

00381

24



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

**FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

"Variabilidad Fenotípica e Implicaciones
Taxonómicas en Especies de Algas Submareales
de Playa La Ropa, Zihuatanejo, Gro."

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

**DOCTOR EN CIENCIAS
(B I O L O G I A)**

P R E S E N T A

M. EN C. NORMA ANGELICA LOPEZ GOMEZ

Directora de Tesis: Dra. Deni Claudia Rodríguez Vargas



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Dení Rodríguez Vargas, por su interés y dedicación no sólo en el desarrollo de esta tesis, sino a lo largo de toda mi formación académica, años más, años menos. Por su tiempo, paciencia y confianza. Por su ejemplo de trabajo, respeto, responsabilidad y solidaridad. Por hacer divertido y placentero nuestro trabajo. Por ser además, una gran amiga.

Al Dr. Jorge González González por formar parte de mi Comité Tutorial de doctorado, por su apoyo y orientación desde mi ingreso al Laboratorio de Ficología. Por su interés y disposición a discutir y resolver dudas. Porque a través de la Teoría de los Procesos Alterados me ha brindado un punto de vista de la biología que ha sido fundamental en mi formación académica y en mi trabajo cotidiano.

A la Dra. Andrea Raz-Guzmán Macbeth, por formar parte de mi Comité Tutorial de doctorado, por su orientación y sugerencias y comentarios a lo largo del desarrollo de esta tesis.

Mi reconocimiento a los miembros del Jurado, Dra. Ligia Collado Vides, Dr. Luis Soto González, Dr. Francisco Flores Pedroche y Dra. Hilda León Tejera, porque sus valiosos comentarios y sugerencias indudablemente mejoraron la versión final de este trabajo.

Al M. en C. Carlos Candelaria, por haberme propuesto iniciar en conjunto con la Dra. Dení Rodríguez, el proyecto “Macroalgas submareales de Guerrero”.

Al M en C. Carlos Candelaria por su invaluable apoyo en el trabajo de campo, sin su experiencia, disposición y solidaridad, este trabajo hubiera sido casi imposible de realizar. Al Dr. Daniel León, M. en C. Dalila Fragoso, Biól. Alejandra Piñón, P. de B. Rodrigo Suárez y P. de B. Paola Torres, por su ayuda en la realización de algunas de las colectas.

A Emmanuel Teyssier y Manuel Oseguera por su ayuda en la determinación taxonómica de los erizos y a Paola Torres en la de los peces.

Al M. en C. Gerardo Rivas Lechuga por su valiosísima orientación en la elaboración de las pruebas estadísticas, por su apoyo en esa etapa especialmente difícil.

A mis colegas y amigos Michele Gold, Dalila Fragoso, Daniel León e Hilda León, que en algún momento y de alguna manera colaboraron en el desarrollo de esta tesis.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por otorgarme la beca de estudios de doctorado

A Carlos Candelaria, por todo.

Finalmente hago un reconocimiento muy especial a mis padres por su apoyo incondicional, por el interés, la confianza y el entusiasmo que siempre han mostrado en mi trabajo. A mis hermanas, por su cariño y por ser mis mejores amigas.

CONTENIDO

RESUMEN

ABSTRACT

I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	5
III. TEORÍA ECOLÓGICA: HERBIVORÍA EN EL AMBIENTE MARINO	15
III.1. Efecto de la herbivoría por invertebrados y peces sobre las comunidades algales templadas	19
III.2. Efecto de la herbivoría por invertebrados y peces sobre las comunidades algales tropicales	21
III.3. Dinámica de la interacción entre individuos de las poblaciones de una comunidad y el ambiente	22
IV. OBJETIVOS	33
V. HIPÓTESIS	33
VI. ÁREA DE ESTUDIO	34
VII. MÉTODO	39
VIII. ANÁLISIS DE RESULTADOS	56
1. Análisis de la variación morfológica de <i>Hypnea</i> sp, <i>Gelidium</i> sp y <i>Derbesia</i> sp 1 en los tratamientos experimentales	56
1.1. <i>Hypnea</i> sp	56
1.1.1. Análisis morfométrico de los especímenes de <i>Hypnea</i> sp de La Ropa	56
1.1.2. Implicaciones taxonómicas de la variabilidad morfológica de <i>Hypnea</i> sp	58
1.1.3. Análisis de agrupamientos para determinar el grado de similitud entre especies de <i>Hypnea</i>	67
1.2. <i>Gelidium</i> sp	74
1.2.1. Análisis morfométrico de los especímenes de <i>Gelidium</i> sp de La Ropa	74
1.2.2. Implicaciones taxonómicas de la variabilidad morfológica de <i>Gelidium</i> sp	74
1.2.3. Análisis de agrupamientos para la caracterización de morfos	76
1.3. <i>Derbesia</i> sp 1	86
1.3.1. Análisis morfométrico de los especímenes de <i>Derbesia</i> sp 1 de La Ropa	86
1.3.2. Implicaciones taxonómicas de la variabilidad morfológica de <i>Derbesia</i> sp 1	88
1.3.3. Análisis de agrupamientos para determinar el grado de similitud entre especies de <i>Derbesia</i>	91
2. Análisis de la variación de la riqueza, composición y abundancia de la comunidad en los tratamientos experimentales	111
2.1 Análisis de la variación de riqueza, composición y abundancia	111

2.2. Pruebas estadísticas	122
2.3. Análisis de la fenología	122
2.4. Implicaciones de la variación de la riqueza, composición y abundancia en la estructura de la comunidad algal	126
2.4.1. Análisis del efecto de los tratamientos en la estructura de la comunidad algal	128
IX. CONSIDERACIONES FINALES Y PERSPECTIVAS	136
X. REFERENCIAS	141
Anexo 1	152
Anexo 2	153
Anexo 3	157
Anexo 4	162
Anexo 5	167

RESUMEN

El presente estudio se llevó a cabo en La Ropa, Zihuatanejo, Guerrero para evaluar el efecto de erizos y peces herbívoros sobre la morfología y la estructura de la comunidad algales. Se implementaron 3 diseños experimentales de exclusión total y parcial de herbívoros con sus controles y réplicas respectivas. Cada diseño tuvo una duración de tres meses, los muestreos fueron hechos cada mes.

El efecto de los herbívoros en la morfología de las algas fue evaluado en 3 especies, *Hypnea* sp, *Gelidium* sp y *Derbesia* sp 1. Para cada una se hizo un análisis morfométrico de todos los caracteres utilizados para describir a las especies. Para determinar si las diferencias morfológicas están agrupadas de acuerdo con los tratamientos aplicados, fueron realizados análisis de agrupamientos. En ninguna de las 3 especies se encontró dicha relación, se discuten las posibles causas de este fenómeno.

Hypnea sp presentó una mezcla de caracteres con *Hypnea pannosa* e *H. spinella*, de manera que no fue posible delimitarla con precisión. Un problema adicional fue que tampoco se han establecido los caracteres de segregación precisos entre *H. pannosa* e *H. spinella* y por lo tanto es necesario hacer una evaluación taxonómica de las especies del género en el Pacífico tropical mexicano (PTM).

En un estudio previo de la variación morfológica de *Gelidium pusillum* en el PTM, fueron propuestos seis grupos morfológicos y los especímenes de *Gelidium* sp formaron parte de uno de estos grupos. Por otro lado, *G. pusillum* es una especie con una alta variación morfológica, lo cual sugiere que ésta es un complejo específico. Por lo tanto, en este trabajo se propone una evaluación taxonómica para definir y delimitar estos grupos morfológicos y así, determinar si concuerdan con variaciones de la misma especie o con especies diferentes.

Derbesia sp 1 no coincidió con *Derbesia marina*, la especie del género más reportada en el PTM. Por esta razón, *Derbesia* sp 1 fue comparada con otras especies del género usando análisis de agrupamientos. Se formaron grupos con alto nivel de similitud y *Derbesia* sp 1 se separó de cualquiera de ellos, revelando que este taxón es distinto de los demás. Además, se detectaron otros problemas taxonómicos que trascienden al género, como la presencia-ausencia de la fase gametofítica, la cual es necesaria de evaluar en Bryopsidaceae.

En el nivel de comunidad, los resultados indicaron que los cambios en composición, riqueza y abundancia son resultado, parcialmente, del efecto de la presencia-ausencia de erizos y peces. La alta variación de la composición específica fue evidente en todos los experimentos. La presencia de erizos resultó en una disminución de la riqueza y la abundancia. La presencia de peces ocasionó variaciones en la riqueza y en la abundancia. Los tratamientos de exclusión de erizos y peces provocaron una disminución de la riqueza y de la abundancia. Las causas de estas respuestas se discuten comparándolas con otras comunidades algales y considerando los necesarios ajustes metodológicos llevados a cabo en La Ropa.

ABSTRACT

This study was carried out in La Ropa, Zihuatanejo, Guerrero, to assess the sea urchin and fishes effect on the morphology and algal community structure. Three experimental designs of total and partial exclusion of herbivores with their controls and replies corresponding were work out. Each experimental design had a duration of three months, the sampling were every month.

The herbivores effect on the algal morphology was asses in three species, *Hypnea* sp, *Gelidium* sp and *Derbesia* sp. For each species, a morphometric analysis was accomplish, considering all characters used to describe the species. To determine if morphological differences are grouped according to treatments applied, were realized a numerical analysis. Neither of three species showed this relationship. The possible causes of this phenomenon, are discussed.

Hypnea sp had a mixture of characters with *Hypnea pannosa* and *H. spinella*, therefore not was possible to made a precise taxonomic determination. An additional problem was that a precise characters segregation between *Hypnea pannosa* and *H. spinella* have not been established. For this reason, is necessary to made a taxonomic evaluation of *Hypnea* species in the Mexican tropical Pacific.

In a previous study about of morphological variation of *Gelidium pusillum* in the Mexican tropical Pacific, were propose six morphological groups and *Gelidium* sp specimens were part of one of this morphological groups. On the other hand, *G. pusillum* is a species with high morphological variation, which suggest that this species is a specific complex. Therefore in this work is proposed a taxonomic evaluation to define and delimitate this morphological groups, in order to determine if those are in accordance with the variations of the same or different species.

Derbesia sp 1 was not in accordance with *Derbesia marina*, which is the species of the genus most reported in the Mexican tropical Pacific. For this reason, *Derbesia* sp 1 was compared with other species of the genus using numerical analysis. Groups with high similitude levels were formed and *Derbesia* sp 1 was separated of all the groups, revealing that is a distinct taxon. Furthermore, taxonomical problems were found, which transcend to genus level, such as presence-absence of gametophytic phase. Therefore is necessary to evaluate this feature in Bryopsidaceae.

In the community level, the results indicated that richness, composition and abundance changes are partially caused for the presence-absence of sea urchins and fishes. The high variation of specific composition in all experiments was evident. The presence of sea urchins resulted in a richness and abundance decreased. The presence of fishes resulted in richness and abundance variations. The treatment of no sea urchins and fishes, caused a richness and abundance decreased. The causes of this responses are discussed comparing it with other algal communities, and considering the necessary methodological adjusts carried out in the peculiar algal community of La Ropa.

RESUMEN

El presente estudio se realizó en La Ropa, Zihuatanejo, Guerrero para evaluar el efecto de los erizos y peces herbívoros sobre la morfología y la estructura de la comunidad algales. Se implementaron 3 diseños experimentales de exclusión total y parcial de herbívoros con sus controles y réplicas respectivas con una duración de 3 meses cada uno, muestreando mensualmente.

El efecto de los herbívoros en la morfología de las algas se evaluó en 3 especies, *Hypnea* sp, *Gelidium* sp y *Derbesia* sp. Para cada una se hizo un análisis morfométrico de todos los caracteres utilizados para describir a las especies y a través de análisis de agrupamientos se determinó si las diferencias morfológicas encontradas se agrupan en función de los tratamientos aplicados. En ninguna de las 3 especies se encontró dicha relación, se discuten las posibles causas de este fenómeno.

Hypnea sp presentó una mezcla de caracteres con *Hypnea pannosa* e *H. spinella*, de manera que no fue posible delimitarla con precisión. Un problema adicional fue que tampoco se han establecido los caracteres de segregación precisos entre *H. pannosa* e *H. spinella* y por lo tanto es necesario hacer una evaluación taxonómica de las especies del género en el PTM.

Los especímenes de *Gelidium* sp forman parte de uno de los 6 grupos morfológicos propuestos en un estudio previo sobre la variación de *Gelidium pusillum* en el PTM. Los análisis de agrupamientos formaron los mismos 6 grupos pero con una ponderación de caracteres diferente. Por otro lado, *G. pusillum* es una especie con un alto grado de variación morfológica, lo que ha llevado a suponer que es un verdadero complejo específico, por lo que se propone continuar con la definición y delimitación de dichos grupos a través de la evaluación taxonómica de los caracteres para determinar si los grupos corresponden a variaciones de una misma especie o a especies distintas.

Derbesia sp no coincidió con *Derbesia marina*, la especie del género más reportada en el PTM. Por ello se comparó con 7 especies de *Derbesia*. Los análisis numéricos mostraron grupos con altos niveles de similitud y que *Derbesia* sp se separa de cualquiera de ellos, lo cual revela que este taxón es distinto de los demás. Asimismo, se detectaron otros problemas que trascienden al género como la presencia-ausencia de la fase gametofítica y que es necesario revisar en la familia Bryopsidaceae.

En el nivel de comunidad, los resultados indicaron que los cambios en composición, riqueza y abundancia son resultado, parcialmente, del efecto de la presencia-ausencia de erizos y peces. Destaca la alta variación de la composición algal en los experimentos realizados. La presencia de erizos resultó en una disminución de la riqueza y la abundancia. La presencia de peces ocasionó en general, variaciones en la riqueza y en la abundancia. El efecto de la exclusión de erizos y peces provocó una disminución de la riqueza y de la abundancia. Las causas de estas respuestas se discuten en función de los resultados obtenidos en comunidades algales templadas y tropicales arrecifales y de los ajustes metodológicos llevados a cabo en La Ropa debido a peculiar fisionomía.

I. INTRODUCCIÓN

La variabilidad fenotípica de las algas ha sido ampliamente observada por numerosos autores. Una revisión de la variación morfológica de estos organismos y su relación con las condiciones ambientales ha sido hecha por Norton *et al.* (1981). Algunas algas cambian su apariencia dependiendo de su distribución vertical en la zona intermareal de la costa rocosa, por ejemplo *Enteromorpha linza* (Linnaeus) J. Agardh, que muestra un cambio gradual desde talos lanceolados en el nivel superior de marea, hasta cortos y anchos en el nivel inferior. *Laminaria saccharina* (Linnaeus) Lamouroux, *Saccorhiza polyschides* (Lightfoot) Batters, *Caulerpa prolifera* (Forsskål) Lamouroux y especies de *Fucus* pueden disminuir su crecimiento si reciben bajas densidades de flujo fotónico, lo que resulta en talos pequeños.

Otras especies que crecen en lugares expuestos a un intenso movimiento de agua son delgadas, pequeñas y presentan pies de fijación más fuertes que aquellas especies en sitios protegidos de la acción del agua, por ejemplo *Chondrus crispus* Stackhouse, *Corallina officinalis* Linnaeus, *Zonaria farlowii* Setchell y Gardner, *Ulva fasciata* Delile, *U. lactuca* Linnaeus y especies de *Callithamnion*, *Enteromorpha* y *Fucus*. Muchas otras especies disminuyen el tamaño del talo con el decremento de la salinidad, como poblaciones de *Fucus vesiculosus* Linnaeus f. *subcostata* cuando se encuentran en estuarios, cuyos talos miden 2 cm o menos. Las algas también exhiben diferencias estacionales durante su desarrollo en respuesta a factores ambientales físicos como luz, profundidad y disponibilidad de nutrientes. Por tal razón, pueden presentar una talla considerablemente mayor en una época que en otra. El grosor y textura de la lámina de *Laminaria hyperborea* (Gunnerus) Foslie son respuestas a cambios estacionales en su tasa de crecimiento lateral (Norton *et al.*, 1981).

Un factor más de variabilidad es la herbivoría (Little y Kitching, 1996) aunque la evidencia de este fenómeno no es abundante. Cuando algunas especies de *Gelidium* se encuentran sometidas al forrajeo por lapas, producen talos de unos cuantos milímetros de alto, rastreros y esparcidos sobre el substrato; cuando la presión de herbivoría disminuye, los talos son arbustivos, erectos y de varios centímetros de alto (Stephenson y Stephenson, 1972). Una especie de alga parda, *Padina jamaicensis* (Collins) Papenfus, muestra una considerable variación morfológica relacionada con

la zona que habita dentro del arrecife. En el arrecife posterior, zona expuesta a una intensa herbivoría por peces, esta especie se presenta como un césped postrado, los talos son aplanados, no calcificados y se encuentran firmemente adheridos al substrato por medio de rizoides que surgen de la porción ventral; cuando se encuentra en la laguna arrecifal, zona con una baja intensidad de herbivoría, muestra una forma foliosa erecta, con hojas semicirculares y márgenes enrollados, con bandas concéntricas de tetrasporangios (Lewis *et al.*, 1987).

Los talos de *Sargassum* spp y *Turbinaria* spp en el Pacífico sur, sometidos a una presión herbívora menor que los de las mismas especies en el Caribe, son más anchos y enrollados (Vermeij, 1978). De igual manera, la herbivoría por invertebrados puede eliminar las láminas y esporófilas de *Macrocystis pyrifera* (Linnaeus) C. Agardh (Little y Kitching, 1996; Norton *et al.*, 1981).

Los herbívoros no sólo influyen a nivel individual y poblacional determinando la forma de las algas, sino también a nivel de comunidad. Varios estudios han demostrado que la herbivoría es un factor que determina la estructura de las comunidades algales (Lubchenco y Gaines, 1981; Ricketts *et al.*, 1985). Esta interacción ha sido reconocida desde el siglo pasado, pero ha recibido mayor atención durante las últimas dos décadas (Ricketts *et al.*, 1985).

La zona submareal de la región templada, está dominada por "kelps", algas pardas que se adhieren al sustrato por un grueso disco de fijación que se continua en un estípote, el cual sostiene a las frondas suspendidas en la columna de agua, gracias a estructuras especiales de flotación (neumatocistos). Las frondas constituyen la estructura vertical de la comunidad a lo largo del gradiente de profundidad ya que son el alimento y el hábitat de muchas otras especies de organismos (Lobban y Harrison, 1994). La presión de herbivoría en estas comunidades es ejercida por erizos, poliquetos, artrópodos, moluscos y peces. De todos ellos, los peces tienen el menor impacto en la comunidad (Earle, 1972; Lobban y Harrison, 1994), más bien los kelps sirven a los peces como protección contra los depredadores.

Dentro de la región tropical se localizan los arrecifes coralinos, estructuras que son producto de restos fosilizados de algas coralinas y corales. El carbonato de calcio de las algas coralinas

consolida los esqueletos de los corales y otros fragmentos terrígenos formando así el arrecife (Dawes, 1986; Littler y Littler, 1994). Se ha demostrado que en estos sistemas los patrones de distribución, la composición y la abundancia de las algas están controlados por los herbívoros (Ogden y Lobbel, 1978). Los herbívoros más importantes en los arrecifes coralinos son varios grupos de invertebrados como erizos, moluscos y crustáceos y vertebrados como peces (Carpenter, 1986; Brawley, 1992; John *et al.*, 1992).

Dentro de la región del Pacífico Tropical Mexicano (PTM), particularmente en México, los estudios en el ámbito de la ecología son escasos, en algunos de ellos se describió la distribución y composición de las comunidades algales de la zona intermareal y su relación con los factores físicos en ambientes particulares (Candelaria, 1985; León, 1986; González-González, 1992; Serviere-Zaragoza, 1993; León, 1996), en otros se analizó la estructura de las comunidades algales y su variación en el tiempo, tanto en la zona intermareal (de la Mora, 1996; Serna, 1996) como en la submareal (López, 1996; López *et al.*, 2000). Sin embargo, el conocimiento del inventario ficológico es amplio y ha sido elaborado por numerosos autores, tanto nacionales como extranjeros (González-González *et al.*, 1996).

La presente tesis forma parte del proyecto "Macroalgas Submareales del Pacífico Tropical Mexicano" que se desarrolla en el Laboratorio de Ficología de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Este proyecto se inició con la elaboración del inventario florístico en distintas localidades de Acapulco y Zihuatanejo (López, 1993), detectando que la mayoría de las especies colectadas presentaban diferencias morfológicas importantes con respecto a las especies de la zona intermareal descritas para la misma región. Las descripciones y las claves taxonómicas con las cuales se hicieron las identificaciones provienen de los trabajos florísticos clásicos (Dawson 1944, 1952, 1953, 1954, 1961, 1962, 1963a, 1963b; Taylor, 1945), en los cuales frecuentemente no se precisa el origen del material colectado, es decir si es intermareal, submareal, de dragado o de deriva. En muchos casos las descripciones incluyen información a partir de especímenes colectados en áreas demasiado amplias, incluso de diferentes regiones, y carecen de datos ambientales precisos, lo cual impide establecer una correlación entre la morfología y las condiciones ambientales particulares. Estudios posteriores evidenciaron características particulares de la estructura y dinámica de estas comunidades

(López, 1996; López *et al.*, 2000). Además, la mayoría de las especies algales de la Costa Grande de Guerrero y en particular de La Ropa, muestran una reducción de la talla. Esto le confiere a la comunidad una fisionomía muy particular que consiste en un césped muy compactado y generalmente cubierto por arena (López *et al.*, sometido).

Como se mencionó anteriormente, los estudios realizados en otras regiones sugieren que la morfología de las algas es una respuesta a factores como profundidad, temperatura, tipo de sustrato, luz y abrasión (Norton *et al.*, 1981). Sin embargo, los trabajos previos realizados en La Ropa, Zihuatanejo, no mostraron una correlación con la profundidad y la temperatura (López, 1996), lo que sugiere que otros factores ambientales como la cantidad y calidad de luz, el sustrato y las interacciones bióticas (principalmente competencia y depredación) pueden ser las causas de dichas modificaciones (Santelices, 1990).

Por lo tanto en esta tesis se evalúa el efecto de uno de estos factores, la herbivoría, en la morfología de tres especies de algas *Derbesia* sp, *Gelidium* sp e *Hypnea* sp.

Simultáneamente al desarrollo de la investigación, se detectaron respuestas a nivel de comunidad, es decir variaciones en los parámetros estructurales como composición, riqueza y abundancia que fueron comparadas con las de otras comunidades sometidas a una experimentación semejante a la que se llevó a cabo en esta tesis. Por esta razón, el análisis a nivel de comunidad realizado en este trabajo no está incorporado en el título.

Así, esta tesis se inscribe principalmente dentro de la ecología de poblaciones, proponiendo una evaluación experimental *in situ* del impacto de la herbivoría sobre la variación fenotípica de especies selectas de algas y sus implicaciones taxonómicas, aunque tiene proyecciones a nivel a nivel de la comunidad algal.

II. ANTECEDENTES

El estudio de las interacciones planta-animal en las zonas intermareal y submareal ha sido intenso, sobre todo en mares templados y en arrecifes coralinos. Una de las interacciones más estudiadas en el ambiente marino es la depredación, cuya definición es muy amplia ya que abarca situaciones en las que un organismo consume a otro matándolo y otras en las que el consumidor sólo toma parte de la presa permitiendo que ésta siga creciendo. Este último caso se conoce como ramoneo (Begon *et al.*, 1986). Los depredadores que se alimentan de plantas se llaman herbívoros (Clarke, 1980). Ya que en los dos casos (ramoneo y herbivoría), el depredador puede o no matar a la presa, ambos términos son usados indistintamente.

En el Atlántico noreste se llevaron a cabo algunos de los experimentos pioneros en campo sobre interacciones planta-animal (Hawkins *et al.*, 1992). Algunos años más tarde, esta interacción comenzó a estudiarse intensamente en los arrecifes del Caribe, desde Belice hasta Panamá, incluyendo algunas islas como Jamaica y Puerto Rico (Ogden y Lobbel, 1978; Hay, 1981a; Hay *et al.*, 1983; Hay y Taylor, 1985; Lewis, 1985; Carpenter, 1986; Littler *et al.*, 1986; Morrison, 1988). La conclusión general en ambas regiones, templada y tropical, es que las interacciones biológicas juegan el papel más importante en la estructuración de las comunidades algales (Lubchenco y Gaines, 1981; Chapman y Johnson, 1990; Foster, 1990).

La zona submareal de muchas costas templadas boreales, está dominada por grandes algas cafés de varios metros de longitud, pertenecientes a los órdenes Laminariales y Fucales. Estas áreas son conocidas como bosques de kelps (Foster, 1990).

En estas comunidades hay una gran variedad de herbívoros como poliquetos, artrópodos, moluscos y peces, sin embargo los kelps pueden sufrir un intenso ramoneo por un solo tipo de herbívoro, como erizos de los géneros *Strongylocentrotus* y *Lytechinus*, los cuales pueden incluso eliminar extensas áreas de kelps (Lobban y Harrison, 1994).

En diferentes localidades del Atlántico noroeste se ha encontrado que la herbivoría por erizos mantiene un estado de equilibrio en el cual predominan grandes extensiones de algas coralinas

costrosas en lugar de bosques de kelps (Chapman y Johnson, 1990) y que a intensidades bajas de herbivoría las algas pueden formar extensos céspedes que crecen sobre estas coralinas (Vadas y Elner, 1992). Por lo tanto, las comunidades de kelps del hemisferio norte son afectadas principalmente por erizos, más que por peces herbívoros.

En el Hemisferio sur, Santelices (1987) realizó una evaluación del estado del conocimiento sobre herbivoría en las costas de Chile, en donde prácticamente se han realizado todos los estudios. Los principales aspectos se basan en la distribución y dieta de herbívoros, susceptibilidad de las algas a la digestión y el papel de los herbívoros en la dispersión de esporas, mecanismos de escape y defensa de las algas, efectos de las poblaciones de herbívoros y efecto de los herbívoros sobre la comunidad algal.

Los análisis de contenidos estomacales demostraron que existen cambios estacionales en las dietas de los herbívoros. Los mecanismos de escape y defensa no son comunes en las macroalgas más importantes. La frecuencia de consumo no tiene relación con el contenido calórico y la presencia de compuestos fenólicos, en cambio, los grupos algales de forma-función sí mostraron una relación con el tipo de herbívoro. Asimismo, se han detectado diferencias marcadas en el efecto de los herbívoros sobre la comunidad algal con respecto de otras regiones, por ejemplo, no se encontraron diferencias significativas en el reclutamiento de *Macrocystis pyrifera* entre áreas experimentales en presencia y ausencia de erizos a diferencia de las latitudes boreales (Santelices, 1987).

Los arrecifes coralinos son prácticamente los únicos ambientes tropicales en los cuales se ha estudiado la herbivoría (Earle, 1972; Hay, 1981a, b; Hay y Taylor, 1985; Lewis, 1985; Carpenter, 1986; Littler *et al.*, 1986; Hay, 1987; Lewis *et al.*, 1987; Morrison, 1988, Pennings y Paul, 1992). Los depredadores más estudiados son erizos, peces y moluscos. Aunque los métodos son diversos, la intención final es conocer el impacto de la herbivoría sobre la estructura y distribución de las comunidades algales (Stephenson y Searles 1960; Sammarco *et al.*, 1974; Earle, 1972; Ogden y Lobbel, 1978; Hay, 1981a, 1981b; Carpenter, 1981, 1986; Lewis, 1986; Morrison, 1988) y en menor grado, sobre la morfología de las algas (Lewis, 1986; Lewis *et al.*, 1987).

Todos los arrecifes de coral, independientemente de su tipo (franja, barrera y atolón), tienen básicamente las mismas zonas ecológicas: arrecife frontal, saliente, cresta arrecifal, planicie arrecifal, laguna, plataforma y playa arenosa y en cada una predominan distintos grupos de algas. La presencia y abundancia de determinadas algas en cada una de estas zonas, se relaciona con la intensidad herbívora. Por ejemplo, las algas filamentosas son inconspicuas en el arrecife frontal somero debido a la intensa herbivoría. En lugares con mucha turbulencia y poco protegidos la herbivoría se reduce, permitiendo el crecimiento de especies de *Sargassum*, *Turbinaria* y *Eucheuma*. Las planicies arenosas profundas tienen fragmentos aislados de ripio que proporcionan un sustrato adecuado para algas como *Halymenia* spp., *Kalymenia* spp., *Dasya* spp. y *Gracilaria* spp., las cuales pueden alcanzar tamaños considerables. Las clorofitas calcáreas predominan en aguas someras y protegidas sobre fondos suaves (Lobban y Harrison, 1994).

Una de las formas de crecimiento algal más abundantes en los trópicos es la de césped o "turf". Las especies que lo conforman muestran una considerable plasticidad morfológica, por ejemplo en zonas de baja intensidad herbívora (submareales), los talos son arborescentes, con ramificación esparcida y laxa, mientras que en zonas con alta herbivoría y sujetas a desecación (intermareal), los talos son muy ramificados, erectos y compactos y mucho más pequeños (Hay, 1981b).

Lobophora variegata (Lamouroux) Womersley cambia su forma de decumbente a erecta dependiendo de la profundidad y las condiciones del hábitat (Womersley, 1987). *Padina jamaicensis* forma talos aplanados, postrados, no calcificados y firmemente adheridos al sustrato en zonas con intensa herbivoría por peces; en contraste, presenta una forma foliosa erecta, de hojas semicirculares, ligeramente calcificadas y márgenes enrollados, con bandas concéntricas de tetrasporangios en zonas con baja intensidad herbívora (Lewis *et al.*, 1987).

Los trabajos pioneros fueron de tipo descriptivo, es decir, se elaboraron los listados de las especies de algas y se describió a través de la observación, el comportamiento y las preferencias alimenticias de los peces y su influencia sobre la vegetación algal (Earle, 1972).

Posteriormente se implementaron nuevos métodos que incluyeron la cuantificación de la abundancia de algas y herbívoros, pérdida de biomasa algal por herbivoría, intensidad de herbivoría en distintas zonas del arrecife, tasas fotosintéticas en zonas del arrecife con diferentes intensidades de herbivoría y productividad algal.

Para evaluar el efecto de la herbivoría sobre la estructura de las comunidades algales se han utilizado diversos métodos, los más comunes son los siguientes:

1. Experimentos con cajas o corrales de tamaño variable (0.5 - 1.0 m²) forradas con malla para impedir la entrada de distintos tipos de herbívoros y experimentos con cajas de las mismas dimensiones pero sin techo para permitir la entrada de peces. En ambos casos se toman datos de composición, abundancia y cobertura al inicio y al final del experimento.
2. Trasplantes de especies algales de zonas con alta herbivoría a zonas de baja herbivoría y viceversa. Se colocan algas sobre diferentes sustratos (rocas o platos de coral) anotando la biomasa inicial y después de unas horas de exposición a los herbívoros se mide la biomasa final. También se suspenden conjuntos de algas en la columna de agua a diferentes profundidades durante algunas horas y se toma el registro fotográfico al inicio y final del experimento.
3. Remoción total o parcial de erizos y posterior reinvasión.
4. La cobertura algal también es útil para cuantificar el grado de herbivoría. Una medida de la cobertura es a través del método del *punto intercepto* (Hay, 1981a; Littler *et al.*, 1983; Hay y Taylor, 1985; Morrison, 1988), que consiste en cuadricular una cierta unidad de área, colocarla sobre la vegetación y registrar los grupos morfo-funcionales (los cuales serán explicados más adelante) que se encuentran en las esquinas de cada cuadro. El porcentaje del número total de esquinas por grupo funcional es su porcentaje de cobertura (Greig-Smith, 1983).
5. La intensidad de herbivoría se ha calculado con la tasa de biomasa algal removida y la cosecha en pie o "standing crop" (Carpenter, 1986). La biomasa algal removida puede calcularse conociendo la producción algal y la biomasa algal en un intervalo de tiempo. Otra medida útil es con el registro directo de las especies de peces y el número de mordidas que cada individuo da por una unidad de área en un intervalo de tiempo. Por ejemplo, Morrison

(1988) utilizó cuadros de 2 x 2 m durante periodos de 10 minutos de observación, tres veces al día en dos diferentes zonas de un arrecife, profunda y somera.

Una aproximación distinta para evaluar el efecto de la herbivoría sobre la estructura de la comunidad es la de grupos morfo-funcionales, en la cual cada grupo reúne a distintas especies de algas de acuerdo con similitudes morfológicas, fisiológicas y ecológicas que son resultado de convergencias evolutivas, es decir de respuestas similares a presiones de selección similares (Steneck y Watling, 1982; Littler *et al.*, 1986; Steneck y Dethier, 1994). Estos grupos reúnen a las macroalgas de acuerdo con su grado de resistencia a la herbivoría por peces y erizos.

También se han propuesto grupos funcionales de herbívoros, los cuales están definidos con base en rangos de forrajeo y frecuencia de herbivoría. Así, se tienen tres grupos: microherbívoros con un alcance de forrajeo de 1-100 cm² y una frecuencia de herbivoría alta. Equinoideos con un alcance de 0.5-1.0 m² y frecuencia intermedia y peces con un alcance de 0.5 ha y frecuencia baja (Carpenter, 1986).

Una hipótesis más, evalúa el papel de la herbivoría en la distribución y el mantenimiento de la diversidad algal en cuatro escalas espaciales: geográfica, entre-hábitats (ocupan de algunos metros a varios kilómetros, los hábitats tienen características físicas diferentes), intra-hábitat (abarcan unos pocos metros y áreas relativamente homogéneas) y microhábitat (ocurren a escala de centímetros) (Hay 1981a).

Posterior al establecimiento de la herbivoría como el factor determinante en la morfología de las algas y en la estructura de la comunidad algal, se propuso que la interacción alga-herbívoro representa un sistema co-evolucionado de defensa y contra-defensa. Los herbívoros han desarrollado estrategias que involucran adaptaciones anatómicas y de comportamiento, mientras que las algas cuentan con defensas químicas y mecanismos de escape espaciales, temporales y estructurales (Ogden y Lobbel, 1978).

Muchos peces arrecifales son consumidores altamente selectivos, lo cual puede estar relacionado con sus capacidades anatómicas y digestivas. El tracto digestivo de los peces herbívoros presenta tres diferentes morfologías:

- a) estómago elástico e intestino largo (damicelas y pez cirujano)
- b) estómago de pared gruesa e intestino largo (pez cirujano y pez angel)
- c) faringe trituradora y un intestino largo pero sin estómago (escáridos)

Las adaptaciones de comportamiento de dichos herbívoros involucran:

- a) La defensa del territorio, ya que éste sirve como sitio de alimento y de descanso. Los peces territoriales más conspicuos son las damicelas (Pomacentridae).
- b) Formación de grupos de forrajeo. Son agregaciones de especies herbívoras y carnívoras (Scaridae y Acanthuridae). El hecho de estar agrupados brinda protección contra los depredadores y se incrementa la eficiencia alimenticia individual, especialmente en lugares donde los peces territoriales controlan áreas grandes de alimento disponible.
- c) Hábitats individualizados. Los peces limitan sus desplazamientos a sitios específicos donde se concentra su alimento, aunque estos hábitats son defendidos sólo contra grupos taxonómicos cercanos y se ubican donde el alimento no es consumido por otras especies (Ogden y Lobbel, 1978).

Los erizos no presentan modificaciones del intestino como los peces. El aparato mandibular está conectado a un esófago corto y éste al intestino. Con la mandíbula raspan el sustrato o muerden trozos de algas. Los erizos pueden ser selectivos o generalistas, *Diadema antillarum* es un herbívoro generalista capaz de ramonear algas calcáreas aunque prefiere algas de los géneros *Herposiphonia* y *Jania* y pastos marinos como *Thalassia*. *Echinometra lucunter* se alimenta de algas de deriva o adheridas, pero prefiere los especies de *Dictyota* y *Jania*, así como a especies del pasto *Thalassia*. *Lytechinus variegatus* es generalista, puede ramonear diferentes especies de algas y hasta alimentarse de arena. *Tripneustes ventricosus* tiene una dieta restringida a los pastos *Thalassia* sp y *Syringodium* sp (Ogden y Lobbel, 1978).

Por otro lado, algunas de las respuestas de los herbívoros y de las algas involucran adaptaciones anatómicas, fisiológicas y de comportamiento. Las algas han desarrollado mecanismos de defensa

o escape que pueden ser químicos, estructurales, temporales y espaciales (Tabla 1). En contraposición los herbívoros emplean estrategias que reducen la eficiencia de los mecanismos de defensa, posibilitando un ajuste en el consumo (Ogden y Lobbel, 1978).

Tabla 1. Mecanismos de defensa y escape de las algas frente a la herbivoría.

Herbívoro	Mecanismo de defensa de las algas	Efecto	Referencia
Peces y erizos	Químico: taninos (<i>Sargassum</i>), cetonas (<i>Asparagopsis</i>), caulerpina y caulerpicina (<i>Caulerpa</i>), compuestos halogenados (<i>Laurencia</i>) y dictiopteranos (<i>Dictyota</i>)	compuestos tóxicos que son evitados por los herbívoros	Ogden y Lobbel (1978)
	caulerpicina (<i>Caulerpa</i>)	se reduce el consumo de <i>Caulerpa racemosa</i> por parte del molusco <i>Dolabella racemosa</i>	Pennings y Paul (1992), Hay <i>et al.</i> (1987), Hay y Fenical (1988)
	stipotriol (<i>Styopodium zonale</i>), paquidictiol-A (<i>Pachydictyon</i> y <i>Glossophora</i>), elatol (<i>Laurencia obtusa</i>) e isolaurinterol (<i>Laurencia</i> spp)	reducen el consumo de algas	Hay <i>et al.</i> (1987)
	Estructural: costrosas coralinas articuladas carnosas	mayor resistencia a los aparatos bucales de los herbívoros y en algunos casos están asociados con una baja calidad alimenticia	Little <i>et al.</i> (1983)
Lapas (<i>Acmatea testudinatis</i>)	Comensalismo sobre coralinas	consumen las epífitas sin dañar el tejido de crecimiento gracias a una protección estructural	Steneck (1982)
Lapas (<i>Ptillojda alticostata</i> , <i>P. murfii</i> y <i>Cellana tramoserica</i>)	No se especifica	hubo un crecimiento inicial de algas filamentosas, sin embargo, después de 3 meses, la cobertura disminuyó, siendo ligeramente mayor que en los controles	Fletcher (1987)
Herbívoros en general	Escape espacial crecimiento en grietas o cuevas especies cripticas	reducción del consumo por inaccesibilidad	Ogden y Lobbel (1978)
Herbívoros en general	Escape temporal ciclos de vida cortos altamente productivos	reducción del consumo por falta de coexistencia de las especies	Ogden y Lobbel (1978)
	ciclos de vida heteromórficos	evitan la presión de herbivoría alta durante la mayor parte del año presentando formas costrosas	Lubchenco y Cubit (1980)

Así, la intensa presión de herbivoría habría provocado una fuerte selección de especies que producen metabolitos secundarios, los cuales reducen significativamente el consumo de las algas (Hay *et al.*, 1987; Hay y Fenical, 1988).

Algunos de estos compuestos químicos son taninos, dictiopteranos, caulerpicina y caulerpina, los cuales hacen a las algas no palatables o incluso tóxicas. Las defensas estructurales consisten en talos duros carnosos o rígidos de calidad alimenticia baja, como en especies de *Turbinaria*, *Penicillus*, *Halimeda* y coralinas costrosas. Los mecanismos de escape espaciales tienen que ver con el lugar donde las algas pueden crecer fuera del alcance de los depredadores, como grietas y cuevas, por ejemplo los céspedes de la zona intermareal, especies crípticas y praderas de pastos marinos con algas asociadas. Los mecanismos de escape temporales incluyen ciclos de vida cortos con formas filamentosas, como es el caso de especies de *Polysiphonia* y *Herposiphonia* (Ogden y Lobbel, 1978) y ciclos heteromórficos, es decir formas distintas que se presentan en diferentes épocas del año y que son resultado de adaptaciones a las fluctuaciones de la presión de herbivoría. Las formas erectas tienen tasas de crecimiento y reproducción altas cuando la presión de herbívora es baja (verano) y las formas costrosas se desarrollan durante el resto del año, cuando esta presión es alta (Lubchenco y Cubit, 1980).

Si bien las aproximaciones conceptuales, los objetivos, el tipo de herbívoro y los métodos, han variado ampliamente a lo largo de la historia del estudio de las interacciones alga-herbívoro, la conclusión general es que los depredadores son la fuerza que determina la estructura de la comunidad algal (Earle, 1972; Hay, 1981a; 1985; Lubchenco y Gaines, 1981; Lewis, 1985; 1986).

El trabajo experimental realizado durante casi tres décadas sobre el efecto de la herbivoría sobre la estructura de la comunidad algal se sintetiza a continuación:

1. Con la exclusión de peces la comunidad algal incrementa su densidad y biomasa y modifica su composición y riqueza. Los peces herbívoros del trópico pertenecen a las familias Acanthuridae (pez cirujano), Pomacentridae (damicela) y Scaridae (pez loro) (Earle, 1972; Ogden y Lobbel, 1978; Hay y Taylor, 1985; Lewis, 1986; Lewis *et al.*, 1987).

Se ha registrado un incremento en la riqueza y abundancia de las algas cuando disminuye la presión de herbivoría, así como un incremento en su crecimiento dentro de cajas de exclusión en áreas con intensa herbivoría. En áreas con una intensidad herbívora menor, su crecimiento fue

comparable al de las áreas adyacentes no protegidas (Earle, 1972). La reducción experimental de los peces cirujano y loro en el arrecife posterior, zona sometida a una herbivoría intensa, incrementó significativamente la abundancia de *Dictyota bartayresii* Lamouroux, *D. cervicornis*, *Padina jamaicensis* y *Turbinaria turbinata* (Linnaeus) Kuntze, asimismo, disminuyó el porcentaje de cobertura del espacio disponible y varias especies de algas, entre ellas, coralinas costrosas. Previo a estos experimentos las coralinas costrosas y las filamentosas ocuparon el 80% de sustrato pero las algas erectas fueron muy raras. Además, se incrementó significativamente la cobertura de las macroalgas en correlación con un decremento en el porcentaje de espacio disponible (Lewis, 1986).

La diversidad (considerada como número de especies) algal también está determinada por el ramoneo selectivo (Hixton y Brostoff, 1983; Sammarco, 1983). Un grupo de damicelas tropicales, las damicelas granjeras, mantienen ciertos ensambles de algas dentro de su territorio, los cuales difieren marcadamente en abundancia y composición con respecto de las áreas circundantes, este herbívoro selecciona a las algas que dejará crecer y elimina a otras especies (Lobban y Harrison, 1994).

2. Con la exclusión de erizos la comunidad algal incrementa su densidad y biomasa.

La herbivoría por erizos provoca la dominancia de algas coralinas costrosas, pero cuando son removidos hay un crecimiento de algas filamentosas erectas sobre dichas coralinas (Carpenter, 1986; Morrison, 1988; Brosnan, 1992; John *et al.*, 1992).

Cuando *Diadema antillarum* está ausente, hay un rápido crecimiento de pequeños céspedes de algas filamentosas y carnosas sobre las coralinas costrosas (Ogden y Lobbel, 1978; Carpenter, 1986). Lo anterior fue comprobado con la mortalidad masiva de *D. antillarum*, provocada por un patógeno transportado por corrientes superficiales en el Atlántico tropical oeste en 1983. Este fenómeno ocasionó, de manera similar, un rápido crecimiento de algas filamentosas y carnosas sobre coralinas costrosas y en un lapso de un año, algas erectas como *Dictyota divaricata* (J. Agardh) J. Agardh y *Lobophora variegata* comenzaron su crecimiento reemplazando a las coralinas costrosas (Morrison, 1988).

3- Cuando se remueven experimentalmente diferentes especies de lapas, se observa un crecimiento de algas filamentosas. Sin embargo, después de 3 meses, la cobertura disminuye, siendo ligeramente mayor que en las áreas control (Fletcher, 1987).

La herbivoría por moluscos también puede ser afectada por la competencia entre diferentes especies de algas. *Littorina littorea* es un molusco que una vez que se establece en una poza de marea, no migra y además muestra una preferencia alimenticia por *Enteromorpha* sp y un cierto rechazo hacia *Chondrus crispus*. Los experimentos mostraron que cuando *L. littorea* fue adicionada a las pozas dominadas por *Enteromorpha* sp ésta desapareció; cuando *L. littorea* fue removida de las pozas dominadas por *C. crispus*, ésta disminuyó y *Enteromorpha* sp aumentó (Lubchenco, 1978). Por su parte, *L. obtusata* vive sobre *Ascophyllum* sp y se alimenta del tejido interno de esta alga y desova sobre la fronda (Little y Kitching, 1996).

4- En el arrecife es posible distinguir zonas de alta y baja intensidad herbívora dada por la abundancia de los propios herbívoros. En este caso, las algas están restringidas a una u otra zona dependiendo de su capacidad de resistencia a esta presión (Ogden y Lobbel, 1978; Hay *et al*, 1983). Por ejemplo, especies del género *Diadema* juega el papel principal en estructurar la comunidad somera y los peces tienen un papel menor en estructurar la comunidad profunda (Hay *et al*, 1983; Morrison, 1988).

5- El efecto del ramoneo por crustáceos es variable. El ramoneo de *Hincksia rallsiae* (Vickers) P.C. Silva, *Bryopsis hypnoides* Lamouroux y *Centroceras clavulatum* (C. Agardh) Montagne por anfípodos, permitió la dominancia de especies que producen sustancias químicas que disminuyen la herbivoría, como *Hypnea spinella*. Caprélidos y anfípodos impiden el crecimiento de epífitas sobre *Gracilaria*. Otro efecto de los mesoherbívoros es la facilitación de la liberación y dispersión de carposporas de *Iridaea*. Los cistocarpos maduros son el alimento que el anfípodo *Hyale media* prefiere, pero se alimenta de una fracción de las esporas y las demás son liberadas (Bushman y Bravo, 1990).

III. TEORÍA ECOLÓGICA: HERBIVORÍA EN EL AMBIENTE MARINO

El desarrollo de la teoría ecológica marina en regiones templadas y tropicales, incluye la elaboración de varios modelos relacionados con distintos tipos de interacciones (ver Lobban y Harrison, 1994).

Los modelos de la región templada se basan en la interacción alga-herbívoro-depredador (Foster y Schiel, 1988). Esta interacción se ha generalizado como extremadamente importante en la organización de los ensambles de kelp en esta región, de manera tal, que ha alcanzado el estatus de paradigma (Elnor y Vadas, 1990; Foster, 1990). El conocimiento acumulado en el tema explica los cambios a partir de una fase de macroalgas hasta la fase de los barrenadores y fue sintetizado por Elnor y Vadas (1990) en cuatro modelos.

El primero es un modelo cíclico con una duración de 3-4 años, cuyos cambios están determinados por un depredador clave, las langostas, las cuales mantienen la abundancia de los erizos en equilibrio (Fig. 1a).

El modelo 2 muestra un cambio irreversible en el sistema determinado por la disminución de la depredación de los erizos, los cuales permanecen formando agregaciones defensivas (Fig. 1b).

El modelo 3, también presenta un cambio irreversible pero determinado por interacciones más complejas ya que intervienen erizos y diversos depredadores. La abundancia de erizos incrementa como resultado de la disminución de la depredación por langostas, con la consecuente formación de agregaciones de defensa (Fig. 1c).

El modelo 4 es un ciclo que dura de 10-15 años, determinado por eventos extraordinarios. La abundancia de erizos se incrementa cuando las condiciones son favorables (temperatura baja), lo que resulta en un intenso ramoneo de kelps. El aumento de la temperatura del agua provoca la muerte masiva de erizos (fig. 1d). De estos modelos es posible generalizar que los depredadores conducen la dinámica de la comunidad porque ellos controlan directamente las variaciones de abundancia de los erizos e indirectamente la de las algas.

Fig. 1 Cuatro modelos para representar los distintos escenarios entre la fase de erizos barrenadores y la fase macroalgal en el submareal de Nueva Escocia (Elnor y Vadas, 1990)

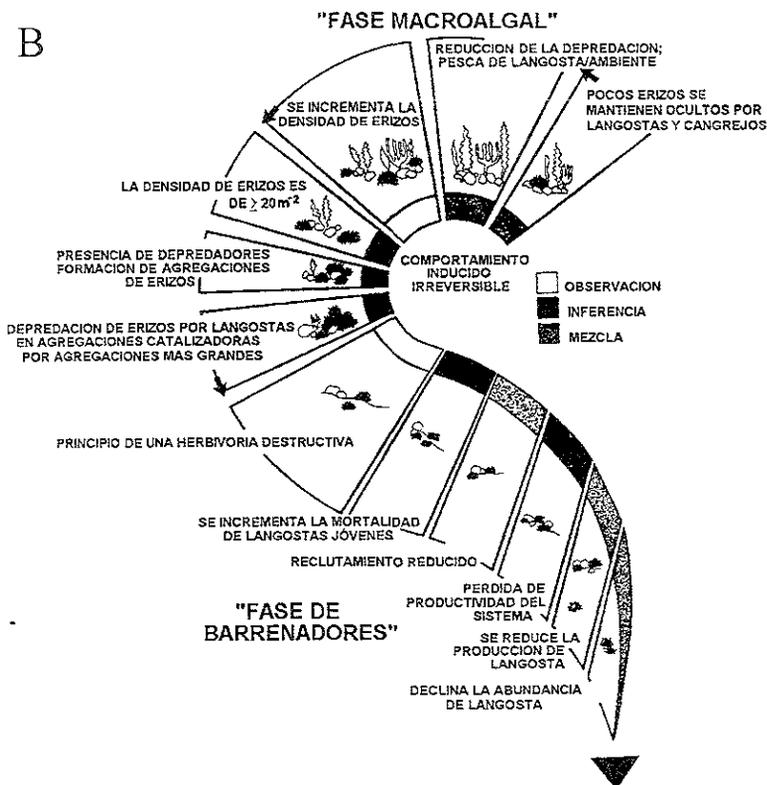
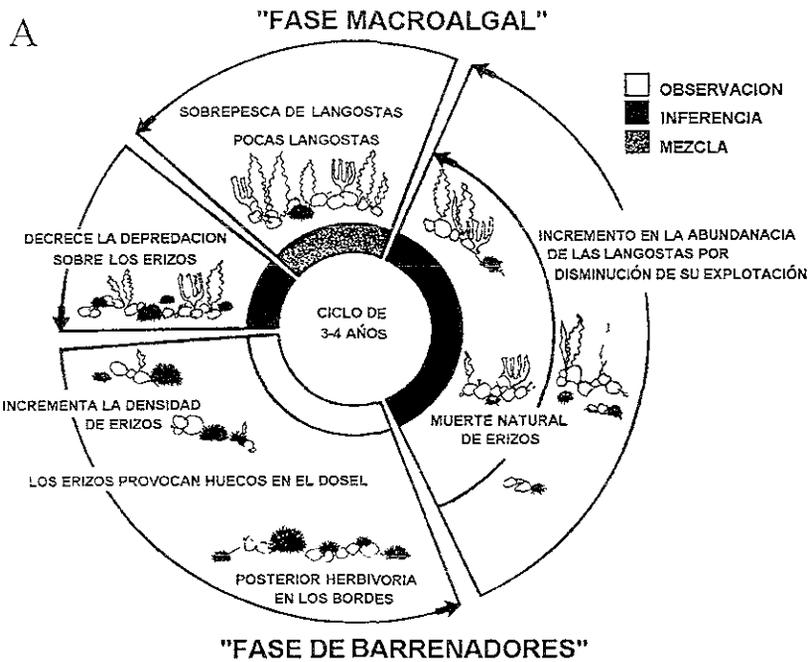


Fig. 1 Continuación.

