

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Variación morfo-funcional de *Blennothrix ganeshii*
Watanabe et Komárek (Oscillatoriaceae / Cyanoprokaryota)
en los Manantiales, Morelos

TESIS
QUE PARA OBTENER EL
TÍTULO DE

BIÓLOGA

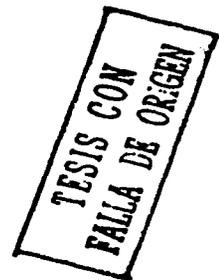
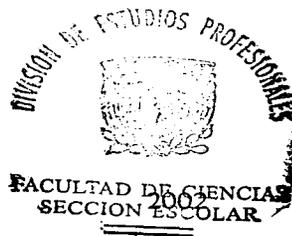
PRESENTA:

YENNY PAOLA BELTRÁN MAGOS

Director de tesis: DR. JAVIER CARMONA JIMÉNEZ



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM





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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

Dirección General de Bibliotecas de la
Universidad Nacional Autónoma de México
de mi trabajo recepcional.

Yenny Beltrán
Magos
26/11/2002
Yenny

M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA

Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunico a usted que hemos revisado el trabajo escrito: Variación morfo-funcional de
Blennothrix ganeshii Watanabe et Komárek (Oscillatoriaceae, Cyanoprokaryota)
en Los Manantiales, Morelos.

realizado por Yenny Paola Beltrán Magos

con número de cuenta 9753682-8 , quién cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Javier Carmona Jiménez

Propietario

Dra. Claudia María Ligia Collado Vides

Propietario

Dr. Gustavo Montejano Zurita

Suplente

Dr. Enrique Arturo Cantoral Uriza

Suplente

M. en C. Francisco Valadéz Cruz

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA

M en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

*“Pensar lo que uno quiere hacer es muy importante,
pero es mucho más importante hacer lo que uno quiere ser”*

AGRADECIMIENTOS

No sé si a todo el mundo le pase pero el día que terminé con la última materia por cursar en la facultad me vinieron muchas cosas a la cabeza. Y es que uno no tiene idea de lo drástico que puede llegar a ser la salida de la universidad, hasta que lo vives. El acabar un ciclo e iniciar otro te permite tener una pausa en el camino, voltear hacia atrás y ver todo lo que has hecho. Puedes arrepentirte o bien estar satisfecho con lo que hiciste, pero creo que no importa a que lado te inclines, siempre tendrás la oportunidad de cambiar lo que no te gusta y de repetir las cosas buenas.

Primeramente quiero dar gracias a mis papás, que a pesar de que nunca les gustó la idea que estudiara esto, nunca me han dejado sola. Por transmitirme las ganas de salir adelante, por enseñarme que en la vida no deben tomarse las cosas tan en serio, por aconsejarme cuando debo decidir algo, por reconfortarme cuando estoy molesta, por procurarme aunque están cansados y por darme mucho más de lo que un hijo puede desear.

A Gina, Rocio y Miguel Angel por estar ahí cuando los necesito, por su cariño y compañía.

A mi abuelito Aurelio por apoyarme siempre y por quererme tal cual soy.

Muy en especial quiero agradecer a aquella persona que dirigió mi tesis, me aconseja, soporta mis histerias y comparte conmigo la inquietud de estudiar lo que nos gusta, gracias Javier.

A Ligia por darme la oportunidad de formar parte de su proyecto, los buenos consejos, pero sobre todo por brindarme la confianza de hacer las cosas por mi propia cuenta.

A Enrique y Gustavo por enseñarme que la investigación es algo más que poca paga, mucho trabajo y burocracia. Gracias por contagiarme de su entusiasmo al estudiar estos pequeños organismos.

A Francisco y Eberto por darme siempre una mano de apoyo.

A Gerardo por sus sugerencias en la parte estadística.

A todos los aquellos que forman parte del Laboratorio de Ficología por todas sus enseñanzas y amistad.

A Mónica, Miriam y Mariana por las interminables horas de trabajo de campo acompañadas de buenas charlas. Realmente no sé que hubiera hecho sin ustedes.

A Humberto por transmitirme el deseo de dedicarme al estudio de los seres vivos.

A Paola, Karla C., Iliana, Yilia, Iry, Analia, Mónica, Magali, Esther, Alondra, Larisa, Nicole, Karla y a todos mis amigos de la universidad por compartir conmigo tantas experiencias.

Al apoyo financiero otorgado por el programa DGAPA-UNAM IN3109 y PROBETEL 2001-II.

Gracias a todos aquellos que alimentaron mis sueños y me ayudaron a hacerlos realidad. Pero sobre todo gracias a Dios por la oportunidad de vivir, por darme la capacidad física y mental para sobresalir, por tener una familia maravillosa, por mis amigos y por tener el respaldo de alguien que me ama y a quien amo profundamente.

“ Si lo puedes soñar, lo puedes lograr”

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVOS	6
ÁREA DE ESTUDIO	7
MATERIALES Y MÉTODOS	9
Caracterización ambiental	11
Análisis microambiental	11
Evaluación de la constancia y variabilidad de los caracteres morfológicos y funcionales con base en diferencias espaciales y temporales	12
Caracterización morfológica	13
RESULTADOS	15
Caracterización ambiental	15
Análisis microambiental	23
Evaluación de la constancia y variabilidad de los caracteres morfológicos y funcionales con base en diferencias espaciales y temporales	28
<i>Caracterización ambiental de las seis zonas de colecta</i>	28
<i>Análisis morfológico</i>	33
<i>Análisis de pigmentos</i>	39
<i>Efecto de la irradiancia</i>	43
Caracterización morfológica	51

DISCUSIÓN	58
Caracterización ambiental	58
Análisis microambiental	60
Evaluación de la constancia y variabilidad de los caracteres morfológicos y funcionales con base en diferencias espaciales y temporales	61
Caracterización morfológica	64
CONCLUSIONES	66
PERSPECTIVAS	68
LITERATURA CITADA	69

INTRODUCCIÓN

Las algas Cianoprocariotas son organismos que están presentes en la tierra desde hace más de tres mil millones de años (Lee, 1980). Debido a la afinidad de su pared celular con la de las bacterias Gram negativas se les ha relacionado con éstas; sin embargo por la complejidad de sus niveles de organización (unicelulares, cenobios, filamentos ramificados y no ramificados e incluso pseudoparénquimas), la presencia de clorofila *a*, la liberación de oxígeno durante la fotosíntesis y la formación de crecimientos evidentes a simple vista se les considera como algas (Ville *et al.*, 1992).

Casi todas las algas son autótrofas fotosintéticas y además de contener clorofila *a*, presentan otros pigmentos accesorios, entre los que se incluyen carotenoides, ficocianinas, aloficocianinas y ficoeritrinas, éstos dos últimos restringidos a Cianoprocariotas y Rhodophytas; lo cual ha servido como evidencia para establecer una relación evolutiva entre ambos grupos. A pesar de su nombre, sólo la mitad de las especies de algas azul-verdes presentan esa coloración ya que el color real de estos organismos es modificado por los pigmentos accesorios presentes en la célula (Ville *et al.*, 1992).

Las Cianoprocariotas tienen un papel determinante en los ciclos biogeoquímicos. Son particularmente importantes en los ciclos globales de nitrógeno, oxígeno, azufre, fósforo y carbono. Tienen una distribución cosmopolita, desde regiones de altas latitudes hasta ecuatoriales en todos los continentes, y son comunes en todo tipo de ambientes incluyendo: ríos, lagos, mares, manantiales termales, casquetes polares, desiertos, suelos tropicales ácidos, albercas, corteza de los árboles y hasta en el pelo de ciertos animales. Algunas especies llegan a tolerar amplios intervalos de salinidad, temperatura, pH y contaminación capaces de matar a muchos organismos e incluso a otras algas (Lee, 1980).

Las algas Cianoprocariotas son generadoras de oxígeno y materia orgánica para otros organismos por lo que constituyen un papel primordial como productores primarios en diversos ecosistemas (Anagnostidis y Komárek, 1985). Pueden establecer relaciones simbióticas con muchos organismos, incluyendo: protistas, hongos y algunas plantas.

Muchas especies son capaces de fijar nitrógeno atmosférico, de modo que contribuyen en el enriquecimiento del suelo y el sustrato del fondo oceánico; mientras que algunas otras han sido utilizadas como alimento para el ser humano ya que son económicas y ricas en proteínas. Algunas de ellas también pueden producir sustancias metabólicas tóxicas capaces de matar a peces y a cualquier otro animal que ingiera el agua (Ville *et al.*, 1992).

