos duros en el fondo de las bahías. En primavera, la máxima biomasa se registró en Bahía Guadalupe con un total de 53.7±9.1 toneladas secas (ts) y la mínima en El Pescador con 5.0±1.2 ts. En invierno la biomasa fue mínima en las cuatro localidades (Fig. 6).

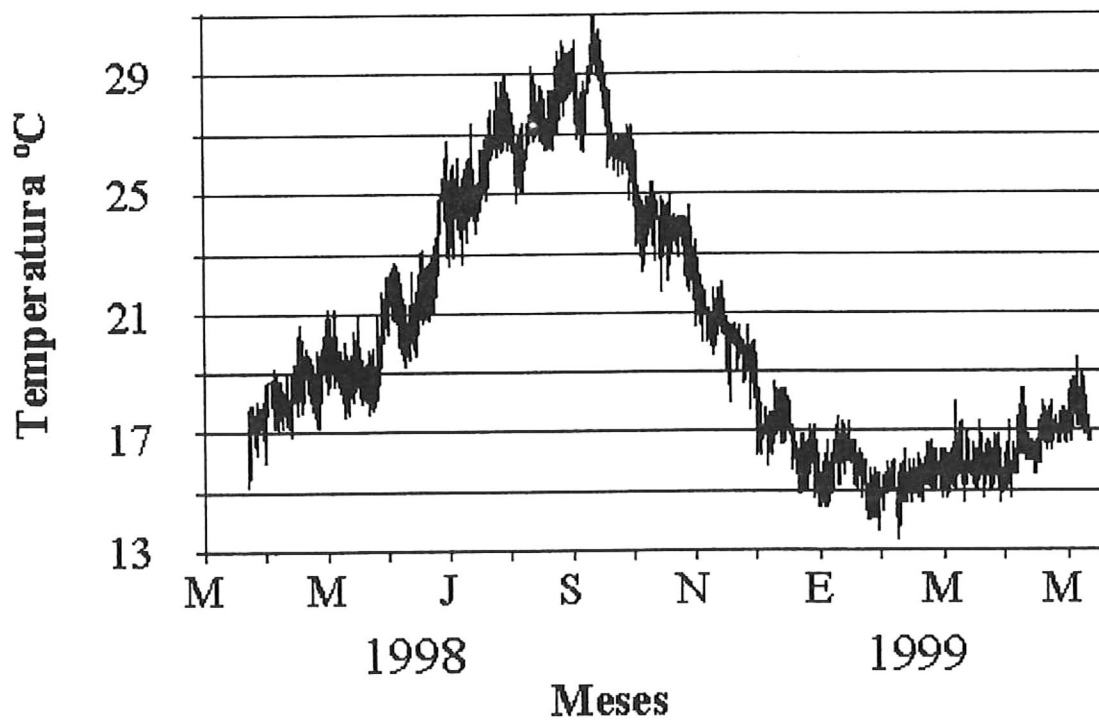


Fig. 5. Registro de temperatura de un termógrafo colocado a 4 m de profundidad en la zona de Bahía Las Animas de marzo de 1998 a marzo de 1999.

Tabla 1. Datos generales de los mantos de *Ulva lactuca* en los diferentes años de estudio.

Localidad	Límites geográficos Norte y Sur de los mantos	Años de muestreo	Longitud km	Ancho km	Área m ²	Peso húmedo g·m ⁻²	Toneladas Húmedas	Toneladas Secas
Bahía Guadalupe	29°14'32'' N	1995	5.62	0.12	680000	1390±0.22	938.1±147.3	164.2±25.8
	113°38'10'' W	1996	5.62	0.12	680000	970±0.08	658.3±57.7	115.2±10.1
	29°12'11'' N	1998	3.56	0.05	180000	1700±0.27	306.8±52.0	53.7±9.1
	113°38'46'' W	2000	4.00	0.10	400000	2680±0.20	1073.3±79.4	187.8±13.9
Ensenada Alcatraz	29°09'57'' N	1995	2.15	0.08	180000	1180±0.16	214.7±30.0	37.6±5.3
	113°37'30'' W							
	29°09'42'' N							
	113°36'46'' W							
Ensenada El Pescador	28°55'58'' N	1995	2.52	0.20	510000	1430±0.25	721.1±125.1	126.2±21.9
	113°23'11'' W							
	28°55'01'' N							
	113°23'48'' W							
Ensenada Las Palomas	28°26'16'' N	1995	1.71	0.08	130000	4360±0.15	560.6±19.4	98.1±3.4
	113°52'49'' W							
	28°25'50'' N							
	113°52'30'' W							
		1996	1.71	0.08	130000	5110±0.22	657.0±28.5	115.0±5.0
		1998	1.30	0.02	60000	2230±0.23	140.7±14.5	24.6±2.5
		2000	1.71	0.10	170000	3540±0.14	605.5±25.2	105.9±4.5

± = Intervalo de confianza del 95%.

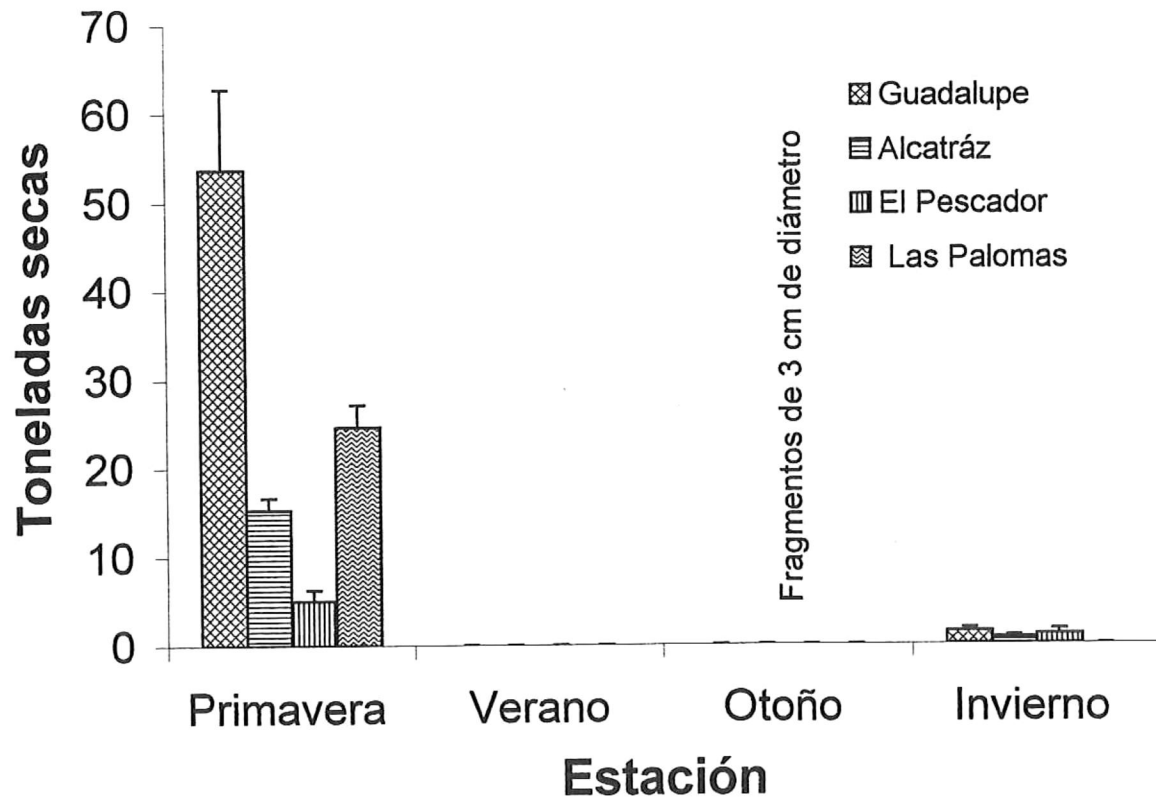


Fig. 6. Variación estacional en biomasa de *Ulva lactuca* durante 1998 en cada localidad de estudio (\pm = I.C., $n \geq 30$).

La biomasa total de *U. lactuca* localizada en primavera de 1995 (426.1±49 ts), 1996 (360.3±14.4 ts) y 2000 (511.9±15.4 ts) no fueron significativamente diferentes ($p>0.05$). Sin embargo, al comparar los resultados con los obtenidos en primavera de 1998 (98.6±13), hay una disminución significativa ($p<0.05$) de ~80% en la biomasa (Tabla 1; Figs. 6 y 7). En primavera de 1995, 96, 98 y 2000, cada zona presentó variación en su biomasa, fueron máximas en Bahía Guadalupe (promediando 130±15 ts) y mínimas en Alcatraz (promediando 41.0±4.0 ts). (Tabla 1; Fig. 8).

La razón peso seco:peso húmedo que se obtuvo para *U. lactuca* fue de 1:5.6 (17.5%).

Los resultados de crecimiento de la mesa de gradientes no mostraron aditividad ($p= 0.0395$) (Zar, 1997). El ANOVA de dos vías sin réplica arrojó diferencias significativas entre temperaturas pero no entre irradiancias, por ello la temperatura fue el factor que determinó el crecimiento de *U. lactuca* en este experimento (Tabla 2).

U. lactuca creció por arriba de 4% día⁻¹ entre 14 y 26°C de temperatura. El óptimo crecimiento se presentó a 18°C con 7.2±0.9 %·día⁻¹. No se encontró supervivencia a 30°C (Fig. 9).

U. lactuca mostró un incremento en la producción de oxígeno (P_{max}) con aumento en la temperatura. La máxima P_{max} se detectó a los 26°C y esta fue significativamente diferente ($p<0.05$) de las P_{max} detectadas a temperaturas de 14, 18 y 22°C. Se detectó descenso en P_{max} a 30°C (Fig. 10).