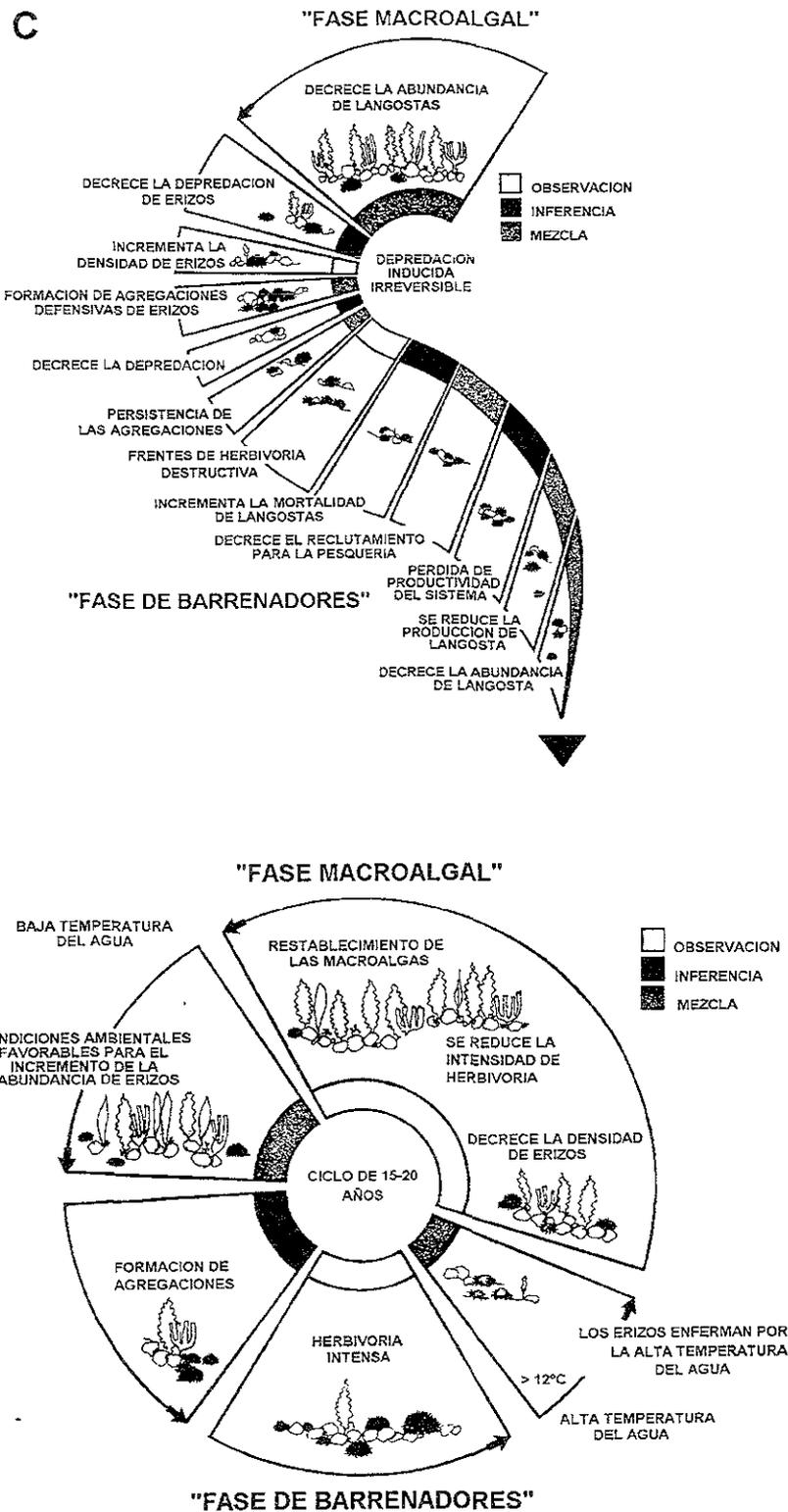


Tabla 3. Agrupamiento de las macroalgas de acuerdo con el modelo de forma-función (Littler y Littler, 1980).

Grupo Funcional	Morfología Externa	Anatomía	Textura	Ejemplos
Láminas	Delgadas, tubulares y láminas	Ecorticadas, una o varias células de grosor	Suave	<i>Ulva, Enteromorpha, Dictyota</i>
Filamentosas	Delicadamente ramificadas	Uniseriadas, multiseriadas o ligeramente corticadas	Suave	<i>Centroceras, Polysiphonia, Chaetomorpha, Microcoleus</i>
Ramificadas	Ramificadas toscamente, erectas	Corticadas	Carnosa, tiesa	<i>Laurencia, Chondria, Caulerpa, Penicillus, Gracilaria</i>
Gruesas y correosas	Hojas gruesas y ramificadas	Diferenciadas, densamente corticadas, paredes gruesas	Correosa, elástica	<i>Laminaria, Fucus, Udotea, Chondrus</i>
Calcáreas articuladas	Articuladas, calcáreas y erectas	Genícula calcificada, intergenícula flexible con hileras de células paralelas	Pétreo	<i>Corallina, Halimeda, Galaxaura</i>
Costrosas	Postradas, incrustantes	Calcificadas o no calcificadas con hileras de células paralelas	Pétreo o dura	<i>Lithothamnion, Ralfsia, Hildenbrandia</i>

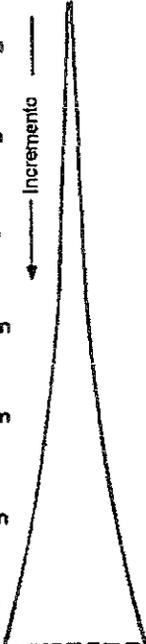
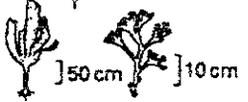
Un modelo más, que puede considerarse una variante de la anterior, establece siete grupos con base en la resistencia a la herbivoría dada por la dureza estructural de las algas (Fig. 2). El primer grupo es el más susceptible a la herbivoría y está conformado por microalgas, incluyendo a las cianofitas, el último grupo es el más resistente e incluye a las algas coralinas costrosas (Steneck y Watling, 1982; Steneck y Dethier, 1994).

Estos modelos difieren básicamente en el número de grupos. Steneck y Watling (1982) y Steneck y Dethier (1994) consideraron a las microalgas y además, sus grupos están definidos únicamente por el efecto de la herbivoría en la morfología de las algas.

III.1. Efecto de la herbivoría por invertebrados y peces sobre las comunidades algales templadas

La zona submareal de muchas costas templadas está dominada por "kelps", estas algas se adhieren al substrato por un grueso disco de fijación que se continúa en un estípite, el cual sostiene a las frondas que se suspenden en la columna de agua gracias a estructuras especiales de flotación (neumatocistos). Las frondas constituyen la estructura vertical de la comunidad algal a

Fig. 2 Grupos funcionales de algas marinas bentónicas. La dificultad de herbivoría se refiere a la dureza estructural de las especies de algas (Steneck y Watling, 1982).

Grupo funcional	Representantes	Morfología	Anatomía	Dificultad a la herbivoría
1. Microalgas	Diatomeas Cianofitas	] 50 μm	] 50 μm	
2. Algas filamentosas	<i>Cladophora</i> <i>Ectocarpus</i> <i>Acrochaetium</i>	] 300 μm] 1 mm	] 50 μm	
3. Algas foliosas	<i>Ulva</i> <i>Porphyra</i>	] 5 cm	] 40 μm	
4. Macrofitas corticadas	<i>Bryothamnium</i> <i>Chondria</i> <i>Acanthophora</i>	] 5 cm	] 250 μm	
5. Macrofitas carnosas	<i>Laminaria</i> <i>Fucus</i> Costrosas no calcáreas	] 50 cm] 10 cm	] 200 μm	
6. Algas calcáreas articuladas	<i>Halimeda</i> <i>Coralina</i>	] 1 cm	] 500 μm	
7. Algas coralinas costrosas	Coralinas costrosas	] 3 cm	] 50 μm	

lo largo del gradiente de profundidad ya que son el alimento y el hábitat de muchas otras especies de organismos (Lobban y Harrison, 1994).

En Nueva Escocia el erizo *Strongylocentrotus droebachensis* puede acabar con las poblaciones de *Laminaria longicuris* De la Pylaie y *L. digitata* (Hudson) Lamouroux. Lo mismo ha sucedido con las praderas de *Macrocystis* cuando son ramoneadas por *S. purpuratus* y *S. franciscanus* en Newfoundland (Little y Kitching, 1996) y en el sur de California (Leighton *et al.*, 1966).

Asimismo, la remoción periódica de *Echinus esculentus* en la Isla del Hombre durante 3 años, provocó durante el segundo y tercer años, el desarrollo de esporofitos de *Laminaria hyperborea* (Jones y Kain, 1967). Antes de la remoción, este erizo predominaba a 3 m de profundidad y las algas estaban ausentes, demostrando así que la ausencia de este "kelp" durante el primer año se debió a la herbivoría (Little y Kitching, 1996).

En cambio, la herbivoría moderada impide la dominancia de las grandes especies del dosel incrementando la diversidad de las algas. Por ejemplo, la presencia de erizos en pozas de marea y en la zona submareal de las costas de Washington, permite el establecimiento de poblaciones de algas efímeras y pequeñas. Cuando estos herbívoros fueron removidos experimentalmente, se observó una sucesión algal que culminó en la dominancia del kelp *Hedophyllum sessile* en las pozas y de especies de *Laminaria* en el submareal (Paine y Vadas, 1969; Duggins, 1980).

III.2. Efecto de la herbivoría por invertebrados y peces sobre las comunidades algales tropicales

Los arrecifes coralinos han desarrollado una alta diversidad biológica, que incluye macroalgas y animales especializados y las interacciones entre éstos han sido objeto de numerosos estudios para conocer su importancia en el funcionamiento de las comunidades que albergan (Lobban y Harrison, 1994).

Independientemente de su tipo (franja, barrera y atolones), los arrecifes pueden ser sectorizados básicamente en cuatro zonas ecológicas, arrecife posterior, cresta arrecifal, laguna y planicie arrecifal. Varias especies de algas predominan en cada una de éstas y su distribución está determinada directamente por factores bióticos como la herbivoría y la competencia e indirectamente por factores abióticos como nutrientes, oleaje, irradianza, desecación y temperatura (Hay, 1981b; Littler y Littler, 1994). Por ejemplo, en áreas del arrecife expuestas a la herbivoría, predominan algas que forman céspedes como especies de cianofitas y especies de *Jania*, *Halimeda*, *Laurencia* y *Caulerpa* (Ogden y Lobbel, 1978), por el contrario, en lugares donde la presión herbívora es baja o los nutrientes altos, dominan las algas carnosas (Littler y Littler, 1994).

La intensidad de herbivoría también está relacionada con la profundidad, conforme ésta aumenta, la herbivoría disminuye, lo cual se correlaciona con la distribución de las algas. Las coralinas costrosas son las más abundantes en aguas someras (<10 m) pero escasas en aguas un poco más profundas (> 15 m), mientras que las algas erectas predominan en estas últimas (Morrison, 1988).

Cuando la presión de herbivoría es intensa se produce un césped de algas de unos cuantos milímetros de alto con alta productividad pero biomasa extremadamente baja (Hackney *et al.*, 1989). Los céspedes algales son tolerantes a la herbivoría intensa y cuando ésta se reduce responden rápidamente aumentando la abundancia de las especies, cambiando morfológicamente y alterando su estatus reproductivo (Lewis, 1986; Lobban y Harrison, 1994).

III.3. Dinámica de la interacción entre el ambiente y los individuos de las poblaciones de una comunidad

La variación morfológica de las algas (Lewis *et al.*, 1987) y la estructura de las comunidades algales están determinadas por la acción de los herbívoros en los hábitats donde se encuentran (Ogden y Lobel, 1978; Hay, 1981a; Hay *et al.*, 1983; Hay, 1985; Hay y Taylor, 1985; Lewis, 1985; Littler *et al.*, 1986; Carpenter, 1986; Lewis, 1986; Schiel y Foster, 1986; Morrison, 1988). La herbivoría y su efecto forman parte de los procesos y patrones de las comunidades bentónicas, cuya dinámica compleja se explica considerando que numerosos factores varían constantemente e influyen, simultáneamente, sobre los individuos en las poblaciones de una comunidad. (Underwood, 1986; González-González, 1992; Lobban y Harrison, 1994).

Entre los principales factores que afectan a las algas son luz, temperatura, salinidad, movimiento de agua, disponibilidad de nutrientes e interacciones bióticas como la competencia y la depredación. Todos ellos tienen una dinámica propia porque sus valores cambian a través del tiempo, esto constituye gradientes ambientales (González-González, 1991; 1992). Por ejemplo, la calidad y cantidad de luz en el océano es altamente variable, y los cambios de irradianza en varias escalas de tiempo afectan la penetración de la luz dentro del agua. Se han registrado variaciones anuales a distintas profundidades, diurnas como resultado del flujo solar y cambios en el nivel de marea, y momentáneas en la superficie (Lobban y Harrison, 1994).

Las algas expresan distintos patrones de crecimiento, morfología y reproducción como respuesta a los factores ambientales combinados. Por ejemplo, la temperatura, nutrientes e irradianza regulan en conjunto, el crecimiento y reproducción de *Acetabularia calyculus* Lamouroux. Con una disponibilidad de nitratos menor, 30°C de temperatura y 500 luxes, los talos de esta especie

son pequeños y poco ramificados. En contraste, con una disponibilidad de nitratos mayor, a 22°C y 1500 luxes, se desarrollan los talos reproductivos (Lobban y Harrison, 1994).

Dichas manifestaciones individuales ocurren por determinados *momentos*, los cuales están referidos a periodos de tiempo que dependen de los objetivos del estudio, y pueden ser muy breves o muy amplios. Por ejemplo, las tasas de traslocación de materiales orgánicos producto de la fotosíntesis, son de 0.10 m h⁻¹ en especies de *Laminaria*. En contraste, los cambios climáticos e hidrográficos a gran escala provocados por El Niño en 1982-1983, ocasionaron una reducción en la tasa de crecimiento de *Macrocystis pyrifera* porque las termoclinas, que fueron más profundas durante este fenómeno, crearon estratos superficiales con una concentración de nutrientes baja (Lobban y Harrison, 1994). Por lo tanto, las escalas a las que suceden los fenómenos son relativas, es decir lo que parece que no cambia en una escala es totalmente dinámico en otra (Underwood, 1986, González-González, 1991, 1992).

En síntesis, los individuos y el medio cambian permanentemente. A lo largo de su desarrollo (ontogenia) todos los individuos, independientemente de la especie a la que pertenezcan, sufren una serie de transformaciones (capacidad intrínseca de cambio), al mismo tiempo que mantienen su identidad genética. Es decir, los cambios que los individuos experimentan son resultado de la capacidad intrínseca del genotipo de expresarse diferencialmente a lo largo de su vida. Por eso pueden reconocerse dos cualidades presentes simultáneamente en el individuo: la identidad y la alteridad (González-González, 1991; 1992). Por ejemplo, las diferentes etapas por las que pasa un alga durante su desarrollo, desde la germinación de una espora (donde las células apicales generalmente forman la fronda y las basales los rizoides) hasta la diferenciación en el talo adulto (la cual lleva a la maduración y a la producción de estructuras reproductivas) están controladas por el genotipo (Lobban y Harrison, 1994).

Las diferentes expresiones de los individuos a lo largo de su desarrollo no sólo son controladas por el genotipo, también se deben a la interacción con el medio que les rodea, físico y biológico (capacidad extrínseca de cambio, González-González, 1991; 1992). Por ejemplo, han sido observados cambios en la apariencia de las algas relacionados con su presencia en diferentes zonas del intermareal. Dichas zonas son afectadas diferencialmente por factores físicos como luz,

temperatura, humectación etc. (Underwood y Denley, 1984). *Enteromorpha linza* varía su morfología de acuerdo con su distribución en la costa rocosa, presenta talos lanceolados en la zona supramareal y anchos en la submareal. También es frecuente observar una disminución progresiva en el tamaño y grosor de los talos de *Kallymenia reniformis* (Turner) J. Agardh, *Agarum cribosum* y *Callophyllis cristata* desde el intermareal hasta el submareal, otras especies submareales como *Chondrus crispus* y *Ptilota serrata* muestran una elongación progresiva y estrechamiento del talo con el aumento de la profundidad (Norton *et al.*, 1981).

De acuerdo con lo anterior, un individuo muestra una expresión particular en un espacio-tiempo dado, sin embargo, una población está conformada por muchos individuos que no son idéntico, es decir, cada uno expresa respuestas distintas. Esto es lo que se conoce como "variación" (Darwin, 1859; Mayr, 1985).

Anteriormente se mencionó que cada uno de los factores ambientales tiene una dinámica propia porque sus valores cambian a través del tiempo, a esto se le ha llamado gradiente ambiental (González-González, 1991; 1992). Así, el conjunto de los gradientes ambientales de los diferentes factores provoca una respuesta particular en los individuos de las poblaciones de una comunidad. De acuerdo con esto, los individuos nunca expresan simultáneamente la totalidad de sus características, sino una parte de ellas en cada momento o espacio-tiempo. Por ejemplo en las algas, los estados juveniles generalmente no desarrollan estructuras reproductoras, pero los adultos sí. Aún cuando la etapa reproductiva es variable según la especie, siempre hay una edad mínima a la que ésta ocurre porque la reproducción depende energéticamente del crecimiento (Santelices, 1990) (en las algas, se ha establecido que el estado adulto comienza desde el mismo momento en que se producen las estructuras reproductivas, por lo tanto, el fenómeno de neotenia es difícil de aplicar a estos organismos). De esta manera, los individuos tienen un intervalo de respuesta ante los factores ambientales que ha sido denominado rango adaptativo (González-González, 1991; 1992).

Así, la modulación de la expresión se produce porque los gradientes de los factores tienen un impacto diferente sobre los rangos adaptativos de los individuos (de una población de una especie), produciendo una manifestación particular en un cierto espacio-tiempo y un diferencial

de manifestaciones en el transcurso de su vida (devenir). Esta relación entre rangos y gradientes no es otra cosa que un proceso continuo de respuestas de los individuos a las fluctuaciones del medio (González-González, 1991; 1992).

Las cualidades metabólicas, morfológicas, anatómicas y reproductivas expresadas por los individuos en los diferentes momentos, constituyen lo que se conoce como expresión fenotípica (cualidad manifiesta). Ya que los individuos manifiestan sólo una parte de su capacidad de respuesta total, hay siempre un conjunto de características por expresarse. Este es el potencial de expresión de los individuos de una población de una especie o plasticidad fenotípica. Es decir, la plasticidad (cualidad potencial) está constituida por todas aquellas características contenidas en la información genética de la especie que se expresarán como resultado de su capacidad intrínseca de cambio y de la interacción con su entorno (González-González, 1991; 1992). La existencia de la alternancia de generaciones heteromórfica en *Derbesia marina* fue descubierta a partir del estudio del desarrollo de las zoosporas liberadas por los esporangios en cultivo. Estas zoosporas germinaron en un talo cenocítico de forma vesicular, identificado hasta ese momento como *Halicystis ovalis* (Lyngbye) Areschoug. Dicho estado vesicular representa la fase gametofítica de *Derbesia marina* (Lyngbye) Solier (Kornmann, 1938). Lo anterior significa que mientras no se producen las condiciones adecuadas, los individuos no expresan un conjunto de caracteres contenidos en su código genético y que forman parte de su capacidad de respuesta.

Por lo tanto, el estudio de cualquier proceso natural no debiera visualizarse como limitado a un reducido número de factores y capacidades de respuesta porque habrá diferentes manifestaciones y respuestas potenciales en función de los valores de los gradientes ambientales, de manera que algunas veces será más importante un factor o un conjunto de ellos y a veces otros a lo largo de la historia de vida de los individuos.

Cuando se reconoce que la interacción entre los individuos y su ambiente es continua y que su conocimiento es discontinuo porque se pueden percibir y medir sólo algunos de los numerosos factores y respuestas, es posible aproximarse a explicaciones de la dinámica compleja descrita anteriormente.

Las explicaciones y los ejemplos anteriores se enmarcan en un contexto ontológico, porque dan cuenta de las cualidades inherentes de los seres vivos e intentan mostrar que los procesos biológicos ocurren independientemente de que sean observados, estudiados o interpretados por alguien. Sin embargo, cuando uno pretende estudiar cualquier proceso natural, el contexto es epistemológico, el cual se refiere a la manera como se produce el conocimiento.

Anteriormente se afirmó que cualquier proceso natural es continuo, asimismo se mencionó que de los numerosos factores y respuestas individuales, se pueden percibir y medir sólo algunos en momentos determinados. Esto implica que cualquier estudio requiere de hacer una delimitación espacio-temporal cuyos límites dependen de los objetivos del trabajo, de las características del objeto de estudio y del procedimiento de obtención de información.

Esta delimitación implica entonces, circunscribir partes del proceso estudiado a momentos o eventos. Una analogía burda, pero ilustrativa es considerar al evento como una foto, ésta tiene un conjunto de características que el individuo expresa sólo en ese momento y que son distintas de las que expresó antes de la foto y expresará después de la misma. Obviamente cada evento manifestará un conjunto de cualidades correspondientes a la dimensión y escala espacio-temporal estudiada y se delimitarán tantos eventos como sea necesario y posible para conocer el proceso. Para proponer cualquier generalización y/o modelo, es preferible estudiar más de un evento, de esta manera se incrementará cuantitativa y cualitativamente el conocimiento del proceso y por tanto, su significado biológico. Las generalizaciones y/o modelos son siempre perfectibles, porque están sujetos a modificaciones por la incorporación de nueva información (González-González, 1991; 1992).

En el ámbito ecológico, hay modelos de estructura y dinámica estacional de comunidades algales (Neushul, 1967; Sears y Wilce, 1975; Lieberman *et al.*, 1979; López *et al.*, 2000). Por ejemplo, de los datos obtenidos en cada estación (primavera, verano, otoño e invierno), se hace una generalización del o los fenómenos estudiados en dicha estación, como si ésta se hubiera estudiado en el continuum, desde su inicio hasta su término. Sin embargo, entre cada momento en que se toman datos, los procesos continúan ocurriendo y existe la posibilidad de que el fenómeno en cuestión manifieste características distintas de las reconocidas. Las características que no

fueron posibles de conocer cuando se elaboró el primer modelo pueden incorporarse al estudiar más eventos, así se tendrá un modelo cada vez más representativo del fenómeno estudiado.

La modulación ambiental sobre las poblaciones de las especies que forman parte de un evento, se manifiesta en una variación de presencia-ausencia, variaciones de proporción y de proceridad (término aplicado a la plantas que indica lozanía). Evidentemente, la presencia, la abundancia y la proceridad de los individuos de las poblaciones de las especies, se modifican porque los factores bióticos y abióticos son distintos en cada evento.

La relación entre rangos y gradientes en uno o mas eventos se puede aplicar a cualquier escala (región, ambientes generales, particulares, microambientes y nanoambientes) y dimensión (espacio-temporal) a la que esté referido el o los eventos (González-González, 1991; 1992). Por ejemplo, la latitud, los patrones de corrientes y de temperatura (megafactores) en una región, determinan la distribución geográfica de las especies. Especies de los géneros *Fucus*, *Laminaria* y *Macrocystis* se distribuyen sólo en las costas templadas de todo el mundo (Little y Kitching, 1994).

En el ambiente intermareal, los cambios en el nivel de marea, la acción del oleaje, la desecación, la temperatura, la iluminación, etc. (macrofactores) influyen en la presencia y distribución de los organismos. En el ambiente submareal, factores como la profundidad, la temperatura del agua y la iluminación, también determinan la presencia y distribución de los organismos. Por ejemplo en varias localidades del Pacífico tropical mexicano, algunas de las especies algales comunes en el ambiente intermareal, pero nunca en el submareal son *Chaetomorpha antennina* (Bory) Kützing, *Chnoospora minima* (Herling) Papenfus y *Dermonema frappierii* (Montagne & Millard) Børgesen (González-González, *et al.*, 1996).

En ambientes particulares como pozas de marea, factores como el tiempo que éstas permanecen aisladas del mar, la salinidad y la temperatura del agua (mesofactores), determinan la composición de especies. Por ejemplo, en las pozas que permanecen aisladas por mayor tiempo (ubicadas en el nivel superior se marea) predomina *Enteromorpha intestinalis* (Linnaeus) Nees.

En pozas con un tiempo menor (ubicadas en el nivel inferior de marea), se encuentran *Laminaria hyperborea*, *Corallina officinalis* y otras algas rojas (Little y Kitching, 1994).

Sin embargo, estas tres especies se distribuyen en distintos niveles dentro de la poza, por efecto de factores como la escasa acción del oleaje, de la insolación y la baja intensidad herbívora (microfactores). *Corallina officinalis* se encuentra en el nivel superior de la poza, *Laminaria hyperborea* predomina en el nivel medio y diversas especies de algas rojas dominan el nivel inferior (Little y Kitching, 1994).

Entre los factores que determinan la expresión de los individuos de poblaciones de una especie se han mencionado al fotoperiodo, microrrelieve, mecánica del agua, química del agua, profundidad, e interacciones bióticas, entre otros (nanofactores). Por ejemplo, poblaciones de la misma especie pueden manifestar distintas formas de crecimiento en función de los factores prevalecientes en los ambientes donde se encuentran. La forma de crecimiento de césped que especies como *Centroceras clavulatum*, *Ceramium* spp, *Gelidiella acerosa* (Forsskål) Feldmann & Hamel e *Hypnea musciformis* (Wulfen) Lamouroux presentan, es resultado de la intensa presión de herbivoría y estrés físico ocasionado por la desecación durante las mareas bajas. Poblaciones de las mismas especies se presentan en la zona intermareal en crecimientos arbustivos de mayor talla y distribuidos en parches (Hay, 1981b).

La evaluación del impacto que los factores tienen sobre los individuos en diferentes niveles ecológicos depende de los objetivos del trabajo y de las características del objeto de estudio, por eso se enmarca dentro de un contexto metodológico.

Las comunidades algales tropicales pueden expresar varias formas de crecimiento, una de ellas es la de césped, particularmente en los arrecifes coralinos (Dahl, 1971; Hay, 1981; Hackney *et al.*, 1989; Cheroske *et al.*, 2000). Esta forma de crecimiento está conformada por distintas especies de algas que presentan distintas formas por ejemplo unicelulares, filamentosas, laminares, etc, que se combinan dando lugar a diferentes tipos de céspedes. Dichos céspedes han sido estudiados con diversas intenciones a través de metodologías *ad hoc*, las cuales dan cuenta de diferentes aspectos de esta forma de crecimiento colectivo.

Por ejemplo, un aspecto en el estudio de los céspedes, está relacionado con el reconocimiento de las adaptaciones de las algas para persistir a lo largo del gradiente de intensidad de herbivoría. Esto supone que hay conjuntos de especies que presentan adaptaciones tales como rápidas tasas de crecimiento, crecimientos costrosos, desarrollo en hábitats inaccesibles a los herbívoros, mecanismos todos que disminuyen la susceptibilidad en zonas con alta intensidad herbívora (Hackney *et al.*, 1989). Esta aseveración se sustentó en función de los resultados obtenidos de experimentos realizados *in situ* que consistieron en colocar placas de carbonato para el asentamiento de especies algales en áreas con herbivoría intensa y muestreando durante 2 años para evaluar la abundancia relativa porcentual de cada especie.

Otro aspecto fue el que investigaron Cheroske *et al* (2000), quienes trabajando con guijarros en un arrecife de Hawai, valoraron el efecto de la abrasión por rodamiento y la reducción de luz en las partes bajas de los guijarros sobre la conformación de los céspedes algales. Los tratamientos *in situ* consistieron en determinar momentos y zonas con diferentes intensidades de oleaje y en consecuencia con diferencias en el grado de rodamiento de los guijarros y los parámetros que se midieron fueron la biomasa, la altura del dosel y la estructura del ensamble algal en cada uno de los guijarros de las zonas seleccionadas. Los resultados indicaron que a mayor intensidad y duración del disturbio, se redujeron la biomasa y la altura del dosel, y que la comunidad cambió a formas más tolerantes al disturbio, conformándose por algas filamentosas, pseudofilamentosas y cocoides pertenecientes a las divisiones Cyanophyta, Chlorophyta, Chrysophyta, Phaeophyta y Rhodophyta.

Asimismo, en arrecifes del Caribe, en algunos estudios se ha propuesto que la conformación de los céspedes es resultado de las características particulares de los ambientes en que se encuentran y que estos presentan en común condiciones de estrés físico y/o una presión herbívora moderada.

Hay (1981b) afirmó que la forma de crecimiento colectivo es resultado de cambios fisiológicos y morfológicos que posibilitan una reducción en el costo de sobrevivencia, ante condiciones del medio como estrés físico y/o intensidad de la presión herbívora. El efecto de la desecación en periodos de bajamar en la zona intermareal fue valorado a partir de determinaciones de O₂

liberado y tasas de pérdida de agua en tres especies del césped. Los resultados indicaron que los céspedes tienen tasas fotosintéticas reducidas, la fotosíntesis se concentra en las partes superiores de los talos y la respiración se reduce en las partes inferiores, produciendo un ajuste fisiológico que conduce a un menor daño durante periodos de desecación. El cambio en la morfología de los talos algales fue evaluado a partir de la magnitud de la pérdida de biomasa y modificaciones estructurales de los talos en relación con un gradiente de intensidad de herbivoría por erizos y pez loro, sobre las mismas tres especies. Los resultados indicaron que los céspedes submareales con baja intensidad de herbivoría tienden a estar formados por talos arborescentes, separados entre sí y con ramificación dispersa, en contraste con los céspedes intermareales, sometidos a un alto grado de desecación y/o moderada presión de herbivoría, los cuales presentan talos frecuentemente más cortos, más erectos y más altamente ramificados y compactados.

Particularmente en la comunidad algal submareal de La Ropa, Zihuatanejo, área de estudio del presente trabajo, se han observado un césped semejante a la forma de crecimiento cespitosa descrita en los arrecifes de coral (Hay, 1981b; López *et al.*, sometido), que se extiende por toda la localidad, que mide menos de 2 cm de altura, con algunos manchones poblacionales aislados de especies foliosas como *Caulerpa sertularioides* (S. Gmelin) Howe, *Padina* sp y *Sargassum* sp y que está cubierto permanentemente por arena, confiriéndole a la comunidad una fisionomía muy particular.

Estudios previos realizados en dicha localidad (López, 1993; 1996; López *et al.*, 2000, López *et al.*, sometido) han mostrado morfologías distintas de las descritas para las mismas especies en la zona intermareal (Candelaria, 1985; Correa, 1986; León 1986; Martinell, 1986; Dreckmann, 1987; Rodríguez, 1989; Fragoso, 1991). Una de las modificaciones morfológicas que destaca en la mayoría de las algas submareales es la reducción de la talla de los individuos, además, se han observado diferencias en características vegetativas y reproductivas de los talos algales.

El estudio de los céspedes submareales en la localidad de La Ropa, puede tener diversos enfoques, como fue evidenciado en párrafos anteriores. El enfoque seleccionado para este trabajo, fue el relacionado con lo que parece ser la característica distintiva del tipo de césped que se

presenta en la localidad de estudio, es decir, el cambio de la morfología de las especies que lo conforman y dentro de sus posibles causas, el impacto de la herbivoría.

Como ya es conocido, existe una amplia variedad de herbívoros, principalmente crustáceos, equinodermos, moluscos y poliquetos, entre otros invertebrados, además de peces. También es conocido que la variedad de las dietas es muy amplia pero se desconoce en general, a excepción de lo referente a algunos peces y erizos, cuál es el impacto de cada uno de los grupos en la pérdida de biomasa de la comunidad algal y cuáles son los efectos sobre la morfología de los talos.

Sin restar importancia al impacto del conjunto de los herbívoros sobre la comunidad algal, es claro que resulta prácticamente imposible trabajar simultáneamente con todos ellos, considerando además, que en la región de estudio no existen antecedentes al respecto. Por eso fue que se seleccionaron peces y erizos, que son abundantes en La Ropa y porque posibilita capitalizar el conocimiento acumulado en otras regiones.

En otras palabras, la intención es evaluar el impacto de la reducción de la presión de herbivoría por peces y/o erizos, en la modificación de la morfología de las especies del césped algal usando como referente la morfología descrita por otros autores para las mismas especies en la región. Estas morfologías de referencia se denominarán, en adelante, morfología "típica" de la especie.

Por lo tanto, se definieron eventos experimentales de exclusión total y selectiva de peces y erizos para medir la magnitud del cambio morfológico en las especies seleccionadas, en el entendido de que sólo se produciría una *disminución de la intensidad herbívora total* y que éste es sólo uno de los numerosos factores que en conjunto pueden afectar la morfología de las algas.

Para seleccionar a las especies que se someterían al análisis morfológico, se hizo una determinación taxonómica de todas las presentes en el césped para cada uno de los tratamientos experimentales. Como consecuencia de este procedimiento, se detectaron cambios importantes en riqueza, composición y abundancia de las especies en cada uno de los tratamientos, que resultaron interesantes de analizar.

Y es así que *a posteriori* la intención del estudio se transformó en la evaluación del impacto de la herbivoría a dos niveles distintos: población (variación morfológica de los individuos de poblaciones de especies selectas) y comunidad (variaciones en los siguientes parámetros estructurales, riqueza, composición y abundancia de las asociaciones algales).

IV. OBJETIVOS

General

1. Evaluar el impacto de la reducción de la presión de herbivoría a dos niveles distintos:
 - a) población (variación morfológica de los individuos de poblaciones de especies selectas)
 - b) comunidad (variaciones en los siguientes parámetros estructurales, riqueza, composición y abundancia de las asociaciones algales).

Particulares

1. Evaluar experimentalmente la respuesta morfológica de las especies selectas bajo diferentes tratamientos de inclusión y exclusión de peces y erizos.
2. Evaluar experimentalmente los cambios en la estructura de la comunidad algal bajo diferentes tratamientos de inclusión y exclusión de peces y erizos.

V. HIPÓTESIS

1. En relación a la variación morfológica:

Si la presión de herbivoría por peces y erizos modifica la morfología de las especies algales de la zona submareal, entonces con la exclusión de estos herbívoros se expresará la morfología “típica” de las especies.

2. En relación a la estructura de la comunidad:

Si la presión de herbivoría por peces y erizos determina la riqueza, la abundancia y la composición de las comunidades algales, entonces con la exclusión de estos herbívoros, habrá una disminución en la riqueza, un incremento de la abundancia y una composición variable.

IV. OBJETIVOS

General

1. Evaluar el impacto de la reducción de la presión de herbivoría a dos niveles distintos:
 - a) población (variación morfológica de los individuos de poblaciones de especies selectas)
 - b) comunidad (variaciones en los siguientes parámetros estructurales, riqueza, composición y abundancia de las asociaciones algales).

Particulares

1. Evaluar experimentalmente la respuesta morfológica de las especies selectas bajo diferentes tratamientos de inclusión y exclusión de peces y erizos.
2. Evaluar experimentalmente los cambios en la estructura de la comunidad algal bajo diferentes tratamientos de inclusión y exclusión de peces y erizos.

V. HIPÓTESIS

1. En relación a la variación morfológica:

Si la presión de herbivoría por peces y erizos modifica la morfología de las especies algales de la zona submareal, entonces con la exclusión de estos herbívoros se expresará la morfología “típica” de las especies.

2. En relación a la estructura de la comunidad:

Si la presión de herbivoría por peces y erizos determina la riqueza, la abundancia y la composición de las comunidades algales, entonces con la exclusión de estos herbívoros, habrá una disminución en la riqueza, un incremento de la abundancia y una composición variable.

VI. ÁREA DE ESTUDIO

Ubicación

Playa La Ropa se ubica en la bahía de Zihuatanejo, Guerrero (Fig. 3), entre los 17°37'21" de latitud N y los 101°32'50" de longitud O, en la región del Pacífico Tropical Mexicano (PTM) Hacia el NO de esta localidad se localiza Rocas Eslabón, hacia el S y hacia el E, tierra firme (vegetación terrestre y algunas construcciones aisladas) y al W, el Océano Pacífico.

El trabajo experimental en la localidad de La Ropa tiene varias ventajas logísticas y presupuestales. Es una localidad accesible por vía terrestre, de manera que no es necesario el alquiler de lanchas. También es un lugar poco visitado por buceadores, lo que garantizó la permanencia mensual de las cajas experimentales.

Clima

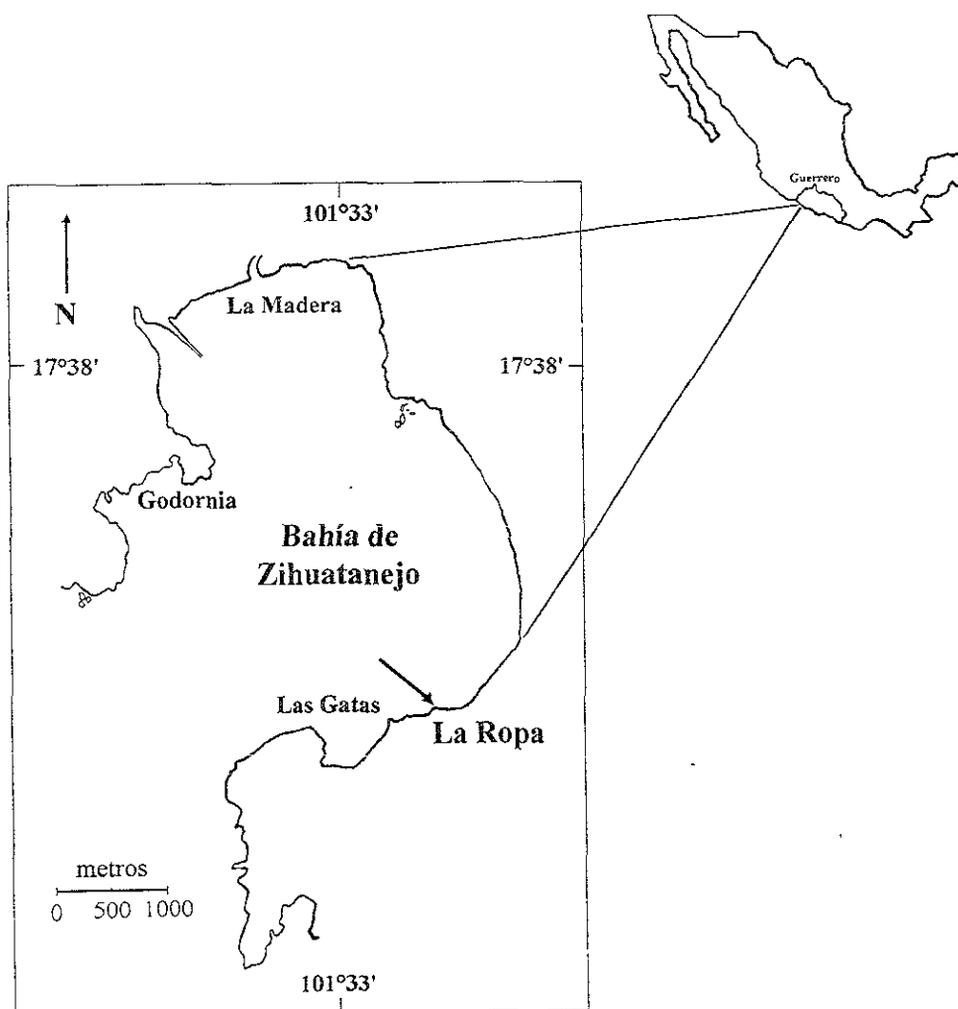
El clima en la bahía de Zihuatanejo es cálido subhúmedo con lluvias en verano $Aw''_o(w)i$, muy cálido, la temperatura máxima se presenta de junio a agosto y la mínima en febrero y marzo. La temperatura media anual es de 26.3°C. La precipitación anual es de 1102.1 mm (García, 1973).

Batimetría

La batimetría de la bahía es de 2-9 m en la línea de costa, en el centro es de 14 m como máximo y en la entrada es de 31 m. Aunque los vientos soplan en dirección SO y la entrada de la bahía se ubica en la misma dirección, no la afectan debido a que está rodeada por una serie de elevaciones que la protegen (Pérez, 1967). La bahía esta constituida por rocas metamórficas e intrusivas que incluyen gneiss, esquisto, filita, mármol, cuarcita y rocas volcánicas foliadas del Paleozoico y Mesozoico. El tipo de fondo que existe entre la Roca Solitaria y la bahía es de grava, cantos rodados y arena de grano medio, la parte media del fondo es de lodo suave, sedimentos de origen orgánico y arena de grano medio (Nájera, 1967).

La Ropa es una playa arenosa con una longitud aproximada de 1.5 km y cuyo extremo SO es rocoso-arenoso, en esta área se ubica la zona de trabajo. Desde la zona intermareal alta y hasta 25 m mar adentro predominan rocas de granito de diversos tamaños y en algunas partes hay una mezcla de

Fig. 3 Ubicación de La Ropa en la bahía de Zihuatanejo, Guerrero.



rocas y arena. El tamaño de las rocas van de unos cuantos centímetros hasta 2 m de diámetro y presentan diferentes formas, la mayoría tiene contornos redondeados, algunas otras presentan la superficie plana, otras tienen salientes romas o afiladas. Conforme uno se aleja de la orilla, las rocas van siendo sustituidas gradualmente por arena. La pendiente es de aproximadamente 15° y la profundidad máxima es de 4 m.

Corrientes

El litoral del estado de Guerrero tiene la influencia de dos de las corrientes marinas más importantes del Pacífico, la Corriente de California que alcanza los 15°N (cerca de Chiapas) y la Corriente Norecuatorial que comienza a manifestarse en noviembre, alcanza su desarrollo máximo en enero y termina en mayo. La Corriente Norecuatorial está abastecida por la Corriente de California (de marzo a julio), la cual se desplaza hacia el sur antes de desviarse al oeste y por el Agua del Pacífico Tropical Oriental (cuya contribución es más importante durante el resto del año) y coincide durante el periodo en que la Contracorriente Ecuatorial se desarrolla con más fuerza (Pacheco, 1991 en De la Lanza, 1991).

Dentro de la bahía de Zihuatanejo se genera una corriente circular que la recorre completamente desde la entrada de la bahía en dirección noroeste, es decir hacia playa Las Gatas, pasando por La Ropa y La Madera hasta salir en dirección sureste, cerca de Godornia.

La localidad está sometida a una intensa y constante acción del oleaje. Las olas que rompen en la orilla o cerca de ésta provocan fuertes turbulencias por debajo de la superficie, las cuales agitan el sedimento del fondo produciendo una alta turbiedad. Aunque este efecto es constante en la localidad, su intensidad varía dependiendo de la época del año, durante la época de lluvias (abril a septiembre) es más intensa y en secas (octubre a marzo) es menor.

Flora

Playa La Ropa contrasta con otras localidades de la región tropical como los arrecifes coralinos. El aspecto de la comunidad algal es el de un césped bastante homogéneo que no excede los 2 cm de talla con parches ocasionales de especies foliosas como *Padina durvillaei* Bory y *Sargassum* sp y especies estoloníferas como *Caulerpa sertularioides*. Además, este césped está cubierto de

sedimento, lo cual le da una apariencia aún más homogénea. La Ropa es una localidad con una riqueza de más de 50 especies de algas de las divisiones Chlorophyta, Phaeophyta y Rhodophyta. Dentro de la comunidad, las especies más importantes en cuanto a abundancia, frecuencia y valor de importancia son coralinas articuladas como *Amphiroa beauvoisii* Lamouroux y *Jania tenella* (Kützinger) Grunow y no articuladas como *Lithophyllum* sp, filamentosas como *Ceramium paniculatum* Okamura, *Derbesia* sp, *Sphacelaria rigidula* Kützinger y *Polysiphonia sphaerocarpa* Børgesen entre otras y especies carnosas como *Champia parvula* (C. Agardh) Harvey y *Grateloupia* sp. A pesar de que *Lithophyllum* sp no es muy notoria a simple vista ya que es el sustrato de la mayoría de las especies filamentosas, es una de las especies más abundantes y frecuentes (López, 1996; López *et al.*, 2000).

Fauna

Diversos grupos de invertebrados pertenecientes a los phyla Porifera, Cnidaria, Rhynchocoela, Mollusca, Annelida, Arthropoda (Crustacea), Bryozoa, Ectoprocta, Echinodermata y vertebrados como peces, han sido registrados en la bahía de Zihuatanejo y áreas adyacentes (Salcedo *et al.*, 1988), el número total de especies incluyendo macroalgas, fue de 439 especies. Los grupos mejor representados fueron Mollusca (38.72%), Cnidaria (14.58%), Arthropoda (10.7%), Echinodermata (7.29%) y Annelida (5.24%). Se reportaron 20 especies de moluscos litorales para la región de Zihuatanejo, algunas de ellas son *Littorina aspera*, *Calyptraea spirata*, *Purpura pansa*, *Thais biserialis* y *Colisella pediculus*. Las especies de crustáceos fueron *Balanus amphitrite* y *B. tintinnabulum* (cirripedios) y *Panulirus gracilis* y *P. inflatus* (langostas). De los equinodermos, los holoturoideos fueron el grupo más estudiado en la región. Los erizos encontrados en La Ropa pertenecen a la especie *Echinometra* sp. En la zona submareal se han observado tres tendencias en cuanto a la distribución de especies: a) limitadas a una cierta profundidad, b) limitadas a un tipo particular de sustrato y c) de amplia movilidad y adaptabilidad al medio.

En cuanto a los peces, se han registrado en la plataforma continental de Nayarit, Michoacán y Guerrero, 183 especies de 60 familias. las más abundantes son el serrano (*Diplacrum macropoma*), el chile (*Synodus scituliceps*), el botete (*Sphoeroides annulatus*), el lenguado (*Sciacium ovale*), el medio-peze (*Cyclopsetta querna*), la diabla (*Urotrygon asterias*), la guitarra (*Rhinobatos*

glaucostigma), el ronco (*Pomadasys leuciscus*) y la mojarra plateada (*Eucinostomus gracilis*) (Madrid-Vera *et al.*, 1993). En La Ropa, los peces más comunes pertenecen a las familias Labridae (*Thalassoma lucasanum*) y Pomacentridae (*Abudefduf saxatilis* y *Stegastes* sp.).

VII. MÉTODO

El método del presente trabajo fue dividido en tres fases: de campo, de laboratorio y de gabinete.

1. Fase de Campo

La experimentación en campo ha sido ampliamente utilizada para estudiar el efecto de los herbívoros sobre las algas, ésta incluye entre otras, remoción o adición de herbívoros y trasplantes de algas (Earle, 1972; Vadas, 1985; Chapman, 1998). En este caso, se utilizaron *tratamientos experimentales de inclusión y exclusión de peces y erizos*.

La fase de campo se llevó a cabo en dos etapas, la primera correspondiente a la etapa piloto y la segunda al diseño experimental definitivo.

1.1. Etapa Piloto

Se realizó al inicio del mes de junio de 1997 (Anexo 1), con el objetivo de implementar la estrategia metodológica adecuada para llevar a cabo los experimentos de manipulación de herbívoros. Como parte de ello también se hizo una prospección utilizando buceo libre para elegir los sitios en los cuales se montaría el experimento piloto. Dicho experimento consistió en colocar en el fondo cuatro corrales para manipulación de herbívoros. Los corrales de 20 x 20 x 12 cm, fueron hechos con varilla metálica y forrados con malla de alambre galvanizado de 0.3 pulg de luz, con una capa de pintura hepóxica para evitar la oxidación. Se utilizó cable de cobre forrado de plástico para fijarlos al sustrato.

Los tratamientos aplicados fueron los siguientes:

- 1. Control.** Caja sin forro de alambre, que permite la entrada de erizos y peces. El control tuvo la finalidad de descartar que la presencia del corral produjera un efecto de tratamiento y para hacer las comparaciones pertinentes con los demás tratamientos.
- 2. Exclusión de erizos y peces.** Caja con forro en el techo y en los cuatro lados, del cual se removieron los herbívoros (peces y erizos) al iniciar el experimento.
- 3. Efecto de erizos.** Caja con forro en el techo y en los cuatro lados, con un erizo en su interior.

4. Efecto de peces. Caja forrada por los cuatro lados y con el techo abierto, permitiendo la entrada de peces pero no de erizos.

La realización de esta etapa fue fundamental porque se evaluaron los siguientes aspectos:

- a) La factibilidad de fijar los corrales al sustrato con las herramientas disponibles
- b) La resistencia del material de los corrales a las condiciones medioambientales
- c) La factibilidad de coleccionar las muestras a partir de cada corral
- d) El tipo de buceo idóneo (libre o autónomo) para realizar el estudio
- e) El tiempo necesario para detectar los cambios en la flora provocados por efecto de los tratamientos. A partir del comienzo de la etapa piloto (principios de junio), hasta que ésta concluyó (finales de junio), transcurrió aproximadamente un mes. En este lapso se detectaron cambios como el aumento en el crecimiento de algunas especies y en la composición y abundancia específicas.

Durante esta etapa se observó un ramoneo constante de peces sobre las algas, incluso dentro de las cajas ya colocadas en el sustrato.

1.2. Diseño experimental definitivo

En función de los resultados obtenidos en la etapa piloto, la metodología fue definida. El trabajo experimental de campo se llevó a cabo al final del mes de junio de 1997 hasta mayo de 1998. Consistió de varios diseños experimentales con diferentes tratamientos y sus respectivas réplicas por tratamiento (Fig. 4), con las cuales se intentó discriminar los diferentes efectos de los herbívoros (de Wreede, com. pers.). Cada experimento tuvo una duración de cuatro meses.

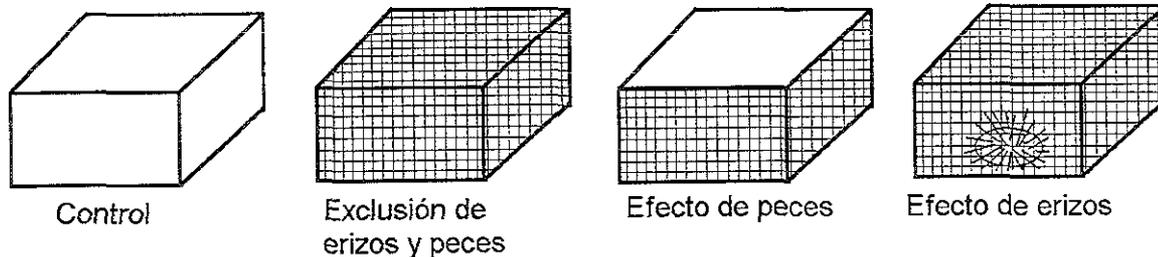
Diseño I: Efecto conjunto de peces y erizos (Experimentos 1 y 2)

Consistió de un "set" de cuatro tratamientos:

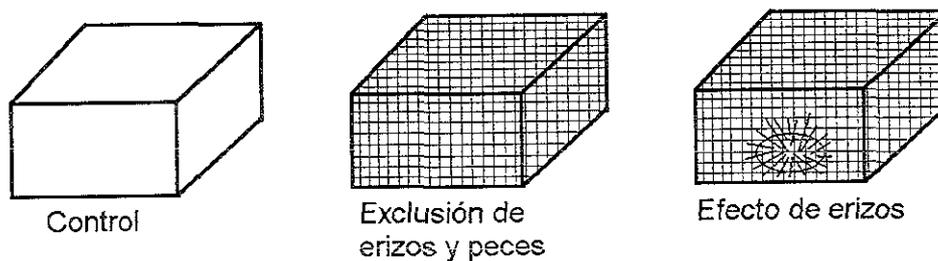
1. Control.
2. Exclusión total de erizos y peces.
3. Efecto de erizos.
4. Efecto de peces.

Fig. 4 Diseños experimentales llevados a cabo en La Ropa, Zihuatanejo, para evaluar el efecto de la herbivoría por peces y erizos.

DISEÑO I. EXPERIMENTOS 1 Y 2
Efecto conjunto de peces y erizos



DISEÑO II. EXPERIMENTO 3
Efecto de erizos



DISEÑO III. EXPERIMENTO 4
Efecto de peces



El experimento 1 se realizó de junio a octubre de 1997 (no fue posible obtener los datos y muestras correspondientes al mes de septiembre debido a la presencia del huracán Paulina). El experimento 2 se realizó de octubre de 1997 a enero de 1998 y cabe aclarar que no tuvo réplicas ya que las condiciones ambientales (movimiento del agua y escasa visibilidad) no permitieron el montaje de las cajas.

Diseño II: Efecto de erizos (Experimento 3)

Consistió de un "set" de tres tratamientos:

1. Control.
2. Exclusión de erizos y peces.
3. Efecto de erizos.

Se realizó de noviembre de 1997 a febrero de 1998.

Diseño III: Efecto de peces (Experimento 4)

Consistió de un "set" de tres tratamientos:

1. Control.
2. Exclusión de erizos y peces.
3. Efecto de peces.

Se realizó de febrero a junio de 1998 (no fue posible obtener los datos correspondientes al mes de mayo debido a perturbaciones meteorológicas).

1.3. Muestreo

Los muestreos se llevaron a cabo utilizando técnicas de buceo autónomo. Las muestras fueron obtenidas manualmente utilizando cincel y martillo y colocadas en bolsas de plástico previamente numeradas. Se colectó el área de substrato abarcada por cada corral, es decir de 20 x 20 cm. Previo a la colecta, los corrales fueron limpiados por interior y exteriormente con un cepillo de alambre, para retirar las algas adheridas. También se obtuvo el registro fotográfico mensual de cada uno de los tratamientos.

2. Fase de Laboratorio

El material colectado fue preservado en formol glicerinado al 4% con agua marina. Las muestras fueron depositadas en la colección en líquido (ver Anexo 1) de la Sección de Algas del Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM (FCME).

La determinación taxonómica de las especies se hizo a través de observaciones con microscopios estereoscópico y óptico y con la utilización de las claves y descripciones taxonómicas disponibles (Abbott y Hollenberg, 1976; Dawson, 1953; 1954; 1961; 1962; 1963a; 1963b; Dreckmann, 1997; Earle, 1969; Hollenberg y Dawson, 1961, Norris y Johansen, 1981; Senties, 1993, 1995; Smith, 1969; Taylor, 1945, 1960).

Se elaboraron 200 preparaciones semipermanentes de cortes histológicos hechos manualmente, montadas con gelatina glicerinada preparada con cristal violeta al 75% y se incorporaron a la colección correspondiente de la Sección de Algas del Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM (FCME).

2.1. Análisis de la variación morfológica de *Hypnea* sp, *Gelidium* sp y *Derbesia* sp en los tratamientos experimentales

Se hizo una selección de *especies de acuerdo con los siguientes criterios: que exhibieran una morfología notoriamente diferente de la morfología "típica" y que fueran frecuentes en los tratamientos experimentales. Las especies así seleccionadas fueron *Hypnea* sp, *Gelidium* sp y *Derbesia* sp. Cada una de éstas requirió de un análisis particular, debido a que obviamente, los caracteres con los cuales han sido descritas son distintos.

Los criterios para reconstruir el intervalo de variación de todas las especies fueron:

1. El criterio para evaluar el cambio morfológico en las especies fue analizar todos los caracteres utilizados en las descripciones de cada una de las especies para hacer comparaciones con los intervalos reportados y detectar las diferencias.

* indica el conjunto de individuos considerado a simple vista como una especie. Las observaciones microscópicas pueden dar lugar al reconocimiento de especies distintas.