La taxonomía de las Cianoprocariontes es complicada debido en gran parte a la simplicidad morfológica y a la variabilidad fenotípica presente en todos sus miembros; razones por las cuales numerosos caracteres morfológicos intergenéricos fueron encontrados inestables en cultivo (Castenholz, 1989 En: Komárek, 1998), así como en la naturaleza (Komárková En: Komárek, 1998). Nuevos rasgos diacríticos fueron requeridos con el fin de revisar los ordenes, familias, subfamilias y varios géneros. En la actualidad su taxonomía se encuentra influenciada especialmente por los criterios citomorfológicos, ambientales y moleculares, los cuales han mostrado muchos caracteres nuevos; entre los que se encuentran: movimiento del tricoma; forma, tamaño y disposición de los gránulos dentro de la célula; configuración, número y arreglo de los tilacoides; forma, tipo, estructura, diámetro, arreglo y composición molecular de los ficobilisomas asociados a los tilacoides; presencia y diámetro de los poros, así como su arreglo y distribución en la superficie celular; presencia, tamaño, color y forma de los aerotopos; sensibilidad y respuesta a la salinidad; sensibilidad a diferentes intensidades lumínicas; tolerancia a bajos valores de pH; influencia de la temperatura en el crecimiento; diferencias en tolerancia a la desecación y a la presión osmótica; y producción de toxinas.

De acuerdo a Anagnostidis y Komárek (1988) se reconocen cuatro ordenes (Chroococcales, Oscillatoriales, Nostocales y Stigonematales) dentro de la división Cyanoprokaryota. El orden Oscillatoriales incluye a 43 géneros clasificados en 6 familias: Borziaceae, Pseudanabaenaceae, Schizotrichaceae, Phormidiaceae, Homeotrichaceae, y Oscillatoriaceae; esta última comprende 4 subfamilias: Hormoscilloideae, Starriorideae, Oscillatorioideae y Plectonematoideae. La subfamilia Oscillatorioideae está representada por tres géneros: *Oscillatoria* Vauch., *Lyngbya* Ag. y *Blennothrix* Kütz. El género *Blennothrix* difiere de *Oscillatoria* por la presencia obligatoria de vainas y de *Lyngbya* por el tipo de

ramificación y la presencia obligatoria de más de un tricoma por vaina. *Blennothrix* es un género que presenta una historia nomenclatural bastante compleja debido al desacuerdo en las características taxonómicas que fueron tomadas en cuenta para su clasificación (Geitler, 1932; Frémy, 1934).

El género *Blennothrix* fue establecido por Kützinger en 1843 (*Phycologia generalis*, p. 226), con la especie tipo *B. vermicularis*. Tanto el género como las especies que comprendía fueron unidas al género *Hydrocoleum* Kütz. por Gomont en su monografía de 1892, donde reconoció 15 géneros caracterizados principalmente por el tipo de vaina y la disposición de los tricomas dentro de la misma. El concepto de Gomont fue aceptado también por Geitler (1932), quien recopiló las descripciones de los géneros conocidos de Oscillatoriaceae con base en el tipo de morfología de la vaina y del tricoma, las dimensiones de las células y su hábitat. La monografía de Gomont (1892) ha sido considerada como la más importante clave para la determinación de las Cianoprocariotas.

En las últimas dos décadas varios rasgos taxonómicos de las Oscillatoriales han sido reevaluados para diferenciar géneros. Fue reconocida la importancia de nuevos caracteres morfológicos (tipo de división celular, posición de los tilacoides, estructura de la pared celular y de la vaina, tipos de ramificaciones falsas, tipo de formación de hormogonios, etc.), ecológicos (hábitat), fisiológicos (concentración de pigmentos, estabilidad en la concentración de pigmentos y/o la habilidad de adaptación cromática) y fue estudiada la estabilidad y variación de algunos caracteres tradicionales utilizados en la diferenciación de especies (presencia o ausencia de vainas, número de tricomas en una vaina, dimensiones) (Anagnostidis y Komárek, 1988). Basándose en estos nuevos criterios, el género *Hydrocoleum* Kütz. fue encontrado como un grupo heterogéneo. Una parte de este género, basado en la especie tipo *H. homoeotrichum* Kütz., se encuentra relacionado, por su estructura del tricoma, al género *Phormidium* Kütz.; por lo que se clasificó como un miembro de la familia Phormidiaceae. Mientras que por otro lado el grupo de especies caracterizado por tricomas anchos (usualmente por arriba de los 10 μm); células discoidales cortas; división celular transversal, perpendicular al eje del tricoma, en secuencias rápidas; formación de vainas obligatoria, facultativa o bajo condiciones de estrés; y al tipo

scytonematoide o coleodesmoidal de ramificación falsa, está relacionado directamente con la familia Oscillatoriaceae en sentido estricto (*Oscillatoria* Vauch., *Lyngbya* Ag. y *Blennothrix* Kütz). De esta manera el género *Blennothrix* fue separado del género *Hydrocoleum* y tanto su nombre original como su posición dentro de la familia Oscillatoriaceae fueron validados por Anagnostidis y Komárek en 1988. Actualmente se han descrito 14 especies para este género, de las cuales ocho habitan ambientes de agua dulce y seis ambientes marinos (Komárek, 1998).

Entre los caracteres tomados en cuenta para la delimitación de las especies pertenecientes a este género se encuentran: color; tipo y longitud del talo; diámetro y largo del filamento; tipo de ramificación del filamento; diámetro del tricoma; número de tricomas dentro del filamento; diámetro, largo y tipo de división celular; presencia de constricciones transversales en las paredes de las células; color y disposición del contenido granular; forma de la célula apical; tipo de arreglo tilacoidal; distribución de los gránulos de polifosfato y los carboxisomas; coloración, tipo, diámetro y características de la vaina; tipo de formación de hormogonios; y presencia de células necridiales (Watanabe y Komárek, 1989).

Los estudios ecológicos de Cianoprocariorotas se han enfocado en las comunidades fitoplanctónicas o de importancia económica, y en menor proporción a otros grupos (Whitton y Potts, 2000). Entre los trabajos que se tienen sobre ecofisiología de algas y en particular de Oscillatoriales de agua dulce se encuentran Bennett y Bogorad, 1973; Wyman y Fay, 1986; Necchi, 1992; Pinevich *et al.*, 1997; Young Lee y Yull Rhee, 1999; Ehling-Schultz y Scherer, 1999; Coles y Jones, 2000; Branco *et al.*, 2001; y Kaebernick y Enhilan, 2001; los cuales estudian: la respuesta morfológica, fotosintética y en cuanto a concentración de pigmentos a cambios en la temperatura y en la intensidad lumínica; el crecimiento; la producción de toxinas y los mecanismos de defensa contra los efectos causados por la luz ultravioleta. Los estudios sobre *Blennothrix* están orientados a las características supraespecíficas como tipo de división celular, tipo de ramificación falsa, forma del talo, etc., por lo cual, la información que se tiene acerca de su ecología es muy reducida (Anagnostidis y Komárek, 1988; Watanabe y Komárek, 1989; Valadez-Cruz *et al.*, 1996; Komárek, 1998; Montejano *et al.*, 2000).

En México se ha descrito una sola especie *Blennothrix ganeshii* Watanabe et Komárek 1989, la cual ha sido reportada frecuentemente en la región central de México por Valadez-Cruz *et al.* (1996) para tres localidades en el estado de Morelos y Montejano *et al.* (2000) en la región de la Huasteca Potosina; sin embargo hace falta la descripción y análisis de las características morfológicas y microambientales que delimitan a las poblaciones.

Con base en lo anterior, se desarrolló la presente investigación que inició con la hipótesis de que existen un conjunto de crecimientos reunidos bajo un patrón estructural básico que se expresan diferencialmente bajo ciertas condiciones ambientales y que si bien presentan variaciones en algunos caracteres, pudiese estar explicado por cambios ambientales.

OBJETIVOS

Objetivo general

Conocer las variaciones morfológicas y funcionales de crecimientos del género *Blennothrix* en relación a los gradientes ambientales presentes en la localidad de Los Manantiales, Morelos.

Objetivos particulares

1. Caracterizar ambientalmente la localidad mediante la realización de un análisis diurno en un transecto del manantial, analizando las variables de: temperatura, pH y conductividad.
2. Determinar el o los microambientes bajo los cuales se desarrollan los crecimientos del género *Blennothrix*, a través de la evaluación de su presencia en correlación con los parámetros de: velocidad de corriente, profundidad, cobertura de la vegetación y sustrato.
3. Conocer el efecto de los parámetros ambientales (temperatura, pH, conductividad, velocidad de corriente, irradiancia, sustrato, profundidad y cobertura de la vegetación) en la constancia y variabilidad de los caracteres morfológicos y funcionales de los crecimientos de *Blennothrix*.
4. Identificar la especie a la cual pertenecen los crecimientos de *Blennothrix* colectados en distintas zonas de la localidad, con base en los caracteres analizados.
5. Evaluar los caracteres tradicionalmente empleados en la determinación del género y especie.

ÁREA DE ESTUDIO

La localidad de "Los Manantiales" se ubica a 25 km de Jojutla de Juárez en el municipio de Tlalquilténango, estado de Morelos, a 18° 55.39' N y 99° 00.37' O y a una altura de 800 msnm (Fig. 1). Forma parte de la continuación del manantial conocido como "Las Huertas"; el cual es considerado de infiltración según la clasificación de manantiales de Vasiliev y Arabadzhi (1981). Cuenta con una accidentada topografía producto de su ubicación en el interior de una cañada, la cual origina un ángulo de inclinación de 30 a 40° en la zona.