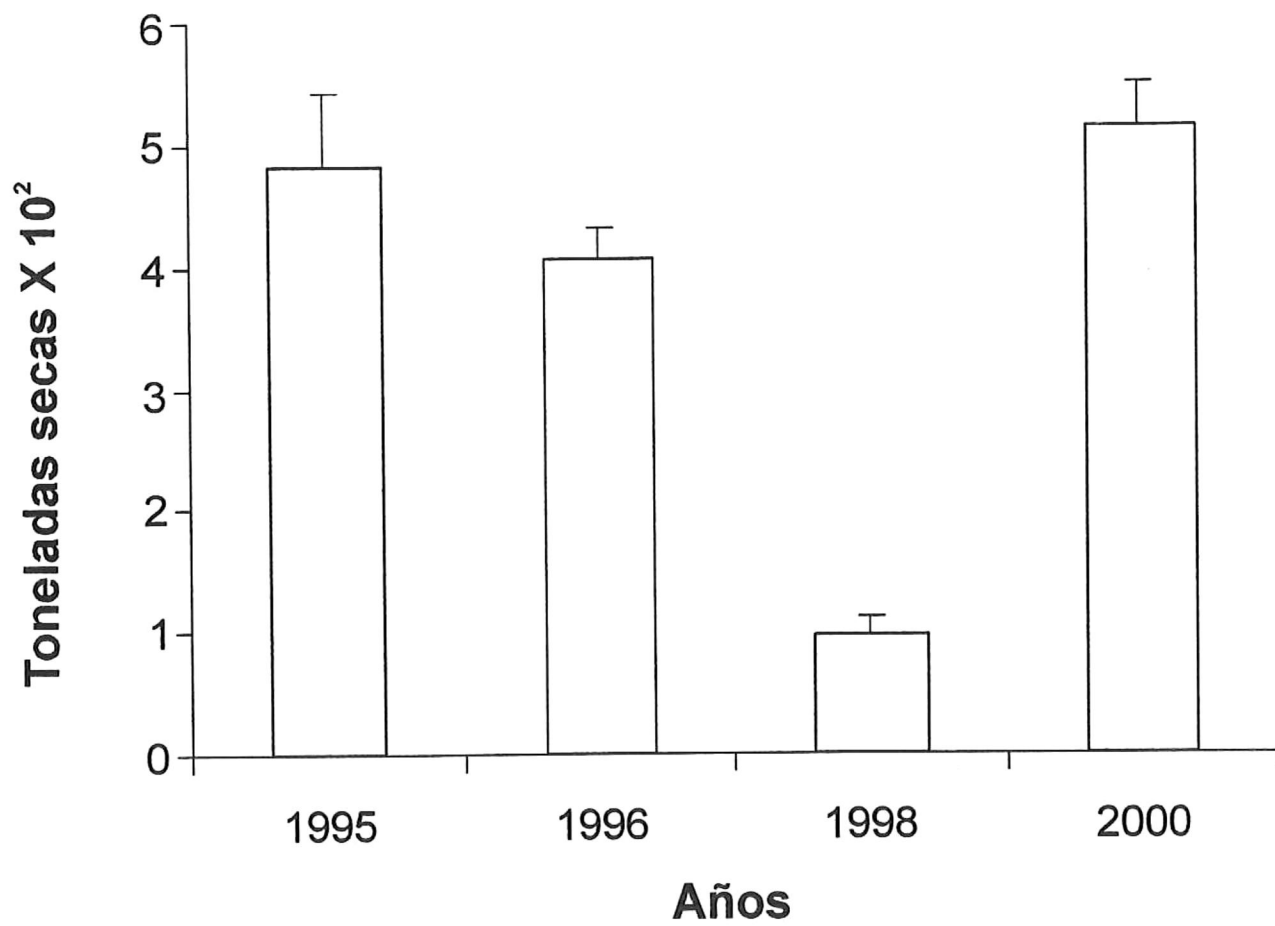


Fig.7. Variación interanual de la biomasa total de *Ulva lactuca* durante primavera (\pm = I.C., $n \geq 30$).

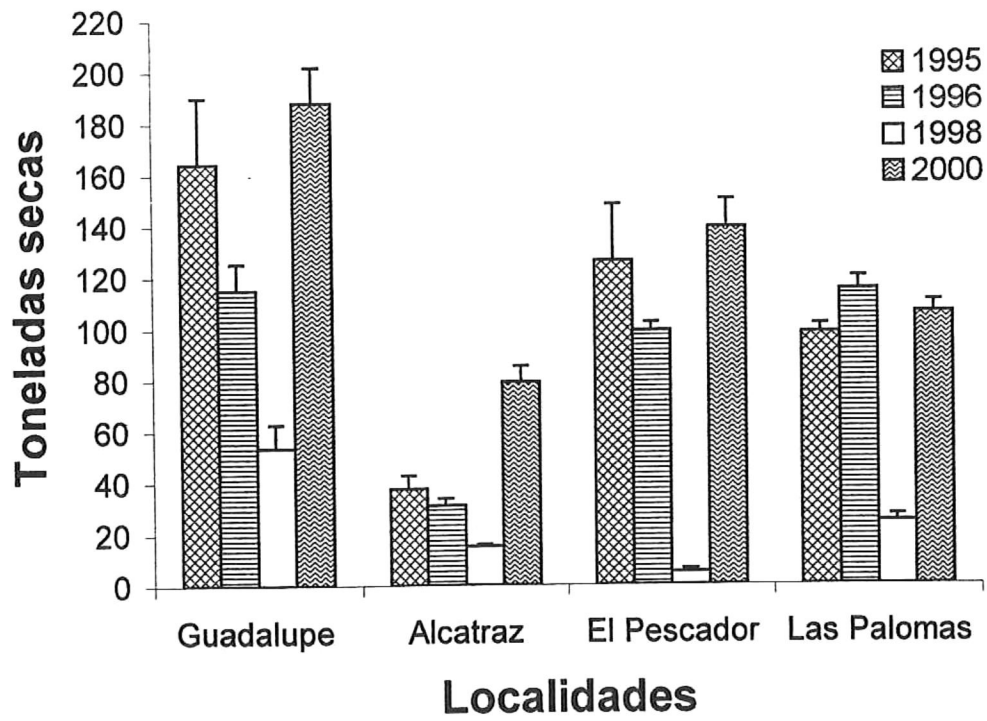


Fig. 8. Variación interanual de la biomasa de *Ulva lactuca* en cada localidad estudiada (\pm = I.C., $n \geq 30$).

Tabla 2. ANOVA paramétrico sin réplica, para comprobar efecto de temperatura e irradiancia en *Ulva lactuca*.

	Fcalc.	Fcrit.	Significancia
Irradiancia	3.29	3.49	NS
Temperatura	3.51	3.49	*

*Diferencia significativa
NS Diferencia no significativa
F.05(3,12)

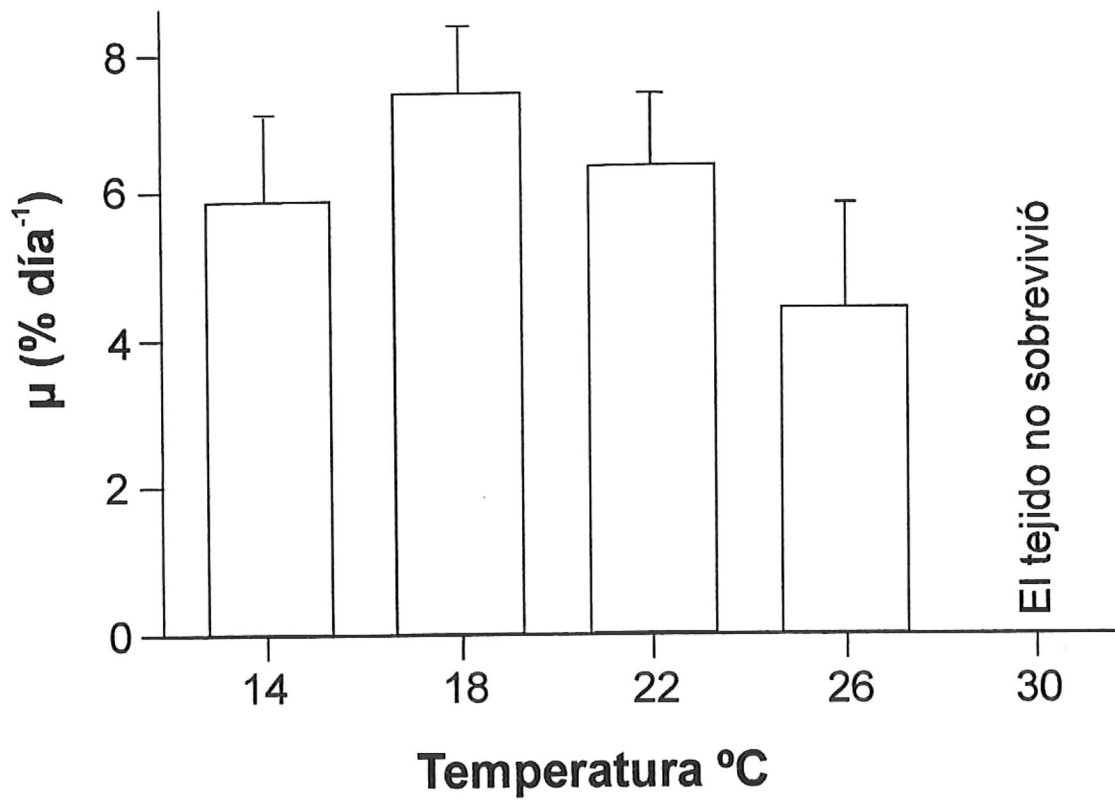


Fig. 9. Variación de la tasa de crecimiento específico (μ) de *Ulva lactuca* en un intervalo de temperaturas de 14 a 30°C durante 42 días. (\pm = I.C., n=4).