2. El procedimiento de análisis de caracteres consistió en hacer un listado de todas las características para cada una de las especies, posteriormente se procedió a separar cada una de las muestras colectadas en submuestras monoespecíficas referenciadas debidamente con sus datos de colecta, obteniendo colecciones de un número variable de submuestras, dependiendo de la frecuencia de aparición de la especie en las muestras.
3. De cada una de las submuestras de todas las colecciones, se eligieron especímenes en número variable dependiendo de la disponibilidad de material, nunca menos de 3 y no más de 10, a los cuales se les hizo el análisis morfométrico correspondiente.

2.1.1. *Hypnea* sp

La lista de caracteres se obtuvo a partir de la morfología “típica” de las especies de *Hypnea* en el PTM (*Hypnea cervicornis* J. Agardh, *Hypnea pannosa* J. Agardh, *Hypnea johnstonii* Setchell et Gardner, *Hypnea spinella* (C. Agardh) Kützinger e *Hypnea valentiae* (Turner) Montagne).

Con base en lo anterior, el análisis morfométrico de *Hypnea* sp de La Ropa se realizó considerando los siguientes caracteres:

1. Forma de crecimiento: hábito.

2. Forma de manifestación: color, patrón de ramificación, forma de las ramas y diámetro de las ramas.

3. Anatomía: número de hileras de células corticales, dimensiones de las células corticales (largo y ancho), número de hileras de células medulares y dimensiones de las células medulares (largo y ancho).

4. Estructuras reproductivas: disposición de los tetrasporangios, dimensiones de los tetrasporangios (largo y ancho), disposición de los carposporangios y dimensiones de las carposporas (largo y ancho).

Para realizar el análisis morfométrico se hicieron observaciones al microscopio y se midieron los caracteres mencionados anteriormente, registrando los datos en una tabla diseñada específicamente para este análisis (Tabla 4). Por cada muestra se tomaron 3 especímenes de *Hypnea* sp y se hicieron cortes histológicos para obtener las medidas celulares. Se midieron tres cortes de cada espécimen y de cada corte se hicieron tres medidas celulares, de manera que para

cada muestra hay nueve datos de largo y ancho de células corticales y medulares. Posteriormente, se determinaron los intervalos de variación de los caracteres mencionados anteriormente y fueron comparados con los de *H. pannosa*, *H. johnstonii*, *H. spinella* e *H. valentiae*.

La asignación del epíteto específico se hará con base en la mayor similitud de caracteres entre *Hypnea* sp y cualquiera de las especies del género consideradas en el análisis.

Tabla 4. Un ejemplo del formato de registro de caracteres para el análisis morfométrico de *Hypnea* sp.

Número PTM: 6408

1. Forma de crecimiento

a) Hábito: matas enmarañadas, anastomosadas

2. Forma de manifestación

a) Color: decolorada

b) Patrón de ramificación: irregular

c) Forma de las ramas: las ramas son desde gruesas hasta muy delgadas y cortas, éstas últimas, parecidas a espinas

d) Diámetro de las ramas: 500-1000 μ m

3. Anatomía

a) Número de hileras de células corticales: 1

b) Dimensiones de las células corticales:

ancho: 5.8-10.4 μ m

largo: 8-13 μ m

c) Número de hileras de células medulares: 3

d) Dimensiones de las células medulares:

ancho: 71.6-186 μ m

largo: 43.7-116.2 (1167.2) μ m

4. Estructuras reproductivas

a) Disposición de los tetrasporangios: ausentes

b) Dimensiones de los tetrasporangios: ausentes

- c) Disposición de los carposporangios: a todo lo largo de las ramas
- d) Dimensiones de las carposporas:
 - ancho: 13.2-20.4 μm
 - largo: 21-37.6 μm

2.1.2. *Gelidium* sp

La lista de caracteres se obtuvo a partir de la morfología “típica” de las especies de *Gelidium*, contenida en un estudio taxonómico de la familia Gelidiaceae en el PTM (Rodríguez, 1989). Con base en dicho estudio, el análisis morfométrico de *Gelidium* sp de La Ropa se realizó con los siguientes caracteres:

1. **Forma de crecimiento:** hábito, tipo de sustrato, ubicación en el nivel de marea.
2. **Forma de manifestación:** talla, ejes prostrados (forma), ejes erectos: forma, forma de la porción superior, forma de los márgenes, dimensiones (largo y ancho), forma del plano medio, forma de los ápices vegetativos, patrón de ramificación y frecuencia de ramificación.
3. **Anatomía:** corteza: número de capas corticales, agregación de las células superficiales y disposición; médula: número de hileras medulares, forma de las células, tamaño celular (largo y ancho), grosor de la pared celular, tipo de espacios intercelulares y filamentos rizoidales (ubicación, abundancia).
4. **Estructuras reproductivas:** rama tetrasporangial: forma general y forma del ápice; soros: forma general, tipo de margen y dimensiones (largo y ancho); tetrasporangios: forma, tipo de división, distribución y dimensiones (largo y ancho); rama cistocárpica: ubicación y forma de los ápices; cistocarpos: forma, número de lóculos y ostiolos, tipo de agregación y dimensiones (largo y ancho).

El análisis morfométrico consistió de hacer observaciones al microscopio y tomar medidas de los caracteres mencionados anteriormente, registrando los datos en una tabla diseñada específicamente para dicho análisis (Tabla 5). De cada muestra con *Gelidium* sp, se tomaron 3 especímenes y se hicieron cortes histológicos para obtener las medidas celulares. Se midieron tres cortes de cada espécimen y de cada corte se hicieron tres medidas celulares, de manera que para cada muestra hay nueve datos de largo y ancho de células corticales y medulares. Posteriormente

se determinaron los intervalos de variación de *Gelidium* sp de La Ropa y fueron comparados con los de seis morfos descritos previamente para *G. pusillum* en el PTM (Rodríguez y López, 1999)

La asignación del epíteto específico se hará con base en la mayor similitud de caracteres con cualquiera de los seis morfos mencionados anteriormente.

Tabla 5. Un ejemplo del formato de registro de caracteres para el análisis morfométrico de *Gelidium* sp.

Número PTM: 6368

I. Forma de crecimiento

1. Hábito

tufos céspedes otro

2. Substrato

roca concha arena

3. Ubicación

meso-baja meso-media meso-alta submareal

II. Forma de manifestación

1. Talla

3-7 mm

2. Ejes postrados

a) forma

estolones disco de fijación

3. Ejes erectos

a) forma

cilíndrico base y subcilíndrico arriba cilíndrico base y aplanado arriba

todo cilíndrico todo aplanado

todo subcilíndrico otro

b) forma de la porción superior

recta ensanchada

si atenuada: ligera; media; marcada

c) márgenes

lisos irregulares

espinosos lisos e irregulares

d) dimensiones

largo: 334.8-465 μ m

ancho: 59.5-73.4 μ m

e) plano medio

elíptico elíptico-agudo

elíptico en $\frac{1}{2}$ luna ovoide

romboidal

f) ápices vegetativos

forma: () A; () B; (X) C; () D; () E; () F; () G; () H; () I

g) ramificación

si ejes simples:

() subcilíndricos () acintillados (X) lanceolados

si ejes ramificados:

() irregular arriba () irregular ½

(X) irregular abajo () múltiples arriba

() múltiples ½ () alterna

() opuesta dicotómica: () arriba; () abajo; () arriba-abajo

h) frecuencia de la ramificación

() MA; () A; () F; (X) E; () ME; () S

III. Anatomía

1. Corteza

a) número de capas corticales: 2-3

b) células superficiales

() agregadas (X) sin agregación

c) disposición

() regular (X) irregular

2. Médula

a) número de hileras celulares:

b) forma celular

(X) circular (X) subcircular () irregular

3. Tamaño celular

largo: 4.18-7.9 µm

ancho: 4.18-7.0 µm

4. Pared celular

() muy gruesa (X) gruesa

() media () delgada

5. Espacios intercelulares

() grandes (X) medios

() sin () otros

6. Filamentos rizoidales

a) ubicación

() corteza () subcorteza (X) médula

() ambas () todas

b) abundancia

() abundante (X) frecuente () escasos

() muy escasos () ausentes

IV. estructuras reproductivas

1. Rama tetrasporangial

a) forma

(X) ordinaria () especializada

b) forma del ápice

() sin cambios () acorazonado

redondeado puntiagudo

2. Soros

a) forma

circular ovoide
 ovoide irregular elíptico

b) márgenes del soro:

sin angosto
 medio ancho

c) dimensiones

largo: 0.1-0.6 mm

ancho: 0.3-0.6 mm

3. Tetrasporangios

a) forma

ovoide esférico

Tabla 5. Continuación

b) tipo de división

cruz tétrada bisporangios

c) distribución

irregular en U en V

d) dimensiones

largo: 28.8-34.0 μm

ancho: 28.0-29.5 μm

4. Rama cystocárpica

a) ubicación

altas ramas ordinarias altas y medias

b) forma de los ápices

puntiagudos cortos puntiagudos largos
 romos cortos romos largos

5. Cistocarpos

a) forma

esférica ovoide

b) número de lóculos y ostiolas

2-2 2-1 1-1

c) agregación

en línea ramificados solitarios

d) dimensiones

largo:

ancho :

2.1.3. *Derbesia* sp

La lista de caracteres se obtuvo a partir de la morfología “típica” de las tres especies del género *Derbesia* en el PTM: *Derbesia marina*, *Derbesia vaucheriaeformis* (Harvey) J. Agardh y *Derbesia prolifica* Taylor. De la primera sólo existe el registro pero no cuenta con la descripción y de la segunda sólo hay una descripción.

Con base en lo anterior, el análisis morfométrico de *Derbesia* sp de La Ropa se realizó considerando los siguientes caracteres:

1. **Forma de crecimiento:** hábito.
2. **Forma de manifestación:** talla, patrón de ramificación y diámetro de las ramas.
3. **Anatomía:** dimensiones de los cloroplastos (largo y ancho) y número de pirenoides por cloroplasto.
4. **Estructuras reproductivas:** forma y disposición de los esporangios, dimensiones de los esporangios (largo y ancho), distancia entre esporangios, presencia o ausencia de pedicelo, dimensiones del pedicelo (largo y ancho), presencia o ausencia de septo y presencia o ausencia de mucrón.

El análisis morfométrico consistió de hacer observaciones al microscopio y tomar medidas de los caracteres mencionados anteriormente, registrando los datos en una tabla diseñada específicamente para este propósito (Tabla 6). Por cada muestra con *Derbesia* sp se midieron diez individuos. Por cada muestra se tomaron 10 especímenes de *Derbesia* sp para obtener las medidas celulares. Para el diámetro de las ramas y largo-ancho de los cloroplastos y los esporangios, se hicieron tres medidas, de manera que para cada muestra hay treinta datos por cada uno de estos caracteres.

Posteriormente se determinaron los intervalos de variación de todos los caracteres de *Derbesia* sp para ser comparados con los de *Derbesia marina* en el PTM y con los de diferentes especies de *Derbesia* del Pacífico y Atlántico americanos y de las Islas Británicas con la finalidad de obtener la variación completa de la especie.

La asignación del epíteto específico de *Derbesia* sp se hará con base en la mayor similitud de sus caracteres con los de las diferentes especies del género.

Tabla 6. Un ejemplo del formato de registro de caracteres para el análisis morfométrico de *Derbesia* sp 1.

Número PTM: 6339

1. Forma de crecimiento

a) Hábito: céspedes

2. Forma de manifestación

a) Talla: 1.5 mm

b) Tipo de ramificación: dicotómica

c) Diámetro de las ramas: 30.25 μm

3. Anatomía

a) Dimensiones de los cloroplastos

largo: 3.6-4.7 μm

ancho: 3.8-4.7 μm

b) Número de pirenoides por cloroplasto: 1

4. Estructuras reproductivas

a) Forma y disposición de los esporangios: laterales, ovalados

b) Dimensiones de los esporangios

ancho: 48.4 μm

largo: 72.6 μm

c) Distancia entre esporangios: esporangio único

d) Presencia o ausencia de pedicelo

e) Dimensiones del pedicelo

ancho: 12.3 μm

largo: 15.24 μm

f) Presencia-ausencia de septo y mucrón

septo ausente

mucrón ausente

2.2. Análisis de la variación de la riqueza, composición y abundancia de la comunidad en los tratamientos experimentales

Los parámetros estructurales más utilizados en el análisis de comunidades son principalmente riqueza, abundancia y composición (Franco *et al.*, 1997). Los cambios en estos parámetros a lo largo del tiempo fueron evaluados con el análisis de sus variaciones en cada experimento.

En este trabajo, se consideró por cada muestra que la riqueza es el número total de especies de algas, la composición es el inventario de dichas especies y la abundancia es una escala semicuantitativa de los siguientes valores relativos 1 = muy escaso, 2 = escaso, 3 = medio, 4 = abundante y 5 = muy abundante. La abundancia tuvo que ser relativizada ya que en las algas es difícil establecer los límites del individuo, por ejemplo especies clonales.

Se definieron dos categorías de especies con base en su permanencia a lo largo del tiempo, ocasionales (presentes en 1 y 2 meses) y constantes (presentes en 3 y 4 meses). Además, se calculó el porcentaje de variación en la composición específica de la siguiente manera:

$$\% \text{ de variación de la composición} = \frac{\text{especies ocasionales} - \text{especies constantes}}{\text{total de especies ocasionales y constantes}} \times 100$$

3. Fase de Gabinete

3.1. Base de Datos

Los datos generados a partir de este estudio fueron capturados en el Sistema de Información de la Sección de Algas del Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM. Los datos por muestra fueron los siguientes: número PTM, especies, abundancia y tratamiento; y por localidad: fecha de colecta, temperatura ambiente y del agua, salinidad y pH.

3.2. Elaboración de matrices de datos

Los datos de presencia-ausencia y abundancia por especie/muestra fueron vaciados en una matriz en el programa EXCEL.

3.3. Pruebas estadísticas

3.3.1. Análisis de la variación morfológica de *Hypnea* sp, *Gelidium* sp y *Derbesia* sp 1 en los tratamientos experimentales

Para determinar el grado de similitud entre la morfología “típica” de las especies seleccionadas y los tratamientos aplicados, se realizaron Análisis de Agrupamientos (Crisci y López-Armengol, 1983) con el programa STATISTICA.

El análisis de agrupamientos comprende técnicas que forman grupos (de muestras, en el caso de este trabajo) con base en su grado de similitud. Estos análisis incluyen las siguientes técnicas (Crisci y López-Armengol, 1983):

- a) Técnicas exclusivas. Forman grupos donde las muestras son exclusivas de un grupo particular y no pueden pertenecer a otro grupo que se halle en el mismo grupo o nivel.
- b) Técnicas no exclusivas. Forman grupos donde las muestras pueden pertenecer a más de un grupo en el mismo nivel o rango.
- c) Técnicas jerárquicas. Forman grupos que presentan rangos en los cuales las muestras o conjuntos de muestras forman parte de un grupo inclusivo.
- d) Técnicas no jerárquicas. Forman grupos que no exhiben rangos.
- e) Técnicas aglomerativas. Agrupan un número n de muestras en sucesivos conjuntos (siempre menor que n) para finalmente llegar a un solo grupo que contenga a las n muestras.
- f) Técnicas divisivas. Forman subconjuntos a partir de un conjunto que contiene a las n muestras.
- g) Técnicas secuenciales. Son aquellas en donde los grupos son formados uno a la vez hasta que se agota el conjunto total.
- h) Técnicas simultáneas. Son aquellas en donde los grupos son formados simultáneamente en una sola operación.

Operativamente, la técnica examina la matriz de similitud para localizar las muestras con el mayor valor de similitud (excepto la diagonal principal), se pueden formar conjuntos de pares de muestras (núcleos) o de más de dos muestras (grupos). Posteriormente se busca el próximo valor de mayor similitud, en este proceso puede ocurrir la formación de nuevos núcleos, la incorporación de una muestra a un núcleo o la fusión de los núcleos ya existentes. Esta etapa se repite formando núcleos y grupos hasta que se agota el número total de muestras.

La incorporación de nuevas muestras a los núcleos o grupos existentes se puede realizar por tres caminos diferentes:

- a) Ligamiento simple. Los grupos se forman considerando que el valor de similitud entre la muestra a incorporar y el núcleo o grupo existente sea igual al de la muestra a incorporar y la muestra del núcleo o grupo más parecido a ella, es decir el de mayor similitud.
- b) Ligamiento completo. Los grupos se forman considerando que el valor de similitud entre la muestra a incorporar y el núcleo o grupo existente sea igual al de la muestra a incorporar y la muestra del núcleo o grupo menos parecido a ella, es decir el de menor similitud.
- c) Ligamiento promedio. El valor de similitud entre la muestra a incorporar y el núcleo o grupo existente sea igual a la similitud promedio resultante de los valores de similitud de la muestra a incorporar y cada uno de los integrantes del núcleo o grupo.

El valor de similitud (al formar núcleos o grupos, incorporar nuevas muestras o fusionar núcleos o grupos ya existentes) se obtiene a partir de matrices derivadas. Éstas tienen su origen en la matriz de similitud original y se obtienen antes de cada etapa de agrupamiento. El valor de estas matrices está en función de la técnica de agrupamiento (simple, completo o promedio). El proceso de agrupamiento consiste en reconocer a partir de la matriz de similitud original, el par de muestras con el mayor valor de similitud. La matriz derivada tendrá una fila y una columna menos que la matriz original. En la matriz derivada se buscará el siguiente valor de mayor similitud y se formará la segunda matriz derivada. Este procedimiento se repite hasta lograr que todos los núcleos y grupos constituyan un grupo que contenga a todas las muestras.

3.3.2. Análisis de la variación de la riqueza, composición y abundancia de la comunidad en los tratamientos experimentales

Para determinar si hubo efecto de tratamiento, es decir si los cambios ocurridos en la comunidad se deben a la acción de los erizos y peces, se realizó la prueba de muestras pareadas de Wilcoxon (Rueda, 1980) con el programa STATISTICA. Para cada experimento fueron analizados los pares formados por el control y cada uno de los tratamientos restantes, por ejemplo para el experimento 1 se formaron los pares:

- a) control-exclusión de herbívoros
- b) control-presencia de erizos
- c) control-presencia de peces

3.3.3. Fenología

También se hizo un análisis fenológico por experimento, a lo largo del tiempo, que consistió en determinar el estado de cada talo, entre los siguientes:

1. Vegetativo vs. reproductivo.
2. Si reproductivo, entonces se determinó el tipo de estructura.

VIII. ANÁLISIS DE RESULTADOS

1. Análisis de la variación morfológica de *Hypnea* sp, *Gelidium* sp y *Derbesia* sp en los tratamientos experimentales

1.1. *Hypnea* sp

1.1.1. Análisis morfométrico de los especímenes de *Hypnea* sp de La Ropa

A. Resultados de morfometría y establecimiento de los intervalos de variación

El análisis morfométrico se hizo a partir de los caracteres que describen a la morfología típica de las especies de *Hypnea* (Tabla 4). En el anexo 2 se presentan los datos cuantitativos por espécimen/carácter obtenidos de este análisis.

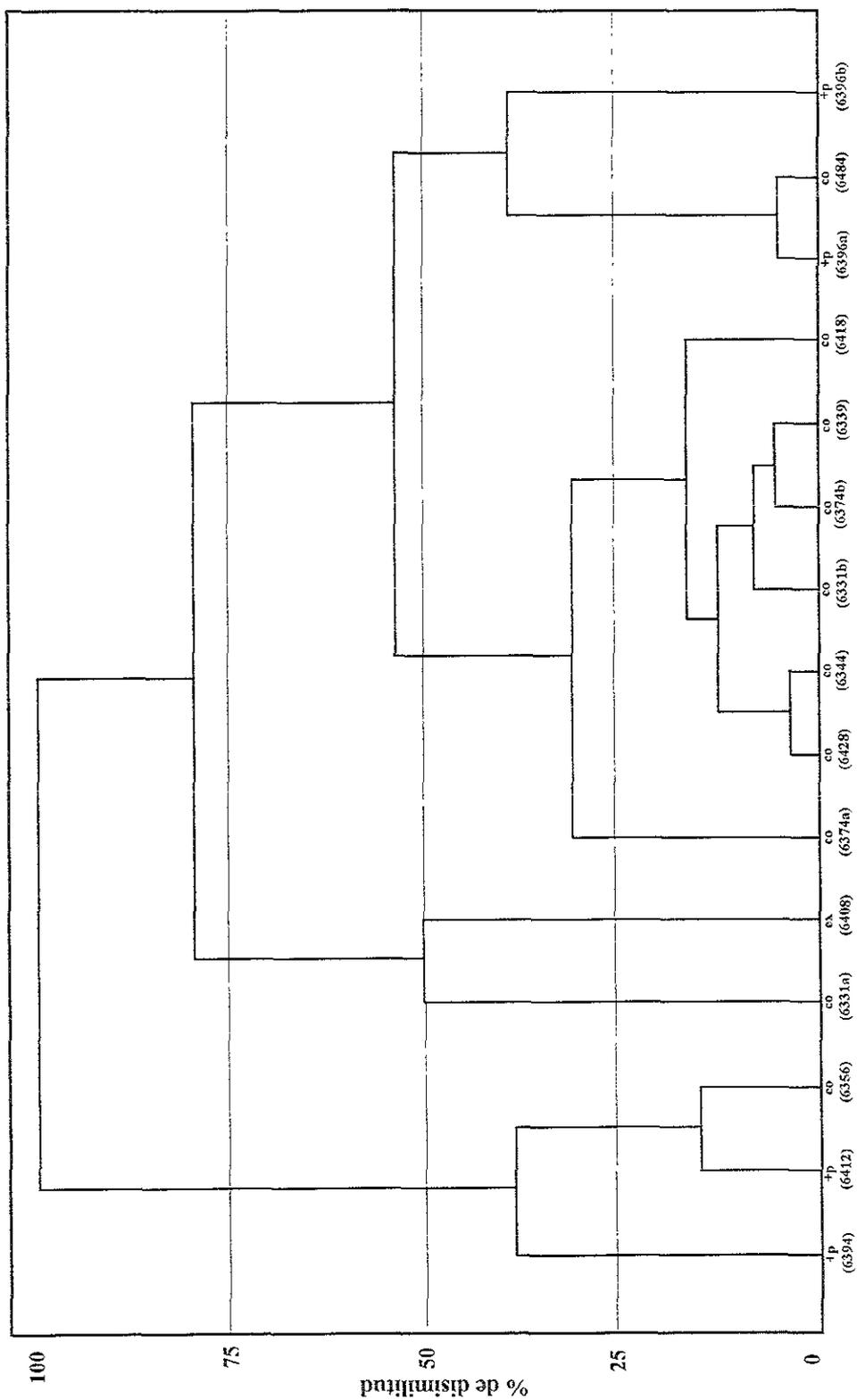
B. Análisis de agrupamientos para determinar el grado de similitud entre la morfología de las *Hypnea* sp y los tratamientos aplicados

El análisis de agrupamientos formó dos grupos con un 0% de similitud, ambos separados por el hábito (Fig. 5). Con un 50% de similitud hubo cuatro grupos definidos también por el hábito (Tabla 7).

Tabla 7. Grupos de *Hypnea* sp formados a nivel del 50% de similitud (la ausencia del dato de hábito es debida a que el material consistió de trozos de ramas).

Grupo	Número de muestra y tratamiento	Hábito
1	6394 y 6412 (tratamiento 4) 6356 (control)	sin dato
2	6331a (control) 6408 (tratamiento 2)	céspedes y matas enmarañadas grandes
3	6374a, 6428, 6344, 6331b, 6347b, 6339, 6418 (control)	matas pequeñas
4	6396a y 6396b (tratamiento 4) 6484 (control)	céspedes y matas pequeñas

Fig. 5 Análisis de agrupamientos de las muestras de *Hypnea* sp de La Ropa (co = control, ex = exclusión de peces y erizos, +p = presencia de peces)



El análisis de agrupamientos mostró que la variación morfológica de *Hypnea* sp no tuvo relación con los tratamientos aplicados, ya que tres de los cuatro grupos están conformados por especímenes de distintos tratamientos (Tabla 7), por lo que se descarta que la variación sea principalmente, resultado de la presencia-ausencia de los peces y los erizos. A pesar de la falta de correlación entre la variación morfológica y los tratamientos, esta especie mostró una morfología distinta de la que presentan las diferentes especies de *Hypnea* en la zona intermareal del PTM, por lo tanto se discutirán las implicaciones taxonómicas de dicha variación.

1.1.2. Implicaciones taxonómicas de la variabilidad morfológica de *Hypnea* sp

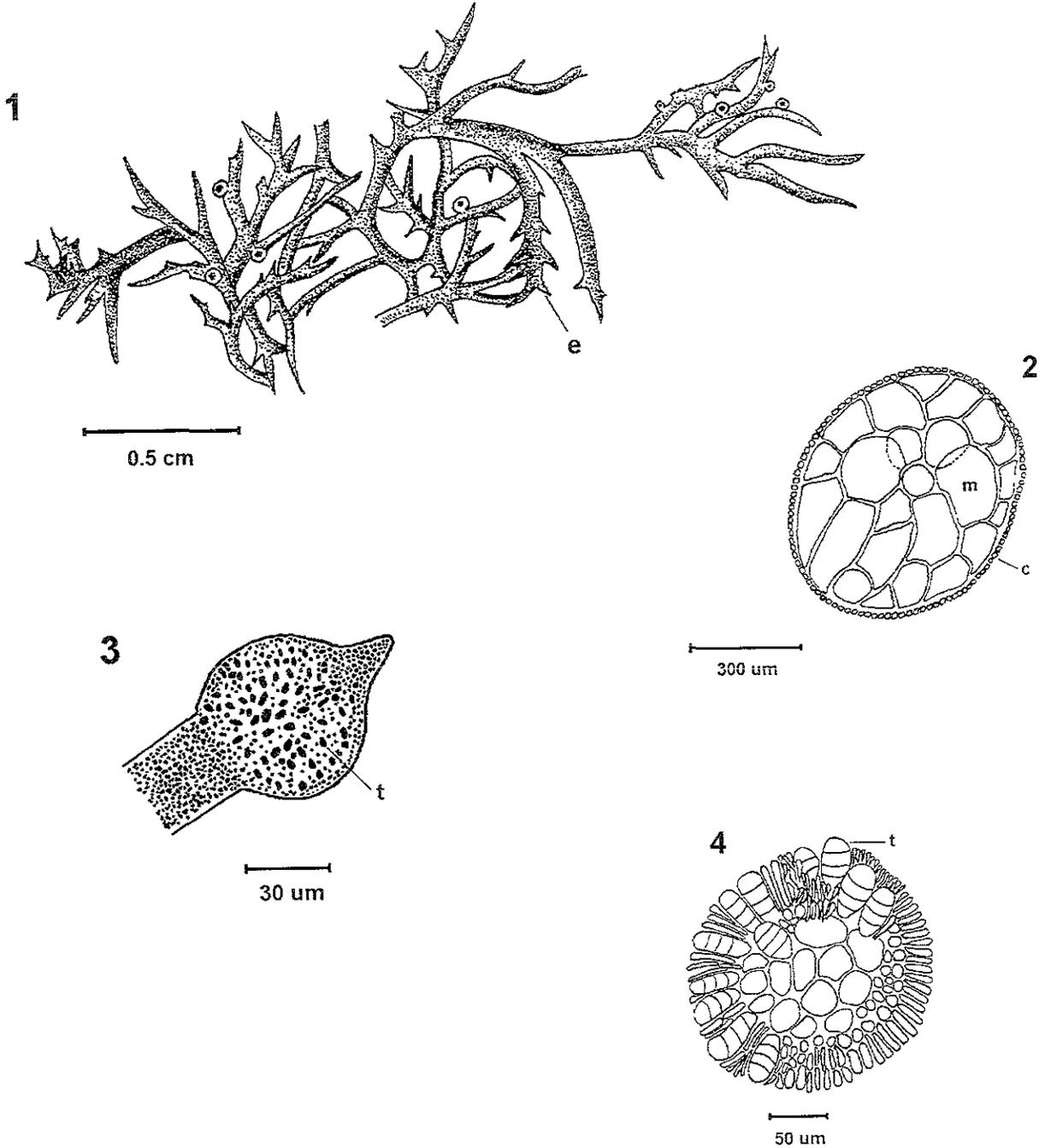
Debido a que la variación de *Hypnea* sp no fue debida principalmente a la presencia-ausencia de herbívoros, se llevó a cabo la determinación taxonómica, para ello se elaboró la descripción a partir de los datos del análisis morfométrico.

Talo litofítico, formando matas y céspedes enmarañados y anastomosados, con ramificación irregular o algunas veces alterna (Lámina I, Fig. 1); generalmente la ramificación es escasa y solo ocasionalmente es abundante. Las ramas son cilíndricas, delgadas a gruesas, de longitud variable, de no más de 5 mm, terminadas en punta; hay abundantes ramitas cortas en forma de espinas (Lámina I, Fig. 1). El ancho de las ramas es de 200-1000 μm . El número de hileras de células corticales es de 1-2 (Lámina I, Fig. 2), éstas tienen un ancho de 4.65-10.92 μm y una longitud de 5.58-18.13 μm . El número de hileras de células medulares (Lámina I, Fig. 2) es de 2-4, con un ancho de 20.9-209.25 μm y una longitud de 13.57-350.61 μm .

Las ramas tetrasporangiales son más cortas que las vegetativas, los soros (Lámina I, Fig. 3) pueden abarcar toda la rama o ubicarse separadamente en el tercio superior o medio o inferior. Los tetrasporangios (Lámina I, Fig. 4) tienen 16.27-30.33 μm de ancho y 22.08-62.31 μm de longitud.

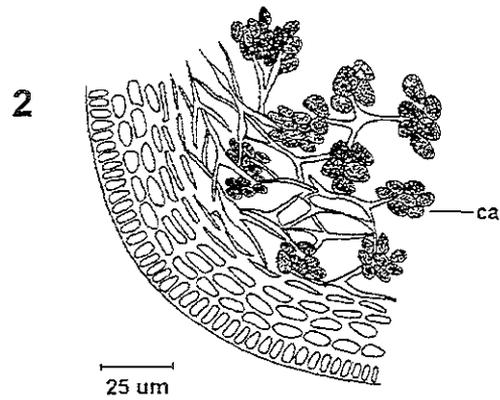
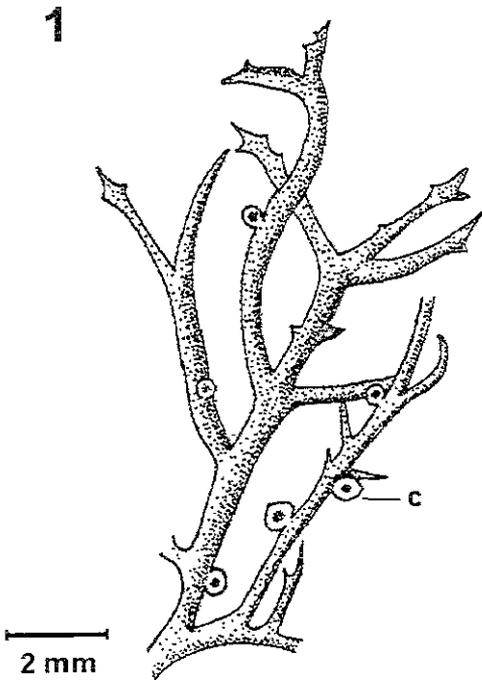
Los carposporangios (Lámina II, Fig. 1) se ubican a todo lo largo de las ramas, las carposporas (Lámina II, Fig. 2) tienen un ancho de 13.25-20.46 μm y una longitud de 20.92-37.66 μm .

Lámina I



Hypnea sp. Figura 1. Hábito mostrando ramificación y espinas (e). Figura 2. Corte transversal de una rama mostrando células corticales (c) y células medulares (m). Figura 3. Soro tetrasporangial (t = tetrasporangios). Figura 4. Corte transversal del soro tetrasporangial mostrando tetrasporangios (t).

Lámina II



Hypnea sp. Figura 1. Parte del hábito mostrando ramas con carposporangios (c). Figura 2. Corte transversal de un carposporangio mostrando carposporas (ca).

A partir de la descripción anterior se encontró que *Hypnea* sp presenta traslapes con las dos especies del género más ampliamente reportadas para el PTM, tanto en la zona intermareal como en la submareal: *Hypnea pannosa* e *Hypnea spinella*. La variabilidad de ambas especies en las costas del PTM según las descripciones consultadas (Taylor, 1945; Dawson, 1961; Flores-Pedroche, 1978; Candelaria, 1985; Dreckmann, 1987; León, 1986; Martinell, 1983; Treviño, 1986; Fragoso, 1991; López, 1993), es muy amplia y también se traslapan entre sí (Tablas 8 y 9).

Como se puede observar a partir de la síntesis de las descripciones de *H. pannosa* e *H. spinella* en el PTM, estas especies coinciden en varias características (Tabla 10):

1. El color y el hábito son semejantes.
2. La ramificación es abundante e irregular en ambas especies; algunas veces es alterna, pinnada, pinnada alterna irregular y pectinada a opuesta en *H. pannosa* e intrincada hasta radial en *H. spinella*.
3. El diámetro de las ramas es prácticamente el mismo, aunque las ramas de *H. pannosa* pueden ser hasta de 290 μm o más grandes.
4. Las ramas son subcilíndricas, cortas, semejantes a espinas en *H. pannosa*. En *H. spinella* son cilíndricas, más largas y las últimas ramas tienen forma de espinas.
5. El grado de anastomosis es mayor en *H. pannosa* que en *H. spinella*.
6. El número de hileras corticales es el mismo.
7. El diámetro de las células corticales se traslapa.
8. La longitud de las células corticales se traslapa, aunque en *H. spinella* son ligeramente (7.5 μm) más largas.
9. El diámetro y longitud de las células medulares se traslapa.
10. Los tetrasporangios en ambas especies se ubican alrededor de las ramas, aunque en *H. pannosa* se encuentran en la mayoría de los casos a un lado de las mismas.

Ya que es obvio que no existen caracteres claros de delimitación entre *H. pannosa* e *H. spinella* y que *Hypnea* sp de La Ropa coincide con ambas especies, se decidió hacer una comparación más, entre *Hypnea* sp y otras especies del género presentes en la región del PTM, cuyos datos fueron incluidos en los siguientes análisis de agrupamientos.

Tabla 8. Variación de los caracteres de *Hypnea pannosa* en las costas del Pacífico tropical mexicano.

Caracteres	Taylor (1945)	Dawson (1961a)	Flores-Pedroche (1978)	Candelaria (1985)
Tipo de sustrato				litofítico
Color		rojizo	rojo intenso	
Hábito	pequeñas matas enmarañadas	libremente a densamente intrincado-cespitoso formando matas o cojines irregulares	cojines más o menos postrados, muy enredados	cojines densos de 1 cm de grosor
Ramificación		irregularmente alterna en intervalos estrechos tendiendo a pinnada en las últimas ramitas cortas y agudas	muy irregular y en todos los planos	abundante, irregular, ejes intrincadamente entrelazados
Forma de las ramas	algunas ramas largas erectas, las ramas fértiles son elongadas	subcilíndricas	con terminación en punta	subcilíndricas, en ocasiones comprimidas
Diámetro de las ramas		0.5-2 mm	1 mm	0.8-1.2 mm
Células corticales			pequeñas bien coloreadas	
Dimensiones de las células corticales				5-10 µm diámetro
Células medulares			grandes e incoloras, disminuyen de tamaño hacia la corteza	
Dimensiones de las células medulares				115-160 µm diámetro
Tetrasporangios		soros tetrasporangiales en forma de silla de montar, en un lado de la ramita y algunas veces alrededor		no se observaron
Cistocarpos		no se observaron		no se observaron

Tabla 8. Continuación

Caracteres	Treviño (1986)	Fragoso (1991)	López (1993)
Tipo de sustrato		litofítico	litofítico
Color	verde oscuro y rojo marrón	rojo brillante a rosa claro	gunda a rosa claro
Hábito	cespitoso, erecto, matas muy densas y enmarañadas	cojines densos	cespitoso, matas densas y enmarañadas
Ramificación	abundante, ramas de primer orden pinada alterna irregular (en la base) y pectinada a opuesta (en el ápice), ramas de segundo orden: terminación imparipinnada	abundante e irregular, entrelazada y anastomosada	abundante e irregular
Forma de las ramas	muy cortas, juntas, contorsionadas, con ápices espiniformes, terminando en 3 espinas	subcilíndricas	subcilíndricas muy anastomosadas
Diámetro de las ramas	0.5 mm	1290 µm	0.8-1.0 mm
Células corticales	1 (2) hileras de células corticales		
Dimensiones de las células corticales	7.3-13 µm diámetro 7.3-10 µm largo	7.5-14.4 µm diámetro	45 µm diámetro
Células medulares	2-3 hileras de células medulares		
Dimensiones de las células medulares	41-97 µm diámetro 63-164 µm largo	75-137.5 µm diámetro 87.5-172.5 µm largo	171-189 µm diámetro
Tetrasporangios	no se observaron		45-62.5 µm/20-27.5 µm
Cistocarpos	no se observaron		no se observaron

Tabla 9. Variación de los caracteres de *Hypnea spinella* en las costas del Pacífico tropical mexicano.

Caracteres	Taylor (1945)	Dawson (1961a)	Martinell (1983)	Dreckmann (1987)
Tipo de sustrato		rocoso		
Color			rojo guinda	verde oscuro (azulado)
Hábito	pequeñas matas enmarañadas	cespitoso, formando tufo pequeños o matas de 10-15 mm de alto	eje postrado enrollado sobre sí mismo	talos enmarañados con anastomosis frecuentes entre las ramas y ejes
Ramificación		irregular densa e intrincada	ramificación abundante, irregular a lo largo del eje central	radialmente, con abundantes ramitas en forma de cuerno y sin ramas alargadas
Forma de las ramas	no son característicamente elongadas	cilíndricas, las últimas ramas muy cortas, agudas en forma de espinas	pequeñas ramificaciones secundarias a manera de espinas, en algunos puntos se observan ramificaciones anastomosadas	con constricciones en las bases
Diámetro de las ramas		400-600 µm	800 µm	450-600 µm
Células corticales				
Diámetro células corticales			10-15 µm	
Células medulares				
Diámetro células medulares			25-100 µm	
Tetrasporangios		soros en las ramas más cortas formando un tapón circundante o cubriendo la totalidad de la rama o formando una banda gruesa bajo en ápice	no se observaron	no se observaron
Cistocarpos		no se observaron	no se observaron	no se observaron

Tabla 9. Continuación

Caracteres	León (1986)	Fragoso (1991)	López (1993)
Tipo de sustrato	epilítico	litofítico	litofítico
Color	rosa intenso a verdoso	rosa claro a verde olivo opaco	rosa a verde
Hábito	pequeños matorrales densamente ramificados, de hasta 2 cm de altura	cojines laxos	matas poco densas
Ramificación	irregular multifaria	abundante, irregular, poco anastomosada, libre y erecta	abundante e irregular, poco anastomosada
Forma de las ramas	cortas con apariencia de espinas múltiples cuando son incipientes, ramas mayores densamente entremezcladas y aparentemente adheridas unas a otras		subcilíndricas, semejantes a pequeñas espinas
Díametro de las ramas	596-696 μm en la parte comprimida 795-1000 μm en la parte más grande	585-630 μm	585-630 μm
Células corticales	irregulares a redondeadas, 2 hileras de células medulares		
Dimensiones de las células corticales		3.5-12.5 μm diámetro 7.5-17.5 μm largo	5.25-7.35 μm diám
Células medulares			
Dimensiones de las células medulares	140-180 μm	50-87.5 μm diámetro 92.5-145 μm largo	45-55 μm diámetro
Tetrasporangios	no se observaron	no se observaron	no se observaron
Cistocarpios	no se observaron	no se observaron	no se observaron

Tabla 10. Síntesis de las descripciones de *Hypnea pannosa* e *H. spinella* para el Pacífico tropical mexicano (información tomada de las Tablas 8 y 9) y de *Hypnea* sp de La Ropa.

Caracteres	<i>Hypnea pannosa</i>	<i>Hypnea spinella</i>	<i>Hypnea</i> sp 1
Sustrato	Litofítico	Litofítico	Litofítico y epizoico
Color	Rojo intenso a rosa claro	Rojo intenso, rosa claro a verde olivo	Rosa claro
Hábito	Matas, céspedes o cojines densos enmarañados	Cespitoso formando tufos o matas, pequeños matorrales o cojines laxos con anastomosis escasa o frecuente de 1-2 cm de alto	Matas y céspedes enmarañados y anastomosados
Ramificación	Abundante, irregular en todos los planos o irregularmente alterna tendiendo a pinnada en las últimas ramas y pinnada alterna irregular en la base y pectinada a opuesta en el ápice	Desde irregular, abundante e intrincada hasta radial con ramas en forma de cuerno	Irregular o algunas veces alterna, generalmente la ramificación es escasa y solo ocasionalmente es abundante.
Forma de las ramas	Subcilíndricas terminadas en punta, semejantes a espinas, en ocasiones comprimidas muy cortas, juntas y contorsionadas	Cilíndricas, las últimas son muy cortas y agudas, con forma de espinas, anastomosadas en ocasiones	Cilíndricas delgadas a gruesas, de longitud variable, de no más de 5 mm, terminadas en punta, hay abundantes ramitas cortas en forma de espinas
Diámetro de las ramas	500-1290 μm	500-1000 μm de diámetro	200-1000 μm de diámetro
Núm. de hileras de células de corteza	1(2) células bien coloreadas	2 de forma irregular a redondeada	1-2
Diámetro y longitud de las células corticales	4.5-14.4 μm de diámetro 7.3-10 μm de longitud	3.5-12.5 μm de diámetro 7.5-17.5 μm de longitud	4.65-10.92 μm de diámetro 5.58-18.13 μm de longitud
Núm. de hileras de células de la médula	2-3 grandes e incoloras que disminuyen de tamaño hacia la corteza	--	2-4
Diámetro y longitud de las células medulares	41-189 μm de diámetro 63-172.5 μm de longitud	25-180 μm de diámetro 92.5-145 μm de longitud	Con un ancho de 20.9-209.25 μm y una longitud de 13.57-350.61 μm .
Tetrasporangios	Soros en forma de silla en un lado de las ramas, a veces alrededor	Se ubican en las ramas más cortas formando una tapa que cubre la rama o formando una banda gruesa bajo el ápice	Las ramas tetrasporangiales son más cortas que las vegetativas, los soros pueden abarcar toda la rama o ubicarse separadamente en el tercio superior, medio o inferior. Los tetrasporangios miden 16.27-30.33 μm de ancho y 22.08-62.31 μm de longitud
Cistocarpos	No se observaron	No se observaron	Los carposporangios se ubican a todo lo largo de las ramas, las carposporas tienen un ancho de 13.25-20.46 μm y una longitud de 20.92-37.66 μm

1.1.3. Análisis de agrupamientos para determinar el grado de similitud entre especies de *Hypnea*

Los análisis se realizaron utilizando los datos morfométricos de los especímenes de *Hypnea* sp y de las descripciones de cinco especies del mismo género: *Hypnea cervicornis*, *H. johnstonii*, *H. pannosa*, *H. spinella* e *H. valentiae*. Cabe señalar que *H. cervicornis* es sinónimo de *H. spinella* (Haroun y Prud'homme, 1993 en Silva *et al.*, 1996). A pesar de que en las descripciones de ambos taxa en las costas del Pacífico americano hay similitudes, también hay diferencias significativas, por lo que en este trabajo serán manejados como especies distintas con la finalidad de hacer un análisis más detallado de los caracteres. El análisis incluye todos los caracteres utilizados por diversos autores para separar a las especies del género. El primer análisis se hizo con los caracteres vegetativos y reproductivos cualitativos y cuantitativos y el segundo con los caracteres vegetativos y reproductivos cualitativos con la finalidad de determinar si el análisis discrimina entre ambos tipos de caracteres (cuali y cuantitativos).

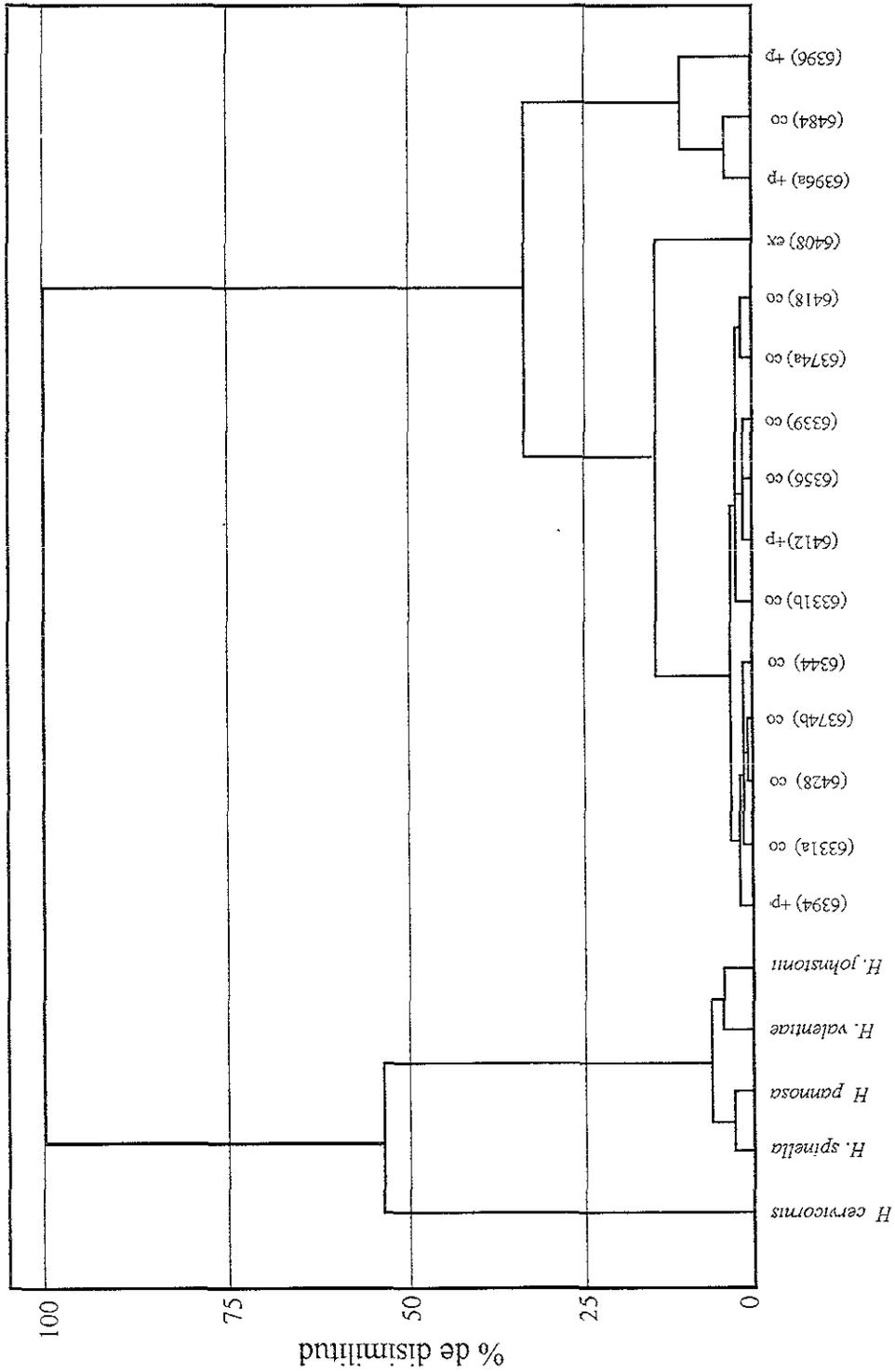
a) Análisis de los caracteres vegetativos y reproductivos (cualitativos y cuantitativos)

Con un 0% de similitud se formaron dos grupos definidos por el hábito y el tipo de ramificación (Fig. 6). En el grupo 1 (Tabla 11) están *H. cervicornis*, *H. spinella*, *H. pannosa*, *H. valentiae* e *H. johnstonii*. De las cinco especies, tres son morfológicamente semejantes entre sí: *H. pannosa*, *H. spinella* e *H. cervicornis* porque forman céspedes, matas o cojines y la ramificación siempre es irregular. Las dos restantes, *H. johnstonii* e *H. valentiae*, tienen un hábito completamente diferente, arbustivo y ramificación libre y laxa. En el grupo 2 (Tabla 11) están todos los especímenes de *Hypnea* sp que forman matas y céspedes, la mayoría de las veces enmarañados y anastomosados.

Con un 95 % de similitud (Fig. 7) hubo ocho grupos (Tabla 11), también delimitados por el hábito y el tipo de ramificación. De todos estos agrupamientos es clara la separación de *H. cervicornis*, en tanto que *H. spinella* se relaciona con *H. pannosa*, lo mismo ocurre con *H. valentiae* e *H. johnstonii*.

En lo referente a *Hypnea* sp, no fue posible establecer una correlación entre la morfología y los

Fig. 6 Análisis de agrupamientos de los caracteres vegetativos y reproductivos (cualitativos y cuantitativos) de *Hypnea cervicornis*, *H. johnstonii*, *H. pannosa*, *H. spinella*, *H. valentiae* e *Hypnea* sp (co = control, ex = exclusión de peces y erizos, +p = presencia de peces)



tratamientos ya que los cuatro grupos formados incluyeron muestras de distintos tratamientos (Tabla 11).

Tabla 11. Grupos formados con un 95% de similitud.