El balneario "Los Manantiales" tiene un aporte de agua constante durante todo el año. Se compone de pequeñas pozas, cascadas y arroyos que recorren aproximadamente 150 metros antes de desembocar en el río Amacuzac, principal tributario de la cuenca. Cuenta con un clima semiseco y cálido en donde existe una amplia cobertura de vegetación constituida por selva baja caducifolia, a lo largo de todo el manantial (Secretaría de Programación y Presupuesto, 1981); además las orillas de las pozas y los arroyos cuentan con vegetación riparia, por lo que se tienen algunas zonas sombreadas tanto al centro como a las orillas del cauce.

La temperatura media anual del ambiente oscila entre los 25°C; presenta sus valores más altos (27 a 35°C) en el mes de mayo, y los más bajos (20 a 21°C) durante los meses de diciembre y enero. La precipitación media anual fluctúa entre los 800 y 1000 mm; presentando sus valores máximos (190 a 200 mm) en el mes de septiembre y mínimos (< 5 mm) durante los meses de diciembre, febrero y marzo (Centro Estatal de Estudios Municipales de Morelos, 1988). El substrato que predomina es la arena y la grava, aunque también se encuentran presentes lodo y cantos rodados. En el manantial y cascadas se observó una activa depositación biogénica y precipitación de carbonatos formando estructuras estromatolíticas.

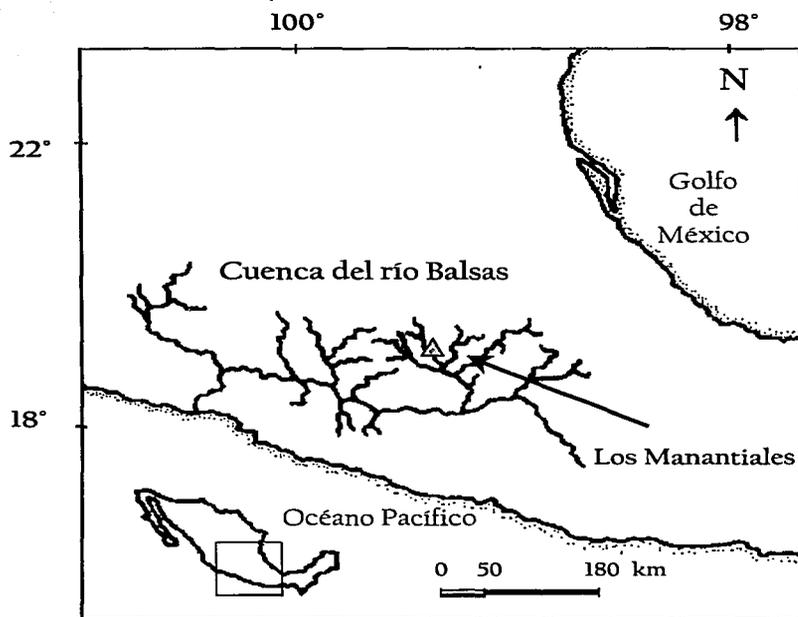


Fig. 1. Ubicación de la localidad " Los Manantiales ", Morelos (▲).

MATERIALES Y MÉTODOS

De manera consistente con los objetivos de esta investigación se desarrolló una estrategia metodológica que implicó en términos generales las siguientes actividades: 1) el registro diario de la temperatura, pH y conductividad, 2) la evaluación de la presencia-ausencia y condiciones microambientales en el transecto, 3) el análisis de las características morfológicas y funcionales en diferentes zonas de la localidad, y 4) la síntesis de la información y caracterización morfológica y funcional.

Se llevaron a cabo seis colectas durante el periodo del 8 de octubre del 2000 al 22 de abril del 2001, abarcando los periodos de lluvias y de secas. Dentro del área que comprende el manantial fue seleccionado un transecto de 30 metros en el cual se realizó la caracterización ambiental y el análisis microambiental (Fig. 2). Esta zona mostró heterogeneidad espacial en cuanto a su superficie, velocidad de corriente, iluminación y substrato. Fueron elegidas además seis zonas de colecta, fuera del área que corresponde al transecto, con base en la continua presencia y permanencia de crecimientos de *Blennothrix*. Cada una de ellas fue nombrada como: zona de luz, zona de sombra, crecimiento grande, cuerda 1, cuerda 2 y crecimiento de abajo (Fig. 2). A partir de las colectas y observaciones realizadas en éstas zonas se obtuvo información para la evaluación de la constancia y variabilidad de los caracteres morfológicos y funcionales, y la caracterización morfológica de los distintos crecimientos.

MANANTIAL

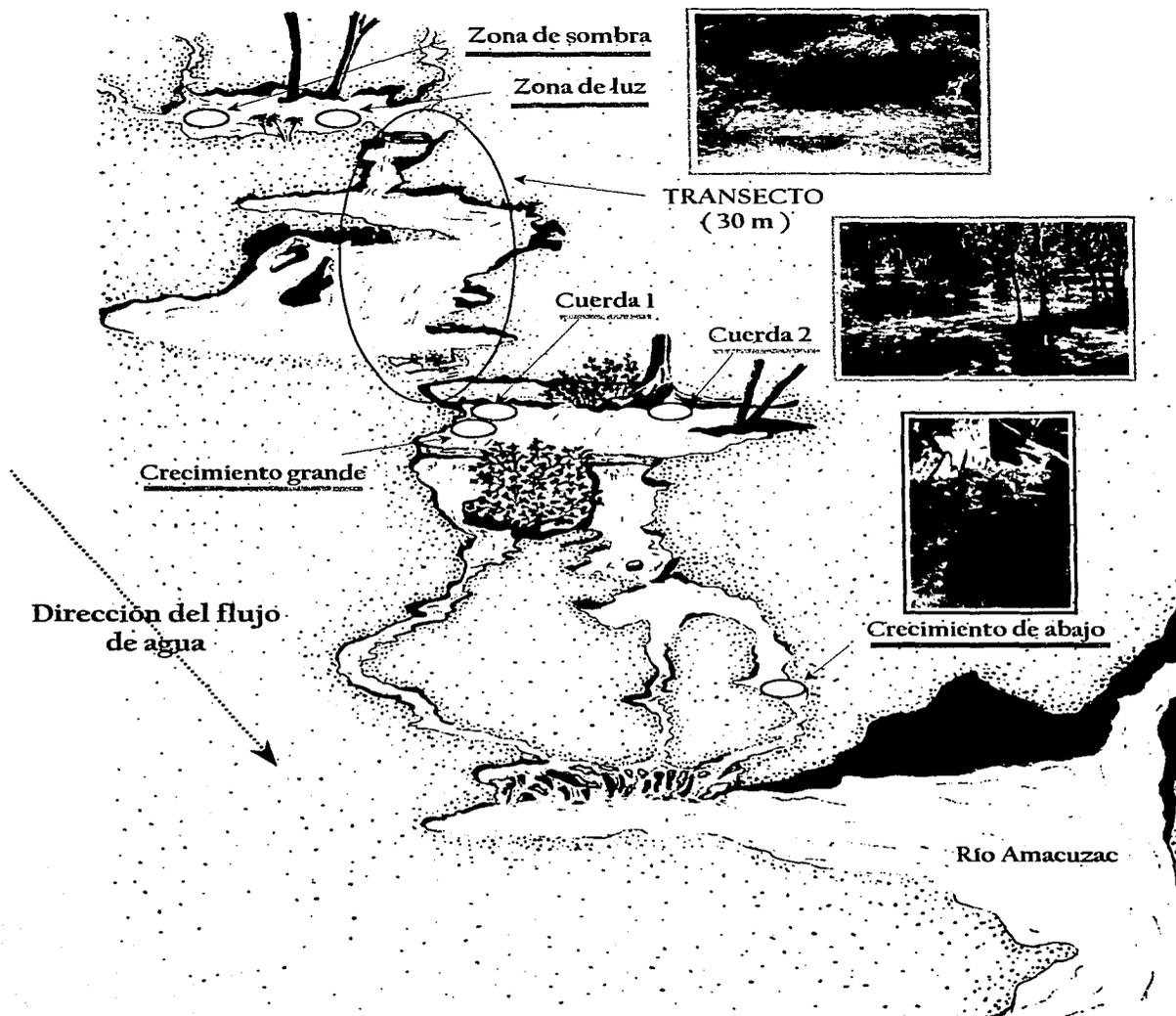


Fig. 2. Ubicación de las seis zonas de estudio en la localidad " Los Manantiales ", Morelos.

Caracterización ambiental

En el transecto de 30 metros se reconoció la variación diurna de temperatura, pH y conductividad; en las seis fechas de colecta. El registro de los datos se realizó cada tres metros a intervalos de una hora, durante un periodo de 15 horas (7:00 a 22:00 hrs). Los parámetros fueron tomados en el nivel más alto de la columna de agua con un conductímetro marca Conductronic PC-18 ($\pm 1\%$). Se realizó además la determinación de los nutrientes (SO_4^{2-} , Cl_2 , Ca y Mg como CaCO_3 , dureza total, P, PO_4^{3-} , NO_3^- , y NO_2^-) presentes en el agua de la localidad por medio de técnicas espectrofotométricas de Hach®, en los seis meses de colecta. Para estimar la temperatura media se aplicó el método de Crisp, 1990 En: Necchi *et al.*, 1996; que consiste en la representación gráfica de la curva diurna, la cual típicamente cruza la línea del punto medio dos veces: una durante el periodo de elevación de la variable y otra durante la caída. Los datos obtenidos de temperatura, pH, conductividad y nutrientes se analizaron por medio de gráficos, ANOVA de una vía y pruebas de t-Student, empleando el paquete STATISTICA®.