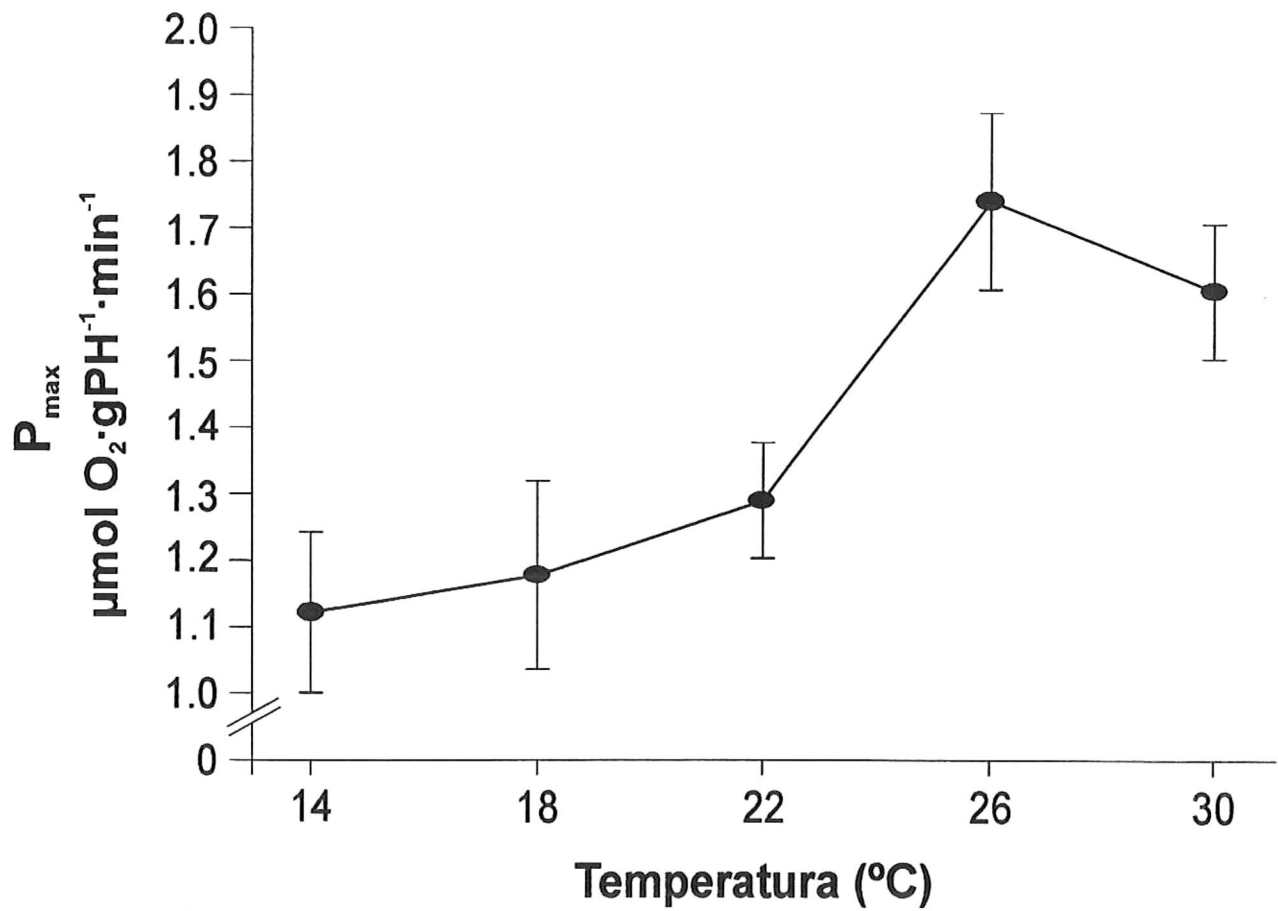


Fig. 10. Variación de la fotosíntesis máxima (P_{max}) en *Ulva lactuca* a diferentes temperaturas (\pm = DE, n=6).

La eficiencia fotosintética (alfa = α), no varió significativamente ($p > 0.05$) entre 14 y 22 °C. El máximo valor se detectó a 26°C ($16.29 \times 10^{-3} \text{ } (\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}) \cdot (\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})^{-1}$), este valor fue significativamente diferente de los demás ($p < 0.05$). Alfa, al igual que P_{max} , disminuyó a 30°C (Fig. 11). El coeficiente de subsaturación (I_k) se incrementó con la temperatura. El mínimo se detectó a los 14°C ($88.52 \mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$) y el máximo valor a los 30°C ($119.6 \mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) ($p < 0.05$) (Fig. 12). La respiración (R) presentó un consistente incremento con la temperatura. La mínima respiración fue a los 14°C ($0.03 \mu\text{mol O}_2 \text{ gPH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) y la máxima a los 30°C ($0.26 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) (Fig. 13).

No se detectó diferencia significativa ($p > 0.05$) en la asimilación de nitrato (desaparición) entre las temperaturas de 15, 20, 25 y 30°C. Sin embargo, estas fueron significativamente diferentes ($p < 0.05$) de 10 y 35°C; siendo esta última la que presentó menor asimilación de nitrato que el resto de las temperaturas al final del experimento (Fig. 14).

La tasa de asimilación de NO_3^- mostró un incremento a partir de los 15°C donde permaneció casi constante hasta los 30°C ($4.8 \mu\text{mol NO}_3^- \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$), y disminuyó significativamente a 35°C ($1.6 \mu\text{mol NO}_3^- \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$), siendo esta la tasa mínima de asimilación que se registró (Fig. 15).

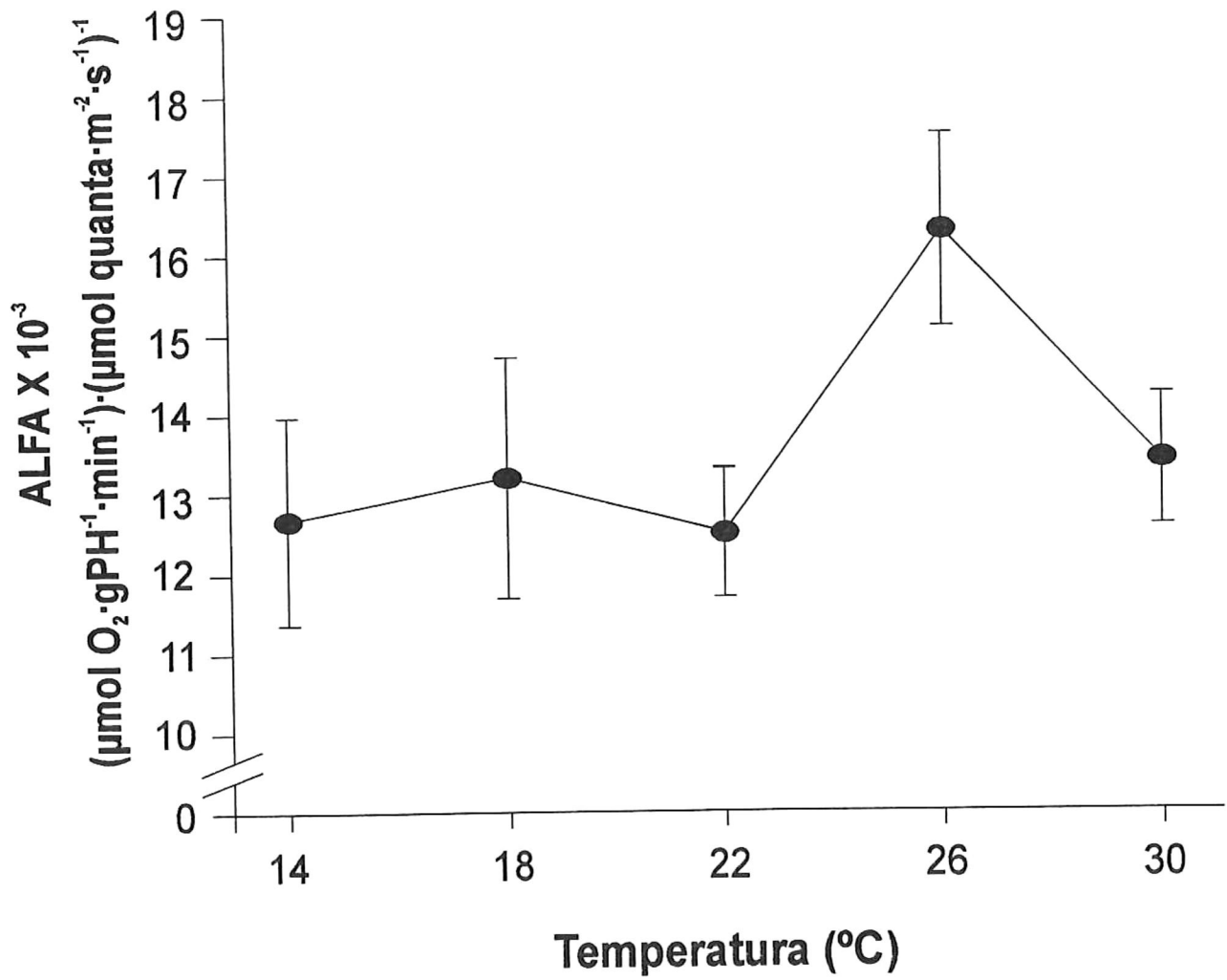


Fig. 11. Eficiencia fotosintética (alfa) de *Ulva lactuca* en diferentes condiciones de temperatura (\pm = DE, n=6).