Grupo	Especies	Descripción
1	<i>H. cervicornis</i>	hábito: cespitoso intrincado ramificación: dicotómica irregular
2	<i>H. spinella, H. pannosa</i>	hábito: céspedes, matas y cojines ramificación irregular
3	<i>H. valentiae</i>	hábito: arbustivo ramificación: libre y laxa
4	<i>H. johnstonii</i>	hábito: arbustivo ramificación libre y decumbente cerca de la base
5	<i>Hypnea sp</i> PTM 6394 (tratamiento 4) PTM 6331a (control) PTM 6428 (control) PTM 6374b (tratamiento 2) PTM 6344 (control) PTM 6331b (control) PTM 6412 (tratamiento 4) PTM 6356 (control) PTM 6339 (control) PTM 6374a (control) PTM 6418 (control)	hábito: céspedes y matas enmarañadas y pequeñas ramificación: ausente, irregular y alterna
6	PTM 6408 (tratamiento 2)	hábito: matas enmarañadas ramificación: irregular, tendiendo a alterna
7	PTM 6396a (tratamiento 4) PTM 6484 (control)	hábito: matas pequeñas ramificación irregular
8	PTM 6396b (tratamiento 2)	hábito: céspedes ramificación: irregular

b) Análisis de los caracteres vegetativos y reproductivos (cualitativos)

Con un 0% de similitud y al igual que en el análisis de agrupamientos anterior, resultaron dos grupos separados por el hábito y la ramificación (Fig. 8). Hubo diez grupos con un 80% de similitud definidos por el hábito, el cual se describe para las cinco especies de *Hypnea* en la Tabla 11. El grupo formado por PTM 6331a, 6331b, 6428, 6344, 6339 (todos controles), 6374b (tratamiento 2) y 6408 (tratamiento 2) son matas grandes enmarañadas. El grupo formado por 6396a (tratamiento 4), 6374a y 6418 (ambos controles) son matas pequeñas aisladas. Los especímenes 6412 (tratamiento 4), 6394 (tratamiento 4) y 6356 (control) están agrupados porque carecen del dato de hábito. El hábito de céspedes estoloníferos se presenta en el último grupo

Fig. 7 Acercamiento al 95% de similitud de la Fig. 6 (co = control, ex = exclusión de peces y erizos, +p = presencia de peces)

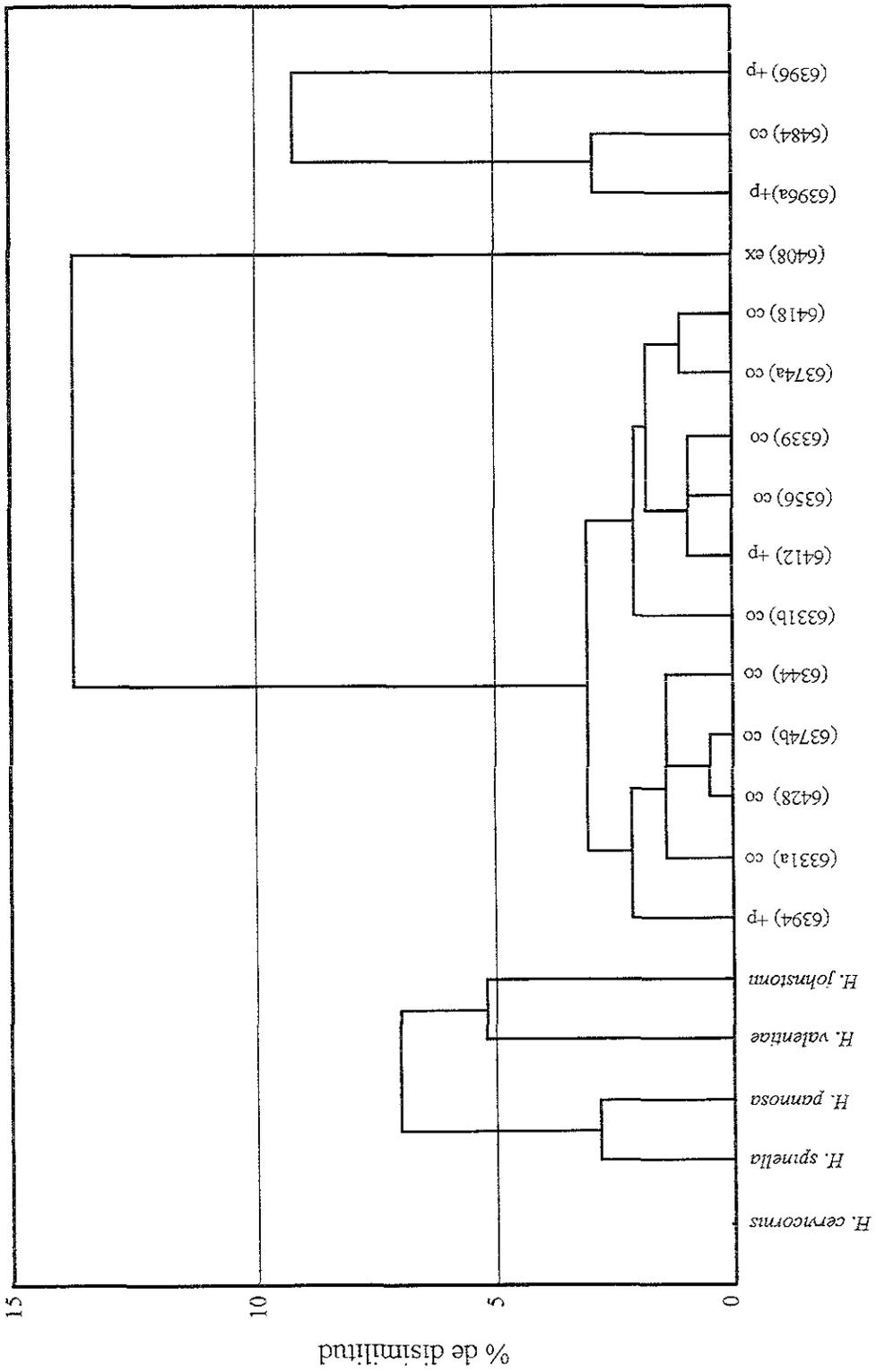
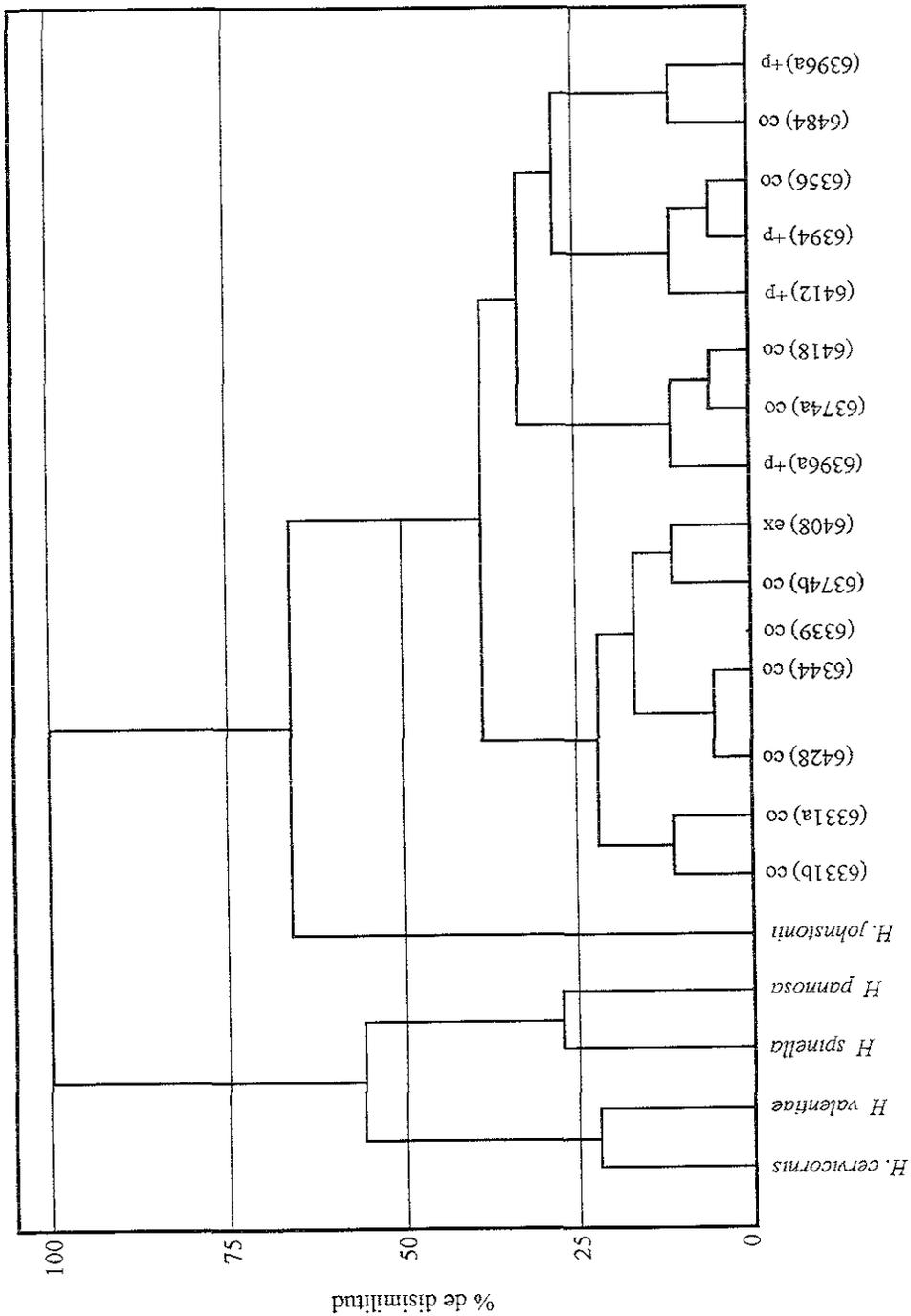


Fig. 8 Análisis de agrupamientos de los caracteres vegetativos y reproductivos (cualitativos) de *Hypnea cervicornis*, *H. johnstonii*, *H. pannosa*, *H. spinella*, *H. valentiae* e *Hypnea* sp (co = control, ex = exclusión de peces y erizos, +p = presencia de peces)



formado por 6484 (control) y 6396a (tratamiento 2).

Los criterios para segregar *H. pannosa* e *H. spinella* se basan en algunas características externas del talo, principalmente en el hábito, tipo de ramificación y forma de las ramas (Dawson, 1961; Taylor, 1945; Flores-Pedroche, 1978; Candelaria, 1985; Dreckmann, 1987; León, 1986; Martinell, 1983; Treviño, 1986; Fragoso, 1991; López, 1993), pero no sólo estos caracteres son muy semejantes entre las especies sino que hay traslapes que hacen muy difícil la identificación taxonómica (Tabla 10). Las características de las estructuras reproductoras como tetrasporangios, cistocarpos y espermatangios tienen un valor taxonómico importante, sin embargo dichas estructuras han sido observadas en casos excepcionales. Dawson (1961) reportó tetrasporangios para ambas especies, López (1993) registró las mismas estructuras únicamente en *H. pannosa* y Mendoza-González y Mateo-Cid (1998) sólo mencionaron la presencia de tetrasporangios en *H. spinella* y cistocarpos en *H. cervicornis* sin embargo no los describieron.

De lo anterior resultan dos aspectos: a) *Hypnea* sp presenta una variación muy similar a la de *H. pannosa* e *H. spinella* en el hábito, patrón de ramificación, forma de las ramas, dimensiones de las ramas y dimensiones de las células corticales y medulares (Tabla 10), por lo que no fue posible la asignación del epíteto específico a los especímenes de La Ropa y b) los caracteres de *H. pannosa* e *H. spinella* son prácticamente los mismos, indicando que entre estas especies no existen criterios precisos de delimitación (Tabla 10).

Al incorporar en el análisis los datos de otras especies del género en el PTM, *H. cervicornis*, *H. johnstonii* e *H. valentiae*, se encontró que las descripciones son muy ambiguas y escuetas ya que están elaboradas básicamente con tres caracteres cualitativos: hábito, ramificación y forma de las ramas, y carecen de otro tipo de información como caracteres cuantitativos.

Más aún, el análisis comparativo de las descripciones de las cinco especies (*H. pannosa*, *H. spinella*, *H. cervicornis*, *H. johnstonii* e *H. valentiae*) reveló que existe un manejo impreciso de algunos términos usados en estas descripciones. Por ejemplo, Taylor (1945) presenta una foto de *H. pannosa* (lámina 71, fig. 2), cuyo hábito es muy similar al presentado por Dawson (1961) para *H. spinella* (lámina 43, fig. 2). Sin embargo, Taylor (1945) no describió este carácter, el segundo

autor los describió como un talo cespitoso densa e intrincadamente ramificado formando tufos pequeños o matas.

Resulta obvio que para todas las especies hay carencias de información importante en cuanto a que algunos caracteres no son descritos adecuadamente a pesar de estar presentes y hay un manejo impreciso de éstos que no permite una diferenciación morfológica clara entre las especies; un problema adicional es que los caracteres sexuales (cistocarpos y espermatangios), considerados de alto valor taxonómico, sólo se han descrito para *H. valentiae*, impidiendo verificar que en todas las especies se presente el ciclo de vida alternante isomórfico que se ha generalizado para las especies del género en la literatura.

La problemática taxonómica del género explicada anteriormente, permite afirmar que *Hypnea* sp comparte características con *H. pannosa* e *H. spinella*, sin embargo éstas dos últimas no se pueden separar claramente porque sus intervalos de variación se traslapan (ver Tabla 10). Por lo tanto, a partir de este trabajo se encontró que son varias las consecuencias de esta problemática de segregación específica en el PTM:

1. *Hypnea* sp, *H. pannosa* e *H. spinella* son, efectivamente, 3 especies distintas y en consecuencia es necesario redescribirlas.
2. Las tres especies son una misma especie con un alto grado de variabilidad, lo que conlleva a tomar la decisión taxonómica de sinonimia.
3. *Hypnea pannosa* e *H. spinella* son la misma especie e *Hypnea* sp de La Ropa es una especie distinta, por lo que es necesario tomar las decisiones taxonómicas en función de una revisión detallada del material tipo y del PTM.
4. Certificar que la sinonimia entre *H. spinella* e *H. cervicornis* es efectivamente aplicable al PTM.

En consecuencia, es clara la necesidad de hacer una evaluación taxonómica de la utilidad de los caracteres hasta ahora manejados para la segregación específica y de buscar otros o la combinación de los mismos que permita delimitar con certeza a las especies de este género en el PTM.

1.2. *Gelidium* sp

1.2.1. Análisis morfométrico de los especímenes de *Gelidium* sp de La Ropa

Resultados de morfometría y establecimiento de los intervalos de variación

El análisis morfométrico se hizo a partir de los caracteres que describen a la morfología típica de las especies de *Gelidium* (Tabla 5). En el anexo 3 se presentan los datos cuantitativos por espécimen/carácter obtenidos en este análisis.

De la revisión preliminar de las muestras de esta tesis se seleccionaron las que contenían a *Gelidium*. Sin embargo, durante la realización del análisis morfométrico se detectó que en la mayoría de las muestras había especies de *Gelidiella* y no de *Gelidium*, las cuales sólo son distinguibles a través de un análisis anatómico puesto que la morfología externa es muy similar. De ahí el reducido número de ejemplares de *Gelidium* analizados: PTM 6362 (control), PTM 6368 (control), PTM 6370 (tratamiento 4) y PTM 6372 (control) que provienen de los experimentos llevados a cabo en este trabajo.

Debido a lo anterior y a pesar de la realización del análisis morfométrico, fue imposible establecer, con cuatro muestras, tres de las cuales corresponden al tratamiento control, el impacto real de la presencia-ausencia de peces y erizos sobre la morfología de *Gelidium* sp. No obstante, dada la información acumulada durante este trabajo y trabajos previos (Rodríguez, 1989; Rodríguez y López, 1999), es posible perfilar algunas de las implicaciones taxonómicas relacionadas con las especies de este género presentes en el PTM, incluyendo las reconocidas en el presente estudio.

1.2.2. Implicaciones taxonómicas de la variabilidad morfológica de *Gelidium* sp

Existen diversos problemas de índole taxonómico a nivel de especie para el género *Gelidium*, principalmente para aquellas consideradas como las especies “pequeñas” (de menos de 1 cm y hasta 2-3 cm de talla), pues no existen criterios de delimitación interespecífica válidos (Rodríguez, 1989; Rodríguez y López, 1999), por la alta variabilidad de su morfología externa y

por un significativo grado de convergencia de morfos entre las especies (Stewart, 1968; Rodríguez, 1989; Rodríguez *et al.*, 1993; Serviere-Zaragoza *et al.*, 1993).

Las especies pequeñas presentes en el PTM son *Gelidium crinale* (Turner) Gaillon ex Desm., *Gelidium galapagense* W.R. Taylor, *Gelidium microdentatum* Dawson, *Gelidium musciforme* (Taylor) Santelices, *Gelidium pusillum* (Stackhouse) Le Joly y *Gelidium sclerophyllum* W.R. Taylor.

Para *Gelidium pusillum* se ha producido una gran proliferación de registros que la hacen una de las especies del género más ampliamente distribuidas en el mundo, prácticamente no existe litoral que no presente un reporte, sin importar latitud ni otras condiciones geográficas, y han sido descritas innumerables variedades y formas que dan cuenta de la variación, supuestamente local, de dicha especie: *G. pusillum* var. *conchicola* Piccone et Grunow, *G. pusillum* var. *cylindricum* W.R. Taylor, *G. pusillum* var. *minusculum* Weber van Bosse (*G. minusculum* sensu Norris, 1992), *G. pusillum* var. *mucronatum* Dang y *G. pusillum* var. *pulvinatum* (C. Agardh) J. Feldmann (probablemente igual a *G. pulvinatum*).

La síntesis de las descripciones de *Gelidium pusillum* para el PTM es la siguiente (Rodríguez, 1989):

Talos de 1-2 cm de altura, formando tufos, saxícola y epizoica. Estolones rastreos cilíndricos adheridos por estructuras en forma de estaca. Ejes erectos de cilíndricos a comprimidos, 100-1500 μm de ancho y 100-300 μm de grueso, a veces los ejes se adhieren por discos o estacas secundarias, presentan un contorno claveteado, ápices redondeados o más o menos atenuados. Ramificación dística a veces, predominantemente irregular, ramas aplanadas. Células corticales superficiales redondeadas, de 4-5 μm de diámetro. Células medulares con paredes gruesas, médula restringida. Filamentos rizoidales longitudinales, entre la médula.

Soros tetrasporangiales ovales, ocupando la porción central de ejes y ramas aplanadas y con márgenes estériles. Cistocarpos en ramas semejantes a las esporófilas, anteridios en ramas semejantes a las otras dos.

Plantas abundantes en el intermareal y submareal medio en mares tibios.

Estudios realizados desde 1987 a la fecha con material del Pacífico americano determinado como *Gelidium pusillum*, generalmente proveniente de la zona intermareal, han permitido reconocer un alto grado de variación morfológica en todo el material designado con este nombre. Las costas del PTM no son una excepción aún cuando no se haya registrado la totalidad de las variedades y formas (Serviere-Zaragoza *et al.*, 1993).

Estudios morfológicos de *Gelidium microdentatum*, *G. pusillum* y *G. sclerophyllum* en el PTM (Rodríguez, 1989) revelaron similitud de morfos entre las tres especies en fases tempranas, aunque en *G. microdentatum* y *G. sclerophyllum* se reconocen claramente los caracteres segregativos en talos maduros, y en lo que se ha considerado como *G. pusillum* se presenta una extrema variación morfológica, incluso en talos adultos, haciendo suponer que ésta es un verdadero complejo específico.

Del análisis de la variación encontrada en los especímenes de *Gelidium pusillum* del PTM, que incluye el litoral comprendido entre Nayarit y Oaxaca, se han podido establecer seis morfologías distintivas (Rodríguez y López, 1999), descritas en la Tabla 12 y esquematizadas en: Lámina III, Figs. 1 y 2, Lámina IV, Figs. 4 y 5 y Lámina V, Figs. 6 y 7. El significado taxonómico de estas morfologías es aún incierto debido a la compleja situación taxonómica de *G. pusillum*.

1.2.3. Análisis de agrupamientos para la caracterización de morfos

Con la intención de valorar los seis morfos descritos para el PTM (Rodríguez y López, 1999), se hicieron los análisis de agrupamientos con el conjunto de los ejemplares de La Ropa y 48 muestras más de especímenes determinados como *Gelidium pusillum* provenientes de distintas localidades del PTM. Los caracteres taxonómicos en los cuales se basan los análisis fueron propuestos por Rodríguez (1989) para separar a las especies del género y son los mismos utilizados para describir a la morfología típica. El análisis se hizo con la totalidad de los caracteres, es decir vegetativos y reproductivos cualitativos y cuantitativos.

Con un 0% de similitud resultaron dos grupos (Fig. 9), el primero definido porque no hay datos de forma y frecuencia de la ramificación de los ejes erectos (Tabla 13).

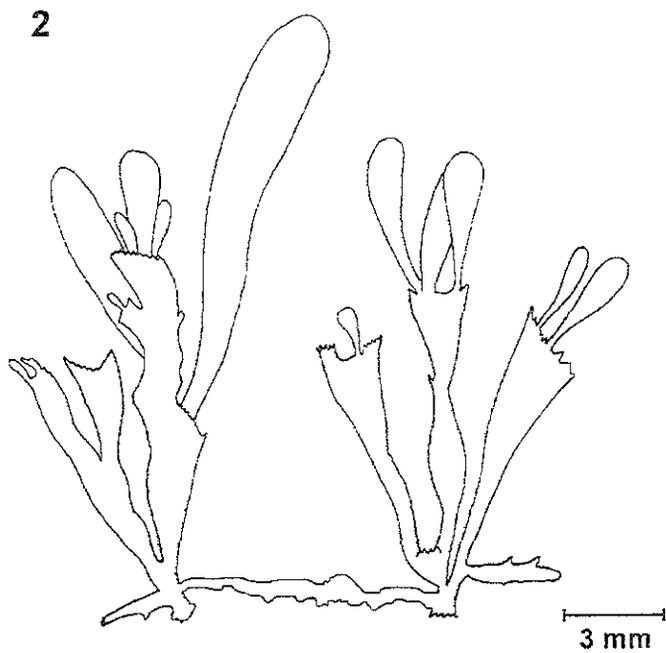
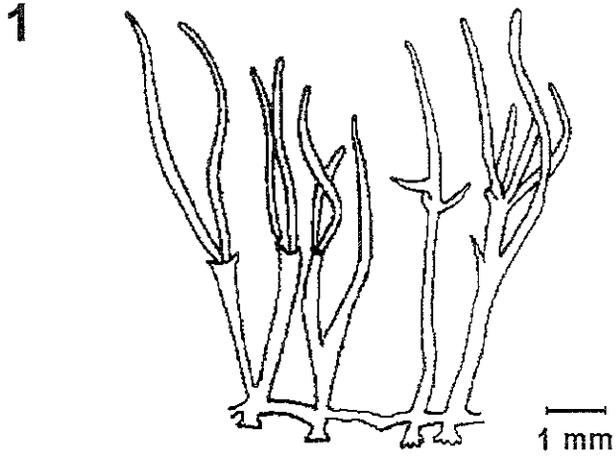
Tabla 12. Descripción de las 6 morfologías de *Gelidium* sp en el Pacífico tropical mexicano.

Características	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3
Forma del eje principal:			
- Porción inferior	cilíndrico	cilíndrico (corto)	cilíndrico (largo)
- Porción media	cilíndrico o subcilíndrico	complanado	cilíndrico-subcilíndrico
- Porción superior	cilíndrico o subcilíndrico	complanado	complanado
- Forma general	ensanchamiento gradual y a no más del doble (longilíneo)	ensanchamiento gradual o abrupto (más de 5 veces)	ensanchamiento gradual (2-3)
- Margen	liso	irregular	irregular
- Ápice	agudo ligero	redondeado o agudo con o sin atenuación	agudo ligero a agudo
Ramificación:			
- Ejes simples	subcilíndricos acintillados	acintillados amplios	---
- Porción inferior	irregular	irregular (opuesta-alterna) - cilíndrica + múltiple	irregular (alterna) - cilíndrica
- Porción media	irregular	irregular (opuesta-alterna) - complanada	múltiple - complanada
- Porción superior	múltiple	múltiple - complanada	múltiple - complanada
Número PTM	1093, 1114, 2699, 3022, 3001, 3312, 3312, 3313	106, 171, 177, 442, 488, 511, 561, 2732, 3048, 6362,	1068, 1093, 1503, 1510

Tabla 12. Continuación

Características	Grupo 4	Grupo 5	Grupo 6
Forma del eje principal:			
- Porción inferior	cilíndrico (corto y largo)	cilíndrico (corto y largo)	cilíndrico (largo)
- Porción media	complanado	complanado o subcilíndrico	cilíndrico-subcilíndrico
- Porción superior	complanado	complanado	complanado
- Forma general	ensanchamiento abrupto (-) o gradual (+) (3-5)	ensanchamiento abrupto (+) o gradual (-) (3-5) y gradual (+) o abrupto (-) (2-5)	ensanchamiento gradual (2) (3-4)
- Margen	liso	liso	liso
- Ápice	redondeado, agudo ligero	agudo ligero - agudo	agudo (a veces con "flagelo")
Ramificación:			
- Ejes simples	acintillados - estrechos	acintillados	acintillados - lanceolados
- Porción inferior	sin	sin (muy ocasionalmente unilateral) o irregular (opuesta-alterna)	irregular (opuesta) o unilateral (+)
- Porción media	irregular o múltiple	múltiple	irregular (opuesta-alterna) o múltiple (+)
- Porción superior	múltiple	múltiple	irregular (opuesta-alterna) o múltiple (+)
Número PTM	651, 676, 1497, 1997, 2074, 2207, 3021	1092, 1499, 1522, 1642, 2552, 2585, 2694, 2700, 3002, 2025, 6561, 6563	487, 2056, 2172, 2705, 3042, 6362, 6368, 6370, 6372, 6547, 6560, 6562

Lámina III

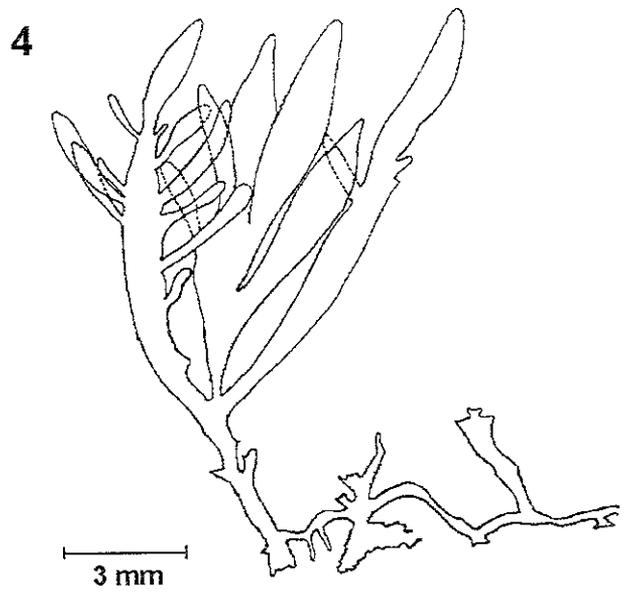
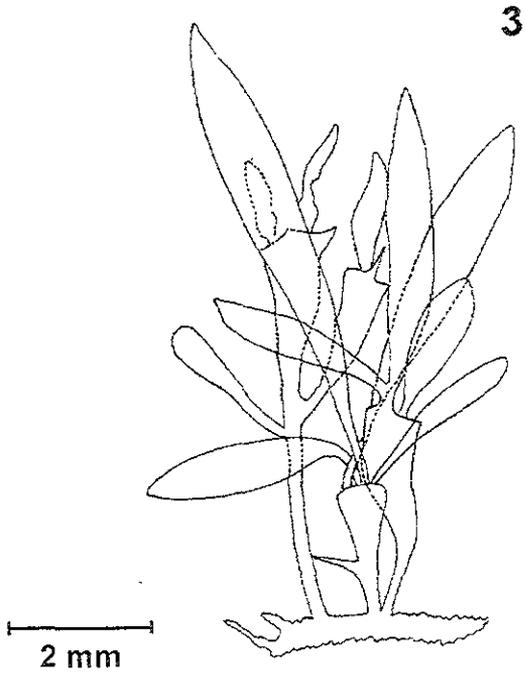


Gelidium sp.

Lámina III. Figura 1. Morfología tipo 1. Figura 2. Morfología tipo 2.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

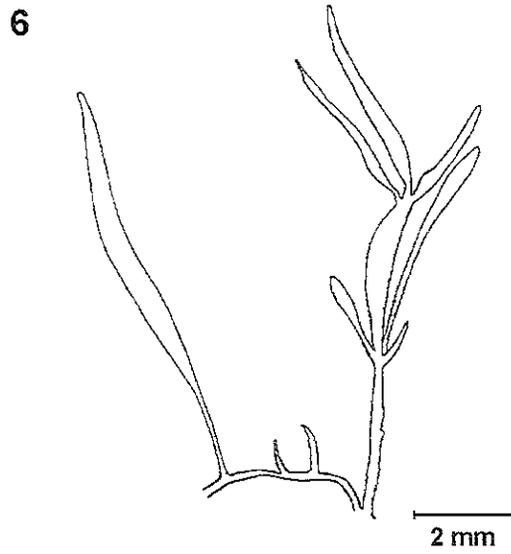
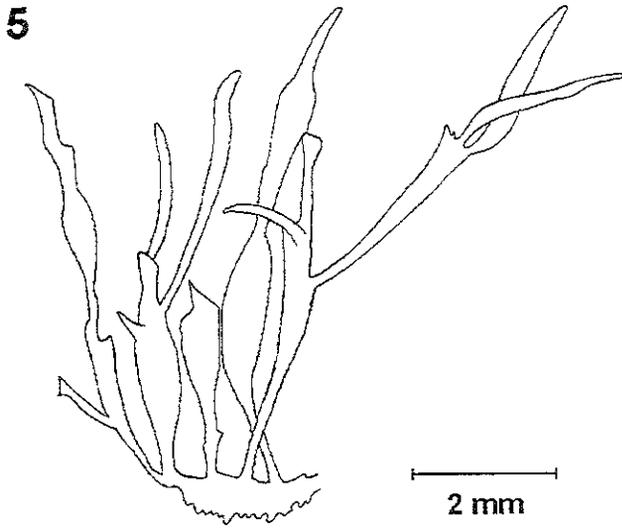
Lámina IV



Gelidium sp.

Lámina IV. Figura 3. Morfología tipo 3. Figura 4. Morfología tipo 4.

Lámina V



Gelidium sp.

Lámina V. Figura 5. Morfología tipo 5. Figura 6. Morfología tipo 6.

Fig. 9 Análisis de agrupamientos para la caracterización de grupos morfológicos de *Gelidium* sp (los números corresponden al número de muestra)

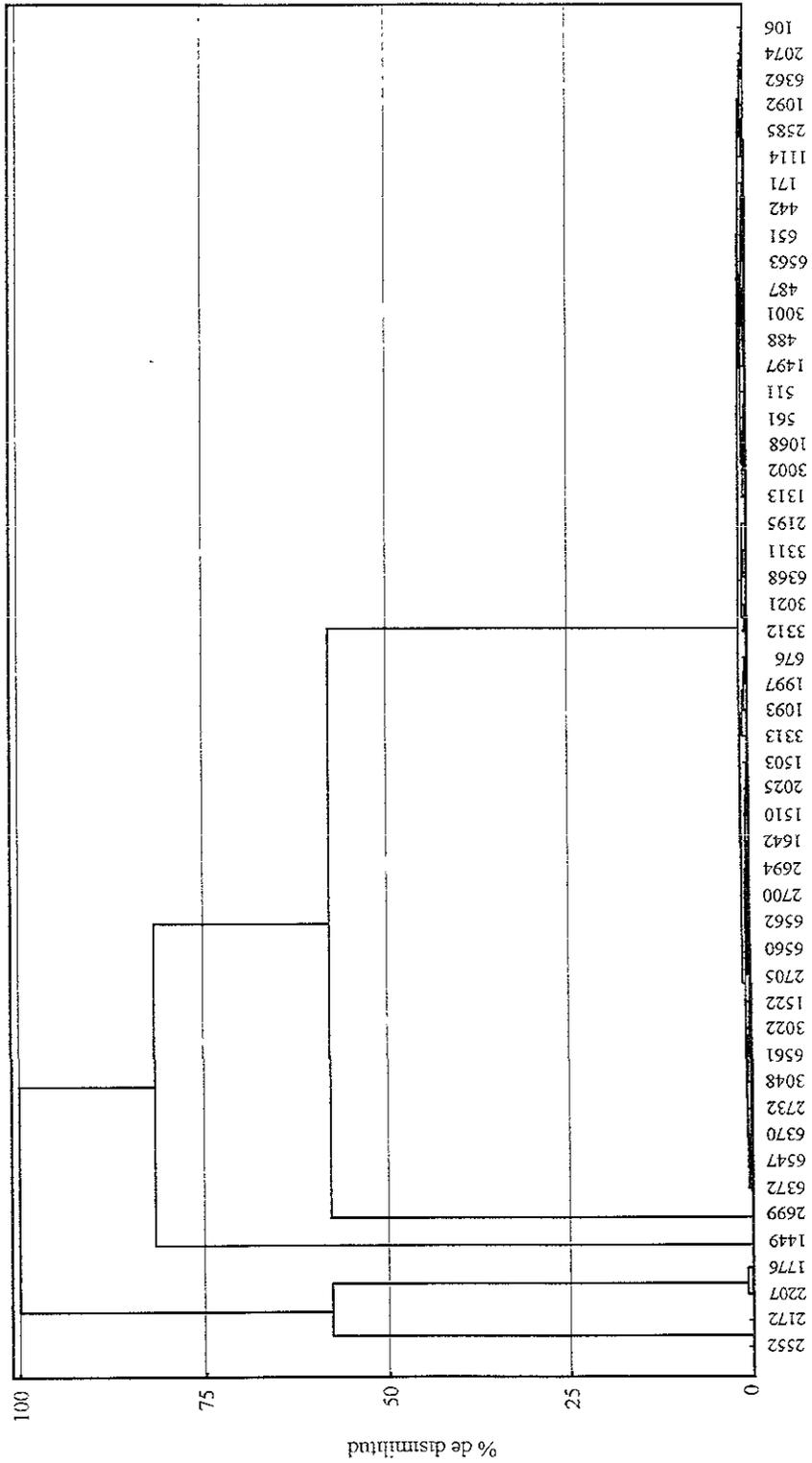


Tabla 13. Grupos formados con un 20% de similitud (* = especímenes de La Ropa)

Grupo	Número PTM
1	2552, 2172, 2207, 1776
2	1449
3	2699, *6372, 6547, *6370, 2732, 3048, 6561, 3022, 1522, 2705, 6560, 6562, 2700, 2694, 1642, 1510, 2025, 1503, 3313, 1093, 1997, 676, 3312, 3021, *6368, 3311, 2195, 1313, 3002, 1068, 561, 511, 1497, 488, 3001, 487, 6563, 651, 442, 171, 1114, 2585, 1092, *6362, 2074, 106

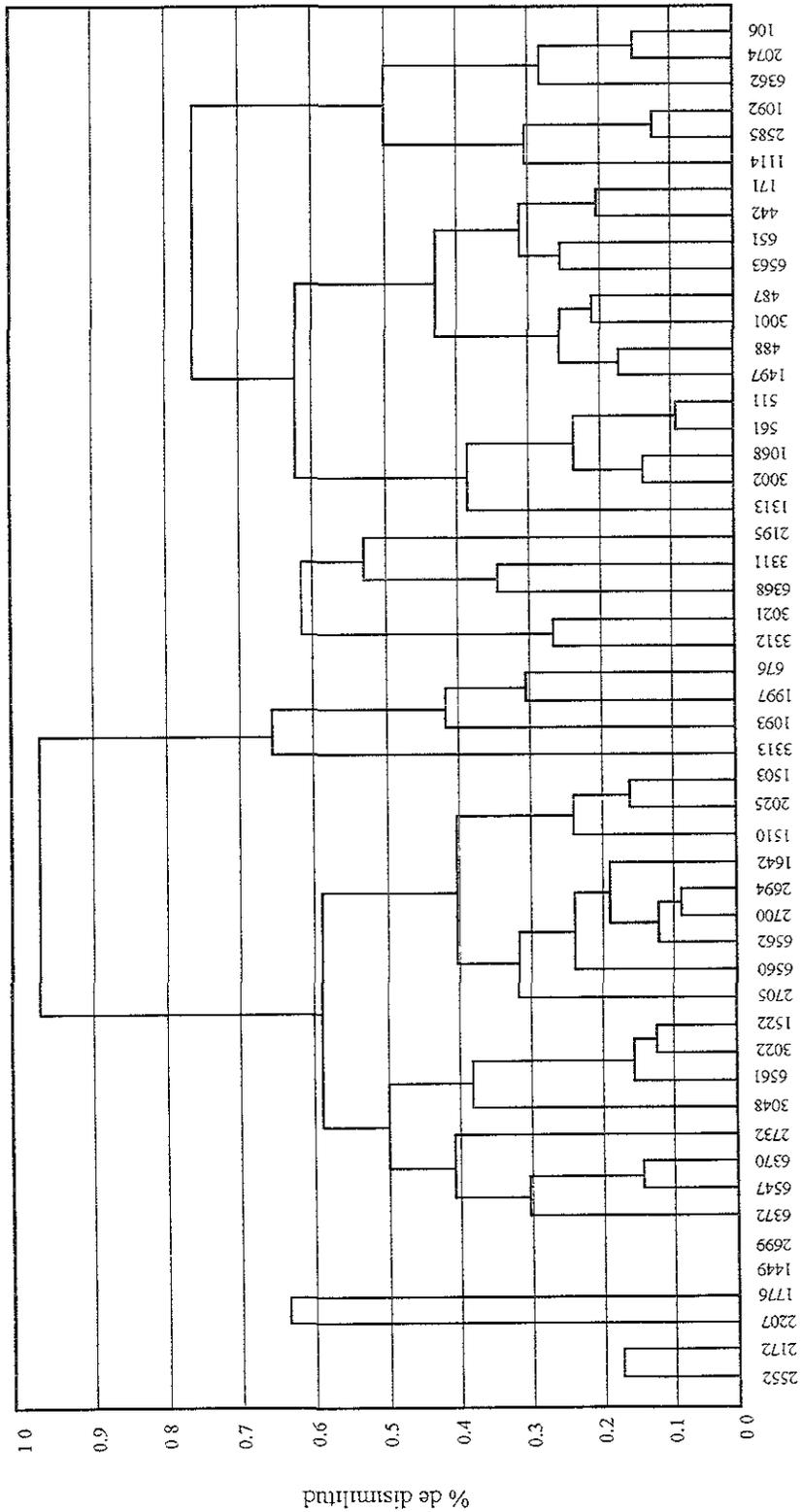
Con un 20 % de similitud resultaron tres grupos, el primero es igual al mencionado en el párrafo anterior, el segundo delimitado por la ausencia del dato de la forma de la porción superior del eje y el tercero que reúne al resto de los especímenes (Tabla 13).

El resto de los especímenes presentó un alto porcentaje de similitud, formando siete grupos con más de 99 % de similitud (Fig. 10). Los cuatro especímenes provenientes de este estudio se ubican en los siguientes grupos: PTM 6372 y PTM 6370 (grupo 1), PTM 6368 (grupo 4) y PTM 6362 (grupo 7).

El número de grupos formado con este análisis es semejante al propuesto por Rodríguez y López (1999). Sin embargo los especímenes se ubican en grupos distintos, incluyendo los de La Ropa, los cuales fueron reunidos en el grupo 6 del trabajo citado anteriormente. Aunque los caracteres de agrupación propuestos por Rodríguez y López (1999) (Tabla 12) y los de este estudio son los mismos, el análisis de agrupamientos les otorga un peso diferente. Lo anterior sugiere que es necesario realizar un mayor número de análisis de caracteres para ajustar y caracterizar nuevamente dichos grupos.

La importancia de definir los grupos radica en su posible significado taxonómico, es decir, si corresponden a variaciones de una misma especie o a taxa distintos. También es necesario hacer una correlación entre la variación de las seis morfologías y los ambientes en los que se encuentran. En caso no encontrar dicha tal correlación, entonces se puede descartar que la variación es ecológica.

Fig. 10 Acercamiento al 99% de similitud de la Fig. 9 (los números corresponden al número de muestra)



Independientemente de que resulten una o más especies, es necesario definir uno o varios epítetos ya que estudios recientes sobre especies de *Gelidium* en las costas europeas, que registran variaciones a nivel morfológico y molecular, han sugerido que *Gelidium pusillum*, reportada originalmente para Inglaterra, presenta notables diferencias morfológicas y moleculares con ejemplares de otras latitudes determinados como *G. pusillum* y por lo tanto su presencia debe ser tomada con precaución en otras regiones fuera de Europa (Freshwater y Rueness, 1994).

Todos los taxa antes mencionados presentan cistocarpos excepcionalmente en el PTM, característica fundamental para su ubicación genérica dentro de la familia Gelidiaceae. Actualmente, se ha establecido que las especies de *Gelidium* presentan cistocarpos con dos lóculos funcionales, las de *Pterocladia* tienen sólo uno, las de *Pterocladia* presentan una cavidad funcional en la madurez pero el desarrollo ontogenético indica que se forman dos, una de las cuales es suprimida por la caída de la pared intermedia en algún momento del desarrollo (Santelices y Hommersand, 1997), y finalmente, *Capreolia*, género hasta ahora monotípico, en cuyo proceso de desarrollo es omitida la formación del cistocarpo (Guiry y Womersley, 1993) y según los datos moleculares, efectivamente se presenta cierta diferenciación entre este género y *Gelidium* (Bailey y Freshwater, 1997). De acuerdo con lo anterior, la ausencia de cistocarpos en los ejemplares del PTM puede estar indicando la presencia de *Capreolia* en costas mexicanas, lo que implica que se requieren estudios morfológicos y moleculares para certificar o descartar su presencia y adscribir todas las especies al género correspondiente.

1.3. *Derbesia* sp 1

1.3.1. Análisis morfométrico de los especímenes de *Derbesia* sp 1 de La Ropa

A. Resultados de morfometría y establecimiento de los intervalos de variación

El análisis morfométrico se hizo a partir de los caracteres que describen a la morfología típica de las especies de *Derbesia* (Tabla 6). En el anexo 4 se presentan los datos cuantitativos por espécimen/carácter obtenidos en este análisis.

B. Análisis de agrupamientos para determinar el grado de similitud entre la morfología de *Derbesia* sp 1 y los tratamientos aplicados

El análisis de agrupamientos formó dos grupos con un 0% de similitud separados por el diámetro de las ramas, el ancho de los cloroplastos y el número de pirenoides (Fig. 11).

Con relación al diámetro de las ramas, el intervalo total de variación es de 8.88-128.91 μm y en la primera separación, el grupo más pequeño, incluye a un conjunto de individuos que presentan dimensiones contenidas en dicho intervalo pero con una variación estrecha (45.33-59.95 μm). El mismo fenómeno se observa con el intervalo del ancho de los cloroplastos, donde segrega cloroplastos entre 6.19-6.68 μm del total (2.14-9.8 μm). El caso del número de pirenoides es muy semejante, excepto porque se incluye un solo individuo que presenta tres pirenoides, cuando el resto alcanza hasta dos pirenoides.

Con una similitud del 50% se formaron tres grupos definidos por la longitud de los esporangios. El grupo 1 tiene esporangios de 392.4-430 μm de largo, el grupo 2, de 155-570 μm y el 3, de 44.7-88.8 μm , además de que este último grupo tiene la totalidad de los especímenes vegetativos.

Independientemente del grado de similitud, ninguno de los grupos formados tuvo relación con los tratamientos aplicados. El grupo 1 contiene especímenes provenientes de los tratamientos 2 y 3, el grupo 2 incluye todos los tratamientos y el 3 a los tratamientos 1, 2 y 4 (Tabla 14).

Fig. 9 Análisis de agrupamientos para la caracterización de grupos morfológicos de *Gelidium* sp (los números corresponden al número de muestra)

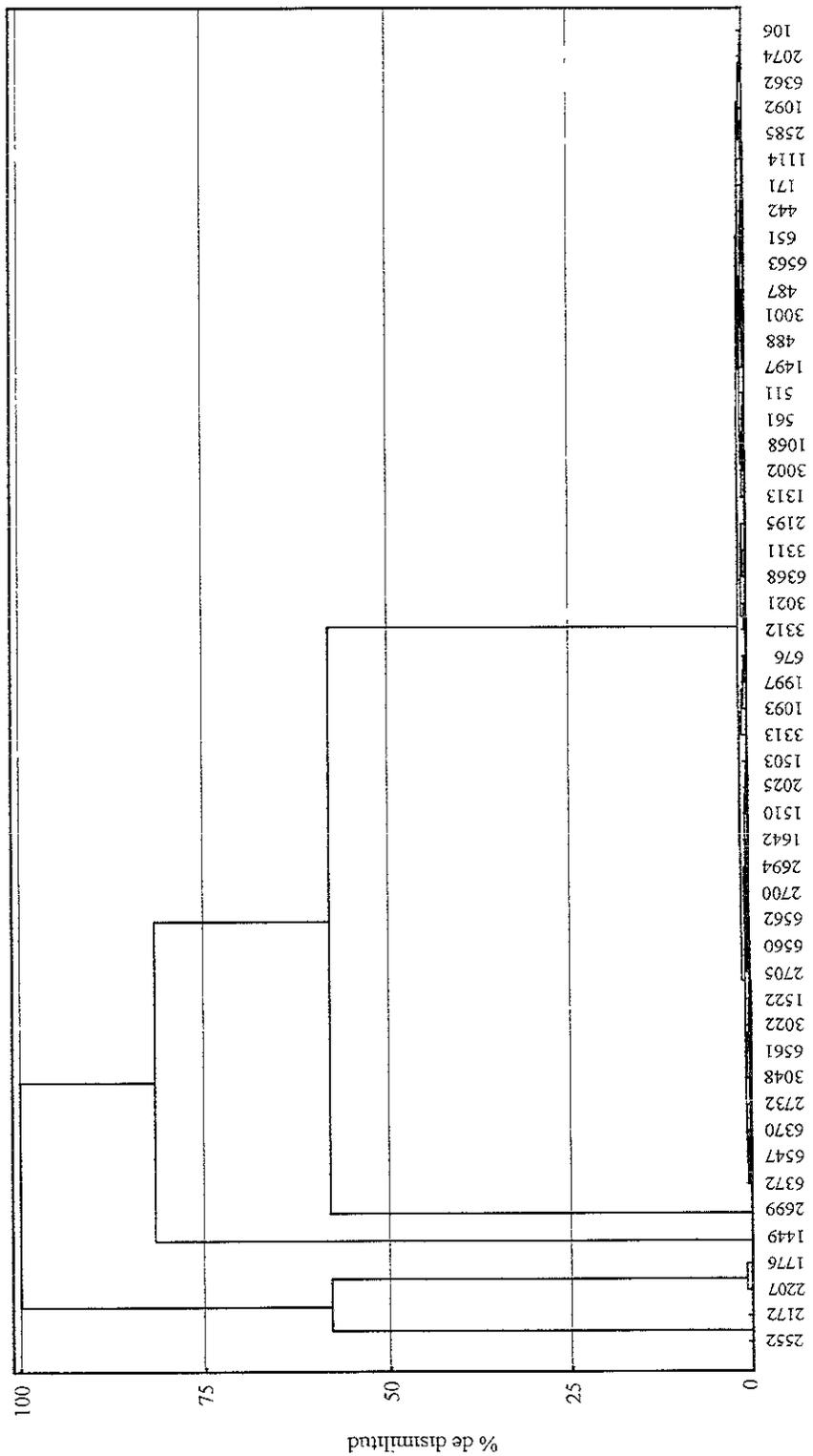


Tabla 14. Tratamientos en cada uno de los grupos formados con un 50% de similitud. Ninguno de los grupos está definido por un tipo de tratamiento.

Tratamiento	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3
Control		7, 8, 10 (PTM 6339) 22, 23, 25, 29 (PTM 6350)	1, 2, 3, 4, 5, 6, 9 (PTM 6339) 21, 24, 26, 27, 28, 30 (PTM 6350) 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40 (PTM 6368) 56 (PTM 6370) 78, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87 (PTM 6406)
Exclusión de erizos y peces	61, 68 (PTM 6374)	41, 47, 48 (PTM 6369) 62, 63 (PTM 6374)	42, 43, 44, 45, 46, 49 (PTM 6369) 64, 65, 66, 67 (PTM 6374) 69 (PTM 6371)
+ Erizos	73 (PTM 6406)	70, 71, 72, 74, 75, 76, 77 (PTM 6371)	
+ Peces		11, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 17, 20 (PTM 6343) 52, 54, 55, 60 (PTM 6370)	19 (PTM 6343) 50, 51, 53, 57, 58, 59 (PTM 6370)

Debido a que el análisis anterior mostró que la variación morfológica de los especímenes de *Derbesia* sp 1 no tuvo relación con los tratamientos aplicados, se descarta que dicha variación sea principalmente, resultado de la presencia-ausencia de los herbívoros, por lo tanto se consideran a continuación sus implicaciones taxonómicas.

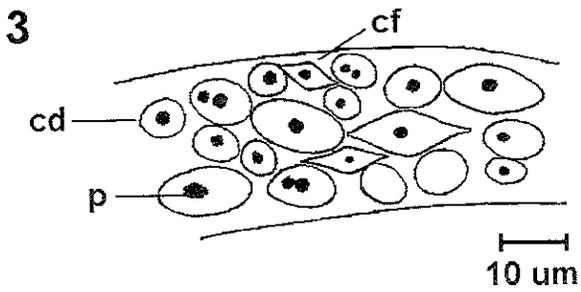
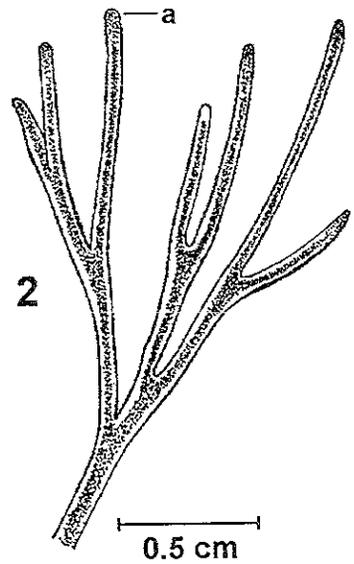
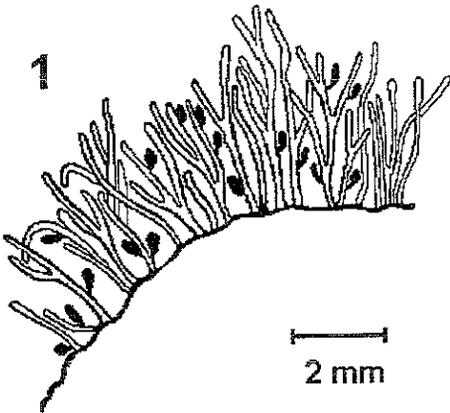
1.3.2. Implicaciones taxonómicas de la variabilidad morfológica de *Derbesia* sp 1

Con los datos morfométricos y considerando que los análisis de agrupamientos sugieren sólo variación intraespecífica, se elaboró la siguiente descripción de la especie, para llevar a cabo su determinación taxonómica:

Talos de hábito cespitoso, epizoico, variando desde escaso a muy denso sobre el sustrato (Lámina VI, Fig. 1). Color verde limón a verde opaco, de 1.0-4.0 mm de talla, compuestos de filamentos unicelulares atenuados distalmente con ápices redondeados (Lámina VI, Fig. 2), ramificados dicotómicamente (Lámina VI, Fig. 2) con un ángulo de 25-40°. El diámetro de las ramas es de 8.88-128.91 μm . Los cloroplastos son discoidales a fusiformes (Lámina VI, Fig. 3) y anastomosados, tienen un diámetro de 2.14-9.8 μm . Con 1-2 y hasta 3 pirenoides (Lámina VI, Fig. 3) o sin ellos.

Los esporangios pueden ser ovalados (Lámina VII, Fig. 1), en forma de basto (Lámina VII, Fig. 2), cilíndricos y romboidales (Lámina VII, Fig. 3) y su disposición es variable a lo largo

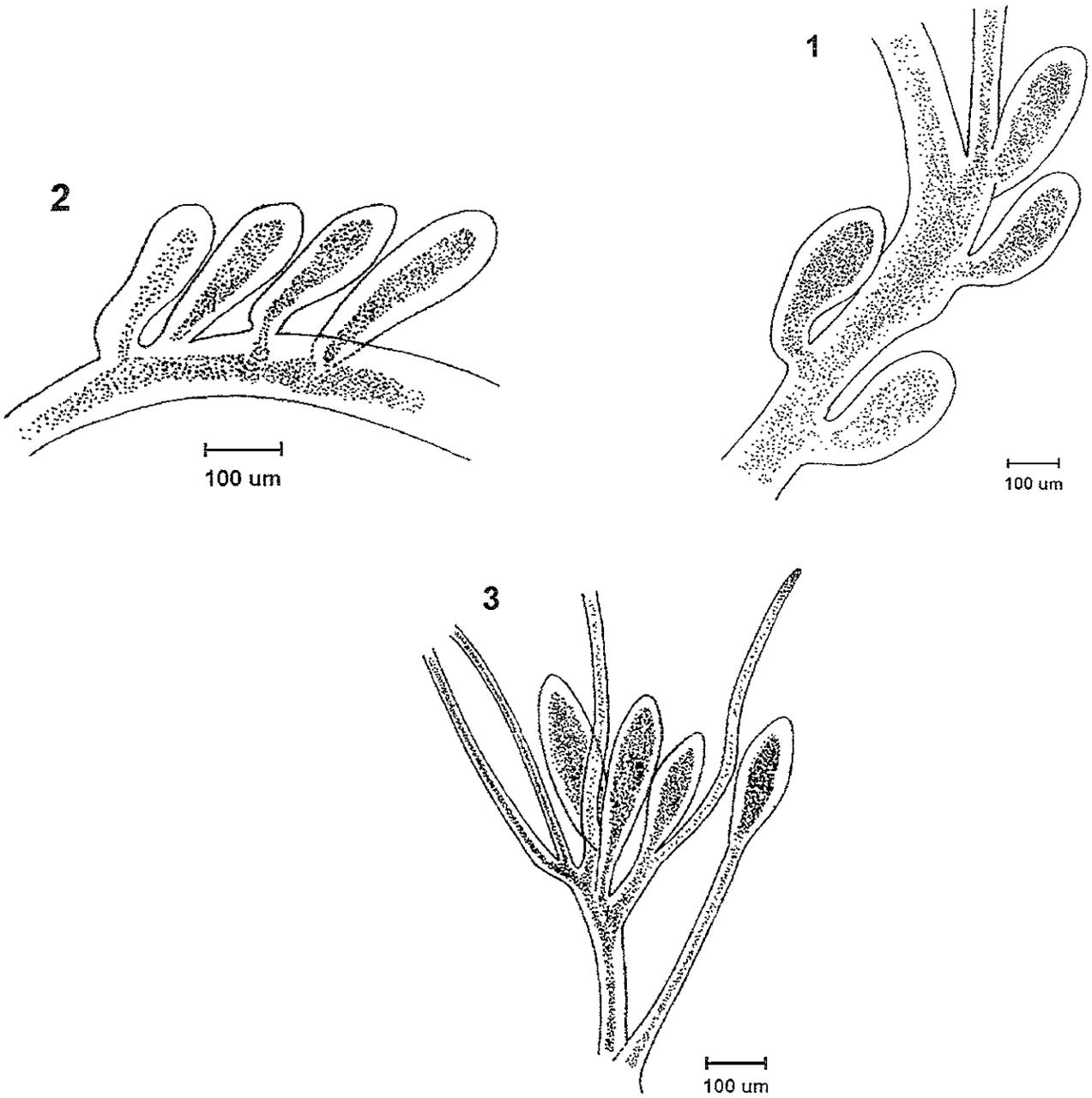
Lámina VI



Derbesia sp.

Figura 1. Hábito. Figura 2. Parte del hábito mostrando la ramificación y el ápice (a). Figura 3. Cloroplastos discoidales (cd), cloroplastos fusiformes (cf) y pirenoides (p).

Lámina VII



Disposición y tipos de esporangios en *Derbesia* sp.

Figura 1. Ovalados. Figura 2. En forma de basto. Figura 3. Romboidales.

de todo el talo (Lámina VII, Figs. 1,2,3), algunos que se ubican en la parte media se aprecian como prolongaciones de la rama, tienen un ancho de 20.13-234.15 μm y una longitud de 48-444 (815.6) μm . El pedicelo (Lámina VIII, Fig. 1) puede estar presente o ausente, cuando éste se presenta tiene una longitud de 13.19-22.2 μm y un ancho de 12.34-22.2 μm , generalmente sin septo, los pocos esporangios septados (Lámina VIII, Fig. 1) se localizan cerca de la base (Lámina VIII, Fig. 2) del eje principal o de la rama. La distancia entre esporangios es de 38.5-1600 μm . Durante el proceso de maduración del esporangio, en la porción apical se observa una protuberancia mucronada (Lámina VIII, Fig. 3) que se desarrolla en un poro por donde probablemente sean liberadas las esporas. Los esporangios son de forma ovoide al inicio de su desarrollo, los cuales sufren un proceso de elongación gradual hasta alcanzar la forma de basto; el número de esporas por esporangio no pudo ser definido.