Análisis microambiental

El sitio de muestreo consistió de un segmento del manantial de 30 metros de largo, el mismo tramo de la caracterización ambiental. El análisis microambiental consistió en la estimación visual de la presencia o ausencia del alga en cada metro del transecto, usando una cubeta con fondo de cristal de 30 centímetros de diámetro. Asimismo en cada punto se evaluaron las siguientes variables ambientales: velocidad de corriente (medidor de velocidad de corriente Swoffer 2100), profundidad (flexómetro), estimación porcentual de la cobertura de la vegetación (0 a 100%) (Johansson, 1982) registrada aproximadamente a las 12:00 hrs, y tipo de substrato (arena, roca, tronco, ramas, raíces, hojas o musgo). Los datos de velocidad de corriente, profundidad y cobertura de vegetación se analizaron con ANOVA de una vía y pruebas de t-Student. La correlación entre la presencia de crecimientos y las variables ambientales se realizó mediante los análisis de componentes principales y de regresión lineal múltiple, empleando el paquete STATISTICA®.

Evaluación de la constancia y variabilidad de los caracteres morfológicos y funcionales con base en diferencias espaciales y temporales

Se seleccionaron seis zonas de la localidad con base en la permanencia de los crecimientos de *Blennothrix*, en las cuales se colectaron un total de 31 muestras en todo el periodo (seis meses) que fueron transportadas en frascos de polietileno con agua de la localidad, sobre hielo (Tabla 1). En cada salida a la localidad se colectaron tres muestras de los crecimientos presentes en cada zona: una de las cuales se utilizó para la revisión de los caracteres morfológicos y morfométricos, y las dos restantes para la extracción de pigmentos. Además se registraron en cada zona los siguientes parámetros ambientales: temperatura, pH, conductividad, velocidad de corriente, profundidad y cobertura de la vegetación; con los aparatos antes mencionados.

Con la intención de evaluar el efecto de la irradiancia sobre los crecimientos de *Blennothrix* se registró la irradiancia en las zonas de luz y sombra, durante un ciclo continuo de 24 horas, con un datalogger LI-1000 y un sensor plano subacuático LI-COR que mide la luz fotosintéticamente activa (PAR).

La revisión y fotografía de los caracteres morfológicos y morfométricos, descritos como variables (Watanabe y Komárek, 1989; este estudio) fue realizada al día siguiente de la colecta, con un microscopio óptico con contraste de fases interdiferencial marca Reichert; sobre el material vivo. Cada carácter se registró en 20 filamentos de acuerdo con el cálculo de número de muestra: $n = (S / EX)^2$; donde: n = número de muestra, S = desviación estándar, E = error estándar (0.05) y X = media (Southwood, 1978).

Los caracteres evaluados fueron: diámetro de la vaina, diámetro del tricoma, largo de las células, número de ramificaciones falsas por filamento de 22 mm de largo, número de hormogonios por filamento de 22 mm de largo y frecuencia de algas epífitas por filamento de 22 mm de largo. Los últimos tres registros fueron realizados colocando un filamento sobre un portaobjetos y poniendo sobre éste un cubreobjetos, el cual tiene una longitud de 22 mm; de tal manera que únicamente fueron contadas aquellas ramificaciones falsas,

hormogonios o algas epífitas que estuviesen dentro del mismo. El patrón de asociación entre las variables ambientales y los caracteres morfológicos y morfométricos se realizó con el coeficiente de correlación r de Pearson, mediante el empleo del paquete STATISTICA®.

La extracción y cuantificación de clorofila a y ficobilinas (aloficocianinas, ficocianinas y ficoeritrinas) se realizaron con los métodos de Jeffrey y Humprey (1975) y Wyman y Fay (1986), respectivamente. A las muestras les fue retirada la mayor cantidad de agua posible y fueron trasladadas al laboratorio en frascos de polietileno, sobre hielo y tapadas con papel aluminio para prevenir la degradación de los pigmentos por la luz.

Caracterización morfológica

Se revisaron un total de 31 muestras con crecimientos de *Blennothrix*, pertenecientes a las seis zonas seleccionadas; las cuales también fueron utilizadas para realizar la evaluación de la constancia y variabilidad de los caracteres morfológicos y funcionales (Tabla 1). La caracterización morfológica consistió en la comparación de los datos obtenidos en el apartado anterior (Evaluación de la constancia y variabilidad de los caracteres morfológicos y funcionales con base en diferencias espaciales y temporales) con lo reportado por los especialistas: Frémy, 1930; Geitler, 1932; Desikachary, 1959; Anagnostidis y Komárek, 1988; Watanabe y Komárek, 1989; y Komárek, 1998. Esta comparación se utilizó para lograr la determinación de la especie. Con la intención de resaltar las características de la vaina se aplicó la técnica de tinción “azul–alciano” al 0.3% en ácido acético (3%) a un pH de 2.5 (Sheath y Cole, 1990).

Tabla 1. Fechas de colecta de las muestras de *Blennothrix* en las seis zonas del manantial.

Zona / Fecha de colecta	08 / X / 00	10 / XI / 00	23 / XII / 00	27 / I / 01	10 / III / 01	22 / IV / 01
Luz	X	X	X	X	X	X
Sombra	X	X	X	X	X	X
Crecimiento grande	X	X	X	X	X	X
Cuerda 1	X	X	X	X	—	—
Cuerda 2	X	—	—	X	X	—
Crecimiento de abajo	X	X	X	X	X	X

— = no se tiene registro

RESULTADOS

Caracterización ambiental

La temperatura promedio de los seis meses de colecta fue de 28.0 ± 1.1 °C (Fig. 3). Las mínimas temperaturas fueron registradas entre las 7:00 y las 9:00 a.m., horario a partir del cual comenzó una elevación de temperatura que genera sus valores máximos entre las 11:00 y la 13:00 p.m. Las medidas registradas durante las 13 horas continuas mostraron que existe una variación de entre 0.75 a 5.5 °C a lo largo de un solo día; los meses de octubre y diciembre presentaron la variación diurna más alta (5.5 °C), mientras que el mes de marzo fue el que presentó la más baja variación (0.75 °C). La temperatura más baja (26.8 °C) se registró durante el mes de enero, mientras que abril fue el mes más caluroso (28.6 °C). En general no hubo diferencias significativas ($p > 0.05$) entre los meses analizados, únicamente se observó diferencia significativa ($p < 0.001$) al comparar los meses de noviembre y enero respecto al total de meses analizados (Tabla 2).

El pH promedio de los seis meses fue de 7.1 ± 0.4 . El mínimo (6.0) valor de pH fue registrado durante el mes de abril, mientras que el máximo (7.8) se registró en enero. Los datos registrados durante el mes de noviembre, así como de las 9:00 a la 13:00 p.m. del mes de abril no fueron considerados en este estudio ya que durante estas colectas el conductímetro sufrió algunos desperfectos. La variación diurna de pH mostró valores semejantes durante todos los meses de colecta (Fig. 4). Los datos de pH de los seis meses de colecta muestran que existen diferencias significativas ($p < 0.001$) entre los valores registrados durante el mes de marzo (Tabla 2).

El valor promedio de conductividad fue de 1367.6 ± 236.6 $\mu\text{S cm}^{-1}$ (Fig. 5). La mínima conductividad (1073 $\mu\text{S cm}^{-1}$) fue registrada en el mes de noviembre, mientras que en el mes de enero se registró la máxima (1700 $\mu\text{S cm}^{-1}$). Los valores de conductividad se elevaron considerablemente durante enero; sin embargo, a partir de este mes la conductividad fue disminuyendo progresivamente. Hubo una disminución en los valores de conductividad entre las 11:00 y la 13:00 p.m. Se registraron diferencias significativas ($p <$

0.001) entre los valores obtenidos durante todos los meses de colecta, a excepción de los meses de octubre y diciembre (Tabla 2).

El análisis de nutrientes mostró que el mes de enero presentó la concentración más alta de SO_4^{2-} (1700 mg l^{-1}) (Tabla 3), mientras que el mes de abril presentó la menor concentración (1000 mg l^{-1}). En lo que se refiere a Cl_2 , su valor máximo se presentó durante el mes de diciembre (0.3 mg l^{-1}), y el mínimo (0.01 mg l^{-1}) en el mes de marzo. En abril se registró el valor más alto de Mg como CaCO_3 (1.5 mg l^{-1}), y el valor más bajo (0.2 mg l^{-1}) se registró durante el mes de noviembre. Tanto el mes de octubre como el mes de abril presentaron las mayores concentraciones de Ca como CaCO_3 (4.1 mg l^{-1}), mientras que el mes de diciembre presentó la concentración más baja (0.8 mg l^{-1}). Como consecuencia de los dos resultados anteriores, abril presentó el mayor valor en cuanto a dureza total (5.6 mg l^{-1}), mientras que el mínimo valor (1.3 mg l^{-1}) se presentó en diciembre; éste último también presentó los máximos valores de P (0.1 mg l^{-1}), NO_3^- (3.5 mg l^{-1}) y NO_2^- (0.4 mg l^{-1}). El mínimo registro de P (0.03 mg l^{-1}) se presentó el mes de marzo. Noviembre y abril presentaron los mínimos valores de NO_3^- (0.4 mg l^{-1}), mientras que octubre presentó el valor mínimo de NO_2^- (0.01 mg l^{-1}).