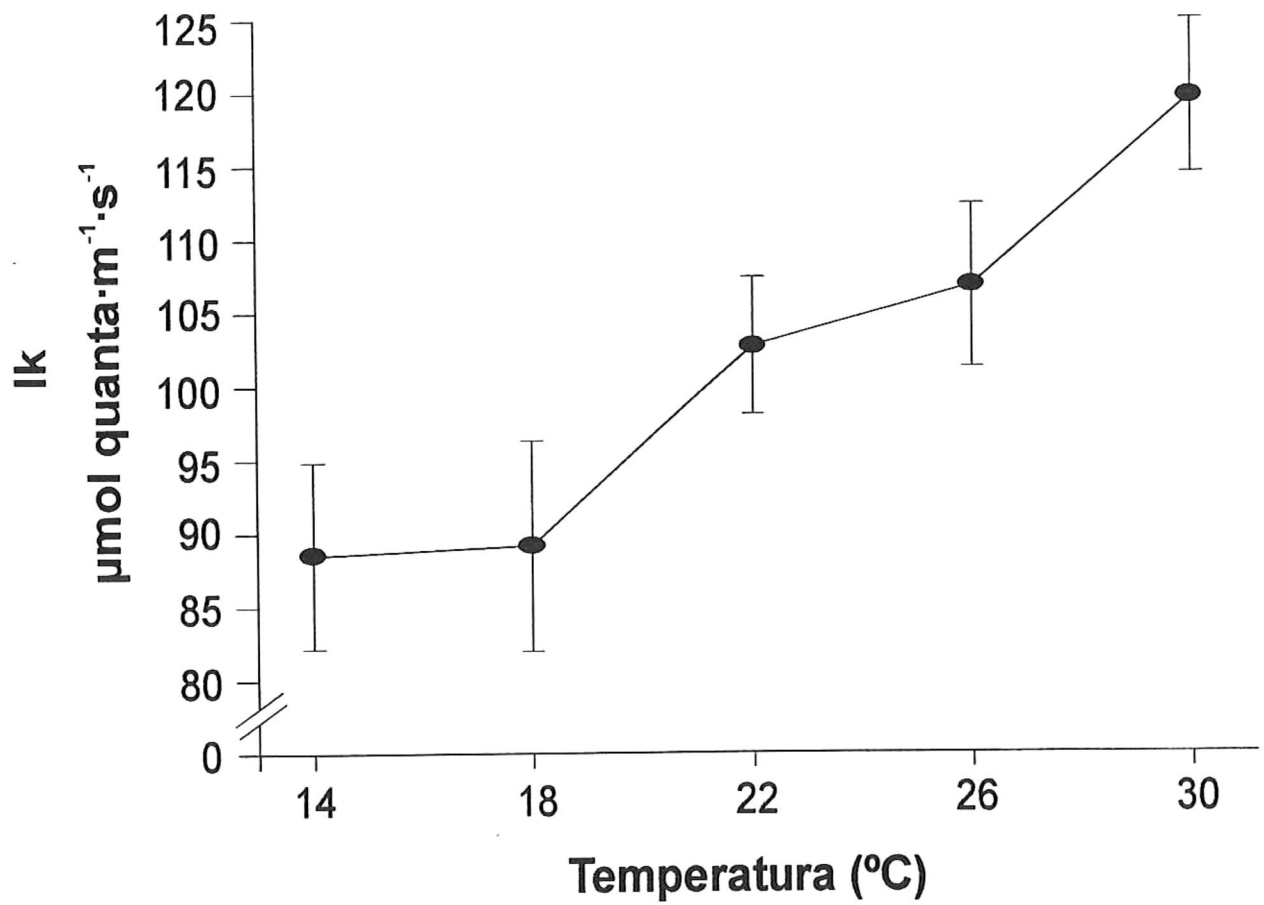


Fig. 12. Variación del coeficiente de subsaturación (I_k) en *Ulva lactuca* bajo diferentes condiciones de temperatura (\pm = DE, n=6).

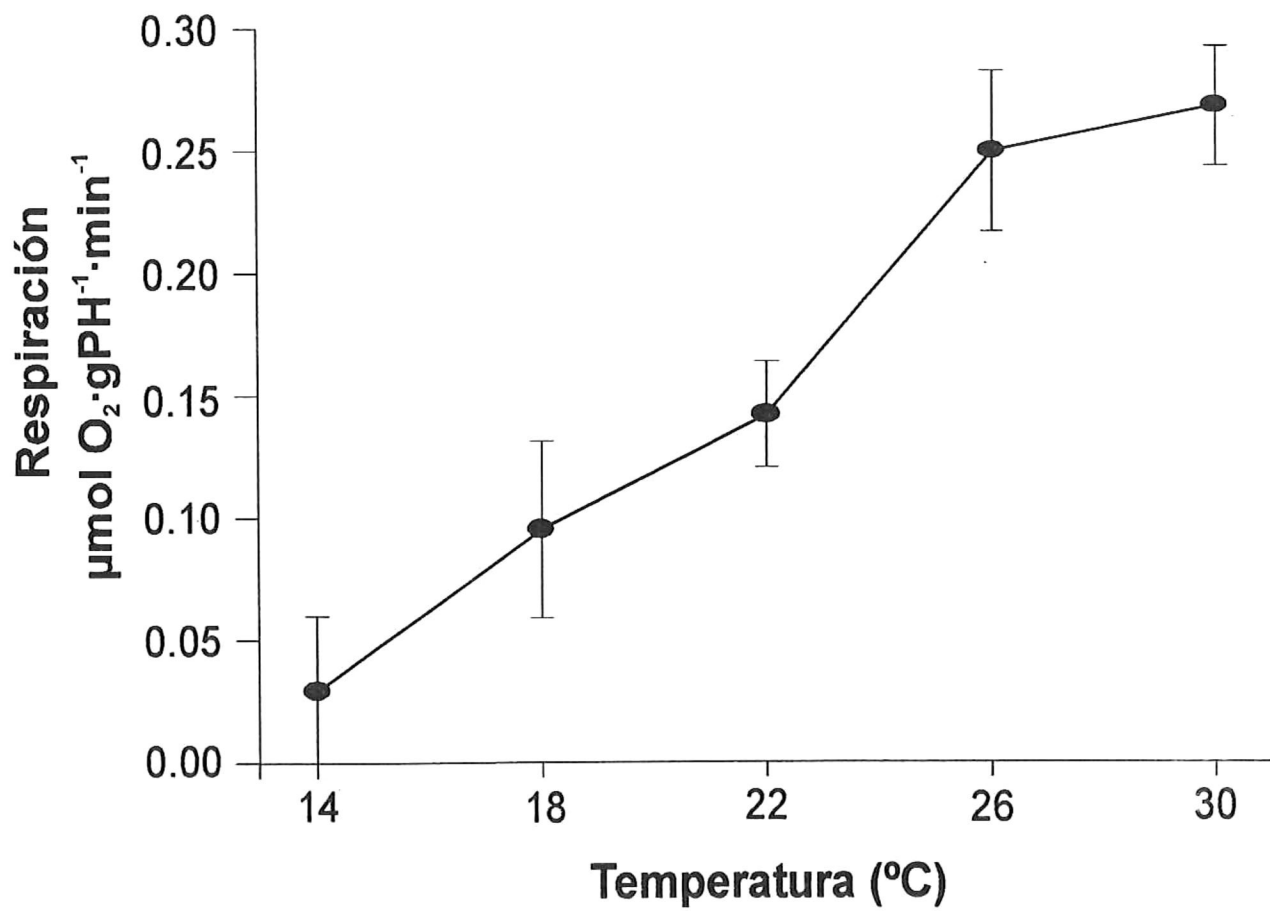


Fig. 13. Variación de la respiración de *Ulva lactuca* bajo diferentes condiciones de temperatura (\pm = DE, n=6).

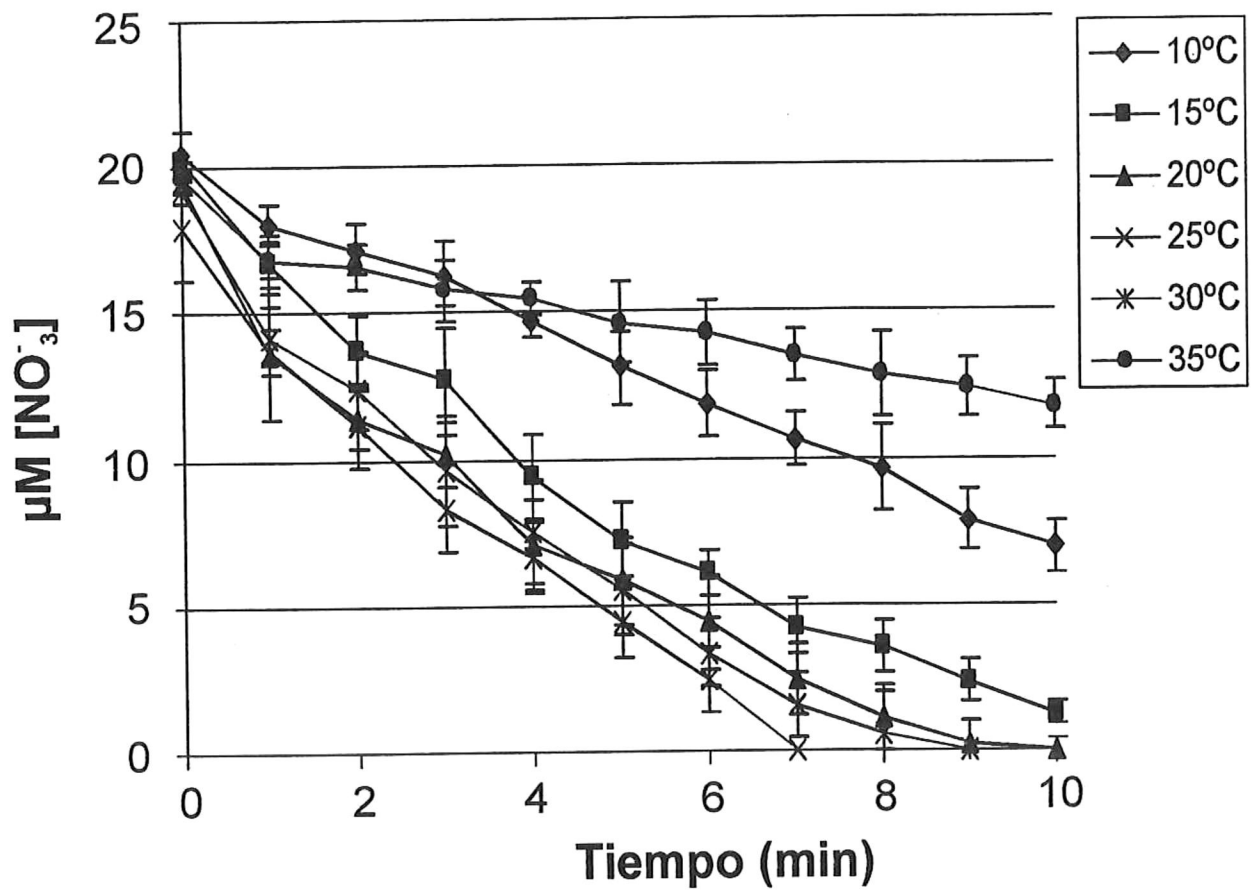


Fig. 14. Agotamiento de nitrato por *Ulva lactuca* a diferentes temperaturas bajo condiciones de laboratorio (\pm = DE, n=5).