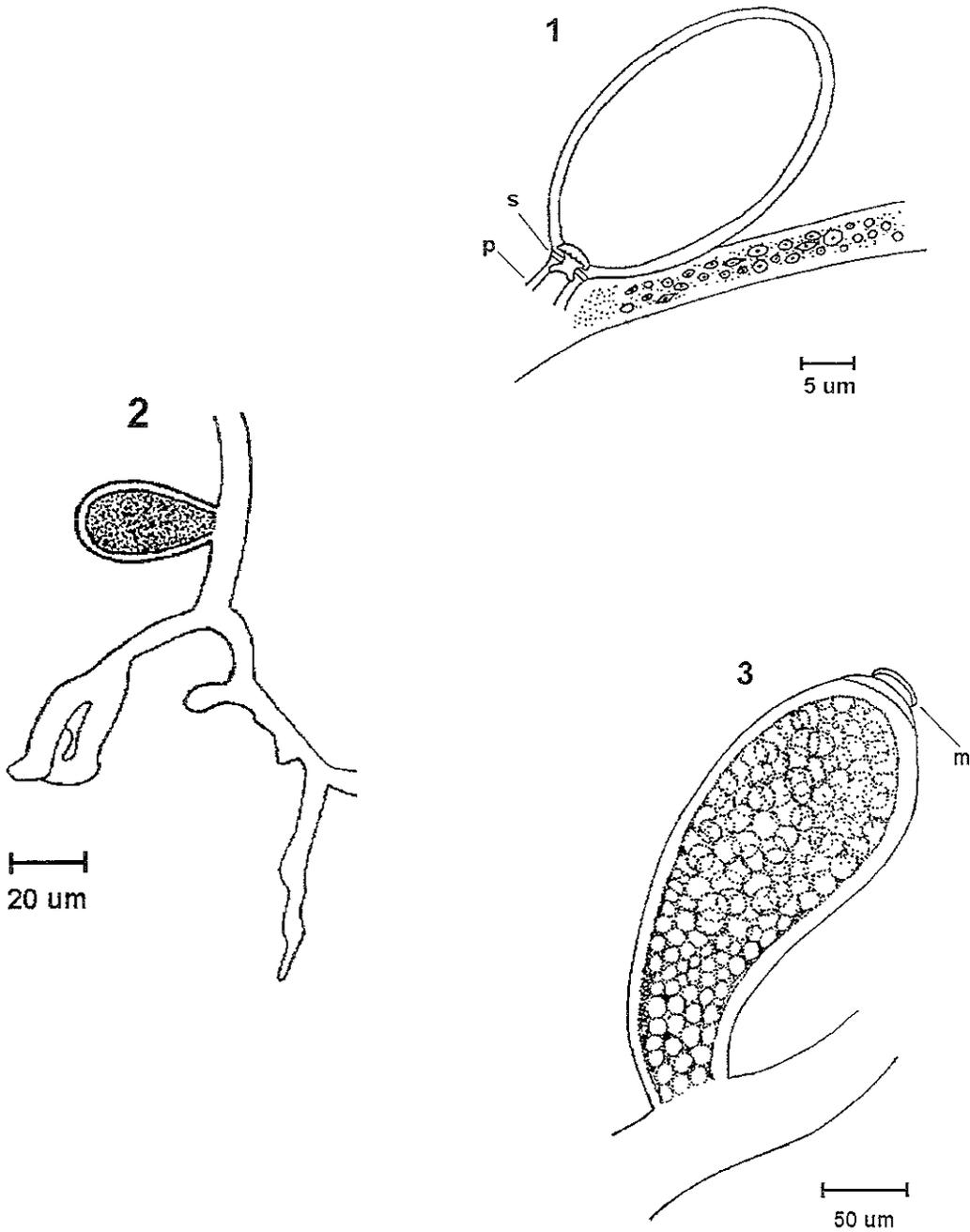
Debido a que no existen claves taxonómicas de *Derbesia* correspondientes al PTM, se utilizó la única clave disponible para el Pacífico norte (Abbott y Hollenberg, 1976). Sin embargo, la asignación del epíteto específico de *Derbesia* sp 1 no fue posible, ya que se encontraron claras diferencias en la mayoría de los caracteres con las especies del género contenidas en la clave, incluyendo a *Derbesia marina* que es una de las tres especies presentes en el PTM, lo cual sugiere que *Derbesia* sp 1 es una especie totalmente diferente y no descrita hasta ahora en la región.

Por esta razón se realizó una comparación con otras especies del género reportadas para diversas regiones: *Derbesia tenuissima* (Moris & De Notaris) Crouan & Crouan, *D. hollenbergii* W.R. Taylor, *D. longifructa* Taylor, *D. marina*, *D. osterhoutii* Blinks et Blinks, *D. prolifica*, *D. vaucheriformis* y *Derbesia* sp 2, proveniente de un estudio previo realizado en La Ropa (López, 1996), a través de un análisis de agrupamientos, con la intención de hacer un análisis de caracteres y conocer la similitud entre los grupos resultantes.

1.3.3. Análisis de agrupamientos para determinar el grado de similitud entre especies de *Derbesia*

Los análisis se realizaron utilizando los datos morfométricos de los especímenes de *Derbesia* sp 1

Lámina VIII



Derbesia sp.

Figura 1. Esporangio con pedicelo (p) y septo (s). Figura 2. Base del talo mostrando un esporangio basal. Figura 3. Esporangio mostrando el mucrón (m).

y de las descripciones de *D. tenuissima*, *D. hollenbergii*, *D. longifructa*, *D. marina*, *D. osterhoutii*, *D. prolifica*, *D. vaucheriformis* y *Derbesia* sp 2. El primer análisis incluyó los datos cualitativos y cuantitativos de los caracteres vegetativos, el siguiente análisis se hizo con los caracteres vegetativos y reproductivos (cualitativos y cuantitativos).

a) Caracteres vegetativos (cualitativos y cuantitativos)

Con un 0% de similitud (Fig. 12) resultaron dos grupos separados por la talla. El primero de ellos comprende una sola especie, *Derbesia tenuissima*, cuya talla máxima es de 10 cm. En el segundo grupo se encuentran *Derbesia* sp 1, *Derbesia* sp 2, y el resto de las especies del género mencionadas anteriormente, con una talla máxima de 3 cm.

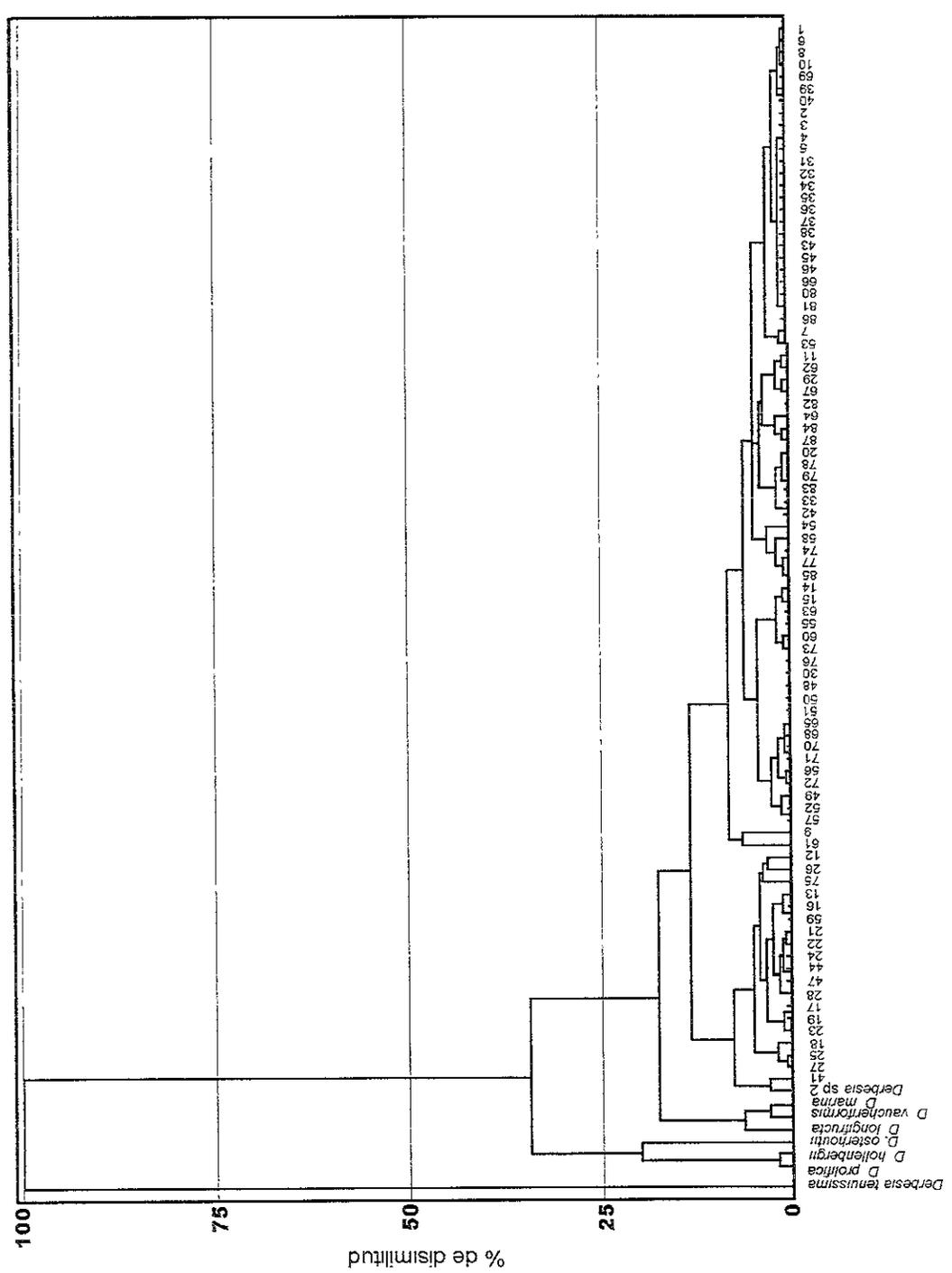
Con un 85% de similitud se formaron cinco grupos separados entre sí por la talla (Fig. 12). El primer grupo contiene a *D. tenuissima* con una talla de 1-10 cm, el grupo 2 a *D. prolifica* y *D. hollenbergii* con 1.5 cm de longitud, el grupo 3 *D. osterhoutii* con 3 cm, el grupo 4 a *D. longifructa*, *D. vaucheriaeformis* y *D. marina*, especies para las no hay registro de la talla y el grupo 5 a *Derbesia* sp 1 y *Derbesia* sp 2 con tallas que oscilan entre 0.1-0.5 cm (Tabla 15).

Tabla 15. Grupos formados a partir del análisis de agrupamientos de los caracteres vegetativos cualitativos y cuantitativos de *Derbesia* spp, *Derbesia* sp 1 y *Derbesia* sp 2 con un 85% de similitud.

Grupo	Especies e individuos	Talla
1	<i>Derbesia tenuissima</i>	1-10 cm
2	<i>D. prolifica</i> , <i>D. hollenbergii</i>	1.5 cm
3	<i>D. osterhoutii</i>	3 cm
4	<i>D. longifructa</i> , <i>D. vaucheriaeformis</i> y <i>D. marina</i>	sin dato
5	<i>Derbesia</i> sp 1, con especímenes de todos los tratamientos: control (6339, 6350, 6368 y 6406) tratamiento 2: exclusión de erizos y peces (6369 y 6374) tratamiento 3: presencia de erizos (6371) tratamiento 4: presencia de peces (6343 y 6370) <i>Derbesia</i> sp 2	0.5 cm

Es evidente en la Fig. 12 que *Derbesia* sp 1, *Derbesia* sp 2 y las diferentes especies del género se separan en cualquier nivel. Este es un argumento más para considerar que los especímenes provenientes de playa La Ropa conforman una especie diferente de las consideradas en el

Fig. 12 Análisis de agrupamientos de los caracteres vegetativos (cualitativos y cuantitativos) de *Derbesia hollenbergii*, *D. longifructa*, *D. marina*, *D. osterhoutii*, *D. prolifica*, *D. tenuissima*, *D. vaucheriaeformis*, *Derbesia* sp 1 y *Derbesia* sp 2 (los números corresponden al número de individuo de *Derbesia* sp 1)



análisis.

Con un 90% de similitud se formaron dos sub-grupos a partir del grupo conformado por *Derbesia* sp 1 y *Derbesia* sp 2, los cuales parecen representar morfos de una misma especie. Cabe mencionar que hay individuos de una misma muestra en ambos subgrupos (Tabla 16), por ejemplo de la muestra PTM 6343 (tratamiento 4) hay seis individuos en el subgrupo 1 y cuatro en el subgrupo 2, de modo que no es posible encontrar una relación entre la morfología y los tratamientos aplicados en este trabajo, como se había mencionado anteriormente.

Tabla 16. Tratamientos por subgrupo o variedad. Notar que individuos de la misma muestra y tratamiento se encuentran en diferentes subgrupos.

Tratamiento	Subgrupo 1	Subgrupo 2
Control	PTM 6350 (21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28)	PTM 6350 (29, 30); PTM 6339 (1-10) PTM 6368 (31-40); PTM 6406 (78-87)
Exclusión de herbívoros	PTM 6369 (41, 44, 47)	PTM 6369 (42, 43, 45, 46, 48, 49, 50); PTM 6374 (61-68)
+ erizos	PTM 6371(75)	PTM 6371 (69-74, 76, 77)
+ peces	PTM 6343 (12, 13, 16, 17, 18, 19), PTM 6370 (59)	PTM 6343 (11, 14, 15, 20); PTM 6370 (51-58, 60)

b) Caracteres vegetativos y reproductivos (cualitativos y cuantitativos)

En este análisis se incluyó la información de *Derbesia* sp 1, *Derbesia* sp 2 (Tabla 17), ocho descripciones de *Derbesia marina* para el Pacífico americano, Atlántico e Islas Británicas (Tabla 18) y *D. hollenbergii*, *D. longifructa*, *D. osterhoutii*, *D. prolifica*, *D. tenuissima* y *D. vaucheriformis* (Tabla 19).

Con un 0% de similitud se formaron dos grupos (Fig. 13). En el grupo 1 se ubican *D. marina* según Dreckmann (1987), Correa (1986), Smith (1969), Taylor (1960), Mateo-Cid y Mendoza-González (1993) y Abbott y Hollenberg (1976) y las especies restantes de *Derbesia*, excepto *D. tenuissima*. En el grupo 2 están *D. marina* según Burrows (1991), Scagel (1966) y Candelaria (1985), *D. tenuissima*, *Derbesia* sp 1 y *Derbesia* sp 2. Estos resultados evidencian la mezcla entre los diferentes conceptos de *D. marina* y las distintas especies del género, incluyendo a *Derbesia* sp 1, lo cual es consecuencia del traslape de caracteres y de la escasez de caracteres distintivos en

Tabla 17. Variación de los caracteres de *Derbesia* sp 1 y *Derbesia* sp 2 en la localidad de La Ropa y *Derbesia marina* en el Pacífico tropical mexicano y Pacífico norte.

Características	<i>Derbesia marina</i> (PTM y Pacífico Norte)	<i>Derbesia</i> sp 1 (La Ropa)	<i>Derbesia</i> sp 2 (La Ropa)
Talla (cm)	0.5-2.5	0.1-0.4	0.1-0.5
Ramificación	Lateral, dicotómica, pseudodicotómica y subdicotómica	Dicotómica	Dicotómica
Diámetro de las ramas (µm)	24-80	8.88-128.91	6.2-134.5
Forma del ápice	Subagudo, redondeado o romo	Redondeados	Redondeado
Forma de los cloroplastos	Discooidales	Discooidales a fusiformes	Discooidales a fusiformes
Ancho de los cloroplastos (µm)	3.3-4.7	2.14-9.8	2.7-11.7
Núm. de pirenoides por cloroplasto	Presentes o ausentes	0, 1, 3	1
Forma de los esporangios	Ovoides a obovoides, raramente trilobados y esféricos a subsféricos	Ovalados y en forma de basto	Ovalados y en forma de basto
Disposición de los esporangios	Lateral	Lateral	Irregular
Ancho de los esporangios (µm)	70-168	20.13-234.15	37-62
Largo de los esporangios (µm)	90-240	48-444 (815.6)	117-575
Distancia entre esporangios (µm)	Más de 400	38.5-1600	49-553
Pedicelo	Presente	Presente o ausente	Ausente
Mucrón	Ausente	Presente	Presente

Tabla 18. Variación de los caracteres de *Derbesia marina* en las costas del Pacífico americano ^{1,2,4,5,6,7,9}, Atlántico ³ e Islas Británicas ⁸

Carácter	¹ Scagel (1966)	² Smith (1969)	³ Taylor (1972)	⁴ Abbott y Hollenberg (1976)
Hábito	Mechones erectos	Filamentos erectos	Filamentos erectos	Mechones
Color	Verde brillante	Verde pasto		
Talla (cm)	1-4	1		1.5
Patrón de ramificación	Laxamente ramificadas, más o menos dicotómica en las porciones maduras del talo	Predominantemente unilateral	Simple o escasamente ramificada	Frecuentemente ramificada sin ejes percurrentes
Diámetro de las ramas (μm)	18-40 (70)	50-65	50-70	50-65
Forma del ápice	Gradualmente afilada a subaguda	Gradualmente afilada a subaguda		
Forma y dimensiones de los cloroplastos (μm)	2			
Número de pirenoides por cloroplasto	1-3 o ausentes			Ausentes
Forma y disposición de los esporangios	Ovoides a subsféricos	Ovoides a piriformes reemplazando a las últimas ramas	Obovoides a esféricos, laterales	Obovoides a obpiriformes
Diámetro y longitud de los esporangios (μm)	70-85 y 100-150	100-160 y 150-260	90-200 y 150-250	100-160 y 150-200
Distancia entre esporangios (μm)	Más de 250			
Base del esporangio (μm)	15 diám 20-30 long		30-35 diám 30-70 long	
Número de esporas por esporangio	32-48	50-100		20-30

Tabla 18. Continuación

Carácter	⁵ Candelaria (1985)	⁶ Correa (1986)	⁷ Dreckmann (1987)	⁸ Burrows (1991)	⁹ Matco-Cid y Mendoza-González (1993)
Hábito	Mechones delgados litofíticos	Mechones de filamentos pequeños		Mechones suaves y sedosos de filamentos	Tufos
Color	Verde limón		Verde oscuro	Verde brillante	Verde brillante
Talla (cm)	Más de 2	1 0-1.5	1.0-1.2	Más de 1-3 (-4)	0.5-2.5
Patrón de ramificación	Pseudodicotómica	Lateral, dichotómica	Lateral, poco frecuente y constreñida en la base	Lateral o pseudodicotómica	Subdicotómica, escasa
Diámetro de las ramas (μm)	32-53	54-57	37-38	15-20 (-70)	24-80
Forma del ápice	Más o menos romo		Romo		Redondeados
Forma y dimensiones de los cloroplastos (μm)	3 3-4.7			2-3	
Número de pirenoides por cloroplasto	Presentes			Ausentes	0-1
Forma y disposición de los esporangios	Ovoides, laterales	Ovoides, laterales	Esféricos a subsféricos		Ovoides a obovoides, laterales
Diámetro y longitud de los esporangios (μm)	82-84 y 113-122	78-87 y 124-135	70-87 diám	100-190 (-300) y 60-80 (-150)	80-168 y 90-240
Distancia entre esporangios (μm)	Más de 400				
Base del esporangio (μm)	12-16 diám. 15-17 long		12-18 diám 16-23 long		17 5-31 5 diám. 15-30 long
Número de esporas por esporangio			Numerosas y pequeñas	16-32 (-48)	

Tabla 19. Variación de los caracteres de las especies de *Derbesia* en diferentes regiones y de *Derbesia* sp 1 (¹ Solier, 1849; ² Bula-Meyer y Schnetter, 1978; ³ Paula y Ugadim, 1988; ⁴ Taylor, 1945; ⁵ Vroman y Stegenga, 1988).

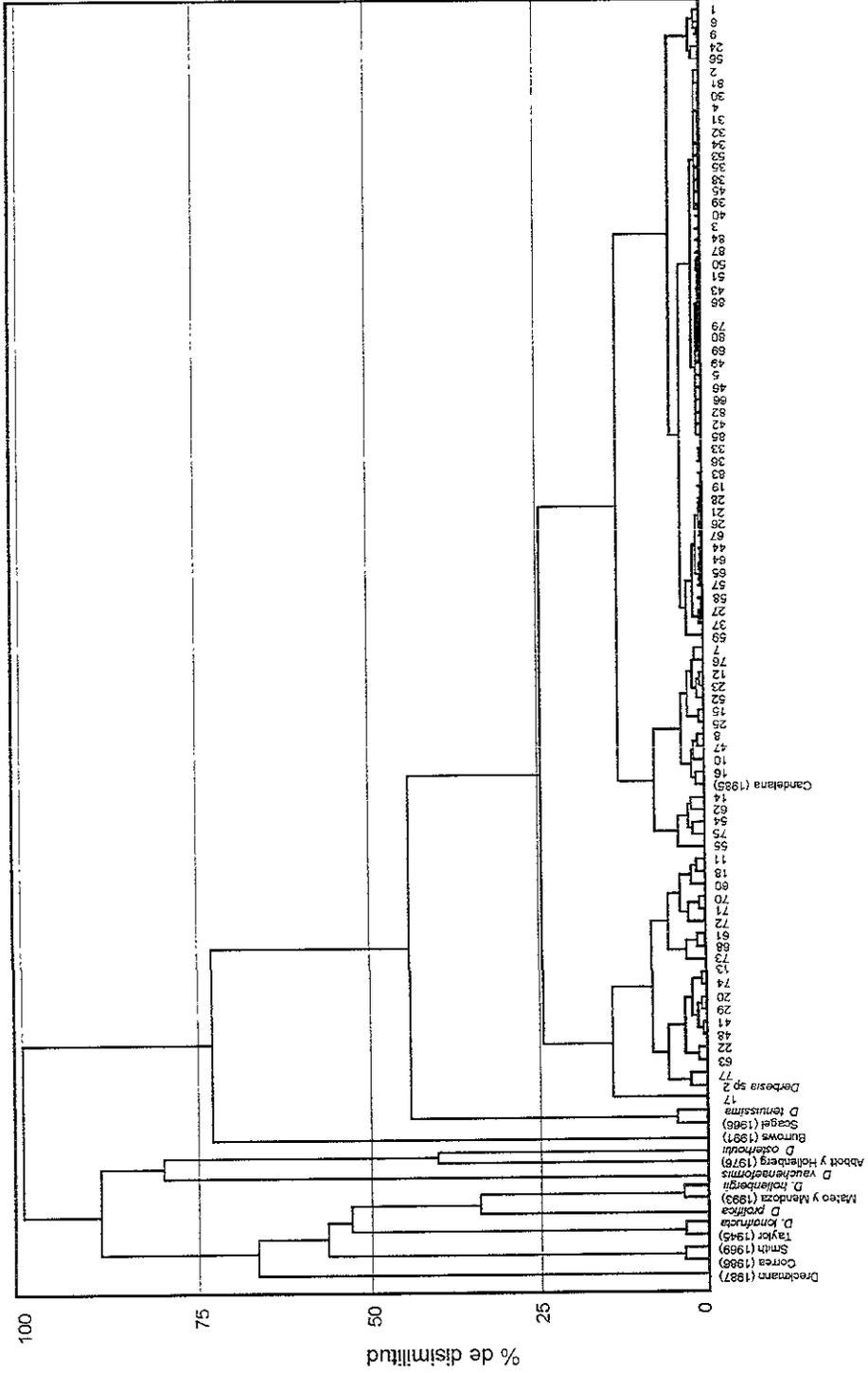
Caracteres	¹ <i>D. marina</i>	² <i>D. osterhoutii</i>	³ <i>D. tenuissima</i>	⁴ <i>D. hollenbergii</i>	⁴ <i>D. longifructa</i>	⁴ <i>D. prolifica</i>	⁵ <i>D. vaucheriaeformis</i>	<i>Derbesia</i> sp I
Hábito	Filamentos capilares erectos	sin dato	Filamentos erectos, cenocíticos	Mechones epifíticos	Marañas sin filamentos erectos particularmente distintos	Marañas abajo, mechones arriba	sin dato	Céspedes
Color	Verde olivo	sin dato	Verde oscuro	sin dato	sin dato	sin dato	sin dato	Verde limón a verde opaco
Talla (cm)	sin dato	3	1-10	1.0-1.5	Alrededor del mismo tamaño que <i>D. marina</i>	1.5	sin dato	0.1-0.4
Ramificación	Dicotómica	sin dato	Lateralmente ramificados	Ocasionalmente ramificados	Dicotómica y lateralmente ramificada	Frecuente y principalmente ramificada lateralmente	sin dato	Dicotómica (con un ángulo de ramificación de 20-45°)
Ancho de las ramas (µm)	sin dato	50-135 (100 en promedio)	76-122 (porción basal) 26.6-60.8 (porción apical)	60-142, generalmente 100-120	38-75	120-250	40	8.8-128.91
Forma del ápice	sin dato	sin dato	Adelgazada	Cerca del ápice flexuoso o arcuado	sin dato	sin dato	sin dato	Redondeado
Forma de los cloroplastos	sin dato	sin dato	Lenticulares, elongados con extremos agudos	sin dato	sin dato	sin dato	sin dato	Discoidales a fusiformes, anastomosados
Dimensiones de los cloroplastos (µm)	sin dato	sin dato	4.8-24.0 diámetro 3.0-5.0 longitud	sin dato	sin dato	sin dato	sin dato	2.1-9.8 diámetro
Número de pirenoides por cloroplasto	sin dato	1	1, raramente 2	sin dato	sin dato	sin dato	sin dato	1, 2 (3) o ausentes

Tabla 19. Continuación

Caracteres	¹ <i>D. marina</i>	² <i>D. osterhoutii</i>	³ <i>D. tenuissima</i>	⁴ <i>D. hollenbergii</i>	⁴ <i>D. longifructa</i>	⁴ <i>D. prolifica</i>	⁵ <i>D. vaucheriaeformis</i>	<i>Derbesia</i> sp 1
Forma y disposición de los esporangios	ovalados o clavados	sin dato	obovoides a piriformes	ampliamente turbinados	cilíndricos-ovales	subesféricos, numerosos	sin dato	En forma de basto, ovalados, cilíndricos y romboidales
Disposición de los esporangios	laterales	sin dato	sin dato	solitarios ó 2-3 sobre un eje	esparcidos o claramente agrupados de 2-4, colocados oblicuamente sobre pedicelos cortos	seriados y frecuentemente unilaterales en las ramas erectas	sin dato	laterales
Diámetro de los esporangios (μm)	sin dato	123-180	130-172	185-210	58-90	160-210	85	20.13-234.15
Largo de los esporangios (μm)	sin dato	185-210	130-185	150-165	121-180	sin dato	150	48-444 (815.6)
Distancia entre esporangios (μm)	sin dato	sin dato	sin dato	sin dato	sin dato	sin dato	sin dato	38.5-1600
Diámetro del pedicelo	Brevemente pedunculado	Aproximadamente 25 μm	28.3-43.5 μm	Alrededor de 25 μm	14-17 μm	32-42 μm	12 μm	12.34-22.2 μm
Longitud del pedicelo	Brevemente pedunculado	sin dato	32.6-58.7 μm	1-2 veces tan largos como anchos	sin dato	generalmente cortos pero a veces de 1-2 diámetros de longitud	12 μm	13.19-22.2 μm
Número de esporas por esporangio	8-20	sin dato	Más de 50	sin dato	sin dato	sin dato	sin dato	No se pudo determinar

>

Fig. 13 Análisis de agrupamientos de los caracteres vegetativos y reproductivos (cualitativos y cuantitativos) de *Derbesia hollenbergii*, *D. longifructa*, *D. marina*, *D. osterhoutii*, *D. prolifica*, *D. tenuissima*, *D. vaucheriaeformis* (según las descripciones de diferentes autores), *Derbesia* sp 1 y *Derbesia* sp 2 (los números corresponden al número de individuo de *Derbesia* sp 1)



la mayoría de las especies consideradas, evidenciando que hasta la fecha ha habido un uso inadecuado, impreciso e inconsistente de los caracteres al momento de delimitar a las especies.

Con un 75% de similitud resultaron 11 grupos separados por la forma de los esporangios. En algunos de estos agrupamientos se combinan las diferentes especies de *Derbesia* con *D. marina* de los distintos autores como se detalla a continuación (Tabla 20).

Tabla 20. Grupos formados a partir del análisis de agrupamientos de los caracteres vegetativos y reproductivos cualitativos y cuantitativos de 7 especies de *Derbesia*, *Derbesia* sp 1 y *Derbesia* sp 2 con 75% de similitud.

Grupo	Especies	Forma de los esporangios
1	<i>D. marina</i> (Dreckmann, 1987)	esféricos a subesféricos
2	<i>D. marina</i> (Correa, 1986; Smith, 1966)	ovalados a piriformes
3	<i>D. longifructa</i> y <i>D. marina</i> (Taylor, 1960)	obovoides a subesféricos y cilíndricos a ovalados
4	<i>D. prolifica</i>	subesféricos
5	<i>D. hollenbergii</i> y <i>D. marina</i> (Mateo-Cid y Mendoza-González, 1993)	turbinados y ovoides a obovoides
6	<i>D. vaucheriaeformis</i>	sin dato
7	<i>D. marina</i> (Abbott y Hollenberg, 1976)	obovoides a obpiriformes
8	<i>D. osterhoutii</i>	cilíndricos a ovalados
9	<i>D. marina</i> (Burrows, 1991)	sin dato
10	<i>D. tenuissima</i> y <i>D. marina</i> (Scagel, 1966)	ovoides a subesféricos y obovoides a piriformes
11	<i>D. marina</i> (Candelaria, 1985), <i>Derbesia</i> sp 1 y <i>Derbesia</i> sp 2	basto, ovalados, alargados, cilíndricos y romboidales

Al igual que con el análisis de caracteres vegetativos, los conjuntos *Derbesia* sp 1 y *Derbesia* sp 2 se separan del resto de las especies en cualquier nivel del dendrograma, confirmando que los especímenes de playa La Ropa son una especie distinta. Asimismo, se distinguen claramente dos subgrupos al interior del grupo 11 (Fig. 13 y Tabla 20), que se pueden caracterizar como dos morfos diferentes. En el primero se encuentra parte de *Derbesia* sp 1 y *Derbesia* sp 2 y en el segundo la otra parte de *Derbesia* sp 1 y *Derbesia* marina según Candelaria (1985).

Con este análisis tampoco fue posible correlacionar la morfología de *Derbesia* sp 1 con los

tratamientos realizados ya que en ambos subgrupos se hallan individuos de una misma muestra y por tanto del mismo tratamiento (Tabla 21).

Tabla 21. Tratamientos por subgrupo o variedad. Notar que individuos de la misma muestra y tratamiento se encuentran en diferentes subgrupos.

Tratamiento	Subgrupo 1	Subgrupo 2
Control	PTM 6350 (22, 29)	PTM 6339 (1-10), PTM 6350 (21, 23-28, 30); PTM 6368 (31-40); PTM 6406 (78-87)
Exclusión de herbívoros	PTM 6369 (41, 48), PTM 6374 (61, 63, 68)	PTM 6369 (42-47, 49, 50); PTM 6374 (62, 64-67)
+ erizos	PTM 6371(70-74, 77)	PTM 6371 (69, 75, 76)
+ peces	PTM 6343 (11, 13, 17, 18, 20); PTM 6370 (60)	PTM 6343 (12, 14-16, 19); PTM 6370 (51-59)

En síntesis, de los dos análisis de agrupamientos destaca que:

- a) las diferentes especies de *Derbesia* y *Derbesia* sp 1 se separan en cualquier nivel
- b) *Derbesia* sp 1 se agrupa con *Derbesia* sp 2 con un alto nivel de similitud (75%)
- c) *Derbesia* sp 1 se subdivide en dos o tres grupos o morfos que deben ser analizados con mayor profundidad
- d) no existe correlación entre la variación de la morfología de los especímenes de *Derbesia* sp 1 y los tratamientos aplicados.

Considerando los resultados de los análisis numéricos y tomando en cuenta la separación que se produce entre el taxón de La Ropa y el resto de los taxones, se definieron las relaciones entre los caracteres de las diferentes especies.

La comparación entre *Derbesia* sp 1 y la síntesis de las diferentes descripciones de *D. marina* del PTM, mostró que prácticamente no existen coincidencias. Las diferencias entre ambas fueron las siguientes:

1. La talla de *Derbesia* sp 1 es menor por 2 cm.
2. El diámetro de las ramas es mayor en *Derbesia* sp 1 que en *D. marina*.

3. La forma de los cloroplastos es variable en *Derbesia* sp 1 porque son de discoidales a fusiformes y frecuentemente estas formas se encuentran en una misma porción de la rama.
4. El diámetro de los cloroplastos es mayor en *Derbesia* sp 1 que en *D. marina*.
5. El ancho y la longitud (el intervalo de variación de la longitud se extiende sólo en el límite superior) de los esporangios es mayor en *Derbesia* sp 1 que en *D. marina*.
6. La distancia entre esporangios es mayor en *Derbesia* sp 1 que en *D. marina*.
7. Los esporangios de *Derbesia* sp 1 presentan una protuberancia mucronada apical.
8. La mayoría de los esporangios de *Derbesia* sp 1 carecen de pedicelos y septos.

Lo anterior indica que algunos caracteres se traslapan, otros son similares y otros difieren notablemente. En la comparación con las descripciones de las otras seis especies del género: *D. hollenbergii*, *D. longifructa*, *D. prolifica* y *D. vaucheriaeformis* de las costas del Pacífico americano y *D. tenuissima* y *D. osterhoutii* del Atlántico (Tabla 21), el resultado fue igual al anterior, es decir, los especímenes de *Derbesia* sp 1 no coincidieron totalmente con ninguna de las especies analizadas. Asimismo, se encontró una complicación más. Entre el conjunto de especies consideradas, también fue evidente el traslape en los intervalos de variación, lo que significa que ninguno de los caracteres utilizados para delimitar a las especies del género, cumple cabalmente con esa función.

Las características morfológicas más comúnmente usadas para separar a las especies de *Derbesia* son: hábito, talla, patrón de ramificación, ancho y longitud de las ramas, ancho y forma de los cloroplastos, número de pirenoides por cloroplasto y finalmente forma, disposición y dimensiones de los esporangios.

Estas características han sido utilizadas con distinto peso por los diferentes autores haciendo verdaderamente complicada la diferenciación de especies como se explica a continuación. Agardh (1887) distinguió *Derbesia vaucheriformis* por su ramificación dicotómica y pedicelos largos. Otras especies han sido separadas usando la forma del cloroplasto y la presencia-ausencia y número de pirenoides (Sears y Wilce, 1970; Paula y Ugadim, 1988). Más aún, caracteres como el diámetro y longitud de los filamentos, las dimensiones de los esporangios, el número de esporas y la presencia-ausencia de pirenoides se traslapan en *D. marina* (Scagel, 1966; Abbott y

Hollenberg, 1976; Burrows, 1991) y *D. tenuissima* (Paula y Ugadim 1988).

Los especímenes de este trabajo coincidieron parcialmente con *D. osterhoutii* que sólo ha sido registrada para la costa atlántica de Colombia (Bula-Meyer y Schnetter, 1978) y *Derbesia tenuissima* (Paula y Ugadim, 1988) para las costas del Pacífico americano y el Atlántico (Tabla 21).

Derbesia sp 1 coincidió con la descripción de Bula-Meyer y Schnetter (1978) en el diámetro de las ramas y de los esporangios, así como con los esquemas de la porción basal, el ápice de los filamentos, la morfología de los cloroplastos y el número de pirenoides, que es de 1. Es importante notar que *Derbesia osterhoutii* fue considerada como taxón válido después de que Page (1970) obtuviera en cultivo esporofitos filamentosos como los registrados para el género *Derbesia* a partir de especímenes de *Halycistis osterhoutii* Blinks & Blinks colectados en las Bermudas, los cuales fueron descritos utilizando a *D. marina* y *D. tenuissima* como referentes principales. Y el trabajo de Bula-Meyer y Schnetter (1978), constituyó el primer y único registro de esporofitos filamentosos de *D. osterhoutii* en su hábitat natural. Dicho registro está basado en la similitud con los filamentos del cultivo de Page (1970).

La delimitación entre *D. osterhoutii* y *D. tenuissima* no es clara ya que en su mayoría los intervalos de medidas de la ramas, esporangios y pedicelos se sobrelapan y las características de los cloroplastos y pirenoides son idénticas.

Por otro lado, Paula y Ugadim (1988) establecieron que la diferencia entre *D. marina* y *D. tenuissima* radica en las características de los cloroplastos. En *D. tenuissima* la forma varía de acuerdo con su ubicación en el filamento: alargados en la porción apical, ovoides en la media y más o menos esféricos en la base y los pirenoides están presentes. *Derbesia marina* presenta cloroplastos más pequeños, uniformes y sin pirenoides. En dos de las descripciones de *D. marina*, no se menciona ni la forma de los cloroplastos ni la presencia de los pirenoides (Correa, 1986; Dreckmann, 1987) y en otra sólo existe el dato de 0-1 pirenoide (Mateo-Cid y Mendoza-González, 1993), por lo tanto dichos registros en el PTM quedan en duda.

Sin embargo, *Derbesia* sp 1 presentó generalmente cloroplastos con uno, dos y hasta tres pirenoides y con formas variadas (discoidales a fusiformes) sin relación aparente con su ubicación en el talo e incluso se observaron todas las formas en una misma porción. Otra similitud entre *D. tenuissima* y *Derbesia* sp 1 está en el diámetro y longitud de los esporangios, que en la primera especie es de 130-172 x 130-185 μm y en la segunda de 20-234 x 48-444 μm (Tabla 21).

En este sentido, los resultados anteriores sugieren que tanto los especímenes de *Derbesia* sp 1 como los de *D. marina* según Candelaria (1985), probablemente pertenezcan a *Derbesia tenuissima*. Es así que las similitudes entre *Derbesia* sp 1 y *D. tenuissima* son evidentes si se considera el criterio de forma de los cloroplastos y número de pirenoides y por el contrario, si se consideran las dimensiones de los esporangios como único criterio diagnóstico válido, entonces dichos taxones pertenecen a *D. osterhoutii*. Si este fuera el caso, sería el primer reporte de esta especie en el PTM.

La integración de los resultados antes descritos permiten reconocer una problemática muy compleja para el género *Derbesia*, que deriva fundamentalmente, del uso y ponderación de los caracteres morfológicos en la definición de las especies de este género. Cabe destacar que dadas las características de estas especies, el problema no es la selección de caracteres, porque prácticamente se han manejado todos los caracteres con que históricamente se han descrito las especies.

Tomando como referencia los resultados del análisis numérico (Fig. 13) es posible distinguir que las segregaciones iniciales entre los taxones se producen por ausencia de datos en las descripciones de la mayoría de las especies, lo que indica criterios de delimitación taxonómica variables entre los autores y produce inconsistencia en la propia delimitación de los taxa, lo cual se expresa en que cada autor usa diferentes caracteres en su definición de especie, haciéndolos no equivalentes, es decir no comparables.

Llevando el análisis a los caracteres que sí están descritos de alguna manera, lo que se observa son traslapes en dimensiones de talla, cloroplastos y esporangios, así como diferencias en la

caracterización de los caracteres cualitativos como forma de las distintas estructuras, haciéndolos también poco o nada comparables. No obstante, los resultados arrojan separaciones entre los taxa que deben ser revaloradas y que de alguna manera están indicando diferencias entre ellos que deben ser consideradas con cautela.

De la Fig. 13 se observa que los límites de *D. marina* han quedado totalmente difusos porque se agrupa con *D. hollenbergii*, *D. longifructa*, *D. prolifica* y *D. vaucheriaeformis*. Por ejemplo con un 95 % de similitud, *D. longifructa* y *D. marina* según Taylor (1960) se mantienen en el mismo grupo, así como *D. hollenbergii* y *D. marina* según Mateo-Cid y Mendoza-González (1993). *D. marina* según Abbott y Hollenberg (1976) se relaciona con *D. osterhoutii* al 65% de similitud. *D. marina* según Correa (1986) y Smith (1969) tienen un alto grado de similitud (90 %) pero se separan del resto tempranamente (40% de similitud). Y por último, la descripción de Dreckmann (1987) se separa del resto al 30 % de similitud. Tal situación hace prácticamente imposible definir a esta especie.

Adicionalmente, las definiciones de *Derbesia marina* de Burrows (1991) y Scagel (1966) quedan en el otro gran grupo (Fig. 13) y se comportan de manera diferente. La definición de Burrows (1991) se separa del resto a un 25 % de similitud aproximadamente, en tanto que la de Scagel (1966) queda estrechamente vinculada a *D. tenuissima* (95% de similitud). Estos tres posibles taxones se separan a similitudes que van de 25-75% del grupo más compacto formado por *Derbesia* sp 1, *Derbesia* sp 2 y *D. marina* de Candelaria (1985).

Aunque con los resultados anteriores y considerando los valores de significancia obtenidos, se podría dar una definición taxonómica y establecer sinonimias y nuevos nombres para cada uno de los grupos descritos, se considera que aun no hay elementos suficientes para sustentar tales decisiones.

Claramente se observa que *Derbesia* sp 1 puede constituir un taxón diferente de las especies de *Derbesia* consideradas en este trabajo, e incluso se podrían describir algunos morfos. No obstante, se considera necesario hacer una redesccripción de cada uno de los taxa a partir del material tipo y tomando en cuenta el total de las características que se usan para describir el taxón

de La Ropa para decidir cuántos y cuáles son los taxones que están incluidos en este conjunto.

Además de los problemas de delimitación de especies, los cuales consideran sólo los esporofitos, las especies de *Derbesia* tienen un ciclo de vida alternante heteromórfico que hace aún más complicada la taxonomía del género. El descubrimiento de la existencia de una fase heteromórfica alternante en *Derbesia* fue hecha por Kornmann en 1938 (Bold y Wynne, 1978), quien siguió el desarrollo de zoosporas liberadas de los esporangios de *D. marina* en cultivo. Las zoosporas son de tipo estefanoconto y germinan formando un estado vesicular identificable como *Halicystis ovalis*.

La relación ontogenética entre *Derbesia tenuissima* y *Halicystis parvula* fue posteriormente confirmada por Feldmann en 1950 (Bold y Wynne, 1978), quien reunió a *Derbesia tenuissima* y *Halicystis parvula* ratificando que ambos géneros son fases alternantes de un mismo ciclo de vida, por lo que de acuerdo con las reglas nomenclaturales, *Halicystis* desapareció como género para quedar como la fase gametofítica de *Derbesia*. Sin embargo, el ciclo de vida heteromórfico puede ser espontáneamente interrumpido en algunas especies de *Derbesia*. Sears y Wilce (1970) encontraron que *D. marina* en Nueva Inglaterra desarrolló esporofitos directamente a partir de zoosporas estefanocontas en cultivo.

Otras especies de *Derbesia* han mostrado ciclos de vida con fases alternantes con otros géneros. *D. neglecta* alterna con una fase previamente clasificada dentro del género *Bryopsis*. Ahora todas las especies de *Derbesia* que manifiestan una fase alternante tipo *Bryopsis* conforman un nuevo género, *Bryopsidella* (Hustede 1960, 1964 en Paula y Ugadim, 1988).

Un problema adicional es el del género *Pedobesia*, descrito a partir de estudios de cultivo de *Derbesia clavaeformis* (J. Agardh) De Toni (Mac Raild y Womersley, 1974).

Los géneros *Derbesia*, *Bryopsis* y *Bryopsidella* tienen una fase esporofítica indistinguible entre sí, con excepción de *Pedobesia*, que forma un sistema basal discoide con paredes celulares compuestas parcialmente de carbonato de calcio a partir del cual surge un talo erecto no calcificado que produce filamentos portadores de esporangios (Mac Raild y Womersley, 1974).

Pedobesia carece de la alternancia de generaciones y recicla directamente la fase esporofítica. Paula y West (1986) resumieron los tipos de desarrollo de los esporangios en *Derbesia* y *Pedobesia* (Fig. 14). Sin embargo, los caracteres diagnósticos para separar a los dos géneros no son claros.

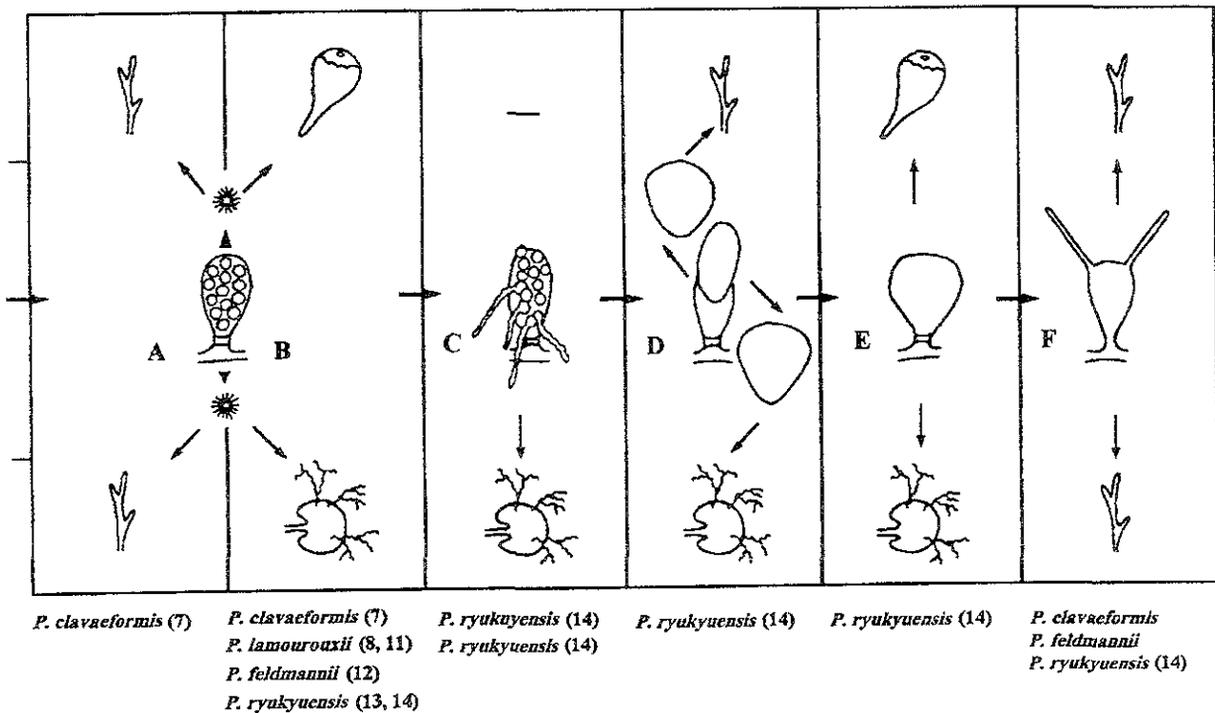
La totalidad de los ejemplares de La Ropa presentó únicamente la fase esporofítica y en la mayoría de los casos con esporangios. El gametofito o la fase *Halycistis* no ha sido observado. La situación anterior hace suponer que el esporofito está reciclándose permanentemente y que por ello los especímenes de La Ropa podrían pertenecer al género *Pedobesia*. Sin embargo, la estructura de fijación de *Derbesia* sp 1 semeja más a la de *Derbesia* que a la de *Pedobesia*. De esta manera la validez de *Pedobesia* queda en duda porque existen al menos dos especies, *D. marina* (Sears y Wilce, 1970) y *D. tenuissima* (Ziegler y Kingsbury, 1964) en las que también se ha observado este fenómeno, además de alteraciones del ciclo de vida en cultivo (Paula y West, 1986), sumado a lo anterior, en otras especies de *Derbesia* ni siquiera ha sido descrita la fase gametofítica.

En consecuencia, es evidente que la complejidad morfológica y la problemática taxonómica de *Derbesia* trasciende a los géneros *Bryopsis*, *Bryopsidella* y *Pedobesia*, y que dicha problemática requiere de una revisión a nivel de la familia Bryopsidaceae para ser resuelta.

Fig. 14 Series de desarrollo esporangial en especies de *Derbesia* y *Pedobesia*.

Los números en paréntesis citan las publicaciones relevantes en cada taxón (1) Kormann 1938, (2) Feldmann 1950, (3) Ziegler y Kingsbury 1964, (4) Kormann 1966, 1970 y Neumann 1969, (5) Sears y Wilce 1970, (6) Page 1970, (7) MacRaild y Womersley 1974, (8) Feldmann y Codomier 1974, (9) Mayhoub 1976, (10) Kobara y Chihara 1981, (11) Schnetter *et al.* 1981, (12) Abélard 1982, (13) Kobara y Chihara 1984, (14) Paula y West 1986, (15) datos sin publicar (Tomado de Paula y West 1986).

<i>D. marina</i> (2, 4, 5)	<i>D. marina</i> (1, 10)	<i>D. tenuissima</i> (3)	<i>D. marina</i> (5)	<i>D. marina</i> (5)
<i>D. tenuissima</i> (2, 11, 15)	<i>D. tenuissima</i> (2, 3, 10, 11, 15)			<i>D. tenuissima</i> (3)
	<i>Derbesia</i> sp. (6)			
	<i>Derbesia</i> sp. (9)			
	<i>Derbesia</i> sp. (15)			



- Los esporangios de *Derbesia* y *Pedobesia* liberan esporas móviles que desarrollan nuevos filamentos esporofíticos.
- Los esporangios de *Derbesia* liberan esporas móviles que desarrollan gametofitos tipo *Halicystis*. Los esporangios de *Pedobesia* liberan esporas móviles o no móviles que desarrollan un disco basal calcáreo.
- Los esporangios de *Pedobesia* producen esporas no móviles que germinan *in situ* para formar un disco basal calcáreo.
- Los esporangios de *Derbesia* liberan protoplasto que desarrollan un esporofito filamentos. Los esporangios de *Pedobesia* liberan protoplasto que desarrolla un disco basal calcáreo.
- Los esporangios de *Derbesia* con bases septadas desarrollan directamente gametofitos tipo *Halicystis*. Los esporangios de *Pedobesia* con bases septadas desarrollan directamente discos basales calcáreos.
- Los esporangios de *Derbesia* y *Pedobesia* con bases no septadas forman tubos de germinación que se desarrollan en filamentos esporofíticos.

2. Análisis de la variación de la riqueza, composición y abundancia de la comunidad en los tratamientos experimentales

Se encontró un total de 53 especies de algas, 36 (68 %) Rhodophyta, 12 (23 %) Chlorophyta y cinco (9 %) Phaeophyta. La lista florística sistemática se presenta en el Anexo 5.

Seis especies se registraron por primera vez para la localidad: *Caulerpa peltata*, *Gracilaria pachydermatica* Setchell & Gardner, *Hypnea* spp, *Lomentaria* sp, *Trichosolen* sp y una especie de Rhodomelaceae (Rhodomelaceae sp 1) que no pudo ser determinada ya que las características morfológicas y anatómicas no coinciden con ninguno de los géneros disponibles en la clave de identificación taxonómica de la familia, pero son claras sus características en esta categoría: talo polisifónico, principalmente erecto, con series de segmentos que se dividen a partir de las células apicales, cada segmento se divide longitudinalmente en cuatro células pericentrales, las cuales permanecen sin dividirse, aunque en ciertas especies se dividen, parcial o totalmente obscurecidas por uno o más estratos corticales de filamentos que crecen hacia abajo, éstos se dividen inicialmente a partir de las células pericentrales. La ramificación es principalmente radial, algunas veces bilateral o dorsiventral, principalmente exógena, pero frecuentemente endógena. Las ramas principalmente indeterminadas pero frecuentemente de crecimiento limitado. Células uninucleadas, con numerosos cloroplastos, principalmente discoides. Laterales monosifónicas ramificadas o no ramificadas (tricoblastos), comunes en ciertos géneros. Tetrasporangios principalmente tetrahédricos pero algunas veces más o menos cruciados usualmente derivados de las células pericentrales. Espermatangios principalmente en ramillas especiales de origen tricoblástico. Los carpogonios surgen en conexión con los tricoblastos, los cistocarpos con un pericarpo ostiolado bien desarrollado (Abbott y Hollenberg, 1976).

2.1. Análisis de la variación de riqueza, composición y abundancia

En el siguiente análisis por experimento y por tratamiento se describen los cambios en riqueza, abundancia y composición (Tabla 22) en términos de las especies constantes (presentes en 3 y 4 meses) y ocasionales (presentes en 1 y 2 meses).

Tabla 22. Variación de la riqueza, abundancia y composición por experimento y por tratamiento a lo largo del tiempo. La abundancia relativa se indica a la izquierda de cada especie.