Existe una relación inversamente proporcional entre las concentraciones de Mg y Ca como CaCO_3 , y dureza total; y las concentraciones de Cl_2 , NO_3^- , y NO_2^- . Durante la época de lluvias, que comprende los meses de octubre y noviembre, existió un decremento en las concentraciones de Mg y Ca como CaCO_3 y de dureza total, así como un aumento en las concentraciones de Cl_2 , NO_3^- , y NO_2^- ; mientras que en la época de secas, de diciembre a abril, ocurrió exactamente lo contrario (Fig. 6).

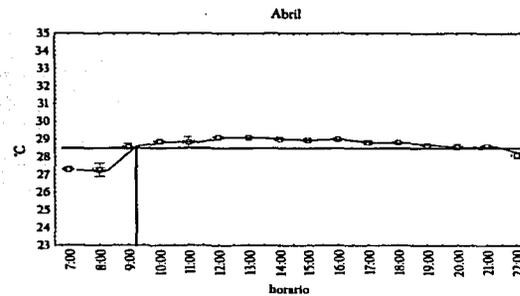
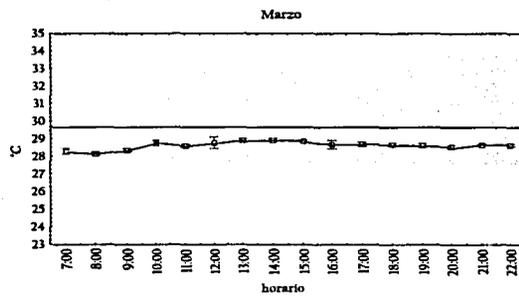
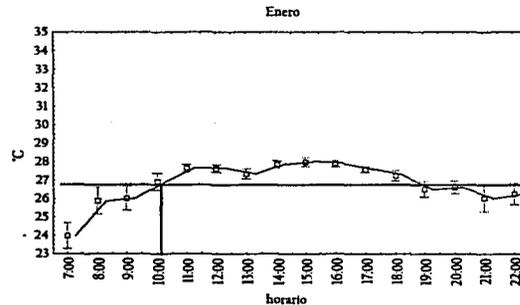
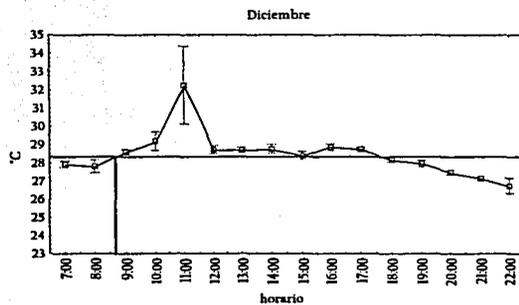
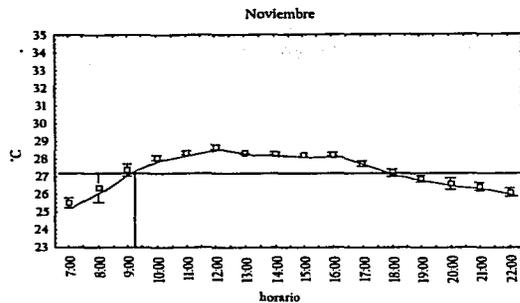
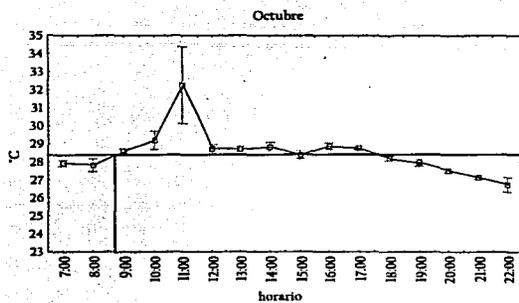


Fig. 3. Variación diurna de temperatura del agua en las seis colectas de estudio. Las líneas horizontales indican la media ($n_{\text{tránsito}} = 176$) y las verticales el primer punto de cruzamiento de la media diurna.

Tabla 2. Promedios de temperatura, pH y conductividad registrados en las seis colectas.

Meses / Variables	Temperatura (°C)	pH	Conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$)
Octubre	28.4 \pm 1.3	7.1 \pm 0.1	1178.6 \pm 43.0
Noviembre	◆ 27.3 \pm 0.9	—	◆ 1073.9 \pm 21.6
Diciembre	28.4 \pm 1.2	7.1 \pm 0.1	1177.4 \pm 40.6
Enero	◆ 26.8 \pm 1.0	7.2 \pm 0.1	◆ 1700.3 \pm 28.8
Marzo	29.7 \pm 0.2	◆ 7.3 \pm 0.08	◆ 1560.4 \pm 14.6
Abril	28.5 \pm 0.5	7.0 \pm 0.3	◆ 1515.3 \pm 23.2

— = no se tiene registro

◆ Significativamente diferentes al resto.

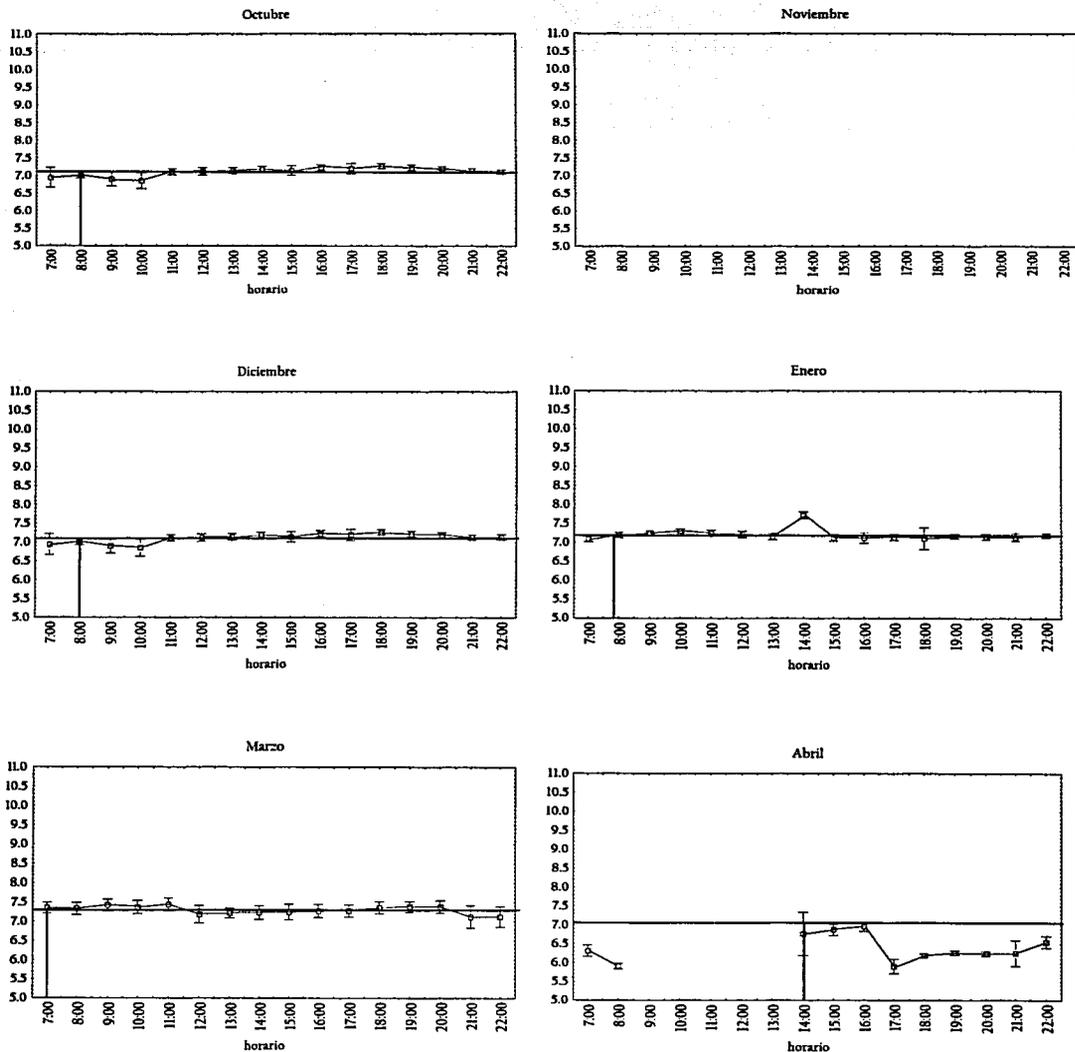


Fig. 4. Variación diurna de pH del agua en las seis colectas de estudio. Las líneas horizontales indican la media ($n_{\text{tránsito}} = 176$) y las verticales el primer punto de cruzamiento de las medias diurnas.