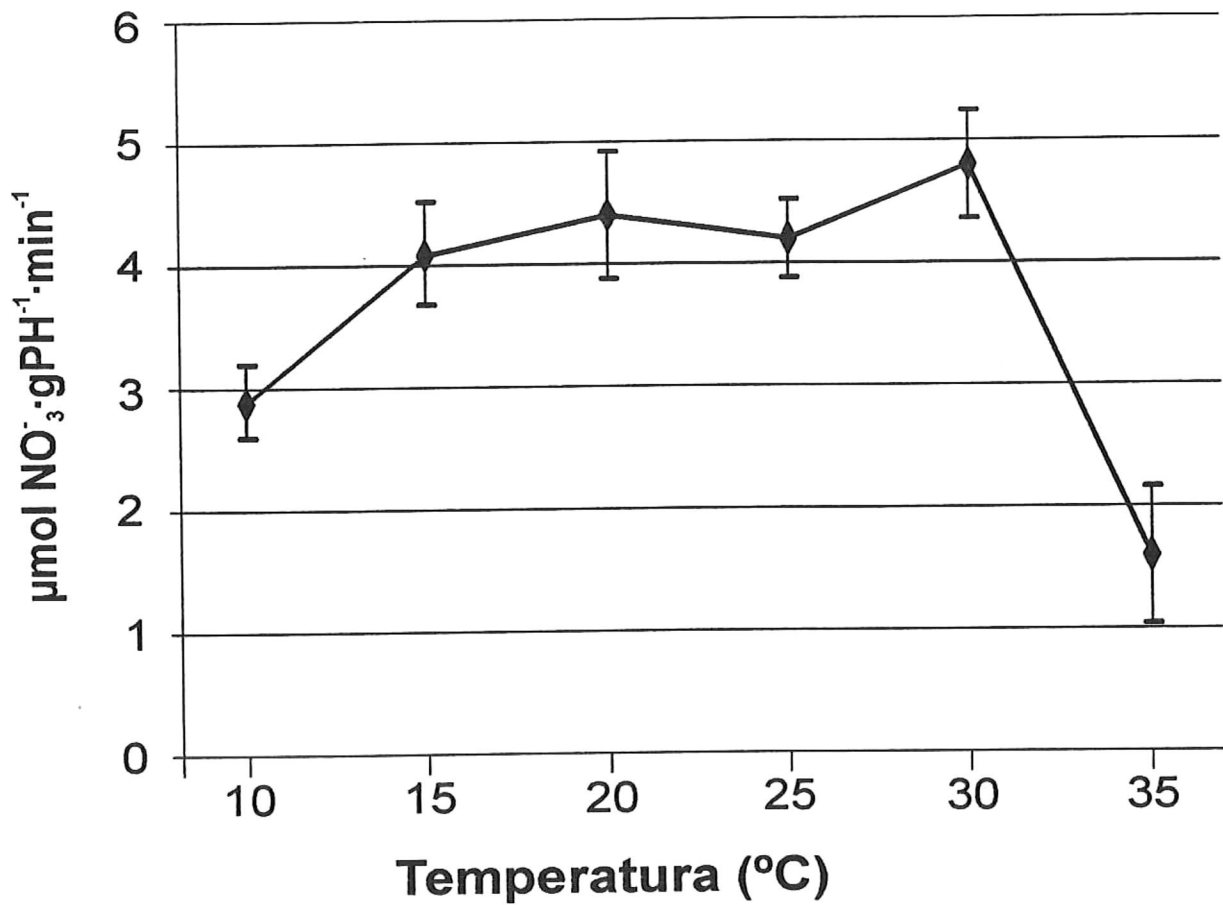


Fig. 15. Tasa de asimilación de nitrato por *Ulva lactuca* a diferentes temperaturas bajo condiciones de laboratorio (\pm = DE, n=5).

La cinética de asimilación de *U. lactuca* presentó saturación a altas concentraciones de nitrato, la velocidad máxima (V_{max}) calculada fue de 13 $\mu\text{mol NO}_3^- \cdot \text{gPH}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$, mientras que la constante de saturación media (K_s) calculada fue de 51 μMolar (Fig. 16).

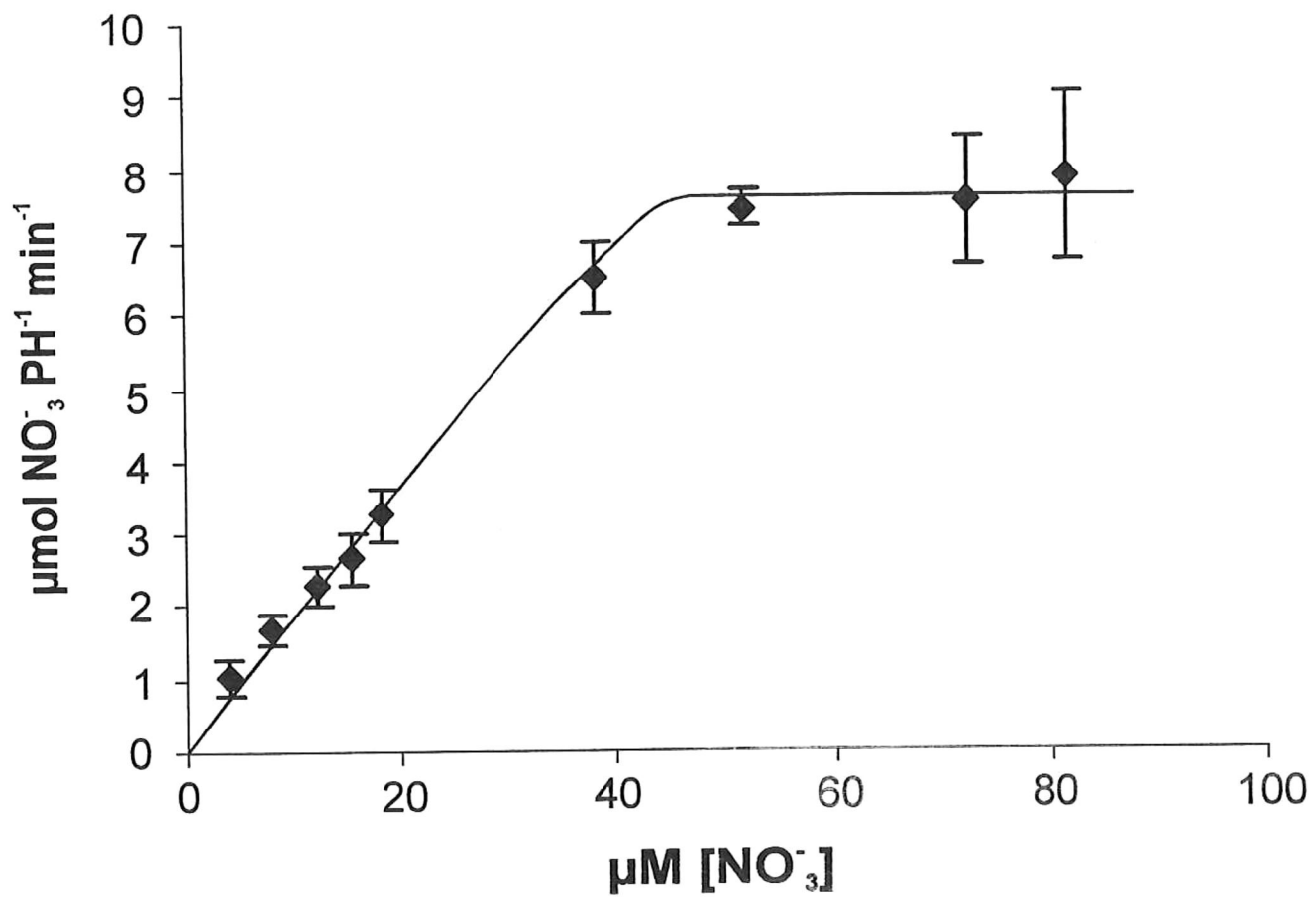


Fig. 16. Variación de la tasa de asimilación en *Ulva lactuca* a diferentes concentraciones de NO_3^- (\pm = DE, n=3).