EXPERIMENTO 1

	Mes 1	Mes 2	Mes 3	Mes 4
Control	1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 3 <i>Amphiroa rigida</i> 2 <i>Caulerpa sertularioides</i> 1 <i>Gracilaria pachydermatica</i> 5 <i>Grateloupia</i> sp 1 <i>Hypnea</i> sp 1 <i>Padina</i> sp	3 <i>Amphiroa rigida</i> 1 <i>Chlorodesmis</i> sp 1 <i>Derbesia</i> sp 2 <i>Enteromorpha flexuosa</i> 2 <i>Grateloupia</i> sp 1 <i>Hypnea</i> sp	1 <i>Polyphysa parvula</i> 1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 1 <i>Chlorodesmis</i> sp 1 <i>Enteromorpha flexuosa</i> 4 <i>Grateloupia</i> sp 1 <i>Hypnea</i> sp	1 <i>Amphiroa rigida</i> 3 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 3 <i>Dictyopteris delicatula</i> 3 <i>Grateloupia</i> sp 1 <i>Hypnea</i> sp 1 <i>Lithophyllum</i> sp
Exclusión de erizos y peces	3 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 2 <i>Amphiroa misakiensis</i> 3 <i>Grateloupia</i> sp 3 <i>Peyssonnelia rubra</i>	Sin dato	1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 1 <i>Chlorodesmis</i> sp 1 <i>Lomentaria</i> sp 4 <i>Gracilaria pachydermatica</i> 3 <i>Peyssonnelia rubra</i>	Sin dato
Efecto de erizos	3 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 2 <i>Caulerpa sertularioides</i> 2 <i>Chlorodesmis</i> sp 1 <i>Padina</i> sp	1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 2 <i>Amphiroa rigida</i> 1 <i>Chlorodesmis</i> sp 3 <i>Dictyopteris delicatula</i> 2 <i>Jania tenella</i>	2 <i>Caulerpa sertularioides</i> 2 <i>Callithamnion paschale</i> 3 <i>Cladophora microcladioides</i> 2 <i>Cladophora</i> sp 1 2 <i>Chlorodesmis</i> sp 3 <i>Padina</i> sp 4 <i>Phyllocladon anastomosans</i>	1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 5 <i>Dictyota dichotoma</i> 2 <i>Herposiphonia secunda</i>
Efecto de peces	1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 1 <i>Amphiroa misakiensis</i> 1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 4 <i>Chlorodesmis</i> sp 1 <i>Dictyopteris delicatula</i> 1 <i>Gelidiopsis tenuis</i> 1 <i>Herposiphonia littoralis</i> 2 <i>Jania tenella</i> 1 <i>Padina</i> sp	1 <i>Callithamnion paschale</i> 1 <i>Cladophora microcladioides</i> 3 <i>Grateloupia</i> sp 3 <i>Padina</i> sp	1 <i>Amphiroa valonioides</i> 1 <i>Callithamnion paschale</i> 5 <i>Dictyota dichotoma</i> 3 <i>Grateloupia</i> sp 1 <i>Phyllocladon anastomosans</i>	1 <i>Polyphysa parvula</i> 5 <i>Caulerpa sertularioides</i> 4 <i>Cladophora microcladioides</i> 3 <i>Cladophora</i> sp 1 2 <i>Chondria</i> sp 2 <i>Herposiphonia littoralis</i> 5 <i>Phyllocladon anastomosans</i>

EXPERIMENTO 1. RÉPLICA

	Mes 1	Mes 2	Mes 3	Mes 4
Control	4 <i>Amphiroa misakiensis</i> 1 <i>Ceramium hamatispinum</i> 1 <i>Gelidiella</i> sp 1 <i>Herposiphonia littoralis</i> 4 <i>Jania tenella</i> 1 <i>Laurencia clarionensis</i> 2 <i>Ralfsia hancockii</i>	3 <i>Amphiroa misakiensis</i> 4 <i>Lithophyllum</i> sp 1 <i>Padina</i> sp 1 <i>Polysiphonia sphaerocarpa</i>	1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 3 <i>Amphiroa misakiensis</i> 1 <i>Ceramium hamatispinum</i> 3 <i>Derbesia</i> sp 1 <i>Enteromorpha flexuosa</i> 1 <i>Grateloupia</i> sp 4 <i>Lithophyllum</i> sp	1 <i>Polyphysa parvula</i> 4 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 1 <i>Amphiroa valonioides</i> 2 <i>Cladophora microcladioides</i> 1 <i>Cryptonemia</i> sp 1 <i>Enteromorpha flexuosa</i> 1 <i>Gelidium</i> sp 1 <i>Grateloupia</i> sp 2 <i>Herposiphonia littoralis</i> 1 <i>Jania tenella</i> 1 <i>Polysiphonia sertularioides</i>
Exclusión de erizos y peces	3 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 3 <i>Amphiroa valonioides</i> 1 <i>Caulerpa peltata</i> 4 <i>Caulerpa sertularioides</i> 1 <i>Derbesia</i> sp 3 <i>Gelidiella</i> sp 1 <i>Jania tenella</i> 1 <i>Laurencia clarionensis</i> 1 <i>Phyllocladon anastomosans</i>	Sin dato	1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 3 <i>Amphiroa misakiensis</i> 1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 3 <i>Lithophyllum</i> sp	Sin dato

Tabla 22. Continuación

	Mes 1	Mes 2	Mes 3	Mes 4
Efecto de erizos	4 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 1 <i>Ceramium paniculatum</i> 2 <i>Enteromorpha flexuosa</i> 1 <i>Herposiphonia littoralis</i> 4 <i>Lithophyllum</i> sp 1 <i>Polysiphonia sertularioides</i> 2 <i>Polysiphonia mollis</i> 1 <i>Phyllocladon anastomosans</i>	Sin dato	Sin algas	1 <i>Polyphysa parvula</i> 1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 2 <i>Dictyota dichotoma</i> 5 <i>Grateloupia</i> sp 1 <i>Padina</i> sp
Efecto de peces	5 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 3 <i>Bryopsis pennata</i> 1 <i>Chlorodesmis</i> sp 1 <i>Laurencia clarionensis</i> 3 <i>Lithophyllum</i> sp 2 <i>Jania tenella</i> 1 <i>Padina</i> sp 2 <i>Polysiphonia confusa</i>	3 <i>Derbesia</i> sp 1 <i>Grateloupia</i> sp 1 <i>Herposiphonia littoralis</i> 1 <i>Gelidopsis tenuis</i> 1 <i>Phyllocladon anastomosans</i> 2 <i>Sphacelaria rigidula</i>	5 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 4 <i>Bryopsis pennata</i> 2 <i>Ceramium paniculatum</i> 2 <i>Phyllocladon anastomosans</i>	3 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 1 <i>Lithophyllum</i> sp 4 <i>Padina</i> sp

EXPERIMENTO 2

	Mes 1	Mes 2	Mes 3	Mes 4
Control	1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 1 <i>Chlorodesmis</i> sp 1 <i>Derbesia</i> sp 3 <i>Gelidium</i> sp 3 <i>Padina</i> sp	1 <i>Amphiroa valonioides</i> 2 <i>Caulerpa sertularioides</i> 3 <i>Gelidium</i> sp 1 <i>Lithophyllum</i> sp 5 <i>Padina</i> sp 1 <i>Phyllocladon anastomosans</i>	1 <i>Amphiroa misakiensis</i> 1 <i>Lithophyllum</i> sp 5 <i>Padina</i> sp	1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 1 <i>Derbesia</i> sp 2 <i>Lithophyllum</i> sp 5 <i>Padina</i> sp
Exclusión de erizos y peces	1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 2 <i>Derbesia</i> sp 5 <i>Lithophyllum</i> sp	1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 3 <i>Derbesia</i> sp 1 <i>Hypnea</i> sp 1 <i>Lithophyllum</i> sp 3 <i>Phyllocladon anastomosans</i>	1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 3 <i>Lithophyllum</i> sp	5 <i>Hypnea</i> sp 1 <i>Lithophyllum</i> sp
Efecto de erizos	1 <i>Amphiroa rigida</i> 1 <i>Amphiroa valonioides</i> 3 <i>Ceramium flaccidum</i> 1 <i>Cladophora microcladioides</i> 2 <i>Cladophora</i> sp 1 2 <i>Derbesia</i> sp 1 <i>Gracilaria pachydermatica</i> 1 <i>Laurencia clarionensis</i> 5 <i>Lithophyllum</i> sp	5 <i>Amphiroa rigida</i>	5 <i>Amphiroa rigida</i> 1 <i>Chlorodesmis</i> sp	5 <i>Amphiroa valonioides</i> 1 <i>Enteromorpha flexuosa</i> 1 <i>Grateloupia</i> sp 1 <i>Hypnea</i> sp 5 <i>Jania tenella</i> 1 <i>Padina</i> sp
Efecto de peces	3 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 1 <i>Derbesia</i> sp 3 <i>Gelidium</i> sp 5 <i>Padina</i> sp 1 <i>Sphacelaria rigidula</i>	1 <i>Amphiroa rigida</i> 1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 3 <i>Laurencia clarionensis</i> 5 <i>Padina</i> sp 1 <i>Phyllocladon anastomosans</i>	2 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 1 <i>Amphiroa rigida</i> 1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 2 <i>Lithophyllum</i> sp 5 <i>Padina</i> sp	3 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 1 <i>Lithophyllum</i> sp 4 <i>Padina</i> sp

Tabla 22. Continuación

EXPERIMENTO 3

	Mes 1	Mes 2	Mes 3	Mes 4
Control	3 <i>Amphiroa rigida</i> 1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 1 <i>Bryopsis pennata</i> 1 <i>Chlorodesmis</i> sp 2 <i>Grateloupia</i> sp 1 <i>Jania tenella</i> 2 <i>Lithophyllum</i> sp 2 <i>Padina</i> sp	3 <i>Amphiroa rigida</i> 2 <i>Caulerpa sertularioides</i> 2 <i>Chlorodesmis</i> sp 1 <i>Grateloupia</i> sp 1 <i>Jania tenella</i> 1 <i>Lithophyllum</i> sp 4 <i>Padina</i> sp	1 <i>Amphiroa rigida</i> 1 <i>Amphiroa valonioides</i> 1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 2 <i>Dictyopterus delicatula</i> 1 <i>Dictyota dichotoma</i> 1 <i>Grateloupia</i> sp 1 <i>Jania tenella</i> 1 <i>Laurencia clarionensis</i> 5 <i>Padina</i> sp	1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 3 <i>Ceramium flaccidum</i> 1 <i>Dictyopterus delicatula</i> 1 <i>Hypnea</i> sp 1 <i>Jania tenella</i> 5 <i>Padina</i> sp 1 <i>Polysiphonia sertularioides</i> 1 <i>Phyllocladon anastomosans</i>
Exclusión de erizos y peces	5 <i>Amphiroa rigida</i> 4 <i>Amphiroa valonioides</i> 2 <i>Caulerpa sertularioides</i> 1 <i>Gelidiella</i> sp 1 <i>Herposiphonia littoralis</i> 1 <i>Laurencia clarionensis</i> 3 <i>Lithophyllum</i> sp	3 <i>Amphiroa rigida</i> 3 <i>Amphiroa valonioides</i> 2 <i>Caulerpa sertularioides</i> 3 <i>Jania tenella</i> 5 <i>Padina</i> sp 2 <i>Phyllocladon anastomosans</i>	1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 1 <i>Amphiroa valonioides</i> 1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 1 <i>Jania tenella</i> 5 <i>Padina</i> sp	1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 3 <i>Cladophora microcladioides</i> 1 <i>Ceramium flaccidum</i> 1 <i>Dasya</i> sp 1 <i>Dictyopterus delicatula</i> 5 <i>Padina</i> sp
Efecto de erizos	1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 5 <i>Amphiroa rigida</i> 1 <i>Amphiroa valonioides</i> 2 <i>Caulerpa sertularioides</i> 1 <i>Dictyopterus delicatula</i> 1 <i>Grateloupia</i> sp 2 <i>Jania tenella</i> 2 <i>Lithophyllum</i> sp 2 <i>Padina</i> sp	1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 1 <i>Amphiroa rigida</i> 1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 2 <i>Grateloupia</i> sp 3 <i>Jania tenella</i> 2 <i>Padina</i> sp	5 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 1 <i>Amphiroa valonioides</i> 1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 1 <i>Lithophyllum</i> sp 1 <i>Padina</i> sp	5 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 1 <i>Callithamnion paschale</i> 1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 1 <i>Grateloupia</i> sp 1 <i>Padina</i> sp 1 <i>Polysiphonia subtilissima</i>

EXPERIMENTO 3. RÉPLICA

	Mes 1	Mes 2	Mes 3	Mes 4
Control	1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 2 <i>Ceramium flaccidum</i> 1 <i>Cladophora microcladioides</i> 1 <i>Champia parvula</i> 2 <i>Chondria decipiens</i> 5 <i>Gelidiopsis tenuis</i> 1 <i>Gelidiella</i> sp 1 <i>Gracilaria pachydermatica</i> 1 <i>Polysiphonia sphaerocarpa</i> 3 <i>Rhodomelaceae</i> sp 1	1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 2 <i>Ceramium flaccidum</i> 5 <i>Gelidiopsis tenuis</i> 2 <i>Gelidiella</i> sp	1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 1 <i>Dictyota dichotoma</i> 1 <i>Gelidiopsis tenuis</i> 2 <i>Gracilaria pachydermatica</i> 1 <i>Hypnea</i> sp 1 <i>Lithophyllum</i> sp	5 <i>Ceramium flaccidum</i> 2 <i>Ceramium mazatlanense</i> 1 <i>Cladophora microcladioides</i> 1 <i>Chondria decipiens</i> 1 <i>Gelidiopsis tenuis</i> 1 <i>Gracilaria pachydermatica</i> 5 <i>Polysiphonia sphaerocarpa</i> 3 <i>Trichosolen</i> sp
Exclusión de erizos y peces	1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 1 <i>Cryptonemia</i> sp 1 <i>Chondria decipiens</i> 5 <i>Gelidiopsis tenuis</i> 1 <i>Grateloupia</i> sp 1 <i>Jania tenella</i> 1 <i>Polysiphonia sertularioides</i>	1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 5 <i>Gelidiopsis tenuis</i> 1 <i>Gracilaria pachydermatica</i> 1 <i>Hypnea</i> sp	1 <i>Chlorodesmis</i> sp 1 <i>Lithophyllum</i> sp	1 <i>Polyphysa parvula</i> 1 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 1 <i>Gelidiopsis tenuis</i> 1 <i>Gracilaria pachydermatica</i> 4 <i>Lomentaria</i> sp
Efecto de erizos	1 <i>Bryopsis pennata</i> 1 <i>Ceramium mazatlanense</i> 1 <i>Dictyopterus delicatula</i> 5 <i>Gelidiopsis tenuis</i> 1 <i>Gracilaria pachydermatica</i> 1 <i>Grateloupia</i> sp 2 <i>Lithophyllum</i> sp	2 <i>Amphiroa beauvoisii</i> 3 <i>Gelidiopsis tenuis</i> 1 <i>Gracilaria pachydermatica</i> 4 <i>Rhodomelaceae</i> sp 1	1 <i>Bryopsis pennata</i> 4 <i>Ceramium flaccidum</i> 1 <i>Ceramium mazatlanense</i> 1 <i>Enteromorpha flexuosa</i> 4 <i>Gelidiopsis tenuis</i> 1 <i>Gracilaria pachydermatica</i> 2 <i>Polysiphonia mollis</i> 1 <i>Phyllocladon anastomosans</i>	5 <i>Lithophyllum</i> sp

Tabla 22. Continuación

EXPERIMENTO 4

	Mes 1	Mes 2	Mes 3	Mes 4
Control	3 <i>Amphiroa beauvoisi</i> 1 <i>Amphiroa valonioides</i> 1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 1 <i>Ceramium flaccidum</i> 1 <i>Cladophora</i> sp 1 1 <i>Chlorodesmis</i> sp 4 <i>Derbesia</i> sp 1 <i>Enteromorpha flexuosa</i> 2 <i>Grateloupia</i> sp 1 <i>Laurencia clarionensis</i> 1 <i>Lithophyllum</i> sp	4 <i>Amphiroa beauvoisi</i> 1 <i>Cladophora microcladioides</i> 4 <i>Chondria decipiens</i> 1 <i>Enteromorpha flexuosa</i> 4 <i>Grateloupia</i> sp 2 <i>Polysiphonia sertularioides</i> 2 <i>Phyllocladon anastomosans</i>	3 <i>Amphiroa beauvoisi</i> 2 <i>Amphiroa rigida</i> 2 <i>Ceramium hamatispinum</i> 1 <i>Ceramium paniculatum</i> 1 <i>Chlorodesmis</i> sp 2 <i>Lithophyllum</i> sp 2 <i>Phyllocladon anastomosans</i>	2 <i>Amphiroa valonioides</i> 4 <i>Ceramium flaccidum</i> 4 <i>Ceramium paniculatum</i> 4 <i>Ceramium sinicola</i> 5 <i>Cladophora</i> sp 1 4 <i>Cladophora</i> sp 2 5 <i>Enteromorpha flexuosa</i> 2 <i>Herposiphonia littoralis</i>
Exclusión de erizos y peces	1 <i>Amphiroa beauvoisi</i> 1 <i>Amphiroa valonioides</i> 1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 2 <i>Ceramium flaccidum</i> 3 <i>Derbesia</i> sp 2 <i>Enteromorpha flexuosa</i> 4 <i>Grateloupia</i> sp 1 <i>Laurencia clarionensis</i> 2 <i>Lithophyllum</i> sp	3 <i>Amphiroa beauvoisi</i> 3 <i>Chondria decipiens</i> 2 <i>Gelidiella</i> sp 2 <i>Grateloupia</i> sp 1 <i>Gracilaria pachydermatica</i> 2 <i>Pterosiphonia</i> sp	5 <i>Amphiroa beauvoisi</i> 5 <i>Phyllocladon anastomosans</i>	1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 1 <i>Dasya</i> sp 1 <i>Gracilaria pachydermatica</i> 5 <i>Grateloupia</i> sp
Efecto de peces	5 <i>Amphiroa beauvoisi</i> 2 <i>Amphiroa rigida</i> 5 <i>Ceramium hamatispinum</i> 3 <i>Cladophora microcladioides</i> 1 <i>Cladophora</i> sp 1 2 <i>Champia parvula</i> 1 <i>Derbesia</i> sp 1 <i>Enteromorpha flexuosa</i>	1 <i>Polyphysa parvula</i> 1 <i>Amphiroa beauvoisi</i> 4 <i>Cryptonemia</i> sp 4 <i>Gelidiella</i> sp	1 <i>Amphiroa beauvoisi</i> 3 <i>Amphiroa rigida</i> 1 <i>Caulerpa sertularioides</i> 3 <i>Ceramium flaccidum</i> 2 <i>Ceramium paniculatum</i> 5 <i>Champia parvula</i> 3 <i>Enteromorpha flexuosa</i> 3 <i>Herposiphonia littoralis</i> 1 <i>Jania tenella</i>	2 <i>Amphiroa beauvoisi</i> 2 <i>Ceramium paniculatum</i> 3 <i>Cladophora</i> sp 1 3 <i>Cladophora</i> sp 2 3 <i>Chlorodesmis</i> sp 1 <i>Derbesia</i> sp

EXPERIMENTO 4. RÉPLICA

	Mes 1	Mes 2	Mes 3	Mes 4
Control	1 <i>Amphiroa beauvoisi</i> 3 <i>Chondria decipiens</i> 3 <i>Grateloupia</i> sp 1 <i>Gracilaria pachydermatica</i> 1 <i>Pterosiphonia</i> sp	4 <i>Amphiroa beauvoisi</i> 1 <i>Ceramium flaccidum</i> 5 <i>Champia parvula</i> 1 <i>Gelidiopsis tenuis</i> 1 <i>Laurencia clarionensis</i>	1 <i>Enteromorpha flexuosa</i> 1 <i>Gracilaria pachydermatica</i>	1 <i>Ceramium flaccidum</i> 2 <i>Ceramium mazatlanense</i> 2 <i>Gracilaria pachydermatica</i> 5 <i>Grateloupia</i> sp 3 <i>Hypnea</i> sp 1 <i>Polysiphonia sertularioides</i>
Exclusión de erizos y peces	1 <i>Bryopsis pennata</i> 1 <i>Ceramium paniculatum</i> 3 <i>Chondria decipiens</i> 3 <i>Grateloupia</i> sp 2 <i>Gracilaria pachydermatica</i> 1 <i>Pterosiphonia</i> sp 1 <i>Phyllocladon anastomosans</i> 3 <i>Rhodomelaceae</i> sp 1	1 <i>Amphiroa beauvoisi</i> 3 <i>Amphiroa rigida</i> 1 <i>Grateloupia</i> sp 3 <i>Lithophyllum</i> sp 3 <i>Phyllocladon anastomosans</i>	5 <i>Amphiroa beauvoisi</i> 5 <i>Gelidiella</i> sp 1 <i>Lithophyllum</i> sp	1 <i>Grateloupia</i> sp 2 <i>Lithophyllum</i> sp
Efecto de peces	1 <i>Bryopsis pennata</i> 1 <i>Ceramium vagans</i> 1 <i>Chlorodesmis</i> sp 1 <i>Chondria decipiens</i> 2 <i>Grateloupia</i> sp 1 <i>Gracilaria pachydermatica</i> 1 <i>Jania tenella</i>	5 <i>Amphiroa beauvoisi</i> 3 <i>Ceramium paniculatum</i> 1 <i>Chlorodesmis</i> sp 1 <i>Laurencia clarionensis</i>	4 <i>Ceramium flaccidum</i> 4 <i>Ceramium mazatlanense</i> 2 <i>Champia parvula</i> 3 <i>Grateloupia</i> sp 2 <i>Gracilaria pachydermatica</i> 4 <i>Polysiphonia sphaerocarpa</i> 1 <i>Rhodomelaceae</i> sp 1	4 <i>Ceramium flaccidum</i> 4 <i>Ceramium mazatlanense</i> 2 <i>Polysiphonia subtilissima</i>

En cuanto a su permanencia, se encontró que las 53 especies se comportaron como ocasionales y sólo 16 fueron constantes en algún experimento (Tabla 23). Es decir, que en diferentes tratamientos de un experimento, una misma especie puede estar en uno, dos, tres y cuatro meses, por lo que pertenece a las dos categorías. Por ejemplo en el experimento 1, *Amphiroa beauvoisii* estuvo en dos meses en el tratamiento control, en tres meses en el tratamiento efecto de erizos y en un mes en el tratamiento efecto de peces.

Tabla 23. Especies ocasionales (en 1 y 2 meses) y especies constantes (en 3 y 4 meses) considerando todos los experimentos y tratamientos.

Especie	Ocasionales	Constantes	Especie	Ocasionales	Constantes
<i>Amphiroa beauvoisii</i>	+	+	<i>Gelidiella</i> sp	+	
<i>Amphiroa misakiensis</i>	+	+	<i>Gelidiopsis tenuis</i>	+	+
<i>Amphiroa rigida</i>	+	+	<i>Gelidium</i> sp	+	
<i>Amphiroa valonioides</i>	+	+	<i>Gracilaria pachydermatica</i>	+	+
<i>Bryopsis pennata</i>	+		<i>Grateloupia</i> sp	+	+
<i>Callithamnion paschale</i>	+		<i>Herposiphonia littoralis</i>	+	
<i>Caulerpa peltata</i>	+		<i>Herposiphonia secunda</i> f <i>tenella</i>	+	
<i>Caulerpa sertularioides</i>	+	+	<i>Hypnea</i> sp	+	+
<i>Ceramium flaccidum</i>	+	+	<i>Jania tenella</i>	+	+
<i>Ceramium hamatispinum</i>	+		<i>Laurencia clarionensis</i>	+	
<i>Ceramium mazatlanense</i>	+		<i>Lithophyllum</i> sp	+	+
<i>Ceramium paniculatum</i>	+		<i>Lomentaria</i> sp	+	
<i>Ceramium sinicola</i>	+		<i>Padina</i> sp	+	+
<i>Ceramium vagans</i>	+		<i>Peyssonnelia rubra</i>	+	
<i>Champia parvula</i>	+		<i>Phyllocladon anastomosans</i>	+	
<i>Chlorodesmis</i> sp	+	+	<i>Polysiphonia confusa</i>	+	
<i>Chondria decipiens</i>	+		<i>Polysiphonia mollis</i>	+	
<i>Chondria</i> sp	+		<i>Polysiphonia sertularioides</i>	+	
<i>Cladophora microcladioides</i>	+		<i>Polysiphonia sphaerocarpa</i>	+	
<i>Cladophora</i> sp 1	+		<i>Polysiphonia subtilissima</i>	+	
<i>Cladophora</i> sp 2	+		<i>Polyphysa parvula</i>	+	+
<i>Cryptonemia</i> sp	+		<i>Pterosiphonia</i> sp	+	
<i>Dasya</i> sp	+		<i>Ralfsia hancockii</i>	+	
<i>Derbesia</i> sp	+		<i>Rhodomelaceae</i> sp 1	+	
<i>Dictyopteris delicatula</i>	+		<i>Sphacelaria rigidula</i>	+	
<i>Dictyota dichotoma</i>	+		<i>Trichosolen</i> sp	+	
<i>Enteromorpha flexuosa</i>	+	+			
			Total	53	16

El 70% de las especies (37) fue exclusivamente ocasional, el 30% restante correspondió a especies ocasionales y constantes (16) y no hubo especies exclusivamente constantes (Tabla 23). Lo anterior se refleja en una alta variación en la composición en todos los experimentos a través del tiempo.

A continuación se describen las variaciones en riqueza y abundancia, así como la composición a través del análisis del número de especies constantes y ocasionales por experimento en cada

tratamiento.

Experimento 1

Control - La riqueza prácticamente no se modificó, en el primer mes fue de siete especies y en los últimos tres, fue de seis (Fig. 15). La abundancia disminuyó en los tres primeros meses y en el último aumentó (Fig. 16). Hubo tres especies constantes, *Amphiroa rigida*, *Grateloupia* sp e *Hypnea* spp y diez ocasionales (Tabla 22).

Exclusión de erizos y peces - La riqueza aumentó (Fig. 15) y la abundancia fue constante (Fig. 16). No hubo especies constantes y ocho especies fueron ocasionales (Tabla 22).

Efecto de erizos - La riqueza aumentó los tres primeros meses pero disminuyó abruptamente en el último (Fig. 15). La abundancia presentó el mismo patrón (Fig. 16). Hubo sólo 2 especies constantes, *Amphiroa beauvoisii* y *Chlorodesmis* sp (Tabla 22) y 11 ocasionales.

Efecto de peces - La riqueza disminuyó del primer a segundo mes, sin embargo aumentó en los siguientes dos meses (Fig. 15). La abundancia presentó el mismo patrón (Fig. 16). No hubo especies constantes y 18 fueron ocasionales (Tabla 22).

Experimento 1. Réplica

Control - La riqueza aumentó (Fig. 15) y la abundancia prácticamente se mantuvo constante (Fig. 16). *Amphiroa misakiensis* fue la única especie constante y 19 especies fueron ocasionales (Tabla 22).

Exclusión de erizos y peces - La riqueza (Fig. 15) y la abundancia (Fig. 16) disminuyeron. No hubo especies constantes y 11 fueron ocasionales (Tabla 22).

Efecto de erizos - La riqueza (Fig. 15) y la abundancia (Fig. 16) disminuyeron. No hubo especies constantes y 12 fueron ocasionales. Destaca que *Lithophyllum* sp desapareció, a pesar de ser considerada como una especie evitada por erizos (Tabla 22).

Efecto de peces - La riqueza (Fig. 15) y la abundancia (Fig. 16) disminuyeron. Solo hubo una especie constante, *Amphiroa beauvosii* y 15 especies ocasionales (Tabla 22).

Experimento 2

Control - La riqueza fue variable (Fig. 15) y la abundancia fue prácticamente constante (Fig. 16). Hubo dos especies constantes, *Lithophyllum* sp y *Padina* sp y ocho especies ocasionales

Fig. 15 Variación de la riqueza algal por experimento en cada tratamiento a través del tiempo.

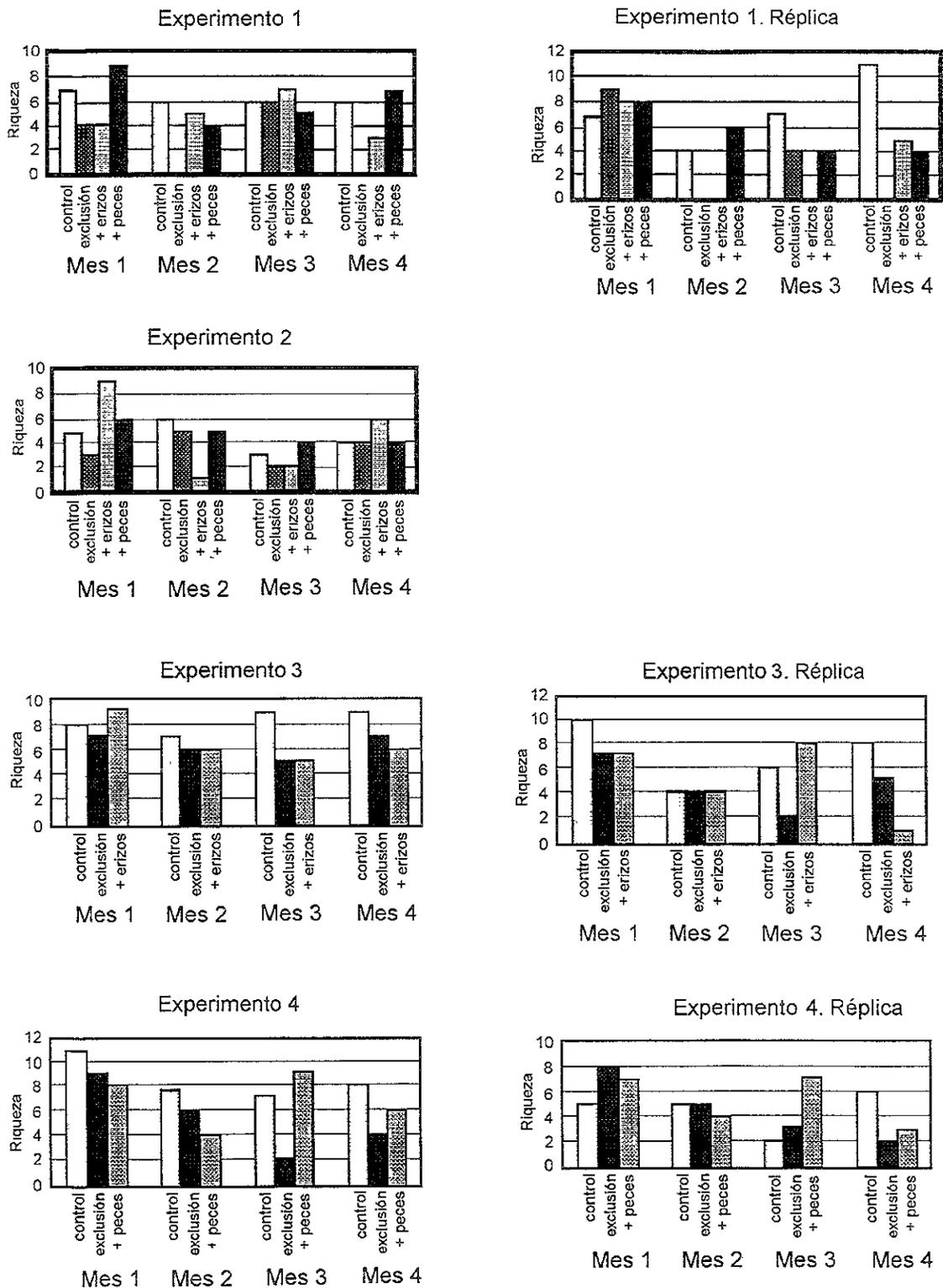
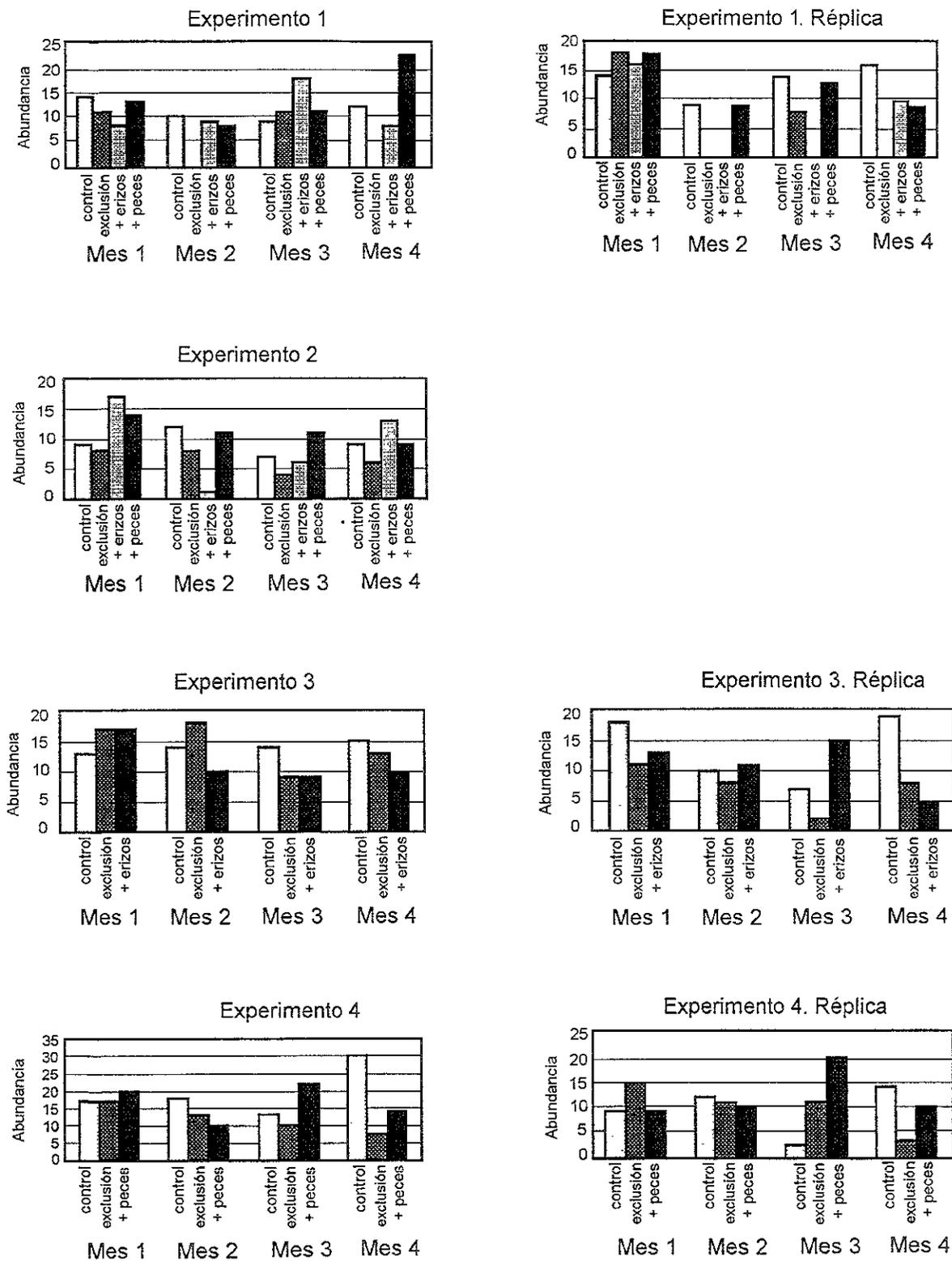


Fig. 16 Variación de la abundancia algal por experimento en cada tratamiento a través del tiempo.



(Tabla 22).

Exclusión de erizos y peces - La riqueza mostró una tendencia a disminuir (Fig. 15). La abundancia disminuyó (Fig. 16). Hubo dos especies constantes, *Amphiroa beauvoisii* y *Lithophyllum* sp y tres especies ocasionales (Tabla 22).

Efecto de erizos - La riqueza (Fig. 15) y la abundancia (Fig. 16) disminuyeron. Sólo hubo una especie constante, *Amphiroa rigida* y 14 ocasionales (Tabla 22).

Efecto de peces - La riqueza (Fig. 15) y la abundancia (Fig. 16) disminuyeron. Hubo tres especies constantes: *Amphiroa beauvoisii*, *Caulerpa sertularioides* y *Padina* sp y siete ocasionales (Tabla 22).

Experimento 3

Control - La riqueza (Fig. 15) y la abundancia (Fig. 16) fueron prácticamente constantes. Hubo cinco especies constantes, *Amphiroa rigida*, *Caulerpa sertularioides*, *Grateloupia* sp, *Jania tenella* y *Padina* sp y 12 ocasionales (Tabla 22).

Exclusión de erizos y peces - La riqueza fue constante (Fig. 15) y la abundancia disminuyó (Fig. 16). Tres especies fueron constantes, *Amphiroa valonioides*, *Caulerpa sertularioides* y *Padina* sp y 12 ocasionales (Tabla 22).

Efecto de erizos - La riqueza (Fig. 15) y la abundancia disminuyeron (Fig. 16). Cuatro especies fueron constantes, *Amphiroa beauvoisii*, *Caulerpa sertularioides*, *Grateloupia* sp y *Padina* sp. Siete especies fueron ocasionales (Tabla 22).

Experimento 3. Réplica

Control - La riqueza tendió a aumentar (Fig. 15) y la abundancia fue variable (Fig. 16). Las especies constantes fueron: *Amphiroa beauvoisii*, *Ceramium flaccidum*, *Gelidiopsis tenuis* y *Gracilaria pachydermatica*. Hubo 10 especies ocasionales (Tabla 22).

Exclusión de erizos y peces - La riqueza (Fig. 15) y la abundancia disminuyeron (Fig. 16). Sólo una especie fue constante, *Gelidiopsis tenuis* y 13 fueron ocasionales (Tabla 22).

Efecto de erizos - La riqueza (Fig. 15) y la abundancia disminuyeron (Fig. 16). Hubo dos especies constantes, *Gelidiopsis tenuis* y *Gracilaria pachydermatica* y once ocasionales. Cabe destacar que *Lithophyllum* sp fue la única especie que incrementó su abundancia en el último mes y que todas las algas erectas presentes al inicio del experimento, desaparecieron al final del

mismo (Tabla 22).

Experimento 4

Control - La riqueza fue prácticamente constante (Fig. 15). La abundancia aumentó (Fig. 16). Dos especies fueron constantes, *Amphiroa beauvoisii* y *Enteromorpha flexuosa*. Las ocasionales fueron 19 (Tabla 22).

Exclusión de erizos y peces - La riqueza (Fig. 15) y la abundancia disminuyeron (Fig. 16). Hubo dos especies constantes, *Amphiroa beauvoisii* y *Grateloupia* sp y 13 ocasionales (Tabla 22).

Efecto de peces - La riqueza fue variable, aunque hubo una tendencia a disminuir (Fig. 15). La abundancia tendió a aumentar (Fig. 16). La única especie constante fue *Amphiroa beauvoisii*, las especies fueron 17 (Tabla 22).

Experimento 4. Réplica

Control - La riqueza fue prácticamente constante (Fig. 15) y la abundancia variable (Fig. 16). *Gracilaria pachydermatica* fue la única especie constante, las ocasionales sumaron 12 (Tabla 22).

Exclusión de erizos y peces - La riqueza (Fig. 15) y la abundancia disminuyeron (Fig. 16). Dos especies fueron constantes, *Grateloupia* sp y *Lithophyllum* sp y nueve fueron ocasionales (Tabla 22).

Efecto de peces - La riqueza (Fig. 15) y la abundancia fueron variables (Fig. 16). No hubo especies constantes y las ocasionales fueron 16 (Tabla 22).

La síntesis de las variaciones en riqueza, abundancia y composición (expresadas como el porcentaje de variación) por tratamiento en cada uno de los experimentos se muestran en la Tabla 24.

Tabla 24. Variación de los parámetros estructurales de la comunidad algal de La Ropa en cada tratamiento. Exp: número de experimento, Riq: riqueza, Ab: abundancia, # Co: número de especies ocasionales, # Oc: número de especies constantes, % var: porcentaje de variación de la composición, rép: réplica, C: constante, V: variable, ↑: incremento, ↓: disminución.

Control								Exclusión de herbívoros							
Exp	1	1 rép	2	3	3 rép	4	4 rép	1	1 rép	2	3	3 rép	4	4 rép	
Riq	C	↑	↑	C	V	C	C	↑	↓	↓	C	↓	↓	↓	
Ab	↓	C	C	C	V	↑	V	C	↓	↓	↓	↓	↓	↓	
# Co	3	1	2	5	4	2	1	0	0	2	3	1	2	2	
# Oc	10	19	8	12	10	19	12	8	11	3	12	13	13	9	
% var	54	90	60	41	43	81	85	100	100	20	60	86	67	64	

Efecto de erizos					Efecto de peces					
Exp	1	1 rép	2	3	3 rép	1	1 rép	2	4	4 rép
Riq	↑	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	V
Ab	↑	↓	↓	↓	↓	↑	↓	↓	↑	V
# co	2	0	1	4	2	0	1	3	1	0
# oc	11	12	14	7	11	11	15	7	17	16
% var	69	100	87	27	69	100	87	40	89	100

2.2. Pruebas estadísticas

El análisis de muestras pareadas de Wilcoxon (Rueda, 1980) no mostró diferencias significativas (Tabla 25) al comparar los tratamientos 2 (exclusión de erizos y peces), 3 (efecto de erizos) y 4 (efecto de peces) con el respectivo control en todos los experimentos. Esto significa que las interpretaciones sobre el efecto de los herbívoros deben ser hechas con precaución (Chapman, 1998). Así, se puede afirmar que los cambios registrados en la composición, riqueza y abundancia son parcialmente resultado del efecto de la presencia-ausencia de erizos y peces.

2.3. Análisis de la fenología

En todos los experimentos hubo al menos una especie en estado reproductivo en ausencia de erizos y peces. Por ejemplo en el experimento 1, *Gracilaria pachydermatica* se encontró con cistocarpos, pero en estado vegetativo en el control y con inclusión de erizos y peces. La misma situación se presentó en el experimento 2 con *Hypnea* spp, en el experimento 3 con *Amphiroa beauvoisii*, *A. valonioides*, *Ceramium flaccidum*, *Grateloupia* sp, *Hypnea* spp, *Lithophyllum* sp y *Polysiphonia sertularioides*, en el experimento 4 con *A. beauvoisii*, *A. rigida*, *C. flaccidum*,

Tabla 25. Prueba de Wilcoxon para comparar pares de tratamientos (1=control, 2=exclusión de erizos y peces, 3=efecto de erizos y 4=efecto de peces).

Experimento	Tratamientos	Mes	N	T	P
1	1 vs. 2	1	52	15.00	0.6744
	1 vs. 3		52	13.00	0.5286
	1 vs. 4		52	44.00	0.9165
1 réplica	1 vs. 2		52	39.50	0.6749
	1 vs. 3		52	41.50	0.7798
	1 vs. 4		52	34.00	0.6948
2	1 vs. 2		52	10.00	0.9165
	1 vs. 3		52	19.50	0.1260
	1 vs. 4		52	1.50	0.1056
3	1 vs. 2		52	39.00	0.6496
	1 vs. 3		52	10.50	0.2936
	1 vs. 4		52	31.00	0.8588
3 réplica	1 vs. 2		52	36.00	0.8139
	1 vs. 3		52	18.00	1.00
	1 vs. 4		52	41.00	0.7531
4	1 vs. 2		52	3.00	0.1158
	1 vs. 3		52	16.50	0.4772
	1 vs. 4		52	25.00	0.7988
1	1 vs. 3	2	52	19.00	0.6784
	1 vs. 4		52	25.50	0.8384
	1 vs. 4		52	25.50	0.8384
1 réplica	1 vs. 2		52	9.50	0.4468
	1 vs. 3		52	6.50	0.2049
	1 vs. 4		52	8.00	0.6001
2	1 vs. 2		52	11.00	0.3269
	1 vs. 3		52	11.50	0.3627
	1 vs. 4		52	7.50	0.5293
3	1 vs. 2		52	6.00	0.3454
	1 vs. 3		52	19.00	0.3862
	1 vs. 4		52	10.00	0.1386
3 réplica	1 vs. 2		52	22.00	0.9527
	1 vs. 3		52	10.00	0.9165
	1 vs. 4		52	25.50	0.8384
1	1 vs. 2	3	52	1.21	0.2240
	1 vs. 3		52	25.00	0.7988
	1 vs. 4		52	3.00	0.1158
1 réplica	1 vs. 2		52	27.00	0.9593
	1 vs. 3		52	6.00	0.6558
	1 vs. 4		52	5.00	0.5001
2	1 vs. 2		52	2.50	0.1775
	1 vs. 3		52	3.00	0.1158
	1 vs. 4		52	12.50	0.2361
3	1 vs. 2		52	3.00	0.1158
	1 vs. 3		52	25.00	0.2721
	1 vs. 4		52	11.50	0.6726
3 réplica	1 vs. 2		52	33.00	0.3823
	1 vs. 3		52	4.00	0.3452
	1 vs. 4		52	1.50	0.0346
1	1 vs. 3	4	52	12.50	0.4412
	1 vs. 4		52	33.00	0.3823
	1 vs. 3		52	25.00	0.2721
1 réplica	1 vs. 4		52	26.00	0.0962
	1 vs. 2		52	4.50	0.4184
	1 vs. 3		52	14.00	0.5754
2	1 vs. 4		52	7.50	1.000
	1 vs. 2		52	10.00	0.4989
	1 vs. 3		52	24.00	0.4236
3	1 vs. 2		52	12.00	0.2135
	1 vs. 3		52	8.00	0.0858
	1 vs. 4		52	17.00	0.0843
3 réplica	1 vs. 2		52	14.50	0.1000
	1 vs. 3		52	4.00	0.0909
	1 vs. 4		52	11.50	0.6726
4	1 vs. 2		52	4.00	0.0909
	1 vs. 3		52	11.50	0.6726
	1 vs. 4		52	11.50	0.6726

Dasya sp, *Laurencia clarionensis* (Tabla 26).

Cabe destacar que los experimentos 1 y 2 tuvieron 50% menos especies reproductivas (8 y 4 respectivamente) que los experimentos 3 y 4 (15 y 16 respectivamente) (Tabla 26).

Experimento 1 – Hubo seis especies reproductivas. *Amphiroa beauvoisii* (conceptáculos), *Derbesia* sp (esporangios) y *Grateloupia* sp, (tetrasporangios y cistocarpos). En exclusión de herbívoros, *Gracilaria pachydermatica* (cistocarpos), *Lomentaria* sp y *Peyssonnelia rubra*. En los tratamientos 3 y 4 (efecto de erizos y peces respectivamente), todas las especies estuvieron en estado vegetativo (Tabla 26).

Experimento 1. Réplica – Hubo cuatro especies reproductivas. *Amphiroa beauvoisii* y *A. valonioides* (conceptáculos), *Derbesia* sp (esporangios) y *Sphacelaria rigidula* (propágulos). En los tratamientos 2 y 3 todas las especies estuvieron en estado vegetativo (Tabla 26).

Experimento 2 – Hubo 5 especies reproductivas. *Derbesia* sp (esporangios), *Grateloupia* sp e *Hypnea* spp (cistocarpos), *Amphiroa rigida* (conceptáculos) y *Padina* sp. Es importante destacar que *Hypnea* spp presentó una gran cantidad de cistocarpos, los cuales no han sido reportadas con anterioridad en esta especie en el PTM (Tabla 26).

Experimento 3 – Hubo seis especies reproductivas. *Amphiroa rigida* y *A. valonioides* (conceptáculos), *Ceramium flaccidum*, *Polysiphonia sertularioides* y *P. subtilissima* (cistocarpos) y *Padina* sp. (Tabla 26).

Experimento 3. Réplica - Hubo 12 especies reproductivas. *Amphiroa beauvoisii* y *Lithophyllum* sp (conceptáculos), *Ceramium flaccidum*, *C. mazatlanense*, *Chondria decipiens*, *Gelidiopsis tenuis*, *Hypnea* spp y *Polysiphonia sphaerocarpa* (tetrasporangios), *Grateloupia* sp, *Polysiphonia mollis*, *P. sertularioides* y *P. sphaerocarpa* (cistocarpos).

Experimento 4 – Hubo siete especies reproductivas. *Derbesia* sp (esporangios), *Amphiroa valonioides* y *Jania tenella* (conceptáculos), *Grateloupia* sp y *Laurencia clarionensis* (cistocarpos) y *Ceramium flaccidum* y *Dasya* sp (tetrasporangios) (Tabla 26).

Tabla 26. Estado fenológico y su variación temporal por tratamiento en cada uno de los experimentos (cis = cistocarpos, con = conceptáculos, esp = esporangios, tet = tetrasporangios, pro = propágulos, rep = presencia de estructuras reproductivas, veg = vegetativo).

Especies	Experimento 1				Réplica			
	control	exclusión	+ erizos	+ peces	control	exclusión	+ erizos	+ peces
<i>Amphiroa beauvoisi</i>	con	veg	veg	veg	veg	veg	veg	con
<i>Amphiroa valonioides</i>	veg	veg	veg	veg	con	veg	veg	veg
<i>Derbesia</i> sp	esp	veg	veg	veg	veg	veg	veg	esp
<i>Gracilaria pachydermatica</i>	veg	cis	veg	veg	veg	veg	veg	veg
<i>Grateloupia</i> sp	cis, tet	veg	veg	veg	veg	veg	veg	veg
<i>Lomentaria</i> sp	veg	rep	veg	veg	veg	veg	veg	veg
<i>Peyssonnelia rubra</i>	veg	rep	veg	veg	veg	veg	veg	veg
<i>Sphacelaria rigidula</i>	veg	veg	veg	veg	veg	veg	veg	pro

Experimento 2				
	control	exclusión	+ erizos	+ peces
<i>Amphiroa rigida</i>	veg	veg	veg	con
<i>Derbesia</i> sp	esp	esp	esp	veg
<i>Grateloupia</i> sp	veg	veg	cis	veg
<i>Hypnea</i> sp	veg	cis	veg	veg
<i>Padina</i> sp	rep	veg	veg	rep

Especies	Experimento 3				Réplica			
	control	exclusión	+ erizos	+ peces	control	exclusión	+ erizos	+ peces
<i>Amphiroa beauvoisi</i>	veg	veg	veg	veg	veg	con	veg	veg
<i>Amphiroa rigida</i>	con	veg	veg	veg	veg	veg	veg	veg
<i>Amphiroa valonioides</i>	veg	con	veg	veg	veg	veg	veg	veg
<i>Ceramium flaccidum</i>	veg	cis	veg	veg	tet	veg	veg	veg
<i>Ceramium mazatlanense</i>	veg	veg	veg	veg	tet	veg	veg	veg
<i>Chondria decipiens</i>	veg	veg	veg	veg	tet	veg	veg	veg
<i>Gelidopsis tenuis</i>	veg	veg	veg	veg	veg	tet	tet	veg
<i>Grateloupia</i> sp	veg	veg	veg	veg	veg	cis	veg	veg
<i>Hypnea</i> sp	veg	veg	veg	veg	veg	tet	veg	veg
<i>Lithophyllum</i> sp	veg	veg	veg	veg	veg	con	veg	veg
<i>Padina</i> sp	rep	rep	veg	veg	veg	veg	veg	veg
<i>Polysiphonia mollis</i>	veg	veg	veg	veg	veg	veg	cis	veg
<i>Polysiphonia sertularioides</i>	cis	veg	veg	veg	veg	cis	veg	veg
<i>Polysiphonia sphaerocarpa</i>	veg	veg	veg	veg	cis, tet	veg	veg	veg
<i>Polysiphonia subtilissima</i>	veg	veg	cis	veg	veg	veg	veg	veg

Especies	Experimento 4				Réplica			
	control	exclusión	+ erizos	+ peces	control	exclusión	+ erizos	+ peces
<i>Amphiroa beauvoisi</i>	veg	veg	veg	veg	veg	con	veg	veg
<i>Amphiroa rigida</i>	veg	veg	veg	veg	veg	con	veg	veg
<i>Amphiroa valonioides</i>	con	veg	veg	veg	veg	veg	veg	veg
<i>Ceramium flaccidum</i>	veg	tet	veg	veg	veg	veg	veg	veg
<i>Ceramium vagans</i>	veg	veg	veg	veg	veg	veg	tet	veg
<i>Champia parvula</i>	veg	veg	veg	veg	tet	veg	veg	veg
<i>Chondria decipiens</i>	veg	veg	veg	veg	tet	veg	veg	veg
<i>Dasya</i> sp	veg	tet	veg	veg	veg	veg	veg	veg

Tabla 26. Continuación.

	Experimento 4				Réplica			
	control	exclusión	+ erizos	+ peces	control	exclusión	+ erizos	+ peces
<i>Derbesia</i> sp	veg	veg	tet	veg	veg	veg	veg	veg
<i>Gracilaria pachydermatica</i>	veg	veg	veg	veg	cis	cis	veg	veg
<i>Grateloupia</i> sp	cis	cis	veg	veg	cis	veg	veg	veg
<i>Hypnea</i> sp	veg	veg	veg	veg	tet	veg	veg	veg
<i>Jania tenella</i>	veg	veg	con	veg	veg	veg	veg	veg
<i>Laurencia clarionensis</i>	veg	cis	veg	veg	veg	veg	veg	veg
<i>Polysiphonia sertularioides</i>	veg	veg	veg	veg	cis	veg	veg	veg
<i>Polysiphonia sphaerocarpa</i>	veg	veg	veg	veg	veg	veg	cis, tet	veg

Experimento 4. Réplica – Hubo 11 especies reproductivas, *Amphiroa beauvoisii* y *A. rigida* (conceptáculos), *Ceramium vagans*, *Champia parvula*, *Chondria decipiens*, *Hypnea* spp y *Polysiphonia sphaerocarpa* (tetrasporangios) y *Gracilaria pachydermatica*, *Grateloupia* sp, *Hypnea* spp y *Polysiphonia sphaerocarpa* (cistocarpos) (Tabla 26).

2.4. Implicaciones de la variación de la riqueza, composición y abundancia en la estructura de la comunidad algal

El conocimiento generado sobre la interacción planta-animal en distintas localidades templadas y tropicales se basa en la manipulación de herbívoros a través de dispositivos que representan barreras mecánicas como cercas y cajas (Chapman, 1998), generalmente de dimensiones > a 1 m².