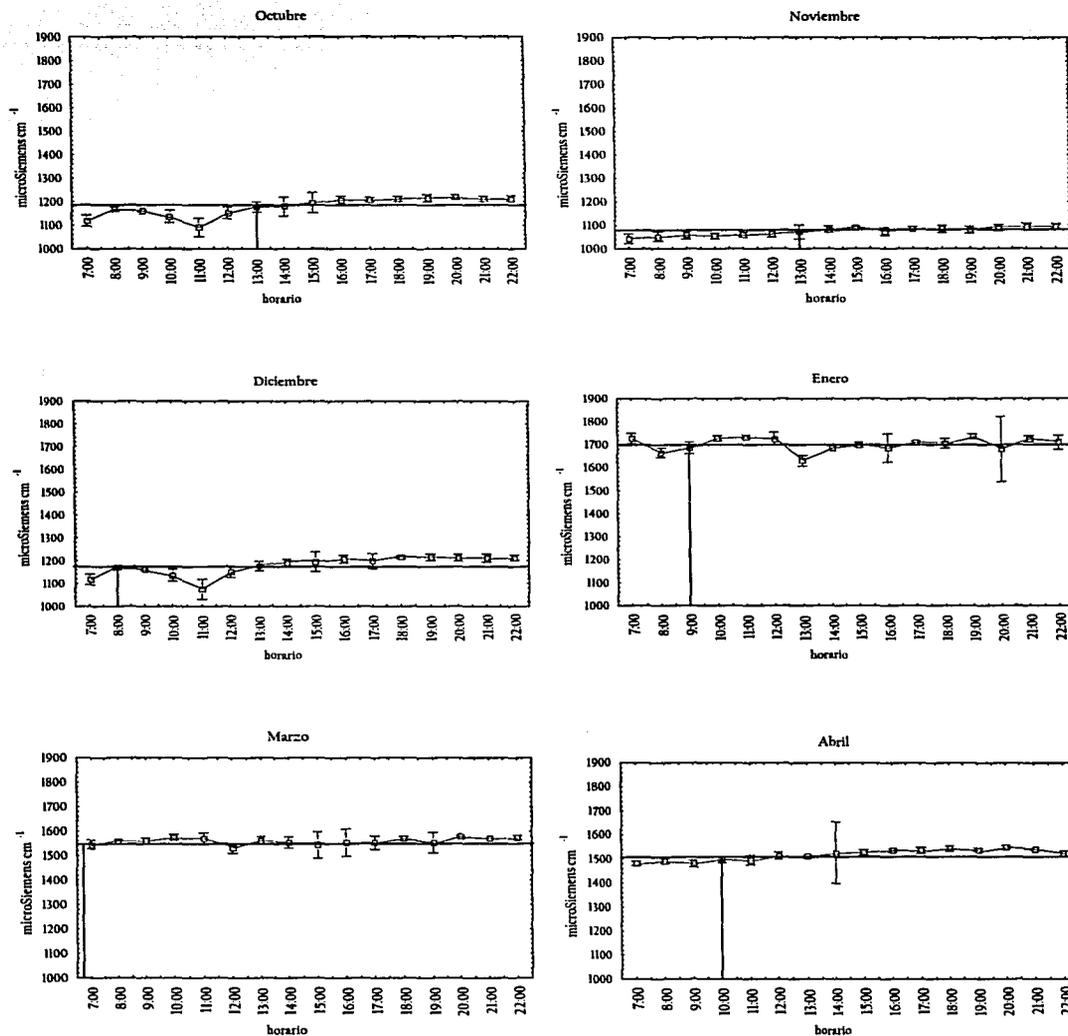


Fig. 5. Variación diurna de conductividad del agua en las seis colectas de estudio. Las líneas horizontales indican la media ($n_{\text{transecto}} = 176$) y las verticales el primer punto de cruzamiento de la media diurna.

Tabla 3. Análisis de nutrientes disueltos en el agua de la localidad durante los seis meses de colecta.

Fecha de colecta / Nutrientes	SO ₄ ²⁻ mg l ⁻¹	Cl ₂ mg l ⁻¹	Ca como CaCO ₃ mg l ⁻¹	Mg como CaCO ₃ mg l ⁻¹	dureza total mg l ⁻¹	P mg l ⁻¹	PO ₄ ³⁻ mg l ⁻¹	NO ₃ ⁻ mg l ⁻¹	NO ₂ ⁻ mg l ⁻¹
Octubre	—	0.02	4.1	1.4	5.6	—	—	0.4	0.01
Noviembre	—	0.04	2.6	0.2	2.9	—	—	0.4	0.02
Diciembre	1500	0.3	0.8	0.4	1.3	0.1	0.5	3.5	0.4
Enero	1700	0.1	2.5	0.6	3.2	0.1	0.3	1.8	0.2
Marzo	1500	0.01	4.0	0.9	5.0	0.03	0.1	0.6	0.04
Abril	1000	0.03	4.1	1.5	5.6	0.1	0.5	0.4	0.02

— = no se tiene registro

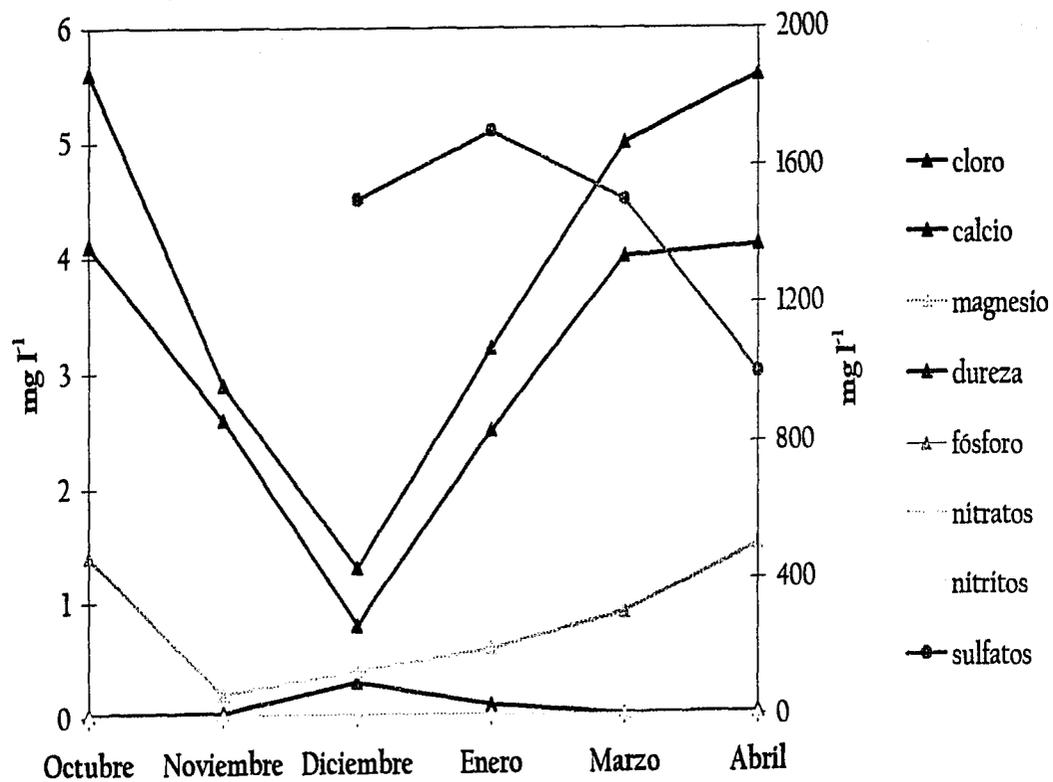


Fig. 6. Variación temporal de la concentración de nutrientes disueltos en el agua de la localidad.

Análisis microambiental

Durante los meses de octubre y abril se registró el mayor número de crecimientos de *Blennothrix* en el transecto (13 – 14) mientras que el mes de diciembre registró la menor cantidad (4) (Tabla 4). Se encontraron diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre los valores de profundidad registrados durante el mes de marzo, los cuales son más bajos que los encontrados durante las demás fechas de colecta. Los valores de velocidad de corriente no presentaron diferencias significativas; mientras que la cobertura de la vegetación registrada durante los meses de marzo y abril presentó diferencias significativas ($p < 0.01$). Los valores de cobertura de vegetación registrados durante el mes de abril fueron los más bajos.

Las crecimientos de *Blennothrix* se desarrollaron en aquellos sitios con poca profundidad (1 – 34 cm), amplio intervalo de velocidad de corriente ($1 - 1.1 \text{ cm s}^{-1}$) y amplia cobertura de la vegetación (10 – 100 %) (Tabla 4). Todos exhibieron forma de vida bentónica: psamofílica (arena), epilítica (roca calcárea) y epifítica (ramas, raíces, troncos, hojas y musgo); y durante ciertas épocas del año los crecimientos pueden permanecer enterrados debajo del substrato arenoso. En ocasiones se encontró asociada a otras algas, entre las que se encuentran: *Chara canescens*, *Vaucheria sessilis*, y *Terpsinoe musica*. Asimismo se registraron otras algas epifitas: *Chamaesiphon confervicolus*, *Chamaecalyx swirenkoi*, *Stichosiphon sansibaricus*, *Xenococcus bicudo*, *Gomphonema sp.*, *Cymbella sp.* y *Eunotia sp.* (Fig. 7).