Discusión

El Niño 1997-98, fue el segundo evento más fuerte en incremento de temperatura del siglo pasado, tuvo la característica de ser el de mayor duración de todos los Niños registrados con anterioridad (Fig. 2). Su influencia fue notable en la zona sur del Golfo de California según los registros de baja productividad de fitoplancton (Alatorre-Mendieta *et al.*, 2000) e incrementos en temperatura del agua superficial de hasta 4°C en el Golfo de California (Palacios-Hernández, 2001). Similares incrementos de temperatura en la superficie del mar se presentaron por el lado del Pacífico en Bahía Tortugas B.C.S., donde mantos de importancia económica como *Eisenia arborea* Areschoug y *Macrosystis pyrifer* (L.) C. Agardh fueron severamente afectados desapareciendo la fase macroscópica casi en su totalidad (Ladah *et al.*, 1999), e impactando en otras especies de importancia comercial en la región como el abulón (Vasquez, 2000) y la langosta (Guzmán del Prío *et al.*, 2000).

En la región del Canal de Ballenas los registros de temperatura durante la temporada de verano llegan a ~30°C y en invierno a ~14°C (Alvarez-Borrego *et al.*, 1978; Zertuche-González, 1988; Pacheco-Ruíz y Zertuche-González, 1996b). Sin embargo, el efecto de El Niño se observó claramente en invierno de 1997-98 donde la temperatura superficial no disminuyó la suficiente para reflejar condiciones de invierno, por el contrario, la temperatura que se registró fue alrededor de los 18.5 °C, lo cual se encuentra ~2.5 °C por arriba de lo

normal en comparación a los años anteriores y posteriores (Fig. 4). La temperatura positiva anómala durante 1996 es muy similar a la de 1998, sin embargo, 1996 no fue año Niño, por lo que esta anomalía que se presentó durante mayo/junio posiblemente fue originada por procesos locales o a la entrada de aguas cálidas del Pacífico Oriental (cuyos orígenes aún no están claros) (Palacios-Hernández, 2001). Por su parte, la anomalía positiva de 1998 se registró en invierno (enero), lo cual sugiere que durante este período se presentó “agua caliente” en la zona del Canal de Ballenas debido a que no se enfrió lo suficiente, como consecuencia de El Niño lo que propició cambios en las condiciones oceanográficas en esta región donde la elevada temperatura trajo como consecuencia bajas concentraciones de nutrientes, que posiblemente afectaron los mantos de algas de *U. lactuca*, como los ocurridos en *M. pyrifera* a lo largo de la costa de California y Baja California (Dayton y Tegner, 1984; Ladah *et al.*, 1999; Guzmán del Prío *et al.*, 2000).

Las grandes proliferaciones de *Ulva* generalmente se dan en primavera en aguas estuarinas y costeras donde hay una alta eutroficación originada principalmente por actividad humana (Dawes, 1986; Zertuche-González *et al.*, 1995; Riccardi y Solidoro, 1996; Hernández *et al.*, 1997). De similar manera, en la costa Oeste del Golfo de California adyacente al Canal de Ballenas, en zonas prístinas (sin influencia antropogénica) *U. lactuca* presenta regularmente su máxima biomasa al final de primavera (Mayo/Junio) (Pacheco-Ruiz, 2000), lo cual concuerda con lo encontrado para otras algas anuales como *Sargassum*

sp, *Chondracanthus pectinatus* y *Gracilariopsis lemaneiformis* (Pacheco-Ruíz, et al., 1998; Pacheco-Ruíz y Zertuche-González, 1999; Pacheco-Ruíz, et al., 1999). Es posible que estas grandes formaciones de biomasa durante primavera son originadas por la alta productividad de la región, dado que el Canal de Ballenas es una zona de gran mezcla donde la concentración de nutrientes específicamente el nitrato es alta en invierno/primavera (12/17 μM) y muy baja en verano/otoño (1/7.5 μM) (Alvarez-Borrego et al., 1978; Lavín et al., 1995). También se ha documentado, que las altas temperaturas de verano/otoño ($\geq 30^\circ\text{C}$) en el Golfo de California son letales para la mayoría de las algas de tal forma que en este período se encuentra la más baja diversidad de algas en el Golfo y las grandes biomasas desaparecen (Littler y Littler, 1981; Pacheco-Ruíz et al., 1992, 1999). Durante este período, *U. lactuca* también fue afectada por los incrementos en la temperatura ya que entre verano/otoño no se detectó biomasa *in situ* y los experimentos de laboratorio demostraron que temperaturas por arriba de 26°C reducen su crecimiento o son letales para *U. lactuca*, hecho demostrado con anterioridad también en *C. pectinatus* (Pacheco-Ruíz et al., 1992). Por esta razón, muchas algas del Golfo de California son anuales (Littler y Littler, 1981; Espinoza-Avalos, 1993). Sin embargo, la estrategia de supervivencia de las algas de esta región es reproducirse antes de que las altas temperaturas de verano destruyan el tejido y este se deposite en la playa, sea biodegradado y pase como material

orgánico disponible en el agua (Pacheco-Ruíz *et al.*, 1998, 1999; Pacheco-Ruíz, 2000).

En este sentido Niesenbaum (1988), demostró que cambios negativos en las condiciones ambientales pueden hacer que la fecundidad y fertilidad en *U. lactuca* pueden verse directamente afectadas y por ende esto repercute en una reducción en la biomasa y en la productividad de la columna de agua cuando la reproducción es alterada. Por tanto, es muy factible que entre Marzo de 1997 y Junio de 1998, el incremento en la temperatura, la reducción de nutrientes en la columna de agua en la región (López-Cortés *et al.*, 2000) y el huracán Nora afectaron la reproducción (fecundidad y fertilidad) de *U. lactuca*, por lo que se presentó una reducción en el número de propagulos que fueron liberados, alta mortalidad, bajo reclutamiento y/o sobrevivencia y reducción en el crecimiento de reclutas, esto último debido a los cambios en las condiciones oceanográficas en la región durante invierno (1997-98) a causa de las altas temperaturas registradas para esta época del año. Independientemente de todo lo anterior, el efecto de El Niño se reflejó directamente en una reducción de las áreas de los mantos en primavera de 1998, ya que estas solo cubrieron un ~36% de lo detectado en años anteriores y posteriores al evento. Respecto a la biomasa (Standing stock), se generó un ~77% menos de biomasa en comparación con años normales. Este efecto fue tan evidente que en años posteriores (Mayo, 2000), se detectó una rápida recuperación de los mantos cuando las condiciones oceanográficas retornaron a la normalidad en la región.

Esta recuperación fue la más alta registrada hasta el momento, e incluso fue mayor que la registrada en años previos. En este sentido, la variación de la biomasa observada en años normales (Mayo de 1995, 1996 y 2000), se pueden atribuir a las oscilaciones interanuales que se dan de manera natural posiblemente influenciada por variaciones en intensidad de algunos factores físicos como surgencias, corrientes y temperatura.

El efecto de la temperatura adquiere mayor importancia al interactuar con otros cofactores como luz y/o nutrientes que de manera independiente (Valiela, 1995; Riccardi y Solidoro, 1996). La temperatura por arriba de los niveles críticos en las algas marinas, propiciará la desnaturalización de las enzimas lo cual repercutirá sobre las rutas metabólicas de las algas (Raven y Geider, 1988; Davison, 1991; Lobban y Harrison, 1994), lo que provocará cambios fisiológicos, en los procesos que están controlados enzimáticamente (Dawes, 1986; Davison y Davison, 1987; Lobban y Harrison, 1994), y traerá como consecuencia fluctuaciones en la distribución y abundancia de las comunidades de algas marinas (Druehl, 1981).

El hecho de que los cambios en la temperatura del medio afecten la biomasa de *U. lactuca in situ*, puede ser atribuido a un cambio en la fisiología de la planta. En este sentido, los experimentos bajo condiciones controladas mostraron que *U. lactuca* presentó cambios fisiológicos en la fotosíntesis cuando cambió la temperatura del medio. De tal forma que la fotosíntesis máxima (P_{max}) y alfa (α) mostraron sensibilidad con el aumento de temperatura

donde la mayor eficiencia se detectó a 26°C, disminuyendo al incrementarse la temperatura (30°C). Esto demuestra que las funciones enzimáticas llevadas a cabo en la fotosíntesis a temperatura $\geq 30^\circ\text{C}$ se alteran, por lo que *U. lactuca* decae fisiológicamente, lo cual explica las observaciones realizadas en los experimentos de crecimiento bajo condiciones controladas de laboratorio y por ende la desaparición de *U. lactuca in situ* en verano/otoño cuando la temperatura es $\geq 30^\circ\text{C}$.

Por su parte la respiración se incrementó con la temperatura. Esto indica que hay un aumento en la producción de energía (Kremer, 1981); posiblemente es el resultado de un mecanismo de *U. lactuca* para adaptarse a temperaturas elevadas y tratar de minimizar el impacto sobre el crecimiento (Henley, 1991, 1992; Kübler y Davison, 1993), al utilizar sus reservas de carbono (Davison and Davison, 1987; Davison, *et al.*, 1991).

U. lactuca presenta una alta razón área: volumen, morfología que le permite tener una elevada tasa de asimilación de nutrientes (Littler *et al.*, 1983; Rosenberg y Ramus, 1984). Sin embargo, El Niño trae consigo agua con elevada temperatura y baja concentración de nutrientes (Dayton y Tegner, 1984; Zimmerman, 1985; Llunch-Cota, 1999). Por lo tanto, la ausencia de una buena fuente de nutrientes en el medio, puede ser un factor limitante en el desarrollo y permanencia de *U. lactuca* y otras macroalgas en la zona.