En las comunidades de kelp y en los arrecifes de coral es menos complicado delimitar a los talos de las diferentes especies que las componen, pues son comunes aquellas que presentan individuos bien delimitados, muchas veces de gran tamaño, con excepción de las algas clonales o modulares. Asimismo, se pueden usar métodos como el de punto intercepto (para valoración de coberturas), marcaje de plantas y medición de la pérdida de biomasa individual por mordidas de herbívoros sobre individuos algales. En La Ropa, además de que muchas de las especies de la comunidad algal son clonales, tienen un tamaño muy reducido, ambas características impiden la individualización y la determinación taxonómica de las especies y la cuantificación de densidad, cobertura y/o biomasa *in situ*.

Es decir, la comunidad algal de La Ropa, se manifiesta como un césped abigarrado de talla pequeña, generalmente cubierto de arena y la única opción viable para iniciar la manipulación experimental que permitiera una primera aproximación al estudio de la relación alga-herbívoro, fue la de hacer muestreos destructivos en todos los tratamientos, reconociendo de antemano que este procedimiento constituye una variable más no controlada y que su efecto es difícilmente discernible de los efectos particulares de cada uno de los tratamientos.

En los hechos, el diseño experimental, particularmente el levantamiento mensual de la cama algal, dio lugar a procesos de colonización y recolonización que produjeron el establecimiento de una comunidad diferente con una dinámica propia cada mes.

En este contexto, discernir el efecto de la manipulación de los herbívoros, ya sea por inclusiones o exclusiones totales o parciales y el producido por los procesos de colonización y recolonización, resulta prácticamente imposible con este diseño.

Además, se observó durante las colectas, una densa cobertura de algas filamentosas sobre los corrales experimentales provocando, entre otras cosas, la acumulación de arena sobre ellos, la disminución de la iluminación y del movimiento de agua en su interior. Todo ello constituye un conjunto de variables no controladas que también juega un papel importante en la variabilidad de los parámetros estructurales de la comunidad algal, como ya ha sido registrado en las costas de Florida (Earle, 1972).

Por otro lado, la siguiente es una discusión que se basa en el análisis del efecto de cada tratamiento sobre las variaciones de los parámetros estructurales de la comunidad de La Ropa y su comparación con los efectos de tratamiento similares en las comunidades templadas y de arrecifes coralinos, cabe señalar que éstas últimas son el único referente para la región tropical. Además, se discuten los efectos combinados que posiblemente estén jugando un papel importante en la estructuración de las comunidades tropicales complejas.

2.4.1. Análisis del efecto de los tratamientos en la estructura de la comunidad algal

Control - El conjunto de los controles, considerando todos los experimentos, mostró constancia de la riqueza, con algunas fluctuaciones ligeras, la abundancia presentó mayor variabilidad y la composición fue altamente variable. Estas características han sido observadas consistentemente a lo largo de casi una década de trabajo en la localidad de La Ropa (López, 1993; 1996; López *et al.*, 2000), lo que significa que los controles reflejan la dinámica normal de esta comunidad y por lo tanto no incorporan un efecto de tratamiento. Es decir, estos tratamientos constituyen controles adecuados.

Efecto de la presencia de erizos – Analizando este tratamiento en todos los experimentos, se observó que las tendencias más generales fueron la disminución de la riqueza y la abundancia así como la alta variabilidad en la composición cuando *Echinometra* sp estuvo presente, lo cual coincidió con los resultados obtenidos en otras comunidades (Ogden y Lobel, 1978; Carpenter, 1981; Fletcher, 1987; Morrison, 1988).

La disminución generalizada en riqueza y abundancia puede ser explicado por el consumo intensivo e indiscriminado de las especies de algas por los erizos, aunque también es importante tener en cuenta el efecto combinado de otros factores como la colonización y recolonización y el consumo por otros herbívoros, como crustáceos y moluscos.

El comportamiento discrepante obtenido en el experimento 1 sugiere un efecto combinado entre consumo, colonización, recolonización y competencia. Es decir, al inicio del experimento hubo dentro de cada caja, un espacio limpio de algas con un erizo en su interior, en el cual comenzó un proceso de colonización y recolonización diferencial. Una vez establecidas en este espacio, las algas palatables a los erizos fueron consumidas, este proceso también abre nuevos espacios que conllevan a la competencia entre las algas por establecerse.

En un estudio, Fletcher (1987) encontró que no todas las interacciones entre herbívoros son competitivas y que hay otras interacciones importantes en la estructuración de la comunidad como facilitación o comensalismo. La remoción conjunta y por separado de erizos

(*Centrostephanus rodgersii*) y lapas (*Patelloida alticostata*, *P. murfia* y *Cellana tramoserica*) resultó en diferencias en el tiempo de recubrimiento de algas no costrosas. Cuando ambos herbívoros fueron eliminados, hubo una cobertura de algas foliosas en un lapso de 1 año. Las áreas donde sólo se removieron erizos, fueron cubiertas en 2 años y donde sólo se removieron lapas, hubo un recubrimiento inicial de algas filamentosas, sin embargo, después de 3 meses, la cobertura disminuyó, siendo ligeramente mayor que en las áreas control.

Además, se observó que al eliminar a los erizos, había un incremento en el reclutamiento y densidad de las lapas, pero después de un año, éstas desaparecieron por completo. Asimismo, la remoción de las lapas más grandes (*Patelloida alticostata* y *Cellana tramoserica*) aumentó la tasa de reclutamiento de la especie más pequeña (*P. murfia*). La conclusión de Fletcher (1987) fue que los erizos son necesarios para el mantenimiento de áreas de algas costrosas y para la presencia de las lapas en estas áreas.

Los cambios particulares expresados por la comunidad algal de La Ropa, se pueden deber al consumo por erizos o a sus efectos indirectos, como el incremento del ramoneo por otros herbívoros por ejemplo, crustáceos y moluscos (Steneck, 1982; Fletcher, 1987; Brawley, 1992), a procesos de competencia por ocupación del espacio entre las algas (Lobban y Harrison, 1994), a cambios estacionales en la temperatura del agua (Kain, 1989) y a los ciclos de vida de las algas (Lubchenco y Cubit, 1980; Steneck, 1982).

Las variaciones de la composición pueden ser explicadas por la dominancia de especies ocasionales, que ascienden a más del 50%. Sin embargo, el análisis de las especies por separado muestra comportamientos contrastantes entre experimentos. Una misma especie fue constante en un experimento y ocasional en otro, como *Gracilaria pachydermatica* en los experimentos 2 y 3 respectivamente (Tabla 22). La colecta mensual de la cama algal, dejó un espacio abierto que permitió la colonización y recolonización de especies que probablemente contribuyó a los cambios en la composición específica.

De acuerdo con los grupos morfo-funcionales propuestos por Littler *et al.* (1983), *Lithophyllum* sp pertenece al grupo menos susceptible a la herbivoría y *Dictyota dichotoma*, al grupo más

susceptible. Sin embargo, en el experimento 1 se encontraron resultados que no concuerdan con esta teoría, ya que *Lithophyllum* sp desapareció (junto con todas las especies). Se ha reconocido que herbívoros generalistas a menudo muestran cambios oportunistas en el consumo de alimento (Santelices *et al.*, 1986), esto puede explicar la ausencia de *Lithophyllum* sp cuando *Echinometra* sp estuvo presente.

Por su parte, *D. dichotoma* apareció en el mes 4. La presencia de esta especie y de *Acetabularia parvula*, *Amphiroa beauvoisii*, *Grateloupia* sp y *Padina* sp, puede deberse a que al ser consumidas todas las especies en los meses previos, se abrió un espacio que dió lugar a su establecimiento (ver Tabla 22). Durante este proceso, se establecieron otras especies, quizá oportunistas que constituyeron el alimento de *Echinometra* sp

Asimismo, se ha encontrado que especies de *Diadema* pueden alimentarse de pastos y algas o convertirse en carnívoros y que también pueden alimentarse de acuerdo con la proporción en abundancia de las algas. Esto sugiere que los erizos tropicales se han convertido en consumidores generalistas, con una dieta variada, porque disponen de un alimento más diverso que los de la región templada (Ogden y Lobel, 1978). Considerando entonces que los erizos pueden ser generalistas y que una misma especie puede ser ocasional en un experimento y constante en otro, indica que puede estar siendo consumida diferencialmente por *Echinometra* sp.

También es importante considerar la variable temporal que se incluyó al hacer experimentos discretos en diferentes estaciones del año, aún cuando es conocido que en la regiones tropicales, el efecto de la estacionalidad es reducido o prácticamente nulo.

En anteriores estudios de la comunidad de La Ropa (López, 1996), se encontró que los parámetros estructurales presentaron una dinámica diferente de la encontrada en la presente investigación, sugiriendo que sí hubo efectos producidos por colonización y recolonización e inclusión y exclusión de herbívoros.

Respecto al impacto de los erizos en la estructuración de las comunidades, aun no existe consenso entre los que proponen que estos invertebrados tienen una importancia relativamente

reducida en la estructura de la comunidad algal (Earle, 1972; Santelices, 1987) y los que afirman que los erizos son igualmente importantes que los peces herbívoros (Ogden y Lobel, 1978, Carpenter, 1986; Morrison, 1988).

Evidentemente no se cuenta aún con la suficiente información para hacer una generalización sobre el impacto del consumo de algas por los erizos en las diferentes regiones, pero no hay que descartar que en cada región la respuesta de las comunidades puede ser diferente (Santelices, 1987).

Los resultados obtenidos en La Ropa, a veces concuerdan con los resultados de otras comunidades tropicales. Por ejemplo, en presencia de erizos coincidió la disminución en la riqueza y abundancia de las algas, pero la desaparición de la totalidad de las algas, incluso aquellas que se encuentran en el grupo morfo-funcional menos susceptible a la herbivoría de acuerdo con Littler *et al.* (1983), no coincidió.

Por otra parte, la desaparición de la totalidad de las algas, aparentemente por el consumo de erizos, sugiere que éstos son herbívoros generalistas porque consumen el alimento disponible y que juegan un papel importante en la estructuración de esta comunidad. Experimentos sobre preferencias alimenticias en diferentes etapas de desarrollo de los erizos y bajo diversas condiciones de disponibilidad de recursos, permitirán establecer qué y cuándo comen y por lo tanto confirmar si son generalistas o no.

Efecto de la presencia de peces – Con este tratamiento, la riqueza, en general disminuyó y la abundancia y la composición fueron variables en todos los experimentos (Tabla 24). La disminución de la riqueza coincidió con lo que se ha observado en comunidades de arrecifes de coral, lo cual sugiere (en relación a los controles), que los peces sí tienen un efecto sobre la comunidad algal de La Ropa.

Considerando a los peces como consumidores selectivos y en vista del constante ramoneo observado durante las colectas por parte de las especies herbívoras en la localidad (*Thalassoma lucasanum*, *Abudefduf saxatilis* y *Stegastes* sp), las variaciones en abundancia y composición

pueden explicarse por la sustitución gradual de las especies de algas.

Todas estas respuestas, coincidieron con la evidencia de que las algas pueden ser consumidas de acuerdo con su abundancia (Ogden, 1976; Ogden y Lobel, 1978).

Sin embargo, establecer si estos resultados son consistentes con otras regiones sería por ahora aventurado (arriesgado), dadas las condiciones en que se realizaron los experimentos. Es un consenso que los peces tienen una dieta selectiva a partir de estudios por especie, pero en este trabajo solo se propuso una primera evaluación del impacto general de la herbivoría por peces tomando en cuenta que hasta ahora se han determinado sólo tres especies herbívoras en La Ropa.

Desafortunadamente no existen datos específicos de la dieta de estos peces para poder dar una explicación precisa de las variaciones en riqueza, composición y abundancia de las algas. La información disponible incluye especies de Acanthuridae, Siganidae y Pomacentridae las cuales se alimentan principalmente de especies de algas filamentosas, específicamente *Acanthurus triostegus* consume especies de *Polysiphonia* y *Enteromorpha*. *Siganus spinus* y *S. rostratus* prefieren especies de *Enteromorpha* y *Pomacenthus arcustus* se alimenta de especies de *Codium* (Ogden y Lobel, 1978).

Respecto a la alta variación de la composición específica en todos los experimentos se encontró que la mayoría de las especies fueron ocasionales y unas cuantas constantes. La presencia de ambos tipos de especies sugiere posibles relaciones con los resultados obtenidos en arrecifes coralinos.

1. Se ha observado que las epífitas que crecen sobre *Dictyota* y *Lobophora* son el mayor componente en la dieta de los peces de Discovery Bay y éstos producen un ramoneo de las especies hospederas (Morrison, 1988). Considerando que varias especies de la comunidad algal de La Ropa, como *Padina* sp, están epífitadas por *Enteromorpha flexuosa*, *Cladophora* sp y *Ceramium* spp es posible que se produzca el mismo fenómeno, disminuyendo la abundancia de *Padina* sp o incluso causando la ausencia de otras especies, como coralinas costrosas sobre las cuales también se adhieren epífitas.
2. *Amphiroa fragilissima* es una especie altamente susceptible a la herbivoría por erizos y peces

(Ogden y Lobel, 1978) y por lo tanto, también lo puedan ser *Amphiroa rigida* y *A. misakiensis* en La Ropa, a pesar de que son especies que pertenecen a un grupo morfofuncional resistente a la herbivoría.

3. Las algas tienen diferentes valores alimenticios y algunos peces se alimentan de ellas de acuerdo con este valor. El pez cirujano del Pacífico *Acanthurus triostegus* (Acanthuridae) digiere las proteínas de *Enteromorpha* y *Polysiphonia* y algunos carbohidratos de *Enteromorpha*, pero no los de *Sargassum* (Pfeffer, 1963 en Ogden y Lobel, 1978). Lo anterior explicaría el consumo diferencial entre especies ocasionales y constantes.
4. La producción de sustancias como metabolitos secundarios por parte de las algas puede variar de acuerdo con su estado de desarrollo (Hay y Fenical, 1988), también se han reportado cambios estacionales en los valores calóricos en especies de algas en las costas del Pacífico (Himmelman y Carefoot, 1975), esto puede alterar su palatabilidad y por tanto, su consumo. Estos procesos, que seguramente ocurren en La Ropa, dan cuenta también del consumo diferencial de algas.
5. Además, es posible que los peces tengan una dieta diferente en cada etapa de desarrollo. Esto significaría que hay una dinámica de consumo que depende de la producción diferencial de sustancias alimenticias y de las diferentes preferencias de los peces a lo largo de su vida.
6. Sin embargo, considerando que la aproximación del presente estudio incluye al conjunto de peces herbívoros, lo que se observa es que el consumo parece depender de la "oferta" de alimento y no es posible discriminar la selectividad específica reportada en la literatura, por esta razón, se hace necesario un estudio particular de especie hervívora-especie algal consumida.

Efecto de la exclusión de erizos y peces – Este último tratamiento constituye la base de sustentación de las hipótesis propuestas en el trabajo, porque es el tratamiento en el que se produce una disminución de la intensidad en la presión de herbivoría.

La morfología "típica" esperada de las especies de la comunidad, está relacionada con la propuesta de Hay (1981a) para zonas de baja herbivoría, arbustiva, ramificación laxa y esparcida y en consecuencia era la del incremento de la abundancia (biomasa) y por lo tanto una disminución de la riqueza

Como se analizó en párrafos anteriores, la primera hipótesis no fue cumplida porque no se recuperó la morfología "típica" y en consecuencia no se presentaron los cambios esperados en la estructura de la comunidad con respecto de los controles que fueron considerados como la representación de la dinámica normal de la comunidad.

No obstante, fueron observadas modificaciones en los parámetros estructurales que bien vale la pena discutir.

La riqueza y la abundancia tuvieron una tendencia a disminuir y la composición fue altamente variable (Tabla 24). Todas las respuestas observadas en la comunidad algal con relación a estos tres parámetros resultó distinta de la que se presentó en los controles. Así, los análisis de las variaciones en riqueza, abundancia y composición, se hacen en función de esta expresión particular no esperada.

Las diferencias entre este tratamiento y el control en riqueza y abundancia, permiten atribuir parcialmente los cambios registrados en la comunidad a la ausencia de erizos y peces. La ausencia de herbívoros grandes, en este caso peces y erizos, puede haber producido un impacto mayor de la herbivoría por otros organismos, como moluscos y crustáceos, cuya dieta está principalmente basada en especies con bajo grado de resistencia al consumo. La presencia de crustáceos y moluscos fue observada consistentemente dentro de los corrales de exclusión, coincidiendo con lo reportado por Steneck (1982) y Fletcher (1987) sobre la influencia de otros herbívoros en las comunidades.

Al mismo tiempo, probablemente se desencadenaron procesos de competencia interespecífica dentro de las algas. Los dos procesos anteriores explicarían la presencia de un alto porcentaje de especies ocasionales, generalmente filamentosas que son consumidas por la mesofauna, produciendo el alto recambio específico a lo largo del tiempo y la el bajo número de especies constantes, casi todas ellas registradas como resistentes a la herbivoría, principalmente por peces y erizos.

Considerando lo anterior, la baja en riqueza sería una consecuencia de la capacidad competitiva de las especies constantes, que refleja que las coralinas (geniculadas y no geniculadas) parecieran ser competidores más hábiles que las especies arbustivas y carnosas, en tanto solo *Gracilaria pachydermatica*, *Grateloupia* sp., *Gelidiopsis tenuis* y *Padina* sp. se presentaron en conjunción con algunas de las coralinas.

La disminución en abundancia podría interpretarse como una consecuencia en la baja de riqueza, en tanto hubo una mayor cobertura espacial de las especies presentes. Es decir, la abundancia disminuyó en términos generales pero tuvo un comportamiento diferencial considerando las especies en cada tiempo.

La alta variación de la composición específica es una prueba de que efectivamente existe un alto índice de recambio de especies, las ocasionales, que probablemente son las consideradas efímeras y oportunistas por las características de sus ciclos de vida, los cuales tienen en común, llevarse a cabo en plazos muy cortos de tiempo.

Por otro lado, otros resultados obtenidos con este tratamiento, particularmente relacionados con el estado reproductivo de las especies, fueron distintos a los de otras comunidades algales, pero consecuentes con lo mencionado en el párrafo anterior. La presencia de algas fértiles como *Gracilaria pachydermatica* (experimento 1), *Hypnea* spp (experimento 2), *Padina* sp (experimento 3) o *Laurencia clarionensis* (experimento 4) en ausencia de peces y erizos, está relacionada con la preferencia observada en el consumo de estructuras reproductivas por estos herbívoros (Santelices, 1990) y con las características particulares en los ciclos de vida de estas especies.

IX. CONSIDERACIONES FINALES Y PERSPECTIVAS

Este capítulo contiene un balance de los logros y perspectivas a partir de los objetivos e hipótesis planteados en este trabajo de investigación.

1. El primer objetivo particular de "evaluar experimentalmente la respuesta morfológica de las especies selectas bajo diferentes tratamientos de inclusión y exclusión de peces y erizos", se cumplió, a partir de la comparación entre la morfología "típica" para cada especie y la variación de los especímenes de *Hypnea*, *Gelidium* y *Derbesia* de La Ropa y de la realización de los análisis numéricos para determinar la similitud entre ambos conjuntos. Dichos análisis indicaron que la variación de estas tres especies en La Ropa no parece ser una respuesta a ninguno de los tratamientos aplicados, es decir, las morfologías expresadas no se deben a la presencia o a la exclusión de peces y erizos.

En todos los casos hubo traslapes entre las distintas morfologías "típicas", los cuales se reflejaron claramente en los análisis numéricos realizados. En los dendrogramas de *Hypnea* y *Derbesia* se observó que las especies de referencia se reúnen en el mismo grupo, evidenciando que no hay una delimitación clara entre ellas.

Esto no significa que las características que definen a las especies de cada género estén siendo cuestionadas, sino que la ponderación y el uso de dichas características ha sido inconsistente al definir y delimitar a las especies de cada uno de los géneros estudiados. Por lo tanto, no es posible definir morfologías "típicas" porque los análisis muestran una amplia gama de variación en todas las características, además de que el traslape entre las especies sugiere que éstas han sido segregadas con criterios distintos, es decir, arbitrariamente

Lo anterior indica que no hay una definición adecuada de los diferentes taxa y que en consecuencia, se requiere de una reevaluación del conjunto de las especies.

En el caso de *Hypnea* los especímenes de La Ropa constituyen un conjunto de unidades morfológicas cuyo ubicación taxonómica queda dudosa, pueden ser morfos de una especie o

varias especies.

La situación anterior se debe a que las unidades taxonómicas de referencia presentaron alto grado de traslape entre los intervalos de variación mencionados en las descripciones de cada una de las especies. Esto quedó confirmado con los análisis numéricos, indicando que no hay una delimitación sólida entre las especies.

La variación morfológica de los especímenes de *Derbesia* sp de La Ropa no puede atribuirse al efecto de los tratamientos. Independientemente de cómo se resuelvan los problemas de delimitación de especies del género y entre géneros, estos especímenes más probablemente forman parte de una unidad taxonómica aún no descrita porque no coinciden con ninguna de las especies de referencia hasta ahora analizadas.

La problemática taxonómica de *Gelidium* sp es un tanto diferente porque se cuenta con más antecedentes para la región y para otras partes del mundo. Esto significa que existe una valoración previa de los caracteres para definir y describir a las unidades taxonómicas, y que el uso de esos mismos caracteres en *G. pusillum* ha sido históricamente inconsistente y superficial, haciendo de esta especie una unidad absolutamente artificial definida sólo por la talla pequeña. Lo anterior no significa una descalificación de la especie, porque está claro que es un taxón definido morfológica y molecularmente pero restringido a las costas europeas (Freshwater y Rueness, 1994). Lo que está en cuestión es la existencia de esta especie en las costas del PTM.

De acuerdo con los dendrogramas, la segregación producida entre los especímenes de La Ropa, los cuales forman un grupo compacto, y las unidades taxonómicas de referencia, se propone que en esta localidad hay una unidad taxonómica hasta ahora no descrita (una nueva especie) cuya variación no mostró ninguna relación con los tratamientos aplicados.

Por lo tanto, el siguiente paso es hacer una selección más fina de los caracteres y una ponderación adecuada para conformar unidades morfológicas sólidas. Posteriormente es necesario analizar el desarrollo post-fertilización para definir su pertenencia genérica.

2. El segundo objetivo particular, que fue "evaluar experimentalmente los cambios en la estructura de la comunidad algal bajo diferentes tratamientos de inclusión y exclusión de peces y erizos", se cumplió. Se encontró que hay un impacto parcial de la herbivoría por peces y erizos en el comportamiento de los parámetros estructurales analizados.

Obviamente, la afirmación anterior debe ser modulada por la propuesta básica de la cual partió este trabajo, desarrollada en el capítulo III sección 3, en la cual se indicó que las respuestas morfológicas encontradas seguramente están determinadas también por el concurso de otras interacciones bióticas e incluso otros factores ambientales no evaluados en este estudio. Lo que se hizo con el tratamiento de exclusión de erizos y peces fue solamente reducir la presión de herbivoría, con la cual no se obtuvieron las respuestas morfológicas descritas para zonas de baja intensidad de herbivoría (Hay, 1981a).

4. El objetivo general de este estudio, que fue "iniciar la evaluación del impacto de la herbivoría por peces y erizos en dos escalas ecológicas: la morfología de los individuos en poblaciones de especies selectas y la estructura de la comunidad", no sólo se cumplió, sino que se convirtió en el punto de partida de una nueva línea de investigación general (dentro del proyecto Macroalgas Submareales de Guerrero) que es la interacción alga-herbívoro y que la relevancia de los resultados obtenidos permiten abrir (proponer, proyectar, elaborar) diversas líneas particulares de investigación. Con el desarrollo de dichas líneas será posible integrar la información generada al conocimiento de los procesos y patrones que ocurren en las comunidades algales submareales.

El desarrollo de este objetivo permitió a) reconocer que la herbivoría por peces y erizos tiene un valor relativo porque hay muchos otros factores tanto bióticos (efecto de otros herbívoros y competencia) como abióticos (microcorrientes, disminución de luz y abrasión), que también juegan un papel importante y diferencial en espacio-tiempo en el comportamiento de las especies algales en los dos niveles de análisis estudiados, b) brindar una variedad de interpretaciones sobre la herbivoría y su relación con otros factores bióticos y abióticos como una primera aproximación al fenómeno y c) proporcionar información básica para desarrollar nuevas líneas de investigación que incluyen distintos aspectos de la interacción planta-animal en La Ropa y en la región del Pacífico tropical mexicano.

La primera línea que surge de manera natural para profundizar en el conocimiento de la herbivoría por peces y erizos, es el estudio de las dietas y hábitos alimenticios de las diferentes especies. El desarrollo de esta línea implica primero investigar varios aspectos de la biología de las especies herbívoras.

Para ambos herbívoros, hay que tener en cuenta que la información sobre sus hábitos alimenticios está hecha en arrecifes coralinos y que prácticamente no existen antecedentes para la región del PTM. Por lo tanto es necesario iniciar una línea de investigación en este aspecto.

Otra línea de investigación necesaria es la relacionada con el efecto de otros herbívoros sobre la estructura de los ensambles algales, particularmente de anfípodos, moluscos y peces pequeños como góbidos y blénidos. Sólo unos cuantos estudios han considerado el efecto de estos herbívoros ya que su pequeño tamaño impone dificultades prácticas. Sin embargo, se ha podido detectar que la presencia de dichos herbívoros es relevante en la estructura de la comunidad cuando herbívoros grandes como peces y erizos son menos abundantes.

Una tercera línea de investigación es la relacionada con la medición del impacto de nanofactores como la disminución de luz, la abrasión y la dinámica del agua. Durante casi tres décadas se ha considerado a la herbivoría como el principal factor que determina la estructura de los ensambles algales y sólo recientemente se ha sugerido que factores distintos de la herbivoría, como la abrasión y la reducción de luz juegan también un papel importante en formas de crecimiento cespitosas. En la localidad de La Ropa, se ha observado un constante recambio de arena sobre los céspedes algales que provoca un efecto abrasivo sobre los talos. También es evidente el enterramiento de las algas por arena, lo cual provoca la disminución de luz y por ende, las tasas fotosintéticas y de crecimiento se ven afectadas modificando la estructura de los ensambles algales.

Una línea de investigación más, es la relacionada con la delimitación y definición de las especies de La Ropa. Con los resultados obtenidos con los géneros *Derbesia*, *Hypnea* y *Gelidium* quedó claro que es necesario profundizar en el establecimiento de los límites reales de las especies y sus relaciones con las especies de referencia (morfologías típicas).

El hecho de haber planteado (generado, propuesto) la línea de investigación general, que es interacción planta-animal y las líneas particulares que de ella se desprenden, es evidente la relevancia de este estudio en términos de que constituye el antecedente inmediato de las mismas.

X. REFERENCIAS

Abbott I.A. y G.J. Hollenberg. 1976. **Marine Algae of California**. Stanford University Press. Stanford California. 827 pp.

Agardh J.G. 1887. **Till algernes systematik. Nya bidrag. (Femte afdelningen.)**. Lunds Universitets Års-Skrift, Afdelningen för Matematik och Naturvetenskap 23(2). 174 pp.

Bailey J.C. y D.W. Freshwater. 1997. Molecular systematics of the Gelidiales: inferences from separate and combined analyses of plastid *rbcL* and nuclear SSU gene sequences. **Eur. J. Phycol.** 32: 343:352

Begon M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1986. **Ecology: Individuals, Populations and Communities**. Blackwell Publications. Oxford. 813 pp.

Bold H.C. y M.J. Wynne. 1978. **Introduction to the Algae. Structure and Reproduction**. Prentice Hall, U.S.A. 706 pp.

Brawley S.H. 1992. **Mesoherbivores**. In: Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos. John D.M., S.J. Hawkins y J.H. Price (Eds). Systematics Association Special Volume No. 46. Clarendon Press. Oxford: 235-263.

Brosnan D.M. 1992. **Ecology of tropical rocky shores: plant-animal interactions in tropical and temperate latitudes**. In: Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos. John D.M., S.J. Hawkins y J.H. Price (Eds). Systematics Association Special Volume No. 46. Clarendon Press. Oxford: 101-132.

Bula-Meyer G. y R. Schnetter. 1978. Notas preliminares sobre el género *Derbesia* (Derbesiaceae, Caulerpales, Chlorophyceae) en la costa atlántica de Colombia. **An. Inst. Inv. Mar. Punta Betín** 10: 245-248, lám. 7-13.

Burrows E.M. 1991. **Seaweeds of the British Isles. Vol. 2 Chlorophyta**. Natural History Museum, London. 132 pp.

Bushmann A.H. y A. Bravo. 1990. Intertidal amphipods as potential dispersal agents of carpospores of *Iridaea laminarioides* (Gigartinales-Rhodophyta). **J. Phycol.** 26: 417-420.

Candelaria S.C. 1985. **Caracterización de la Ficoflora de Puerto Escondido, Gro.** Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 189 pp.

Carpenter R.C. 1981. Grazing by *Diadema antillarum* (Philippi) and its effects on the benthic algal community. **Mar. Biol.** 61: 167-177

Carpenter R.C. 1986. Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. **Ecol. Monogr.** 56: 345-363.

Chapman A.R.O. y E.R. Johnson. 1990. Disturbance and organization of macroalgae assemblages in the Northwest Atlantic. **Hydrobiol.** 192: 77-121

Chapman A.R.O. 1998. **Methods of determining the effects of competition and herbivory on seaweed vegetation.** Anales del IV Congreso Latinoamericano de Ficología. Vol. II: 53-70.

Cheroske A.G., S.L. Williams y R.C. Carpenter. 2000. Effects of physical and biological disturbances on algal turfs in Kaneohe Bay, Hawaii. **Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol.** 248: 1-34.

Clarke G.L. 1980. **Elementos de Ecología.** Omega. Barcelona. 637 pp.

Correa M.Z. 1986. **La División Chlorophyta en las costas del Estado de Michoacán México.** Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 80 pp.

Crisci J.V. y M.F. López-Armengol. 1983. **Introducción a la Taxonomía Numérica.** Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washington, D.C. 132 pp.

Darwin C. 1859. **On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life.** John Murray, London.

Dawes C.J. 1986. **Botánica Marina.** Limusa. México. 673 pp.

Dawson E.Y. 1944. The marine algae of the Gulf of California. **Allan Hancock Pac. Exp.** 3: 189-464.

Dawson E.Y. 1952. Circulation within Bahia Vizcaino, Baja California, and its effects on marine vegetation. **Amer. J. Bot.** 39: 425-432.

Dawson E.Y. 1953. Marine red algae of Pacific Mexico. Part 1. Bangiales to Corallinaceae subf. Corallinoideae. **Allan Hancock Pac. Exp.** 17: 1-239.

Dawson E.Y. 1954. Marine red algae of Pacific Mexico. Part 2. Cryptonemiales. **Allan Hancock Pac. Exp.** 17: 1-397.

Dawson E.Y. 1961. Marine red algae of Pacific Mexico. Part 4. Gigartinales. **Pac. Nat.** 2: 191-343.

Dawson E.Y. 1962. Marine red algae of Pacific Mexico. Part 7. Ceramiales: Ceramiaceae, Delesseriaceae. **Allan Hancock Pac. Exp.** 26: 1-207.

Dawson E.Y. 1963a. Marine red algae of Pacific Mexico. Part 6. Rhodymeniales Nov. **Hedwig.** 5: 437-476.

Dawson E.Y. 1963b. Marine red algae of Pacific Mexico. Part 8. Ceramiales: Dasyaceae, Rhodomelaceae. *Nov. Hedwi.* **6**: 401-481.

De la Lanza E.G. 1991. **Oceanografía de mares mexicanos**. AGT Editor S.A. México. 569 pp.

De la Mora D.I. 1996. **Dinámica de la comunidad algal de un ambiente mixto (arenoso-rocoso) en Playa Las Cuatas, Guerrero**. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 177 pp.

Dreckmann E.K. 1987. **Algas marinas bénticas de Playa San Telmo, Michoacán, México**. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 170 pp.

Dreckmann E.K. 1997. **Evaluación Taxonómica del Género *Gracilaria* Greville (Gracilariales, Rhodophyta) en el Pacífico Tropical Mexicano**. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 101 pp.

Duggins D.O. 1980. Kelp beds and sea otters: an experimental approach. *Ecol.* **61**: 447-453.

Earle S.A. 1969. Phaeophyta of the Eastern Gulf of Mexico. *Phycol.* **7**: 1-254.

Earle S.A. 1972. The influence of herbivores on the marine plants of Great Lameshure Bay, with an annotated list of plants. *Bull. Nat. Hist. Mus. Los Angeles County* **14**: 18-44.

Elnor R.W. y R.L. Vadas. 1990. Inference in ecology: the sea urchin phenomenon in the northwest Atlantic. *Amer. Nat.* **136**: 108-125.

Fletcher W.J. 1987. Interactions among subtidal australian sea urchins, gastropods, and algae: effects of experimental removals. *Ecol. Monogr.* **57**: 89-109

Flores-Pedroche F. 1978. **Estudio florístico preliminar de las macroalgas mesolitorales de las costas de la región de Chamela, Jalisco**. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 110 pp.

Foster M.S. 1990. Organization of macroalgal assemblages in the North Pacific: the assumption of homogeneity and the illusion of generality. *Hydrobiol.* **192**: 21-33.

Foster M.S. y D.R. Schiel. 1988. **Kelp communities and sea otters: keystone species or just another brick in the wall?** *In*: The community ecology of sea otters. VanBlaricom G.R. y J.A. Estes (Eds). Springer-Verlag. Berlin. 115 pp.

Fragoso T. D. 1991. **Ficoflora de la Localidad de Caleta de Campos, Michoacán, México**. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 149 pp.

Franco L.J., A.G. de la Cruz, G.A. Cruz, R.A. Rocha, S.N. Navarrete, M.G. Flores, M.E. Kato, C.S. Sánchez, A.L.G. Abarca y S.C.M. Bedia. 1997. **Manual de Ecología**. Trillas. México. 266 pp.

Freshwater D.W. y J. Rueness 1994. Phylogenetic relationships of some *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta) species, based on rbcL nucleotide sequence analysis. **Phycol.** **33**: 187-194.

García E. 1973. **Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen**. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. 246 pp.

Greig-Smith P. 1983. **Quantitative Plant Ecology**. University of California Press. Gran Bretaña.

González-González J. 1991. Los procesos transformados y los procesos alterados: Fundamentos para una teoría procesual del conocimiento biológico. **UROBOROS** **1**(2):45-90.

González-González J. 1992. **Estudio florístico ecológico de ambientes y comunidades algales del litoral rocoso del Pacífico Tropical Mexicano**. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 167 pp.

González-González J, M. Gold-Morgan, H. León-Tejera, C. Candelaria-Silva, D. León-Alvarez y D. Fragoso-Tejas. 1996. **Catálogo Onomástico (Nomenclátor) y Bibliografía Indexada de Algas Bentónicas Marinas de México**. Instituto de Biología. Cuadernos 29. Universidad Nacional Autónoma de México. 492 pp.

Guiry M.D. y H.B.S. Womersley. 1993. *Capreolia implexa* gen. et sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta) in Australia and New Zealand; an intertidal mat-forming alga with an unusual life history. **Phycol.** **32**: 45-50.

Hackney J.M., R.C. Carpenter y W.H. Adey. 1989. Characteristic adaptations to grazing among algal turfs on a Caribbean coral reef. **Phycol.** **28**: 109-119.

Hawkins S.J., R.G. Hartnoll, J.M. Kain y T.A. Norton. 1992. **Plant-animal interactions on hard substrata in the north-east Atlantic**. In: Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos. John D.M., S.J. Hawkins y J.H. Price (Eds). Systematics Association Special Volume No. 46. Clarendon Press. Oxford: 1-32.

Hay E.M. 1981a. Herbivory, algal distribution, and the maintenance of between-habitat diversity on a tropical fringing reef. **Amer. Nat.** **118**: 520-540

Hay E.M. 1981b. The functional morphology of turf-forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats. **Ecol.** **62**: 739-750.

- Hay E.M. 1985. Spatial patterns of herbivore impact and their importance in maintaining algal species richness. **Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress, Thaiti. 4:** 29-34.
- Hay E.M., T. Colburn y D. Downing. 1983. Spatial and temporal patterns in herbivory on a Caribbean fringing reef: the effects on plant distribution. **Oecol. 58:** 299-308.
- Hay E.M., W. Fenical y K. Gustafson. 1987. Chemical defense against diverse coral-reef herbivores. **Ecol. 68:** 1581-1591
- Hay E.M. y P.R. Taylor. 1985. Competition between herbivorous fishes and urchins on Caribbean reefs. **Oecol. 65:** 591-598.
- Hay E.M. y W. Fenical. 1988. Marine plant-herbivore interactions: The ecology of chemical defense. **Ann. Rev. Ecol. Syst. 19:** 111-145.
- Himmelman J.H. y T.H. Carefoot, 1975. seasonal changes in calorific value of three Pacific coast seaweeds, and their significanceto some marine invertebrates herbivores. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 18:** 139-151.
- Hixton M.A. y W.N. Brostoff. 1983. Damselfish as keystone species in reverse: intermediate disturbance and diversity of reef algae. **Sci. 220:** 511-513.
- Hollenberg G.J. y E.Y. Dawson. 1961. Marine red algae of Pacific Mexico. Part 5. The genus *Polysiphonia*. **Pac. Nat. 2:** 345-375.
- John D.M., J.H. Price y G.W. Lawson. 1992. **Tropical east Atlantic and islands: plant-animal interactions on tropical shores free of biotic reefs.** *In:* Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos. John D.M., S.J. Hawkins y J.H. Price (Eds). Systematics Association Special Volume No. 46. Clarendon Press. Oxford: 87-100.
- Kain J.M. 1989. The seasons in the subtidal. **Br. Phycol. J. 24:**203-215
- Jones N.S. y J.M. Kain. 1967. Subtidal algal colonization following the removal of *Echinus*. **Helgol. Weissen. Meeres. 15:** 460-466
- Kormmann P. 1938. Zur Entwicklungsgeschichte von *Derbesia* und *Halicystis* Planta 28: 464-470.
- Leighton D.L., L.G. Jones y J. North. 1966. Ecological relationships between giant kelp and sea urchins in southern California. **Proc. Intl. Seaweed Symp. 5:** 141-153.
- León T.H. 1986. **Ficoflora de las pozas de marea de la costa de Oaxaca: una proposición metodológica.** Tesis Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 150 pp.

León T.H. 1996. **Caracterización ficoflorística del límite sur del Pacífico Tropical Mexicano: el litoral rocoso de Oaxaca**. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 146 pp.

Lewis S.M. 1985. Herbivory on coral reefs: algal susceptibility to herbivorous fishes. **Oecol.** **65**: 370-375.

Lewis S.M. 1986. The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. **Ecol. Monogr.** **56**: 183-200.

Lewis S., J.N. Norris y R.B. Searles. 1987. The regulation of morphological plasticity in tropical reef algae by herbivory. **Ecol.** **68**: 636-641.

Lieberman M, D.M. John y D. Lieberman. 1979. Ecology of subtidal algal on seasonally devastated cobble substrates off Ghana. **Ecol.** **60**: 1151-1161.

Little C. y J.A. Kitching. 1996. **The Biology of Rocky Shores**. Oxford University Press. 240 pp.

Littler M.M. y D.S. Littler. 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. **Amer. Nat.** **116**:25-44.

Littler M.M. y D.S. Littler. 1994. Tropical reefs as complex habitats for diverse macroalgae. *In*: Lobban C.S. y P.J. Harrison. 1994. **Seaweed ecology and physiology**. Cambridge University Press. 366 pp.

Littler M.M., P.R. Taylor y D.S. Littler. 1983. Algal Resistance to Herbivory on a Caribbean Barrier Reef. **Coral Reefs** **2**: 111-118.

Littler M.M., P.R. Taylor y D.S. Littler. 1986. Plant defense associations in the marine environment. **Coral Reefs** **5**: 63-71.

Lobban C.S. y P.J. Harrison. 1994. **Seaweed ecology and physiology**. Cambridge University Press. 366 pp.

López N. 1993. **Caracterización de la ficoflora sublitoral de Acapulco y Zihuatanejo, Guerrero**. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 89 pp.

López N. 1996. **Comunidades de macroalgas submareales de la costa grande de Guerrero, México**. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 160 pp.

López N., D. Rodríguez, C. Candelaria-Silva y J. González-González. 2000. **Subtidal macroalgal communities in Acapulco and Zihutanejo, México**. *In*: Aquatic Ecosystems of

Mexico. Status and Scope. Munawar, M., S.G. Lawrence, I.F. Munawar y D.F. Malley (Eds). Backhuys Publishers:

López N., D. Rodríguez y C. Candelaria-Silva. **Structure of a subtidal algal community in the Mexican tropical Pacific coast.** (sometido).

Lubchenco J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: Importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. **Amer. Nat.** **112**: 23-39

Lubchenco J. y J. Cubit. 1980. Heteromorphic life histories of certain marine algae as adaptations to variations in herbivory. **Ecol.** **61**: 676-687

Lubchenco J. y S.D. Gaines. 1981. A unified approach to marine plant-herbivore interactions. I. Populations and Communities. **An. Rev. Ecol. Syst.** **12**: 405-437

Madrid-Vera J., Aguirre-Villaseñor H., Rosado-Bravo I., 1993. **Comunidades de peces marinos de Michoacán.** In: Biodiversidad marina y costera de México, Salazar-Vallejo S.I. y N.E. González (Eds), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO): 509-519.

MacRaid G.N. y H.B.S. Womesley. 1974. The morphology and reproduction of *Derbesia clavaeformis* (J. Agardh) De Toni (Chlorophyta). **Phycol.** **13**: 83-93.

Martinell B. L. 1983. **Estudio prospectivo de las algas rojas (Rhodophyta) de las desembocaduras del Río Balsas.** Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 97 pp.

Mateo-Cid L.E. y A.C. Mendoza-Gonzalez. 1993. Algas marinas poco conocidas de la flora mexicana. X. *Derbesia marina* (Lyngbye) Solier y *D. prolifica* W. Taylor (Chlorophyta-Bryosidaceae). **An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Méx.** **38**: 9-16.

Mayr E. 1968. **Especies Animales y Evolución.** Ediciones de la Universidad de Chile y Ariel S.A. Chile. 808 pp.

Mendoza-González C. y Mateo-Cid L.E. 1998. Macroalgas Marinas de Guerrero y Oaxaca. **Ciencia y Mar** **1**: 15-29

Morrison D. 1988. Comparing fish and urchin grazing in shallow and deeper coral reef algal communities. **Ecol.** **69**: 1367-1382.

Nájera R.A. 1967. **Algas de la familia Dictyotaceae (División Phaeophyta) de la Bahía de Zihuatanejo.** Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 90 pp.

Neushul M. 1967. Studies of subtidal marine vegetation in Western Washington. **Ecol.** **48**: 83-94.

Norris J.N. y H.W. Johansen. 1981. Articulated Coralline Algae of The Gulf of California, Mexico, I: *Amphiroa* Lamouroux. **Smithsonian Contributions Marine Sciences**. 9: i-iii + 1-29.

Norris R.E. 1992. **A proposed phylogenetic scheme for the Gelidiales**. In: Taxonomy of economic seaweeds with reference to some Pacific and Western Atlantic species. Abbott I.A. (Ed). La Jolla California Sea Grant College Program [Report T-CSGCP-023]. Vol. 3: 151-171.

Norton T.A., A.C. Mathieson y M. Neushul. 1981. **Morphology and Environment**. In: The Biology of Seaweeds. Lobban C.S. y M. Wynne (Eds). Blackwell Scientific Publications: 421-451.

Ogden J.C. 1976. Some aspects of herbivore-plant relation-ships on Caribbean reefs and seagrass beds. **Aq. Bot.** 2: 103-116.

Ogden J.C. y P.S. Lobel. 1978. The role of herbivorous fishes and urchins in coral reef communities. **Env. Biol. Fish.** 3: 49-63.

Paine R.T. y R.L. Vadas. 1969. The effects of grazing sea urchins, *Strongylocentrotus* spp. on benthic algal populations. **Limnol. Oceanogr.** 14: 710-719.

Page J.Z. 1970. Existence of a *Derbesia* phase in the life history of *Halicystis osterhoutii* Blinks & Blinks. **J. Phycol.** 6: 375-380.

Paula E.J. y A.J. West. 1986. Culture studies on *Pedobesia ryukyuensis* (Derbesiales, Chlorophyta), a new record in Brazil. **Phycol.** 25: 482-493.

Paula E.J. y Y. Ugadim. 1988. *Derbesia tenuissima* (De Notaris) Crouan (Chlorophyta-Derbesiales) no litoral brasileiro: estudos na natureza e em cultivo. **Bolm Botânica, Univ. S. Paulo** 10: 119-139.

Pennings S.C. y V.J. Paul. 1992. Effect of plant toughness, calcification, and chemistry on herbivory by *Dolabella auricularia*. **Ecol.** 73: 1606-1619.

Pérez G.M. 1967. **Algas de la familia Corallinaceae (División Rhodophyta) de la bahía de Zihuatanejo**. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 115 pp.

Ricketts F., J. Calvin y J.W., Hedgpeth. 1985. **Between Pacific Tides**. Stanford University Press. 652 pp.

Rodríguez D. 1989. **Gelidiales-Rhodophyta: Una Contribución a la Flora Tónica del Pacífico Tropical Mexicano**. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 397 pp.

Rodríguez D. y N. López. 1999. *Gelidium pusillum* en el Pacífico Tropical Mexicano: Una Quimera. V Congreso Latinoamericano de Ficología y III Reunión Iberoamericana de Ficología. Puerto Varas, Chile.

Rodríguez D., J. González-González y E. Serviere-Zaragoza. 1993. **Gelidiáceas (Rhodophyta) en el Pacífico tropical.** In: Biodiversidad marina y costera de México. Salazar-Vallejo S.I. y N.E. González (Eds), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO): 444-455.

Rueda D.R. 1980. **Estadística No Paramétrica. Un Enfoque Intuitivo.** Comunicaciones Internas. Departamento de Matemáticas. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 231 pp.

Salcedo M.S., G. Green, C.A. Gamboa y P. Gomez. 1988. Inventario de microalgas y microinvertebrados bénticos presentes en áreas rocosas de la región de Zihuatanejo, Gurrero, México. **An. Inst. Cienc. Mar Limnol. Universidad Nacional Autónoma de México 15:** 73-96.

Sammarco P.W. 1983. Effects of fish grazing and damelfish territoriality on coral reef algae. I. Algal community structure. **Mar. Ecol. Prog. Ser. 13:** 1-14.

Santelices B., J. Vasquez e I. Meneses. 1986. Patrones de distribución y dietas de un gremio de moluscos herbívoros en habitats intermareales expuestos en Chile central. **Monogr. Biol. 4:** 147-171

Santelices B. 1987. Marine herbivory studies. The South American contribution. **Rev. Chil. Hist. Nat. 60:** 153-158.

Santelices B. 1990. Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. **Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 28:** 177-276.

Santelices B. y M. Hommersand. 1997. *Pterocliadiella*, a new genera in the Gelidiaceae (Gelidiales, Rhodophyta). **Phycol. 26:** 114-119.

Scagel, R.F. 1966. **Marine algae of British Columbia and Northern Washington. Part I: Chlorophyceae (Green algae).** National Museum of Canada, Bull. No. 207, Biological Series 74, 257 pp.

Schiel D.R. y M. Foster. 1986. Structure of subtidal algal stands in temperate water. **Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 24:** 265-307.

Sears J.R. y R.T. Wilce. 1970. Reproduction and systematics of the marine alga *Derbesia* (Chlorophyceae) in New England. **J. Phycol. 6:** 381-392.

Sentíes G.A. 1993. **Evaluación Taxonómica del Género *Polysiphonia* Greville (Ceramiales, Rhodophyta) en el Pacífico Tropical Mexicano.** Tesis Maestría. Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México. 79 pp.

Sentíes G.A. 1995. El género *Polysiphonia* (Ceramiales: Rhodomelaceae) en el Pacífico tropical mexicano. **Rev. Biol. Trop.** **43**: 39-54.

Serna, P.J. 1996. **Variación estacional de la comunidad algal de un canal de corrientes en Playa Las Cuatas, Zihuatanejo, Guerrero.** Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 130 pp.

Serviere-Zaragoza E. 1993. **Descripción y análisis de la ficoflora del litoral rocoso de Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit.** Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 212 pp.

Serviere-Zaragoza E., D. Rodríguez y J. González-González. 1993. Gelidiaceae (Rhodophyta) in Bahía de Banderas, Western Pacific, México. **Hydrobiol.** **260/261**: 45-50.

Silva P.C., P.W. Basson y L.R. Moe. 1996. **Catalogue of the Benthic Marine Algae of the Indian Ocean.** University of California Press. Vol. 79. 1259 pp.

Smith G.M. 1969. **Marine algae of the Monterey Peninsula California.** Stanford University Press. Stanford, California. 752 pp.

Solier A.J.J. 1847. Mémoire sur deux algues zooporées devant former un genre distinct, le genre *Derbesia*. **An. Sci. Nat. Bot. Série 3**: 158-162.

Steneck R.S. 1982. A limpet-coralline alga association: adaptations and defenses between a selective herbivore and its prey. **Ecol.** **63**: 507-522.

Stephenson T.A. y A. Stephenson. 1972. **Life between tidemarks on rocky shores.** San Francisco. Freeman. 425 pp.

Stephenson W y R.B. Searles, 1960. Experimental studies on the ecology of intertidal environments at Heron Island I. Exclusion of fish from beach rock. **Austr. J. Mar. Freshwat. Res.** **2**: 241-267.

Steneck R.S. y L. Watling. 1982. Feeding capabilities and limitation of herbivorous molluscs: a functional approach. **Mar. Biol.** **68**: 299-312.

Steneck R.S. y M.N. Dethier. 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. **Oikos** **69**: 476-498.

Stewart J.G. 1968. Morphological variation in *Pterocladia pyramidale*. **J. Phycol.** **4**: 76-84.

Taylor W.R. 1945. Pacific Marine algae of the Allan Hancock Expeditions to the Galapagos Islands. **Allan Hancock Pac. Exp. 12:** 1-528.

Taylor W.R. 1960. **Marine Algae of the Eastern Tropical and Subtropical coasts of the Americas.** University of Michigan Press. 870 pp.

Treviño M. L. 1986. **Estudio ficoflorístico del ambiente marino escollera en la zona costera de Lázaro Cárdenas, Michoacán.** Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 92 pp.

Underwood A.J. 1986. **What Is a Community?**. *In:* Patterns and process in the history of life. Raup D.M., Jablonski D. (Eds) Springer-Verlag. Berlin: 351-367 pp.

Underwood A.J. 1992. **Summary and future prospects for plant-animal interactions.** *In:* Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos. John D.M., S.J. Hawkins y J.H. Price (Eds). Systematics Association Special Volume No. 46. Clarendon Press. Oxford: 541-544.

Underwood A.J. y A. Denley 1984. **Paradigms, explanations, and generalizations in models for the Structure of Intertidal Communities on rocky shores.** *In:* Strong D.R., D. Simberloff, L.G. Abele y A.B. Thistle. (Eds) Ecological communities: Conceptual Issues and the Evidence. 151-180 pp.

Vadas R.L. 1985. **Herbivory.** *In:* Handbook of Phycological Methods: Ecological Field Methods: Macroalgae. M. Littler y S.D. Littler (Eds). Cambridge University Press. 531-572 pp.

Vadas R.L. y R.W. Elnor. 1992. **Plant-animal interactions in the north-west Atlantic.** *In:* Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos. John D.M., S.J. Hawkins y J.H. Price (Eds). Systematics Association Special Volume No. 46. Clarendon Press. Oxford: 33-60.

Vermeij G.J. 1978. **Biogeography and adaptation – Patterns of Marine Life.** Harvard University Press. Cambridge.

Womersley H.B.S. 1987. **The marine benthic flora of southern Australia.** Part. II. South Australian Government Printing Division, Adelaide. 484 pp. Adelaide

Ziegler J.R. and Kingsbury, J.M. 1964. Cultural studies on the marine green alga *Halicystis parvula-Derbesia tenuissima*. I. Normal and abnormal sexual and asexual reproduction. **Phycol. 4:** 105-116.