La relación entre la presencia de crecimientos de *Blennothrix* y el tipo de substrato presente en el manantial ($t = 4.6$; $p < 0.000005$), así como con la profundidad del mismo ($t = -5.1$; $p < 0.000001$) fue mayor a la encontrada para velocidad de corriente ($t = 1.0$; $p > 0.05$) y cobertura de la vegetación ($t = -1.3$; $p > 0.05$) (Fig. 8).

Tabla 4. Condiciones microambientales bajo las cuales se desarrolla *Blennothrix*. ¹Substrato: AR = arena, RO = roca, TR = tronco, RA = ramas, RI = raíces, HO = hojas, MU = musgo.

Fechas de colecta y número de muestras	Presencia en el transecto	Profundidad (cm) ×	Velocidad de corriente (cm s ⁻¹) ×	Cobertura de la vegetación (%) ×	Substrato ¹ (%)	Especies asociadas y epifitas
Octubre n = 30	14	1 – 18 11 ± 5.0	0 – 118 46 ± 33	30 – 90 69.2 ± 20.5	AR 40	<i>Chara canescens</i> Loiseleus-Deslongchamps <i>Vaucheria sessilis</i> (Vaucher) De Candolle f. <i>clavata</i> (De Candolle) Heerig <i>Terpsinoe musica</i> Ehrenberg <i>Chamaesiphon confervicolus</i> A. Braun <i>Chamaecalyx swirenkoi</i> (Sirsov) Komárek et Anagnostidis <i>Stichosiphon sansibaricus</i> (Hieronymus) Drouet et Daily <i>Xenococcus bicudoi</i> Montejano, Gold et Komárek <i>Gomphonema</i> sp. <i>Eunotia</i> sp.
					RO 25	
					RA 15	
					HO 10	
					TR 5	
					RI 5	
Noviembre n = 30	8	3 – 34 13.8 ± 10.7	26 – 62 44 ± 13	50 – 100 72.5 ± 22.5	AR 80	<i>Terpsinoe musica</i> <i>Chamaesiphon confervicolus</i> <i>Stichosiphon sansibaricus</i> <i>Xenococcus bicudoi</i> <i>Gomphonema</i> sp.
					RO 10	
					RI 10	
Diciembre n = 30	4	6 – 13 9.2 ± 3.3	9 – 59 37 ± 21	30 – 70 55 ± 19.1	AR 75	<i>Terpsinoe musica</i> <i>Chamaesiphon confervicolus</i> <i>Xenococcus bicudoi</i>
					RA 25	

Tabla 4. (Continuación).

Fechas de colecta y número de muestras	Presencia en el transecto	Profundidad (cm) ×	Velocidad de corriente (cm s ⁻¹) ×	Cobertura de la vegetación (%) ×	Substrato ¹ (%)	Especies asociadas y epífitas
Enero n = 30	7	6 - 16 10.2 ± 3.7	35 - 84 55 ± 17	50 - 100 78.5 ± 15.7	AR 60 RO 40	<i>Chamaesiphon confervicolus</i> <i>Xenococcus bicudo</i>
Marzo n = 30	5	5 - 10 7 ± 2.7	10 - 87 52 ± 36	30 - 80 54 ± 20.7	RI 60 AR 30 HO 10	<i>Vaucheria sessilis</i> <i>Terpsinoe musica</i> <i>Chamaesiphon confervicolus</i> <i>Chamaecalyx swirenkoi</i> <i>Xenococcus bicudo</i> <i>Gomphonema</i> sp. <i>Cymbella</i> sp. <i>Eunotia</i> sp.
Abril n = 30	13	1.5 - 22 9.7 ± 5.8	10 - 68 35 ± 19	10 - 70 41.5 ± 13.4	AR 40 RO 20 RI 15 TR 10 RA 5 HO 5 MU 5	<i>Vaucheria sessilis</i> <i>Terpsinoe musica</i> <i>Chamaesiphon confervicolus</i> <i>Chamaecalyx swirenkoi</i> <i>Xenococcus bicudo</i> <i>Gomphonema</i> sp. <i>Eunotia</i> sp.

× Valor máximo, mínimo, promedio y desviación estándar.

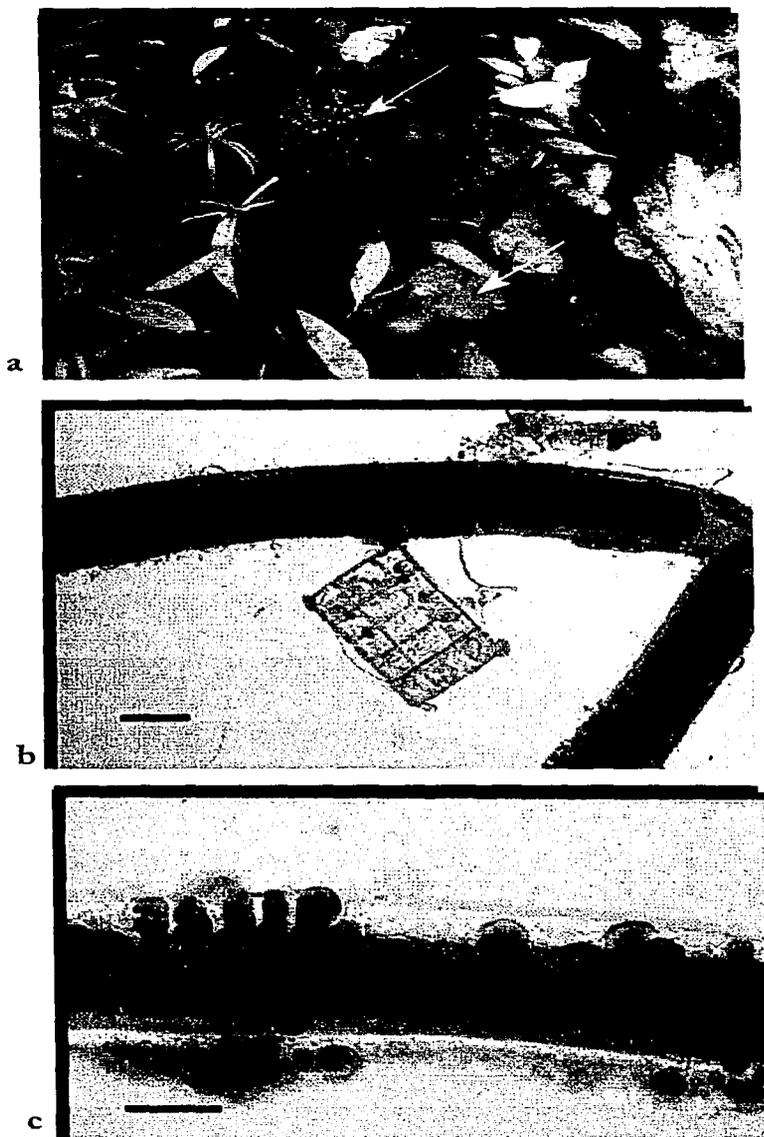


Fig. 7. Especies asociadas y epifitas de *Blennothrix*. a) *Chara canescens* y *Vaucheria sessilis*, b) *Terpsinoe musica*, c) *Xenococcus bicudoii*. Barra de escala = 40 μm .

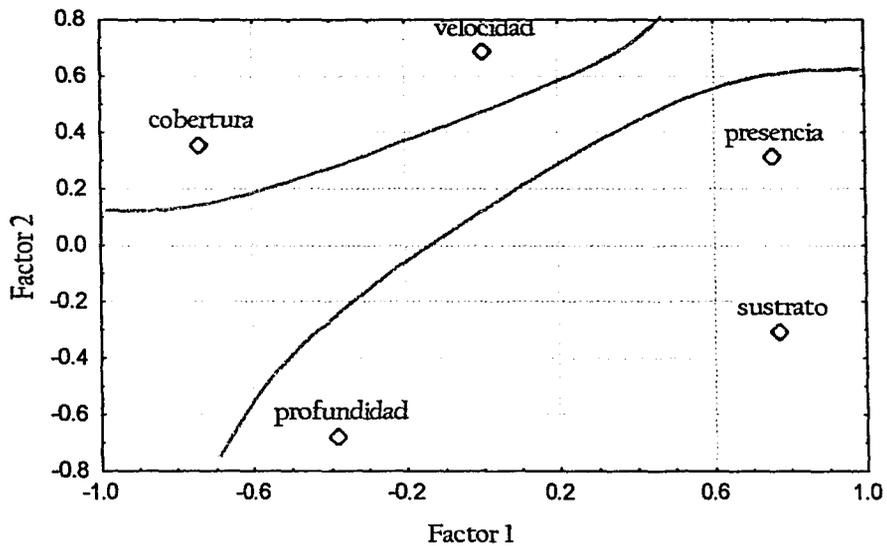


Fig. 8. Resultados obtenidos a partir del análisis de componentes principales y la regresión lineal múltiple.