La fisiología sobre la asimilación de nitrato encontrada en *U. lactuca* muestra una fuerte caída a 35°C, esto indica que la asimilación de *U. lactuca*

se ve afectada por temperaturas $\geq 35^{\circ}\text{C}$. En este sentido la propia cinética de asimilación mostró que *U. lactuca* presenta un K_s elevado al compararlo con otras macroalgas (Fujita, 1985; Ramus y Venable, 1987; Duke, *et al.*, 1989; Fujita *et al.*, 1989). Esto significa que *U. lactuca* tiene poca habilidad para fijar nitrógeno cuando este se encuentra en bajas concentraciones (Topinka, 1978); por lo que *U. lactuca* como planta oportunística se ve más limitada por la baja en la disponibilidad de nutrientes que otras macroalgas durante el verano o en eventos como El Niño; al restringir su tasa de crecimiento (Pedersen y Borum, 1996, 1997). Por ello, a *U. lactuca* los ambientes eutróficos le favorecen por su alta capacidad de asimilación de nitrógeno (Fujita, 1985; Lobban y Harrison, 1994; Pedersen y Borum, 1996, 1997). De ahí que las altas biomásas encontradas durante primavera en años normales en la región sean superiores a las de años anómalos como durante El Niño (ejem. 1995, 1996, 2000 vs 1998), con lo cual puede considerarse como una planta con estrategia del tipo "r" (Pianka, 1970). Por esta razón, cuando el ambiente se torna oligotrófico (verano/otoño) y se incrementa la temperatura ($\geq 30^{\circ}\text{C}$), *U. lactuca* desaparece (Hernández *et al.*, 1997; Riccardi y Solidoro, 1996) lo que la caracteriza como una planta anual en el Golfo de California. Esto explica la ausencia de biomasa de *U. lactuca* durante el verano/otoño en años normales y la baja en biomasa en primavera durante años anómalos como El Niño.

Lo anterior demuestra los serios efectos producidos por El Niño en los mantos de algas en el Golfo de California, por lo cual es necesario tomar medidas preventivas y precautorias en caso de que estos mantos estuvieran sujetos a explotación comercial; una de tales medidas podrían ser, no cosechar en el área durante la presencia de un evento de esta magnitud, con el objetivo de no agotar la fuente de esporas, asegurando la permanencia de *U. lactuca* posterior a los eventos anómalos.

Literatura citada

- Alatorre-Mendieta, M.A., Jiménez-Illescas, A.R., Shirago-Germán B. y Obeso-Nieblas, M. (2000). Efectos de "El Niño" 97-98 en el sur del Golfo de California. Memorias del fenómeno El Niño en México (CD). SEP/CONACYT 17-19 de mayo de 2000 México D.F.
- Alvarez-Borrego, S. and Lara-Lara, R. (1991). The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. In B.R.T. Simoneit and J.P. Dauphin (eds.), *The Gulf and Peninsular province of the California*. AAPG Mem., 47: 555-567.
- Alvarez-Borrego, S., Alberto-Rivera, J., Gaxiola-Castro, G., Acosta-Ruiz M.J., y Schwartzlose, R.A. (1978). Nutrientes en el golfo de California. *Ciencias Marinas*, 5(2): 53-71.
- Aguilar-Rosas, L.E., Aguilar-Rosas, R., Pacheco-Ruiz, I., Bórquez-Garcés, E., Aguilar-Rosas M.A., y Urbietta-González. E. (1982). Algas de importancia económica de la región noroccidental de Baja California, México. *Ciencias Marinas*, 8(1): 49-63.
- Bold, H.C. and Wynne, M.J. (1978). *Introduction to the algae*. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey, 706 pp.
- Brinkhuis, H.B. (1985). Growth patterns and rates. In: M.M. Littler and D.S. Littler (eds.), *Handbook of Phycological Methods: Ecological Field Methods: Macroalgae*. University Press, Cambridge, pp. 461-477.
- Cabello-Pasini, A. and Randall S.A. (1997). Seasonal patterns of photosynthesis and light-independent carbon fixation in marine macrophytes. *J. Phycol.*, 33: 321-329.
- Castro-González, M.I., Pérez-Gil Romo, F., Pérez-Estrella, S. y Carrillo-Domínguez S. (1996). Composición química del alga verde *Ulva lactuca*. *Ciencias Marinas*, 22(2): 205-213.
- Davison, I.R. (1991). Environmental effects on algal photosynthesis: temperature. *J. Phycol.*, 27: 2-8.
- Davison, .I.R. and Davison, J.O. (1987). The effect of growth temperature on enzyme activities in the brown alga *Laminaria sacharina*. *Br. Phycol. J.*, 22: 77-87.

- Davison, I.R., Greene, R.M. and Podolak, E.J. (1991). Temperature acclimation of respiration and photosynthesis in the brown alga *Laminaria saccharina*. *Mar. Biol.*, 110: 448-454.
- Dawes, C.J. (1986). *Botánica Marina*. Noriega-Limusa, México, 676 pp.
- Dayton P.K. and Tegner, M.J. (1984). Catastrophic storms, El Niño, and patch stability in a Southern California kelp community. *Science*, 224: 283-285.
- DeBoer, J.A. (1981). Nutrients. In: C.S. Lobban and M.J. Wynne (eds.), *The Biology of Seaweeds*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp: 356-391.
- DeBoer, J.A. and Ryther, J.H. (1977). Potential yields from a waste-recycling algal mariculture system, In: R. Krauss (ed.), *The Marine Plant Biomass of the Pacific Northwest Coast*. Oregon State University Press, pp: 231-249.
- DeBoer, J.A., Guigli, H.J., Israel, T.L. and D'Elia, C.F. (1978). Nutritional studies of two red algae. Growth rate as function of nitrogen source and concentration. *J. Phycol.*, 14: 261-266.
- D'Elia, C.F. and DeBoer, J.A. (1978). Nutritional studies of two red algae. II. Kinetics of ammonium and nitrate uptake. *J. Phycol.*, 14: 266-272.
- Downing, J.A. and Anderson, M.R. (1985). Estimating the standing biomass of aquatic macrophytes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 1860-1869.
- Druehl, L.D. (1981). Geographical distribution. In: C.S. Lobban and M.J. Wynne (eds.), *The Biology of Seaweeds*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp: 306-325.
- Duke, C.S., Litaker, W. and Ramus, J. (1989). Effects of temperature, nitrogen supply, and tissue nitrogen on ammonium uptake rates of the chlorophyte seaweeds *Ulva curvata* and *Codium decorticans*. *J. Phycol.*, 25: 113-120.
- Espinoza-Avalos, J. (1993). Macroalgas del Golfo de California. En: *Biodiversidad Marina y Costera de México*. S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds.), Com. Nal. Biodiv. y CIQRO, México, pp: 328-357.
- Fujita, R. (1985). The role of nitrogen status in regulating transient ammonium uptake and nitrogen storage by macroalgae. *Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 92: 283-301.

- Fujita, R., Wheeler, P.A. and Edwards, R.L. (1989). Assessment of macroalgal nitrogen limitation in a seasonal upwelling region. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 53: 295-303.
- Geertz-Hansen, O. and Sand-Jensen, K. (1992). Growth rates and photon yield of growth in natural populations of a marine macroalga *Ulva lactuca*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 81: 179-183.
- Guzmán del Prío, S.A., Carreón-Palau, L., Belmar-Pérez, L., Carrillo-Laguna, J. y Herrera-Fragoso, R. (2000). Efectos del fenómeno de "El Niño" sobre el reclutamiento de invertebrados bentónicos en Baja California. *Memorias del Fenómeno El Niño en México (CD)*. Sep/CONACYT 17-19 de mayo de 2000. México, D.F.
- Halpern, D., Zlotnicki, V., Woiceshyn, P.M., Feldman, O.B., Freilich, M.H. and Wentz, F.J. (2000). An atlas of monthly mean distribution of SSMI surface wind speed, AVHRR sea surface temperature, TMI sea surface temperature, AMI surface wind velocity, SeaWiFS chlorophyll-a, and TOPEX/POSEIDON sea surface topography during 1998. NASA-JPL, JPL Publication 00-08, 101 pp.
- Harrison, P.J. (1988). Determining phosphate uptake rates of phytoplankton. In: C.S. Lobban, D.J. Chapman and B.P. Kremer (eds.), *Experimental Phycology. A Laboratory Manual*. Cambridge University Press, pp: 186-195.
- Hernández, I., Peralta, G., Pérez-Llorénz, J.L., Vergara J.J. y Niell, F.X. (1997). Biomass and dynamics of growth of *Ulva* species in Palmones river estuary. *J. Phycol.*, 33: 764-772.
- Henley, W.J. (1992). Growth and photosynthesis of *Ulva rotundata* (CHLOROPHYTA) as a function of temperature and square wave irradiance in indoor culture. *J. Phycol.*, 28:625-634.
- Henley, W.J., Levavasseur, G., Franklin, L.A., Lindley, S.T., Ramus, J. and Osmond, C.B. (1991). Diurnal responses of photosynthesis and fluorescence in *Ulva rotundata* acclimated to sun and shade in outdoor culture. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 75: 19-28.
- Israel, A.A., Friedlander, M. and Neori, A. (1995). Biomass yield, photosynthesis and morphological expression of *Ulva lactuca*. *Bot. Mar.*, 38: 297-302.