Anexo I

Números de muestra por tratamiento por experimento

Diseño I (Experimento 1). Efecto de peces y erizos

Tratamiento	junio 97	agosto 97	agosto 97	octubre 97
control	6331	6339	6344	6356
exclusión de erizos y peces	6332		6345	
+ erizos	6334	6341	6348	6360
+ peces	6333	6340	6347	6358
Réplica				
control	6335	6342	6350	6362
exclusión de erizos y peces	6336		6351	
+ erizos	6338		6354	6366
+ peces	6337	6343	6353	6364

Diseño I. (Experimento 2). Efecto de peces y erizos

Tratamiento	octubre 97	noviembre 97	diciembre 97	enero 98
control	6368	6372	6386	6406
exclusión de erizos y peces	6369	6374	6388	6408
+ erizos	6371	6378	6392	6412
+ pez	6370	6376	6390	6410

Diseño II. (Experimento 3). Efecto de los erizos

Tratamiento	noviembre 97	diciembre 97	enero 98	febrero 98
control	6385	6404	6424	6428
exclusión de erizos y peces	6384	6402	6422	6427
+ erizos	6383	6400	6420	6426
Réplica				
control	6382	6398	6418	6433 = 6971
exclusión de erizos y peces	6381	6396	6416	6331
+ erizos	6380	6394	6414	6429

Diseño III (Experimento 4) Efecto de los peces

Tratamiento	febrero 98	marzo 98	abril 98	mayo 98
control	6439 = 6977	6451 = 6989	6463 = 7004	6481
exclusión de erizos y peces	6437 = 6975	6449 = 6987	6461 = 7002	6480
+ pez	6435 = 6973	6447 = 6985	6459 = 7000	6482
Réplica				
control	6445 = 6983	6457 = 6995	6469 = 7010	6484
exclusión de erizos y peces	6443 = 6981	6455 = 6993	6467 = 7008	6483
+ pez	6441 = 6979	6453 = 6991	6465 = 7006	6485

NOTA: Los números después de = corresponden al número de muestra actual

Anexo 2

Datos cuantitativos de *Hypnea* sp obtenidos del análisis morfométrico

1. Longitud de las células corticales (µm)

Número PTM:														
6331a	6331b	6339	6344	6356	6374a	6374b	6394	6396a	6396b	6408	6412	6418	6428	6484
10,23	9,99	12,08	12,78	12,32	5,58	9,30	11,16	10,92	8,37	10,46	8,60	10,69	9,30	8,83
9,76	8,37	11,16	9,76	13,71	8,13	9,30	11,16	8,60	8,60	13,01	10,69	9,30	9,99	9,30
9,76	6,97	9,30	9,76	11,16	8,13	9,30	12,78	8,13	10,46	9,99	7,90	9,30	9,30	8,13
16,97	9,76	10,46	9,30	10,69	8,13	9,06	10,69	8,60	10,92	7,90	9,76	10,23	12,08	10,00
17,43	8,60	11,39	9,99	12,78	8,13	6,51	12,78	9,76	9,76	9,30	9,30	18,13	9,30	8,13
18,13	7,90	7,20	11,62	10,46	8,60	8,13	13,01	8,13	8,60	8,60	10,92	7,67	10,46	6,51
7,90	7,44	12,32	11,62	12,08	7,44	9,30	10,92	8,37	11,62		7,40		13,48	8,83
9,30	5,81	10,46	10,69	9,30	7,67	7,90	10,92	8,83	9,30		9,30		9,53	6,97
9,30	7,44	9,30	11,62	8,83	8,13	6,97	13,01	8,60	9,99		10,69		9,30	8,60
Promedio:														
12,08	8,03	10,41	10,79	11,26	7,77	8,42	11,83	8,88	9,73	9,88	9,40	10,88	10,30	8,37

2 Ancho de las células corticales (µm)

Número PTM:														
6331a	6331b	6339	6344	6356	6374a	6374b	6394	6396a	6396b	6408	6412	6418	6428	6484
10,23	7,44	5,35	10,46	7,20	5,58	8,60	7,90	6,97	8,60	10,46	5,81	10,69	5,11	8,13
6,97	5,81	6,51	9,76	7,67	8,13	6,97	7,67	7,67	8,60	10,46	8,13	9,30	5,81	6,51
6,74	5,81	6,04	7,44	8,83	5,11	4,65	7,67	6,97	5,81	9,99	7,90	9,30	6,51	5,81
16,97	9,76	6,51	5,81	7,44	5,81	6,27	6,97	7,67	7,20	5,81	9,76	10,23	6,97	7,67
15,11	8,13	4,88	11,16	6,97	7,44	6,51	8,13	8,13	9,76	6,97	9,76	15,11	6,51	8,13
15,11	7,90	7,20	8,83	7,67	6,27	5,81	7,44	8,60	8,13	7,90	10,92	7,67	7,44	6,51
10,46	6,51	7,90	8,83	13,48	5,81	6,97	6,27	10,46	6,90	8,60	7,40	10,38	8,37	6,27
8,13	6,97	9,30	10,69	6,97	6,27	6,97	7,67	9,30	6,90		8,60		7,90	5,34
7,90	5,58	6,27	7,67	5,81	6,90	6,97	8,13	10,46	6,74		6,27		6,97	6,90
Promedio:														
10,85	7,10	6,66	8,96	8,00	6,37	6,64	7,54	7,63	8,47	8,60	8,28	10,38	6,84	6,81

3. Longitud de las células medulares (μm)

Número PTM:														
6331a	6331b	6339	6344	6356	6374a	6374b	6394	6396a	6396b	6408	6412	6418	6428	6484
139,50	93,00	83,70	93,00	93,00	46,50	139,50	93,00	58,12	69,75	93,00	63,70	85,56	148,80	52,77
140,43	60,45	69,75	83,70	81,84	52,31	111,60	111,60	56,00	123,69	462,75	57,42	67,89	61,38	51,15
176,70	74,40	80,90	79,05	58,59	39,52	56,73	44,64	37,43	144,15	71,61	56,49	93,00	158,10	46,50
279,00	65,10	76,26	46,50	93,00	69,75	63,24	83,70	46,50	60,45	66,96	55,80	66,03	50,22	43,00
350,61	37,20	93,00	93,00	66,96	58,12	61,38	134,85	60,91	93,00	158,10	40,00	71,61	133,00	52,31
245,52	55,80	66,96	106,95	63,24	55,80	111,60	77,19	46,50	83,70	122,76	46,50	40,92	83,70	35,57
186,00	93,00	40,00	83,70	79,98	46,50	93,00	186,00	59,28	133,00	113,46	61,38	66,96	139,50	64,63
53,94	85,56	65,10	93,00	126,48	66,26	93,00	93,00	46,50	167,40	93,00	57,19	93,00	156,24	46,50
172,98	65,10	74,40	63,24	93,00	54,87	111,60	32,55	37,20	48,36	186,00	69,75	93,00	120,90	52,54
Promedio:														
193,85	69,96	72,23	82,46	84,01	54,40	93,52	95,17	49,83	102,61	151,96	56,47	75,33	116,87	49,44

4. Ancho de las células medulares (μm)

Número PTM:														
6331a	6331b	6339	6344	6356	6374a	6374b	6394	6396a	6396b	6408	6412	6418	6428	6484
133,92	55,80	69,75	55,8	55,8	23,25	83,7	67,89	46,50	60,45	49,29	49,98	37,2	46,50	37,66
83,7	46,50	55,8	83,7	58,59	46,50	79,05	72,54	44,17	111,6	116,25	46,50	51,15	46,50	37,20
93,00	51,15	66,96	46,5	41,85	29,00	26,97	35,34	30,69	116,25	43,71	37,89	69,75	74,40	41,80
186,00	50,22	65,1	46,5	53,01	53,47	35,34	55,8	29,29	37,2	46,5	46,50	55,8	40,00	33,71
279,00	29,76	51,15	65,1	41,85	54,87	39,06	93,00	46,50	102,3	87,42	30,22	57,66	83,70	35,57
209,25	51,15	59,52	95,00	60,45	46,50	57,66	51,15	39,52	83,7	122,76	41,85	40,92	51,15	20,90
136,71	55,80	39,00	57,66	58,59	31,38	41,85	69,75	53,47	114,39	117,18	31,15	57,66	51,15	46,50
51,15	46,50	57,66	65,1	67,89	43,00	60,45	77,19	31,38	109,74	76,26	42,31	63,24	93,00	38,36
93,00	55,80	55,8	55,8	55,8	42,78	55,8	32,55	34,41	35,34	116,25	46,50	55,8	111,60	33,90
Promedio:														
140,64	49,19	57,86	63,46	54,87	41,19	53,32	61,69	39,55	85,66	86,18	41,43	54,35	66,44	36,18

5. Longitud de los tetrasporangios (μm)

Número PTM:														
6331a	6331b	6339	6344	6356	6374a	6374b	6394	6396a	6396b	6408	6412	6418	6428	6484
-	-	-	-	-	-	-	-	46.5	56.96	-	-	-	-	36.03
-	-	-	-	-	-	-	-	40.22	56.49	-	-	-	-	34.87
-	-	-	-	-	-	-	-	39.52	46.5	-	-	-	-	34.41
-	-	-	-	-	-	-	-	22.08	58.59	-	-	-	-	32.55
-	-	-	-	-	-	-	-	46.5	62.31	-	-	-	-	35.34
-	-	-	-	-	-	-	-	35.57	55.8	-	-	-	-	35.34
-	-	-	-	-	-	-	-	58.12	-	-	-	-	-	29.06
-	-	-	-	-	-	-	-	33.48	-	-	-	-	-	39.52
-	-	-	-	-	-	-	-	31.38	-	-	-	-	-	43.01

6. Ancho de los tetrasporangios de las células medulares (μm)

Número PTM:														
6331a	6331b	6339	6344	6356	6374a	6374b	6394	6396a	6396b	6408	6412	6418	6428	6484
-	-	-	-	-	-	-	-	23.25	29.06	-	-	-	-	16.27
-	-	-	-	-	-	-	-	23.25	26.73	-	-	-	-	18.6
-	-	-	-	-	-	-	-	20.92	23.25	-	-	-	-	16.27
-	-	-	-	-	-	-	-	16.27	23.25	-	-	-	-	17.43
-	-	-	-	-	-	-	-	23.25	30.22	-	-	-	-	18.6
-	-	-	-	-	-	-	-	18.6	23.25	-	-	-	-	16.27
-	-	-	-	-	-	-	-	19.29	-	-	-	-	-	16.97
-	-	-	-	-	-	-	-	23.25	-	-	-	-	-	15.81
-	-	-	-	-	-	-	-	18.6	-	-	-	-	-	14.88

Anexo 2. Continuación

7. Longitud de las carposporas (μm) de *Hypnea* sp.

Número PTM:														
6331a	6331b	6339	6344	6356	6374a	6374b	6394	6396a	6396b	6408	6412	6418	6428	6484
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30.69	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	35.10	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	37.66	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	33.71	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	28.83	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	23.25	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20.92	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	23.25	-	-	-	-

8. Ancho de las carposporas (μm) de *Hypnea* sp

Número PTM:														
6331a	6331b	6339	6344	6356	6374a	6374b	6394	6396a	6396b	6408	6412	6418	6428	6484
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	19.76	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15.81	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17.43	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	16.04	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18.13	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20.46	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	16.27	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14.64	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13.25	-	-	-	-

Anexo 3

Datos cuantitativos de *Gelidium* sp obtenidos del análisis morfométrico

1 Talla (mm)

# PTM	106	171	442	487	488	511	561	651	676	1068	1092	1093
Talla	1-17	3-10	6-14	2-12	1.5-7	4-13	5-12	4-11	5-11	4-15	5-11	1-12
# PTM	1114	1313	1497	1499	1503	1510	1522	1642	1776	1997	2025	2074
Talla	3-7	5-12	5-14	-	5-11	7-9	2-8	2-7	2-6	2-7	3-6	2-13
# PTM	2172	2195	2207	2552	2585	2694	2699	2700	2705	2732	3001	3002
Talla	1 5-6	3-9	-	1.5-6	1-10	3-7	1.5-8	2-6	4-6	4-15	2-9	3-7
# PTM	3021	3022	3048	3311	3312	3313	6362	6368	6370	6372	6547	6560
Talla	4-9	2-10	3-8	1-6	1-6	2-4	3-7	-	2-8	2-7	2-8	2-9
# PTM	6561	6562	6563									
Talla	3-5 5	3-9	1.5-11.5									

2. Longitud-ancho (µm)

# PTM	106	171	442	487	488	511	561	651	676
Long.		1171,8	799,8	651	591,48	1023	837	837	721,68
		1192,26	976,5	558	558	976,5	1209	887,22	597,99
		1209	697,5	539,4	558	957,9	716,1	905,82	651
		1183,89	795,15	521,73	583,482	837	1041,6	976,5	606,36
		1081,59	930	511,5	558	976,5	1190,4	891,87	558
Ancho		119,04	77,19	85,56	93	162,75	102,3	93	121,83
		124,62	93	74,4	102,3	186	119,97	93	130,2
		120,9	74,4	61,38	111,6	186	111,6	93	122,76
		119,04	83,7	74,4	114,39	223,2	93	93	93
		162,75	79,05	74,4	93	186	93	93	124,62
# PTM	1068	1092	1093	1114	1313	1497	1499	1503	1510
Long.	604,5	429,66	744	186	651	128,3	930	651	494,76
	651	420,36	632,4	309,69	681,69	93	930	651	488,25
	837	409,2	651	349,68	609,15	93	744	615,66	558
	723,54	422,22	465	252,96	690,06	122,8	744	722,61	474,3
	867,69	0	683,6	195,3	702,15	120,9	744	581,25	762,6
Ancho	146,94	65,1	79,05	93	165,54	93	133	62,31	144,15
	149,73	74,4	93	107,88	186	93	137,6	93	141,36
	113,46	57,66	93	128,34	186	93	107	83,7	159,96
	125,55	61,38	130,2	93	148,8	116,3	93	70,68	133,92
	139,5	56,73	93	93	186	93	124,6	93	165,54
# PTM	1522	1642	1776	1997	2025	2074	2172	2195	2207
Long.	591,48	558	688,2	118,11	356,19	621,24	744	837	465
	311,55	581,25	688,2	119,04	538,47	837	837	837	488,25
	624,03	558	651	142,29	575,67	651	930	781,2	465
	413,85	451,05	706,8	137,64	437,1	616,59	837	730,05	502,2
	558	528,24	674,25	131,13	497,55	651	874,2	863,04	485,46
Ancho	76,26	127,41	152,52	118,11	93	93	55,8	93	111,6
	34,41	136,71	165,54	119,04	83,7	105,09	59,52	93	119,04
	93	122,76	164,61	105,09	63,24	93	60,45	93	93
	66,96	141,36	186	104,16	60,45	93	46,5	93	93
	93	139,5	170,19	109,74	93	93	61,38	93	93

Anexo 3. Continuación

# PTM	2552	2585	2694	2699	2700	2705	2732	3001	3002
Long.	558	672,39	769,11	279	448,26	348,75	930	345,96	426,87
	523,59	690,06	768,18	336,66	531,96	336,66	897,45	346,89	261,33
	578,46	610,08	810,96	234,36	372	434,31	930	346,89	332,01
	544,98	688,2	615,66	265,98	589,62	413,85	974,64	384,09	388,74
	558	651	837	239,94	651	288,3	930	390,6	327,36
Ancho	83,7	123,69	85,56	93	65,1	72,54	141,36	120,9	93
	102,3	120,9	63,24	138,57	74,4	52,08	151,59	115,32	111,6
	104,16	153,45	76,26	105,09	53,94	69,75	172,05	125,55	93
	102,3	120,9	63,24	93	44,64	81,84	156,24	109,74	93
	104,16	123,69	76,26	93	93	93	137,64	139,5	93
# PTM	3021	3022	3048	3311	3312	3313	6362	6368	6370
Long.	1080,66	242,73	1084,38	242,73	158,1	222,27	465	372	505,92
	1116	261,33	1023	305,04	162,75	231,57	465	465	548,7
	1162,5	465	903,96	221,34	60,45	172,98	465	420,36	497,55
	1023	223,2	915,12	344,1	162,75	251,1	558	334,8	528,24
	699,36	218,55	0	218,55	167,4	216,69	558	384,09	558
Ancho	127,41	93	148,8	71,61	81,84	80,91	124,62	59,52	79,05
	129,27	102,3	152,52	62,31	83,7	106,02	120,9	69,75	115,32
	93	74,4	148,8	79,05	102,3	79,05	116,25	62,31	93
	120,9	93	162,75	69,75	102,3	93	93	69,75	77,19
	66,96	106,95	148,8	69,75	116,25	93	116,25	73,47	118,11
# PTM	6372	6547	6560	6561	6562	6563			
Long.	392,46	558	499,41	627,75	465	995,1			
	535,68	522,66	599,85	690,06	491,04	837			
	533,82	625,89	597,99	509,64	465	827,7			
	279	490,11	448,26	651	497,55				
	548,7	465	437,1	492,9	505,92				
Ancho	69,75	93	93	118,11	114,39	93			
	81,84	83,7	83,7	118,11	109,74	83,7			
	93	93	93	93	123,69	93			
	51,15	74,4	111,6	114,39	113,46				
	83,7	76,26	69,75	93	136,71				

3. Número de hileras corticales

# PTM	106	171	442	487	488	511	561	651	676
cél. cort.	2	1	1	1	2	2	2	2	1-2
# PTM	1068	1092	1093	1114	1313	1497	1499	1503	1510
cél. cort.	2	2	1-2	1	2	2	2-3	2-3	2-3
# PTM	1522	1642	1776	1997	2025	2074	2172	2195	2207
cél. cort.	2	2-3	2-3	2-3	2-3	2-3	2-3	1-2	2-3
# PTM	2552	2585	2694	2699	2700	2705	2732	3001	3002
cél. cort.	2-3	2-3	2-3	2	2	2	2-3	2-3	2-3
# PTM	3021	3022	3048	3311	3312	3313	6362	6368	6370
cél. cort.	2-3	2-3	2-3	2	2	2	2-3	2-3	2-3
# PTM	6372	6547	6560	6561	6562	6563			
cél. cort.	2-3	2-3	2-3	2-3	2-3	2-3			

Anexo 3. Continuación

4. Número de hileras medulares

# PTM cél. med.	106 2-3	171 1-2	442 2	487 2	488 2	511 3	561 3	651 2	676 3-4
# PTM cél. med.	1068 3	1092 1	1093 2-3	1114 2	1313 3-4	1497 2	1499 3-4	1503 2	1510 3-4
# PTM cél. med.	1522 2-3	1642 2-3	1776 3-4	1997 1-2	2025 1-2	2074 2-3	2172 3-4	2195 1-2	2207 2
# PTM cél. med.	2552 2-3	2585 2-3	2694 2	2699 3	2700 3	2705 3	2732 3-4	3001 4	3002 2-3
# PTM cél. med.	3021 3-4	3022 3	3048 3-4	3311 3-4	3312 4	3313 4	6362 3	6368 2-3	6370 4-5
# PTM cél. med.	6372 2-3	6547 3-4	6560 3-4	6561 3-4	6562 3-4	6563 3-4			

5. Longitud-ancho (μm) de las células medulares

# PTM Long.	106 4,88 5,58 7,21 4,19 6,05 6,05 5,81	171 6,28 4,19 3,02 3,26 4,19 5,12 4,19	442 4,65 4,65 5,35 5,81 7,44 4,19 4,42	487 4,65 4,88 5,81 6,98 4,88 6,98 6,51	488 5,81 6,74 4,65 8,14 5,35 4,65 6,05	511 7,91 8,37 4,65 7,91 6,98 6,05 5,81	561 7,21 7,21 2,79 5,81 5,35 4,65 5,81	651 5,12 3,72 6,98 6,98 5,81 5,81 4,65	676 4,65 6,28 4,88 4,88 6,05 4,88 4,19
Ancho	4,88 5,58 5,12 4,19 4,65 6,05 5,81	4,65 4,19 3,02 3,26 4,19 4,19 4,19	4,65 4,65 5,35 5,12 5,12 4,19 4,42	4,65 4,88 5,81 6,98 4,88 5,35 4,19	5,81 6,74 4,65 6,51 4,65 4,65 4,65	4,88 4,65 4,65 4,19 6,98 6,05 5,81	6,05 5,81 2,79 5,81 5,35 6,05 5,81	3,49 3,72 4,19 4,19 5,81 4,65 4,65	4,65 6,28 4,88 3,95 4,88 4,19 4,19
# PTM Long.	1068 7,44 7,67 4,88 6,28 4,88 8,14 8,60	1092 7,44 8,84 7,21 4,65 6,98 4,65 4,88	1093 3,02 4,65 3,49 5,12 7,44 5,81 2,79	1114 5,12 4,19 6,51 4,42 7,44 5,81 2,79	1313 6,98 6,51 6,05 6,74 11,16 5,12 5,12	1497 5,81 6,98 5,58 2,79 4,65 4,65 5,58	1499 3,95 4,88 5,12 4,65 4,65 5,12 4,88	1503 8,60 5,12 4,88 5,35 4,88 5,58 4,65	1510 5,12 2,79 4,42 4,65 3,49 5,58 5,58
Ancho	5,35 5,58 4,19 3,72 4,88 5,12 6,74	4,65 6,98 6,05 4,65 5,35 4,19 4,88	3,02 4,65 3,49 5,11 5,12 5,81 6,05	4,19 4,19 4,65 4,42 5,12 5,81 2,79	4,88 6,51 6,05 6,74 7,44 5,12 3,49	3,49 6,98 5,12 2,79 4,65 4,65 5,58	3,95 4,42 5,12 4,65 4,65 5,12 3,72	8,60 4,42 4,88 5,35 4,88 5,58 4,65	5,12 2,79 4,42 4,65 3,49 2,79 5,58
# PTM Long.	1522 5,81 6,74 6,51 6,05 7,21 4,42 3,02	1642 6,51 7,44 6,51 3,49 3,95 4,42	1776 5,35 3,95 4,88 4,42 4,42 6,51 6,05	1997 6,98 7,44 6,05 10,00 7,67 7,91 5,81	2025 11,63 6,98 9,53 5,81 4,42 6,98 8,14	2074 7,21 7,44 7,67 9,30 4,65 8,14 7,44	2172 5,12 6,28 4,65 5,81 3,95 4,65 4,19	2195 9,30 6,05 6,28 7,67 8,37 9,77 6,74	2207 6,51 6,51 5,12 5,12 6,51 9,77 5,12

Anexo 3. Continuación

Ancho	5,81	3,49	5,35	5,58	10,46	7,21	5,12	9,30	6,51
	6,74	6,28	2,79	6,51	6,28	6,28	6,28	4,65	6,51
	6,51	4,65	4,88	4,19	6,05	7,21	4,65	6,28	5,12
	8,14	3,49	4,42	8,14	5,81	7,44	5,81	6,98	5,12
	7,21	3,95	4,42	7,67	4,42	4,65	3,95	8,37	6,51
	4,42	4,42	6,51	7,91	5,81	4,65	4,65	7,44	5,81
	6,05		4,42	4,19	8,14	5,81	4,19	6,74	5,12
# PTM	2552	2585	2694	2699	2700	2705	2732	3001	3002
Long.	5,58	5,58	7,91	6,74	6,28	7,44	6,28	10,70	6,98
	8,37	6,98	6,98	6,51	4,19	5,81	7,21	6,98	5,58
	7,44	6,37	8,14	7,44	9,07	4,65	5,81	5,12	6,51
	6,98	5,12	7,44	6,28	6,51	6,51	6,28	9,07	6,05
	5,58	9,30	5,58	10,70	6,05	4,19	6,51	4,65	8,60
	6,51	5,81	6,74	7,44	4,88	5,81	6,98	9,30	5,81
	5,58	6,05	7,21		5,81	5,12	8,14	5,81	4,65
Ancho	5,58	5,58	4,65	5,12	6,28	6,98	6,28	6,51	5,81
	6,51	6,98	6,98	6,51	4,19	3,72	7,21	6,98	5,58
	6,51	6,28	6,98	7,44	5,81	4,65	5,81	5,12	5,35
	6,98	5,58	5,58	6,28	6,51	4,65	7,21	9,07	5,58
	5,58	9,30	6,51	10,70	6,05	4,19	6,98	3,02	5,58
	6,51	5,81	5,58	7,44	4,88	4,88	6,98	7,91	5,81
	5,58	6,05	4,65		5,81	5,12	4,65	5,81	4,65
# PTM	3021	3022	3048	3311	3312	3313	6362	6368	6370
Long.	6,05	8,14	9,77	6,51	5,12	5,58	6,28	7,91	8,14
	7,21	7,67	9,53	4,42	8,84	4,88	7,91	4,65	8,60
	3,95	8,14	8,14	4,88	5,81	6,98	7,44	4,65	9,07
	6,74	5,81	6,51	5,35	6,51	5,35	6,05	4,19	10,00
	6,51	8,60	10,46	2,79	8,14	9,30	8,14	7,44	9,30
	7,21	8,14	10,23	5,12	5,81	7,91	7,91	7,44	8,84
	10,46	8,14	8,84	7,67	3,49	5,35	6,05	6,98	7,67
Ancho	6,05	7,21	8,37	6,51	5,12	5,58	6,74	5,81	6,51
	7,21	7,21	6,51	4,42	8,14	4,88	7,91	4,65	5,58
	3,95	8,14	8,14	4,88	5,81	6,98	6,51	4,65	5,81
	4,88	5,81	6,51	5,35	6,51	5,35	6,05	4,19	5,35
	5,12	7,21	6,51	2,79	7,67	6,98	7,44	6,51	5,81
	6,51	5,12	9,30	5,12	5,81	5,35	6,28	5,81	5,58
	6,74	5,12	8,84	6,28	3,49	4,65	6,05	6,98	6,05
# PTM	6372	6547	6560	6561	6562	6563			
Long.	6,98	9,30	9,30	6,28	9,30	6,74			
	8,60	15,11	8,60	8,84	9,53	7,67			
	6,05	12,79	9,77	6,98	14,65	7,44			
	5,81	12,79	16,04	9,30	8,84	5,81			
	9,30	15,58	10,46	8,37	8,37	8,84			
	9,77	11,63	6,98	6,98	9,53	9,30			
	5,81	11,63	7,44	8,14	12,32	5,81			
Ancho	5,58	6,51	8,37	4,65	9,30	6,28			
	7,44	10,46	5,12	6,98	7,44	5,81			
	5,58	10,46	6,51	6,98	10,46	5,81			
	5,81	7,67	9,77	7,91	7,91	5,12			
	5,81	11,63	8,37	7,91	7,91	5,58			
	6,28	9,53	6,51	5,81	8,37	7,21			
	5,81	9,30	6,28	5,81	10,46	4,88			

Anexo 3. Continuación.

6. Longitud-ancho (mm) de los soros tetrasporangiales.

# PTM	106	442	487	561	651	1092	1093	1114	1313	1497	1522	1642
Long.	1-1.5	-	0.5-0.9	1-2	1-3	0.8-1	1-2	-	0.3-1	-	0.3-0.5	0.8-1.2
Ancho	0.6-1	-	0.3-0.5	0.5-1	0.6	0.3-0.6	0.3-0.6	-	0.3-1	-	0.2-0.4	0.6-0.9
# PTM	1776	1997	2025	2172	2195	2207	2694	2699	2705	3022	3048	3313
Long.	0.6-1.2	0.5-3	0.5-1		0.6	0.6-1.5	0.3-0.6	0.3-1	0.3-1	0.8-1	1-1.3	
Ancho	0.5-1	0.3-0.6	0.3-0.6		0.3	0.2-0.7	0.2-0.5	0.2-0.8	0.2-0.5	0.3-0.5	0.5-0.8	
# PTM	6368	6547										
Long.	0.6-1	2										
Ancho	0.3-0.6	0.5										

7 Longitud-ancho (µm) de los tetrasporangios.

# PTM	106	442	487	561	651	1092	1093	1114	1313
Long.	20,93	23,25	23,25	30,23	31,62	30,23	23,25	19,76	23,25
	23,25	23,25	23,25	32,09	35,81	28,13	23,25	26,27	23,25
	27,44	29,06	20,93	30,92	25,58	31,62	23,25	28,37	34,18
	26,74	23,25	28,83	25,58	33,25	33,48	23,25	23,25	23,25
	26,27	29,06	27,67	26,74	27,90	23,25	23,25	28,37	23,25
Ancho	19,07	23,25	17,44	25,58	27,44	23,25	20,46	15,11	19,07
	18,60	20,93	20,00	29,99	30,46	28,13	17,44	12,32	16,74
	21,62	23,25	20,93	27,90	23,25	26,74	20,23	16,74	32,78
	23,25	23,25	28,37	23,25	30,69	23,25	20,93	10,93	19,53
	20,93	23,25	23,25	23,25	23,25	23,25	16,28	23,25	17,21
# PTM	1497	1522	1642	1776	1997	2025	2172	2195	2207
Long.	32,09	18,60	43,25	34,88	29,53	34,88	14,42	34,41	37,20
	23,25	18,60	46,50	31,62	29,76	23,25	20,23	23,25	32,09
	23,25	20,23	31,16	34,88	35,57	26,04	15,35	32,55	31,62
	30,69	20,69	36,04	37,20	34,41	37,90	19,30	33,25	28,83
	30,23	14,18	41,85	31,16	32,78	36,50	20,00	29,06	27,90
Ancho	18,60	18,60	34,18	27,44	29,53	31,62	13,95	27,90	27,90
	23,25	17,21	37,20	30,23	29,76	14,42	14,88	23,25	29,76
	23,25	15,58	23,25	28,60	26,27	26,04	15,11	32,55	23,25
	26,74	16,74	29,99	25,58	26,04	29,99	11,63	29,53	23,25
	23,25	10,93	23,25	25,58	27,44	31,16	15,35	23,25	23,25
# PTM	2694	2699	2705	3022	3048	3313	6368	6547	
Long.	26,74	34,18	31,85	33,48	33,25	33,71	33,95	27,20	
	26,74	26,74	23,25	31,62	26,74	39,53	28,83	29,30	
	30,92	20,23	25,58	27,44	23,25	35,11	30,92		
	32,09	33,25	23,25		26,04	38,36	29,53		
	34,18	28,60	21,86		27,20	46,50	31,39		
Ancho	23,25	33,95	29,76	10,23	23,25	29,30	27,90	23,25	
	26,74	23,25	23,25	23,25	23,25	34,88	28,83	23,25	
	27,67	17,67	23,25	23,25	23,25	33,25	28,37	29,06	
	27,90	31,39	18,14		23,25	29,76	29,53		
	23,25	18,60	18,37		23,25	39,53	29,53		

Anexo 4

Datos cuantitativos de *Derbesia* sp 1 obtenidos del análisis morfométrico

1. Talla (mm)

No. PTM	Ind 1	Ind 2	Ind 3	Ind 4	Ind 5	Ind 6	Ind 7	Ind 8	Ind 9	Ind 10
6339	1.5	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
6343	2.5	1.5	2.5	1.5	2.0	2.5	2.0	3.5	2.0	3.0
6350	2.5	3.0	2.0	2.0	2.5	2.0	3.0	2.5	2.5	2.0
6368	2.0	2.0	4.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0
6369	5.0	4.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0
6370	2.0	2.0	1.0	1.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.5	2.0
6371	1.0	1.5	1.5	1.5	1.5	2.0	1.5	1.5	2.0	
6374	4.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0		
6406	2.5	2.5	2.0	2.0	2.0	2.5	2.0	2.5	2.0	2.5

2. Diámetro de las ramas (µm)

No. PTM	Ind 1	Ind 2	Ind 3	Ind 4	Ind 5	Ind 6	Ind 7	Ind 8	Ind 9	Ind 10
6339	30.25	35.73	68.5	30.59	34.28	20.56	42.85	40.84	44.4	10.96
	34.26	29.3	42.85	19.28	47.56	34.28	44.3	44.4	48.84	44.4
	19.36	19.88	21.68	13.11	17.14	39.16	17.14	39.29	8.88	11.39
6343	75.46	98.3	111.41	102.56	60.0	59.9	61.39	128.9	114.01	66.6
	78.4	60.0	74.0	88.8	77.13	74.55	87.7	87.7	87.7	66.6
	39.2	21.76	17.14	74.13	65.13	17.14	21.92	21.92	17.76	25.53
6350	111.0	126.54	93.24	22.2	96.34	88.8	21.42	77.13	21.16	46.96
	66.6	88.8	66.6	46.62	111.0	82.58	133.2	94.27	40.59	22.45
	33.3	30.63	34.41	81.32	30.19	28.86	85.7	47.13	44.9	9.68
6368	15.16	14.31	49.53	21.79	28.45	36.12	34.28	34.28	17.14	17.14
	24.71	29.99	32.56	32.28	34.28	40.62	34.28	25.71	8.05	17.14
	28.96	25.71	14.82	13.02	12.51	14.91	17.14	17.14	16.02	16.02
6369	85.7	51.42	43.7	102.84	34.28	51.42	94.27	77.13	60.0	23.82
	91.67	42.85	60.0	53.03	25.71	34.28	51.42	46.62	42.85	36.67
	17.14	12.85	13.71	23.13	17.14	14.56	20.99	42.85	17.14	77.13
6370	60.0	62.3	35.65	42.85	64.2	55.10	66.5	77.13	108.23	17.14
	51.42	44.13	20.73	42.85	51.42	51.42	70.3	51.42	77.13	51.42
	23.56	38.3	15.51	20.99	17.14	30.16	21.66	25.7	21.4	-
6371	51.42	77.1	51.4	60.0	51.0	68.5	85.7	25.7	60.0	-
	37.27	45.4	49.8	51.0	60.0	73.0	56.3	45.4	-	-
	23.9	23.2	28.7	14.0	25.0	18.6	15.4	24.4	-	-
6374	77.1	88.8	81.4	56.16	53.2	31.5	68.5	66.6	-	-
	34.2	74.37	88.8	61.0	63.2	38.8	51.4	52.83	-	-
	68.5	56.61	76.5	55.5	54.1	-	68.5	37.29	-	-
6406	50.61	50.0	45.6	39.46	44.4	34.28	74.13	42.85	54.0	60.0
	49.28	44.7	48.23	30.69	40.62	45.42	42.85	48.0	51.42	51.42
	18.42	21.0	21.04	13.15	16.65	14.14	17.14	14.82	12.85	17.14

Anexo 4. Continuación

2. Longitud de los cloroplastos (µm)

No. PTM	Ind 1	Ind 2	Ind 3	Ind 4	Ind 5	Ind 6	Ind 7	Ind 8	Ind 9	Ind 10	
6339	4,65	7,11	5,57	5,9	5,48	5,57	4,28	5	5,14	4,97	
	4,65	5,74	5,91	4,97	4,79	6,25	4,19	5,31	4,28	4,11	
	6,46	4,11	7,71	4,28	4,88	5,57	4,88	3,25	3,94	4,79	
	6,08	4,37	6,34	4,88	5,14	6,08	5,57	5,9	4,28	5,14	
	3,42	5,91	4,79	7,28	4,45	5,65	6,42	5,74	5,57	4,97	
	6,84	2,91	6,42	5,31	4,79	5,14	5,14	4,62	3,94	4,97	
	5,32	5,31	4,37	4,28	5,14	3,85	4,28	5,9	5,57	5,05	
	5,79	4,97	3,42	4,54	6,59	5,9	3,68	4,71	5,48	3,94	
	6,17	4,28	4,37	4,28	5,57	5,9	4,79	4,62	4,71	4,28	
	6343	6,3	5,88	9,8	8,5	6,07	6,66	7,28	4,45	7,11	4,02
		6,01	6,37	6,72	6,07	5,29	5,58	6,17	6,68	5,9	5,65
5,86		7,84	5,29	7,64	7,54	7,25	7,11	5,91	4,71	4,97	
6,38		9,8	9,8	5,68	7,05	7,64	6,68	5,82	6,42	6,17	
5,56		11,56	6,17	7,84	6,66	6,37	5,57	5,74	5,22	4,71	
5,94		6,86	5,58	7,84	8,03	8,52	5,39	5,14	7,54	6,42	
5,94		5,97	7,44	8,03	9,8	5,88	6,77	7,19	6,85	5,14	
6,16		7,84	6,86	8,23	6,86	10,7	5,05	6,17	5,05	8,57	
5,63			5,19		8,82	5,48	6,25	5,14	7,11	4,45	
6350		8,57	5,6	7,31	8,6	7,99	5,16	4,12	9,46	4,64	8,6
		5,82	4,98	8,6	7,56	7,74	5,41	5,33	6,88	4,64	6,88
	8,57	8,6	7,99	8,9	6,45	6,02	4,81	8,6	4,73	8,6	
	8,57	6,7	7,65	7,99	7,74	5,41	5,16	6,02	5,67	6,88	
	6,59	7,91	8,6	7,13	6,02	5,33	4,73	6,02	8,6	5,59	
	8,57	9,63	7,65	8,6	6,27	6,02	8,6	5,33	5,33	6,36	
	6,85	7,48	8,6	7,13	3,78	5,5	4,73	5,76	7,22	5,59	
	6,68	10,32	6,79	7,82	4,55	5,67	6,02	5,16	6,19	5,5	
	6,85		7,05	7,48	5,33	8,6	6,45	6,36	6,88	5,59	
	6368	3,78	4,64	3,87	4,47	3,61	5,41	4,12	3,26	3,95	3,87
		4,12	4,81	4,3	4,55	4,47	4,47	3,69	4,73	3,95	3,35
4,12		3,95	3,44	4,04	4,3	4,81	3,61	3,44	3,44	4,12	
4,9		5,16	5,24	4,12	4,47	5,33	4,81	5,16	4,38	4,12	
5,07		4,04	4,73	3,44	3,69	4,73	3,87	4,3	4,3	3,61	
3,61		5,16	4,3	4,73	3,69	7,22	5,16	4,21	3,69	3,52	
5,16		4,73	3,78	4,55	4,12	4,47	3,87	3,35	3,44	3,01	
5,16		4,9	4,21	4,64	3,61	5,33	2,83	2,32	3,44	3,09	
4,81		4,9	3,35	4,47	3,87	5,16	3,18	3,26	3,52	3,52	
6369		5,84	5,33	5,22	8,05	6,59	3,94	7,37	6,51	7,45	11,14
		6,53	4,64	4,62	6,42	4,02	4,28	8,14	6	6	8,57
	5,93	4,21	2,91	5,48	4,97	5,22	8,57	6,68	7,88	8,57	
	7,13	5,07	5,57	6,85	4,71	4,11	8,57	5,57	7,19	6,85	
	7,74	3,95	4,79	8,57	6,42	4,19	8,57	7,79	7,28	4,45	
	6,53	5,41	4,79	5,31	3,42	3,68	6,59	6	7,97	7,19	
	4,81	4,38	4,88	5,74	4,45	4,54	4,97	5,48	8,57	6	
	4,64	4,21	4,45	5,65	4,45	4,28	5,05	5,74	6	5,82	
	8,6		4,97	5,91	4,45	3,17	6,68	5,65	6,34	6,85	
	6370	8,57	6,77	5,48	6,85	8,57	6,85	5,7	5,14	4,71	5,39
		6,34	6,25	5,22	8,57	6,85	6,68	6,65	5,57	7,19	4,79
6,68		6,68	7,62	5,99	6,59	6,51	5,98	4,45	4,2	5,14	
7,19		8,05	4,79	7,19	6,42	6,85	8,5	5,14	6,25	8,57	
6,94		7,62	3,59	4,28	6,25	8,57	7,79	6,3	4,45	6	
6,85		7,11	3,42	6,25	7,11	6,42	6,65	4,7	7,11	6,85	
7,28		6,17	3,17	5,57	7,97	6,85	4,84	5,31	6,68	6	
6,42		6,85	3,51	5,57	6,68	7,19	5,9	4,97	7,19	6,68	
5,74		5,14	3,59	4,62	5,99	6,42	6,3	5,22	6,59	8,57	

Anexo 4. Continuación

No. PTM	Ind 1	Ind 2	Ind 3	Ind 4	Ind 5	Ind 6	Ind 7	Ind 8	Ind 9	Ind 10
6371	4,54	7,2	7,4	8,5	8,5	5,2	8,5	7,7	6,5	
	4,97	7,2	5,4	8,5	6	5,1	6,6	6	5,3	
	3,94	7,1	5,4	8	6,5	6	7,3	6,4	4,8	
	6,4	6,42	7,4	5	6	5,4	6,6	6,5		
	4,7	6,68	5,8	8,5	6,1	4,7	5,2	6,5		
	3,7	8,57	7,1	8,5	7	6	6,8	5,9		
	4,8	7,2	6,4			5		5,1		
	5,6	6,1	4,5			4,1		6,3		
	5,1	5,9	5,6			4,2				
6374	6,51	6,51	6,68	5,5	8,5	6	5,4	9,5		
	6,25	8,05	5,99	6,3	6,8	5,3	5,3	4,37		
	7,28	5,74	5,57	4,7	7,2	5,2	5,6	7,41		
	6,68	8,57	8,57	5,5	5,5	4,7	7,5	7,6		
	6,59	7,28	8,57	5,7	5,9	5,7	5,6	6,08		
	5,9	7,19	8,57	5,1	6,6	6,17	4,2	6,84		
	8,57	5,48	5,99	5,14	6,3	5,7	5	5,98		
	7,28	4,71	7,45	6,08		4	5,7	7,6		
	6,59	4,62	5,74	6,25		4,3	7,4	6,65		
6406	4,28	3,77	4,79	4,28	5,39	4,79	6,42	4,37	5,39	5,65
	5,14	5,05	3,85	3,08	4,37	5,14	6,59	4,28	4,97	3,08
	5,91	3,85	3,85	4,79	7,45	4,62	6,59	4,71	4,88	5,74
	4,02	4,28		3,94	7,79	3,51	5,22	3,25	4,79	4,11
	2,14	5,22		4,97	6,85	4,28	5,82	4,11	4,54	4,88
	4,79	4,79		4,62	5,14	4,02	4,19	4,19	5,14	4,28
	4,37	2,39		3,42	4,54	2,57	5,22	3,42	3,94	4,28
	4,62	3,42		4,71	4,97	4,02	5,57	3,42	4,28	4,02
	5,14	3,25		3,77	3,94	4,02	3,51	3,34	4,11	4,97

4. Ancho de los cloroplastos (µm)

No. PTM	Ind 1	Ind 2	Ind 3	Ind 4	Ind 5	Ind 6	Ind 7	Ind 8	Ind 9	Ind 10
6339	3,61	6,17	5,57	4,97	5,05	5,57	4,28	4,97	4,11	4,97
	3,89	5,31	5,82	4,54	4,62	5,57	4,19	5,31	4,28	4,11
	4,75	3,51	6,85	4,28	3,85	4,54	4,45	3,25	3,94	4,79
	4,94	3,94	5,9	4,54	5,14	5,74	4,79	3,68	4,28	4,62
	3,42	4,88	4,19	5,74	4,45	5,31	5,99	4,97	4,28	4,97
	5,89	2,91	3,94	4,28	4,79	4,88	5,14	4,62	3,94	4,97
	5,32	5,31	4,37	4,11	5,14	3,17	4,28	5,14	3,94	5,05
	5,79	4,19	3,17	4,45	6	5,31	3,68	4,71	5,48	3,94
	5,32	3,77	3,94	3,42	5,14	5,39	4,71	4,02	3,94	4,28
6343	6,3	5,88	8,82	8,13	6,07	5,88	7,28	4,45	7,11	4,02
	6,01	6,37	5,88	5,68	5,29	5,58	6,17	6,68	5,9	5,65
	4,65	5,88	5,29	7,44	7,54	7,25	7,11	5,91	4,71	3,77
	5,03	7,35	9,8	5,68	7,05	7,64	6,68	5,82	6,42	6,17
	5,41	10,58	6,17	7,84	6,66	6,37	5,57	5,74	5,22	4,71
	5,86	6,46	6,86	6,66	8,03	8,52	5,39	5,14	7,54	6,42
	5,63	5,88	6,46	6,66	9,8	5,88	6,77	7,19	6,85	5,14
	5,78	7,35	6,46	7,84	6,86	9,8	5,05	6,17	5,05	6,17
	5,18		5,19		6,66	5,48	6,25	5,14	7,11	4,45

Anexo 4. Continuación

No. PTM	Ind 1	Ind 2	Ind 3	Ind 4	Ind 5	Ind 6	Ind 7	Ind 8	Ind 9	Ind 10
6350	7,11	4,81	7,31	7,56	6,53	4,98	4,12	8,6	4,64	8,6
	5,82	4,47	6,7	5,84	7,31	5,41	4,04	6,88	4,47	6,7
	7,37	7,74	7,91	8,51	6,45	5,76	4,64	7,05	3,78	8,6
	8,57	6,19	7,13	7,99	7,13	3,87	4,98	5,59	5,67	6,8
	6,59	7,39	8,6	7,13	5,33	5,07	4,12	5,33	6,88	5,59
	8,57	8,6	6,36	6,96	6,27	5,84	7,48	4,73	4,73	6,1
	6,85	7,48	7,91	7,05	3,01	4,98	4,73	5,76	6,88	4,3
	6,42	8,6	6,1	7,22	4,55	4,98	5,59	5,16	5,59	5,16
	6,85		6,53	6,7	4,3	7,99	6,45	6,36	5,84	5,59
	6368	3,78	4,64	3,87	4,47	3,61	5,41	4,12	3,26	3,95
3,78		4,81	4,3	4,55	4,47	4,47	3,69	3,95	3,95	3,35
3,87		3,95	3,44	4,04	4,3	4,81	3,61	3,44	3,44	4,12
4,9		5,16	5,24	4,12	4,47	5,33	4,81	4,12	4,38	4,12
4,3		4,04	3,87	3,44	3,69	4,73	3,87	4,3	4,3	3,61
3,61		5,16	4,3	4,73	3,69	5,33	3,87	4,21	3,69	3,52
5,16		4,73	3,78	3,95	4,12	3,78	3,87	3,35	3,44	3,01
5,16		4,9	4,21	3,61	4,47	2,83	2,83	3,44	3,44	3,09
4,81		4,9	3,35	3,44	3,87	3,95	3,18	3,26	3,52	3,52
6369		5,84	5,33	5,22	8,05	6,59	3,94	7,37	6,51	7,45
	6,53	4,64	4,62	6,42	4,02	4,28	8,14	6	6	6,85
	5,93	4,21	2,91	5,48	4,97	5,22	8,57	6,68	7,88	8,57
	7,13	5,07	4,79	6,85	4,71	4,11	8,57	5,57	7,19	6,85
	7,74	3,95	4,62	8,57	6,42	4,19	7,71	7,79	6,85	4,45
	6,53	4,47	4,54	5,31	3,42	3,68	6,59	6	7,97	7,19
	4,81	4,38	4,88	5,74	4,45	4,54	4,97	5,48	7,28	6
	4,64	4,21	4,45	5,65	4,45	3,42	5,05	5,74	6	5,82
	7,31		4,28	5,91	4,45	3,17	6,07	5,65	6,34	6,85
	6370	8,57	5,05	5,48	5,39	8,57	6,85	5,7	5,14	4,71
6,34		6,25	5,22	7,54	6,85	6,68	6,65	5,57	7,19	4,79
5,57		6,68	7,62	5,99	6,59	6,51	5,98	4,45	4,2	4,45
7,19		8,05	4,79	7,19	6,42	4,97	8,5	5,14	6,25	8,57
6,94		6,42	3,59	4,28	6,25	7,11	7,79	4,8	4,45	6
6,85		7,11	3,42	6,25	7,11	6,42	6,65	4,7	7,11	5,14
7,28		6,17	3,17	5,57	5,14	6,85	4,84	5,31	6,68	6
6,42		3,85	3,51	5,57	4,97	7,19	5,9	4,97	7,19	6,68
5,74		5,14	3,59	4,62	5,14	6,42	6,3	5,22	6,59	8,57
6371		4,54	5,9	7,4	8,5	8,5	5,2	8,5	7,7	6,5
	4,97	7,2	5,4	8,5	6	5,1	6,6	6	5,3	
	3,94	7,1	5,4	8	6,5	6	7,3	6,4	4,8	
	4,2	6,42	7,4	5	6	5,4	6,6	6,5		
	4,7	6,68	5,8	8,5	6,1	4,7	5,2	6,5		
	3,7	8,57	7,1	8,5	7	6	6,8	5,9		
	4,8	7,2	6,4			5		5,1		
	5,6	6,1	4,5			4,1		6,3		
	5,1	5,9	5,6			4,2		6,3		
	6374	6,51	5,9	4,79	5,5	5,74	6	5,4	5,03	
6,25		4,97	5,99	6,3	6,8	5,3	5,3	4,37		
7,28		4,88	5,57	4,7	7,2	5,2	5,6	7,41		
6,68		5,82	5,48	5,5	5,5	4,7	7,5	7,6		
5,39		4,62	8,57	5,7	5,9	5,7	5,6	6,08		
5,65		7,19	7,11	5,1	6,6	4,2	4,2	6,84		
7,02		5,48	4,71	5,14	6,3	5,7	5	5,98		
7,28		4,71	6,42	6,08		4	5,7	5,79		
6,17		4,62	5,74	6,25		4,3	5,8	6,65		

Anexo 4. Continuación

No. PTM	Ind 1	Ind 2	Ind 3	Ind 4	Ind 5	Ind 6	Ind 7	Ind 8	Ind 9	Ind 10
6406	4,28	3,77	4,79	4,28	5,39	4,79	6,42	4,37	5,39	5,65
	5,14	5,05	3,85	3,08	4,37	5,14	6,59	4,28	4,97	3,08
	5,91	3,85	3,85	4,79	7,45	4,62	6,59	4,71	4,88	5,74
	4,02	4,28		3,94	7,79	3,51	5,22	3,25	4,79	4,11
	2,14	5,22		4,97	6,85	4,28	5,82	4,11	4,54	4,88
	4,79	4,79		4,62	5,14	4,02	4,19	4,19	5,14	4,28
	4,37	2,39		3,42	4,54	2,57	5,22	3,42	3,94	4,28
	4,62	3,42		4,71	4,97	4,02	5,57	3,42	4,28	4,02
	5,14	3,25		3,77	3,94	4,02	3,51	3,34	4,11	4,97

5. Distancia entre esporangios (µm)

No. PTM	Ind 1	Ind 2	Ind 3	Ind 4	Ind 5	Ind 6	Ind 7	Ind 8	Ind 9	Ind 10
6339	*	-	-	-	-	*	438.5	*	*	*
6343	640.21	56.38	177.6	*	*	46.62	*	-	-	470.07
6350	-	*	85.69	*	*	-	-	-	*	-
6368	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6369	199.8	-	-	-	-	-	*	*	-	-
	266.4									
6370	-	*	-	*	*	-	-	-	*	58.16
6371	-	*	*	*	*	68.0	*	*	*	-
6374	*	77.17	1600	-	-	-	-	-	-	-
6406	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

(* = esporangio único; - = no hay esporangio)

Anexo 5

Lista florística sistemática

Lista florística sistemática basada en el sistema de clasificación propuesto por Silva *et al.* (1996).

DIVISION CHLOROPHYTA

Orden Ulvales

Familia Ulvaceae

Género *Enteromorpha*

Enteromorpha flexuosa (Wulfen) J. Agardh

Orden Cladophorales

Familia Cladophoraceae

Género *Cladophora*

Cladophora microcladoides Collins

Cladophora sp 1

Cladophora sp 2

Familia Siphonocladaceae

Género *Phyllocladion*

Phyllocladion anastomosans (Harvey) Piccone et Grunow ex Piccone

Orden Bryopsidales

Familia Bryopsidaceae

Género *Bryopsis*

Bryopsis pennata Lamouroux

Género *Derbesia*

Derbesia sp 1

Género *Trichosolen*

Trichosolen Montagne sp

Familia Caulerpaceae

Género *Caulerpa*

Caulerpa sertularioides (S. Gmelin) Howe

Caulerpa peltata Lamouroux

Familia Udoteaceae

Género *Chlorodesmis*

Chlorodesmis sp

Orden Dasycladales

Familia Polyphysaceae

Género *Polyphysa*

Polyphysa parvula (Solms-Laubach) Schnetter et Bula Meyer

DIVISION PHAEOPHYTA

Orden Ectocarpales

Familia Ralfsiaceae

Género *Ralfsia*

Ralfsia hancockii Dawson

Orden Sphacelariales

Familia Sphacelariaceae

Género *Sphacelaria*

Sphacelaria rigidula Kützting

Orden Dictyotales

Familia Dictyotaceae

Género *Dictyopteris*

Dictyopteris delicatula Lamouroux

Género *Dictyota*
Dictyota dichotoma (Hudson) Lamouroux
Género *Padina*
Padina sp

DIVISION RHODOPHYTA

Orden Gelidiales

Familia Gelidiaceae
Género *Gelidium*
Gelidium sp
Familia Gelidiellaceae
Género *Gelidiella*
Gelidiella sp

Orden Gracilariales

Familia Gracilariaceae
Género *Gracilaria*
Gracilaria pachydermatica Setchell et Gardner

Orden Cryptonemiales

Familia Halymeniaceae
Género *Cryptonemia*
Cryptonemia sp
Género *Grateloupia*
Grateloupia sp
Familia Peyssonneiaceae
Género *Peyssonnelia*
Peyssonnelia rubra (Greville) J. Agardh

Orden Corallinales

Familia Corallinaceae
Género *Amphiroa*
Amphiroa beauvoisii Lamouroux
Amphiroa misakiensis Yendo
Amphiroa ngida Lamouroux
Amphiroa valonioides Yendo
Género *Jania*
Jania tenella (Kützinger) Grunow
Género *Lithophyllum*
Lithophyllum sp

Orden Gigartinales

Familia Hypneaceae
Género *Hypnea*
Hypnea sp

Orden Rhodymeniales

Familia Champiaceae
Género *Champia*
Champia parvula (C. Agardh) Harvey
Familia Lomentariaceae
Género *Lomentaria*
Lomentaria sp
Familia Rhodymeniaceae
Género *Gelidiopsis*
Gelidiopsis tenuis Setchell et Gardner

Orden Ceramiales

Familia Ceramiaceae
Género *Callithamnion*
Callithamnion paschale Borgesen

Género *Ceramium*

Ceramium flaccidum (Kützing) Ardissonne
Ceramium hamatispinum Dawson
Ceramium mazatlense Dawson
Ceramium paniculatum Okamura
Ceramium sinicola Setchell et Gardner
Ceramium vagans Silva

Familia Dasyaceae

Género *Dasya*

Dasya sp

Familia Rhodomelaceae

Género *Chondria*

Chondria decipiens Kylin
Chondria sp

Género *Herposiphonia*

Herposiphonia littoralis Hollenberg
Herposiphonia secunda (C. Agardh) Ambronn f. *tenella* (C. Agardh) Wynne

Género *Laurencia*

Laurencia clarionensis Setchell et Gardner

Género *Polysiphonia*

Polysiphonia confusa Hollenberg
Polysiphonia mollis Hooker et Harvey
Polysiphonia sertularioides (Grateloup) J. Agardh
Polysiphonia simplex Hollenberg
Polysiphonia sphaerocarpa Borgesen
Polysiphonia subtilissima Montagne

Género *Pterosiphonia*

Pterosiphonia sp