- Istini, S., Zalnika, A. and Sujatmiko, W. (1998). The seaweed resources of Indonesia. In: A. Critchley and M. Ohno (eds.), *Seaweed Resources of the World*. Japan International Cooperation Agency, pp: 92-98.
- Jones, M.N. (1984). Nitrate reduction by shaking with cadmium alternative to cadmium columns. *Water. Res.*, 18: 643-646.
- Karl, D.M., Letelier, R., Hebel, D., Tupas, L., Dore, J., Christian, J. and Winn, C. (1995). Ecosystem changes in the North Pacific subtropical gyre attributed to the 1991-92 El Niño. *Nature*, 373: 230-234.
- Kremer, B.P. (1981). Carbon metabolism. In: C.S. Lobban and M.J. Wynne (eds.), *The Biology of Seaweeds*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp: 493-533.
- Kübler, J.E. and Davison, I.R. (1993). High-temperature tolerance of photosynthesis in the red alga *Chondrus crispus*. *Mar. Biol.*, 53: 327-335
- Lara-Lara, J.R. y Valdez-Holguín, J.E. (1984). Biomasa y productividad primaria del Golfo de California por fracción de tamaños durante primavera de 1984. *Ciencias Marinas*, 14(1): 1-14.
- Ladah, L.B., Zertuche-González, J.A. y G. Hernández-Carmona. (1999). Giant Kelp (*Macrosystis pyrifera*, Phaeophyceae) recruitment near its southern limit in Baja California after mass disappearance during ENSO 1997-1998. *J. Phycol.*, 35: 1106-1112.
- Lavín, M.F., Gaxiola-Castro, G., and Robles, J.M. (1995). Winter water masses and nutrients in the northern Gulf of California. *J. Geophys. Res.*, 100(5):8587-8605.
- Lee, J.A., and Brinkhuis, B.H. (1988). Seasonal light and temperature interactions effects of development of *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) gametophytes and juvenile sporophytes. *J. Phycol.*, 24: 132-140
- Littler, M.M., Littler, D.S., and Taylor, P.R. (1983). Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: functional-form groups of marine macroalgae. *J. Phycol.*, 19: 229-237.
- Littler, M.M. and Littler, D.S. (1981). Intertidal macrophyte communities from Pacific Baja California and the upper Gulf of California: relatively constant vs environmentally fluctuations system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 4: 145-158.

- Llunch-Cota, D., Llunch-Belda, D., Llunch-Cota, S., López-Martínez, J., Nevárez-Martínez, M., Ponce-Díaz, G., Salinas-Zavala, G., Vega-Velazquez, A., Lara-Lara, J.R., Hamman, G. y Morales, J. (1999). Las Pesquerías y El Niño. En: V.O. Magaña-Rueda (edit.), *Los Impactos de El Niño en México*, México, pp: 137-180.
- Lobban, Ch. S. y P.J. Harrison. (1994). *Seaweed Ecology and Physiology*. Cambridge University Press, 366 pp.
- López-Cortés, D.J., Bustillos-Guzmán, J.J., Gárate-Lizárraga, I., Hernández-Sandoval, F.E. y Murillo-Murillo, I. (2000). Influencia del evento "El Niño" 1997/1998 en Bahía Concepción, Golfo de California. Memoriaas del Fenómeno El Niño en México (CD). SEP/CONACYT 17-19 de mayo de 2000. México, D.F.
- Mann, K.H. (1973). Seaweeds: Their productivity and strategy for growth. *Science*, 182: 975-981.
- Mann, K.H., Chapman, A.R.O. and Gagné, J.A. (1980). Productivity of seaweeds: the potential and reality. In: P.C. Falkowski (ed.), *Productivity in the Sea*. Symposia in Biology, Vol. 31, Plenum Press., pp: 363-380.
- Niesenbaum, R. A. (1988). The ecology of sporulation by the macroalga *Ulva lactuca* L. (Chlorophyceae). *Aquat. Bot.*, 32: 155-166.
- Nordby, (1977). Optimal conditions for meiotic spore formation in *Ulva mutabilis* Føyn. *Bot. Mar.*, 20: 19-28.
- Ohno, M. and Largo, D.B. (1988). The seaweed resources of Japan. In: A. Critchley and M. Ohno (eds.), *Seaweed Resources of the World*. Japan International Cooperation Agency, pp: 1-14.
- Pacheco-Ruíz, I. (2000). Historia de vida de *Chondracantus pectinatus* (Gigartinales, Rhodophyta) en la costa Noroeste del Golfo de California. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Marinas-UABC, México, 124 pp.
- Pacheco-Ruíz, I. and Zertuche-González J.A. (1996a). The commercially valuable seaweeds of the Gulf of California. *Bot. Mar.*, 39: 201-206.
- Pacheco-Ruíz, I. and Zertuche-González J.A. (1996b). Green algae (Chlorophyta) from Bahía de los Ángeles, Gulf of California, México. *Bot. Mar.*, 39: 431-433.

- Pacheco-Ruíz, I. and Zertuche-González, J.A. (1999). Population structure and reproduction of the carrageenophyte *Chondracanthus pectinatus* in the Gulf of California. *Hydrobiologia*, 398/399: 159-165.
- Pacheco-Ruíz, I., Zertuche-González, J.A., Cabello-Passini, A. and Brinkhuis, B.H. (1992). Growth responses and seasonal biomass variation of *Gigartina pectinata* Dawson (Rhodophyta) in the Gulf of California, Mexico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 157: 263-274.
- Pacheco-Ruíz, I., Zertuche-González, J.A., Chee-Barragán, A. and Blanco-Bentacourt, R. (1998). Distribution and quantification of *Sargassum* beds along the west coast of the Gulf of California, Mexico. *Bot. Mar.*, 41: 203-208.
- Pacheco-Ruíz, I., Zertuche-González, J.A., Correa-Díaz, F., Arellano-Carbajal, F. and Chee-Barragán, A. (1999). *Gracilariopsis lemaneiformis* beds along the west coast of the Gulf of California, Mexico. *Hydrobiologia*, 398/399: 509-514.
- Pacheco-Ruíz, I., Becerril-Bobadilla, F., Zertuche-González, J.A., Chee-Barragán, A., Gálvez-Télles, A. and Blanco-Bentacourt, R. (2001). El Niño effect on beds of *Ulva lactuca* (L.) along the northwest coast fo the Gulf of California. *Geofísica Internacional*, (en prensa).
- Palacios-Hernández, E. (2001). Circulación de la región norte del Golfo de California: estacional y anomalías. Tesis Doctoral. CICESE. México, 112 pp.
- Pedersen, M.F. and Borum J. (1996). Nutrient control of algal growth in estuarine waters. Nutrient limitation and the importance of nitrogen requirements and nitrogen storage among phytoplankton and species of macroalgae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 142: 261-272.
- Pedersen, M.F. and Borum J. (1997). Nutrient control of estuarine macroalgae: growth strategy and the balance between nitrogen requirements and uptake. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 161: 155-163.
- Philander, S.G.H. (1983). Anomalous El Niño of 1982-83. *Nature*. 305: 16.
- Pianka, E.R. (1970). On r-and K-selection. *Am. Nat.*, 104:592-597.
- Polis G.A., Hurd, S.D., Jackson, C.T. and Sanchez-Piñero, F. (1997). El Niño effects on the dynamics and control of an island ecosystem in the Gulf of California. *Ecology*, 78(6): 1884-1897.

- Ramus, J. and Venable, M. (1987). Temporal ammonium patchiness and growth rate in *Codium* and *Ulva* (Ulvophyceae). *J. Phycol.*, 23: 518-523.
- Raven J.A. and Geider, R.J. (1988). Temperature and algal growth. *New Phytol*, 110: 441-461.
- Riccardi, N. and Solidoro, C. (1996). The influence of environmental variables on *Ulva rigida* C. Ag. growth and production. *Bot. Mar.*, 39: 27-32.
- Rivers, J.S. and Peckol P. (1995). Summer decline of *Ulva lactuca* (Chlorophyta) in a eutrophic embayment: Interactive effects of temperature and nitrogen availability?. *J. Phycol.*, 31: 223-228.
- Rosenberg, G. and Ramus, J. (1984). Uptake of inorganic nitrogen and seaweed surface area:volume ratios. *Aquat. Bot.*, 19: 65-72.
- Santamaría del Angel, E., Alvarez-Borrego, S. and Müller-Karger, F.E. (1994). The 1982-1984 El Niño in the Gulf of California as seen in coastal zone color scanner imagery. *J. Geophys. Res.*, 99: 7423-7431.
- Topinka, J.A. (1978). Nitrogen uptake by *Fucus spiralis* (Phaeophyceae). *J. Phycol.*, 14: 241-247.
- Topinka, J.A. and Robins, J.V. (1976). Effects of nitrate and ammonium enrichment on growth and nitrogen physiology in *Fucus spiralis*. *Limnol and Oceanogr.*, 21(5): 659-664.
- Trasviña, A., Llunch-Cota, D., Filanov, A.E. y Gallegos, A. (1999). Oceanografía y el Niño. En: V.O. Magaña-Rueda (edit.), *Los Impactos de El Niño en México*, México, pp: 69-102.
- Valiela, I. (1995). *Marine Ecological Processes*. Springer-Verlag New York, Inc., 687 pp.
- Vasquez, R. (2000). Relación del fenómeno El Niño con el síndrome de deshidratación del abulón en Baja California. *Memorias del Fenómeno El Niño en México* (CD). Sep/CONACYT 17-19 de mayo de 2000. México, D.F.
- Webb, W.L., Newton, M. and Starr, D. (1974). Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*. *Mathematical model. Oecologia*, 17: 281-291.

- Wolter, K. and Timlin, M.S. (1998). Measuring the strength of ENSO-how does 1997/98 rank?. *Weather*, 53: 315-324.
- Zar, J.H. (1997). *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall Inc., Englewood Cliffs, N.J., 620 pp.
- Zertuche-González, J.A. (1988). *In situ* life history, growth and carrageenan characteristics of *Euchema uncinatum* (Setchell and Gardner) Dawson from the Gulf of California. Ph. D. dissertation. State University of New York at Stony Brook, 162 pp.
- Zertuche-González, J.A., Pacheco-Ruíz, I. y González-González, J. (1995). Macroalgas. En: W. Ficher, F. Krupp, F. Schneider, W. sommer, K.E. Carpenter y V.H. Niem. (eds.), *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico Centro-Oriental, Vol 1, Plantas e Invertebrados*, FAO. Roma, 646 pp.
- Zimmerman, R.C. (1985). Effects of El Niño on local hydrography and growth of the giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, at Santa Catalina Island, California. *Limnol. Oceanogr.*, 30(6): 1298-1302.