Evaluación de la constancia y variabilidad de los caracteres morfológicos y funcionales con base en diferencias espaciales y temporales

Caracterización ambiental de las seis zonas de colecta

Los valores de temperatura registrados durante los seis meses de colecta muestran que existen diferencias significativas ($p < 0.01$) en el crecimiento de abajo, el cual mostró temperaturas más bajas que las encontradas en las demás zonas (Tabla 5 y Fig. 9a). Tanto los valores de pH, así como los de conductividad, no mostraron diferencias significativas entre las zonas de estudio (Fig. 9b y 10a). La zona de luz y la de sombra presentan los mínimos valores de velocidad de corriente, mientras que en la cuerda 2 la velocidad a la que corre el agua es la más rápida. Existen diferencias significativas ($p < 0.001$) entre la velocidad de corriente registrada en las seis zonas de estudio (Fig. 10b). Los crecimientos pertenecientes al crecimiento grande, así como los de la cuerda 1 presentan los máximos valores de profundidad; mientras que la cuerda 2 registra los valores más bajos. Se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los valores de profundidad registrados en las seis zonas (Fig. 11a). La máxima cobertura de vegetación se presentó en la cuerda 2, mientras que fue en el crecimiento grande en donde se registró la menor cobertura. Existen diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los valores de cobertura de vegetación presentes en las diferentes zonas de estudio (Fig. 11b).

Tabla 5. Datos ambientales registrados en las zonas de estudio, durante los seis meses de colecta.

Zonas	Temperatura (°C)	pH	Conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	Velocidad de corriente (cm s^{-1})	Profundidad (cm)	Cobertura de vegetación (%)	Substrato
Luz	28.0 - 28.9 28.4 \pm 0.3	7.02 - 7.54 7.25 \pm 0.24	1107 - 1691 1345 \pm 242	5 - 16 9 \pm 3	4 - 14 6.5 \pm 3.7	40 - 50 45 \pm 5.4	arena
Sombra	28.0 - 28.6 28.3 \pm 0.2	7 - 7.54 7.32 \pm 0.22	1105 - 1691 1362 \pm 250	6 - 13 7 \pm 2	2 - 8 4.1 \pm 2.1	50 - 60 51.6 \pm 4	arena
Crecimiento grande	26.4 - 28.5 27.9 \pm 0.7	6.92 - 7.14 7.06 \pm 0.09	1093 - 1728 1360 \pm 281	10 - 37 27 \pm 10	20 - 43 35 \pm 10.5	20 - 50 38.3 \pm 11.6	arena
Cuerda 1	28.1 - 28.3 28.2 \pm 0.9	6.92 - 7.1 7.04 \pm 0.1	1093 - 1728 1267 \pm 307	33 - 0.35 33 \pm 1	28 - 35 32.5 \pm 3.3	50 - 70 62.5 \pm 7.8	cuerda de plástico
Cuerda 2	28.1 - 28.5 28.2 \pm 0.1	6.92 - 7.14 7.06 \pm 0.09	1093 - 1728 1334 \pm 306	44 - 102 91 \pm 27	2 - 3 2.2 \pm 0.4	70 - 100 84 \pm 13.4	cuerda de plástico
Crecimiento de abajo	25.2 - 28.5 26.9 \pm 1.0	6.8 - 7.47 7.05 \pm 0.32	1112 - 1627 1369 \pm 209	14 - 27 21 \pm 4	4 - 9 6.1 \pm 1.9	50 - 90 80 \pm 15.4	arena

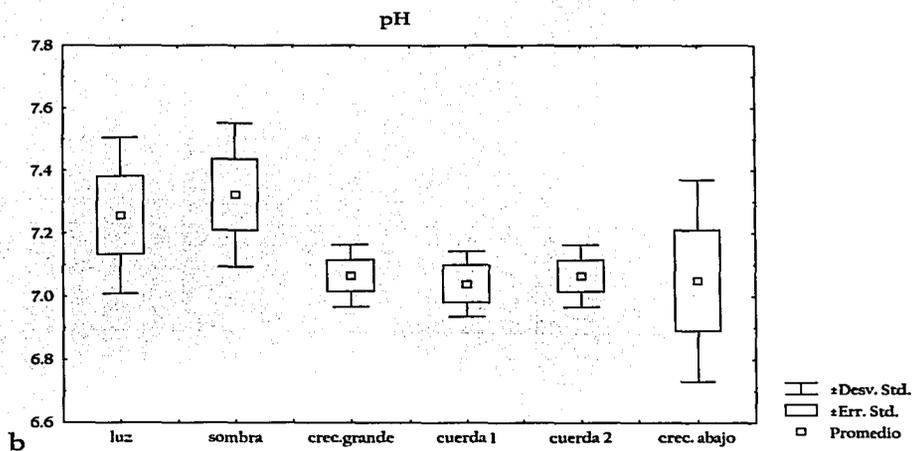
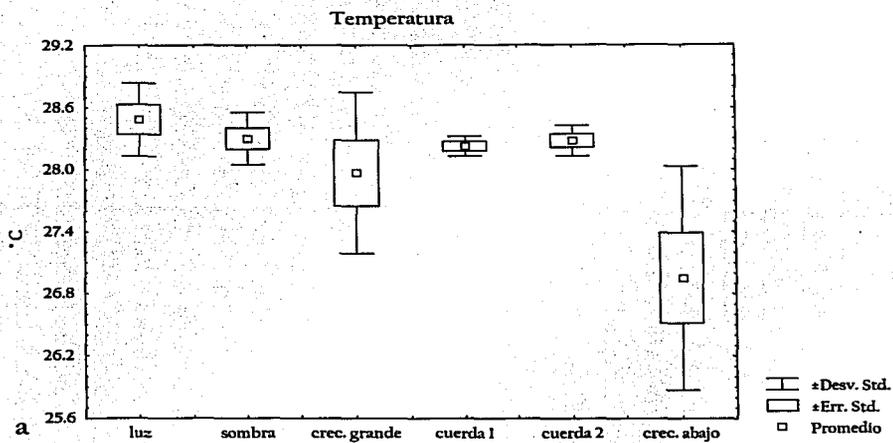
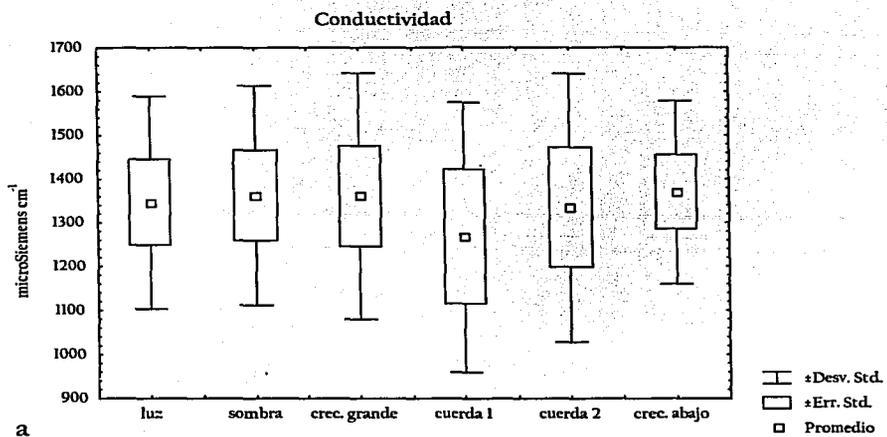
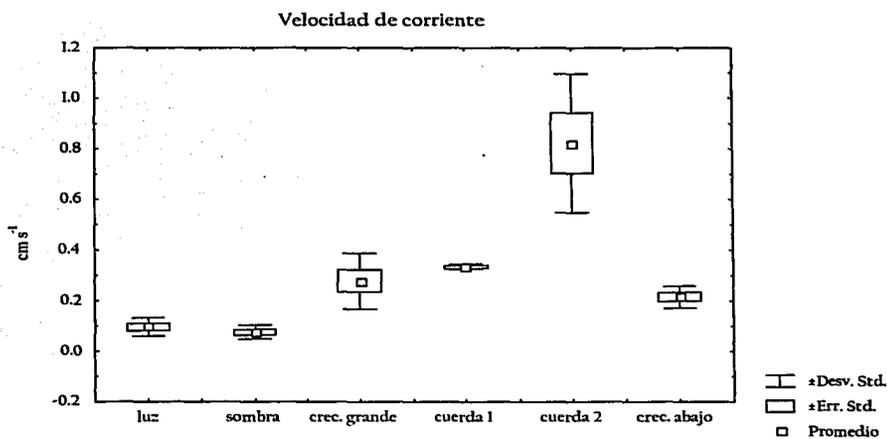


Fig. 9. Variación de las condiciones ambientales, durante los seis meses de colecta, entre las seis zonas de estudio. **a.** temperatura, **b.** pH.



a



b

Fig. 10. Variación de las condiciones ambientales, durante los seis meses de colecta, entre las seis zonas de estudio. **a.** conductividad, **b.** velocidad de corriente.

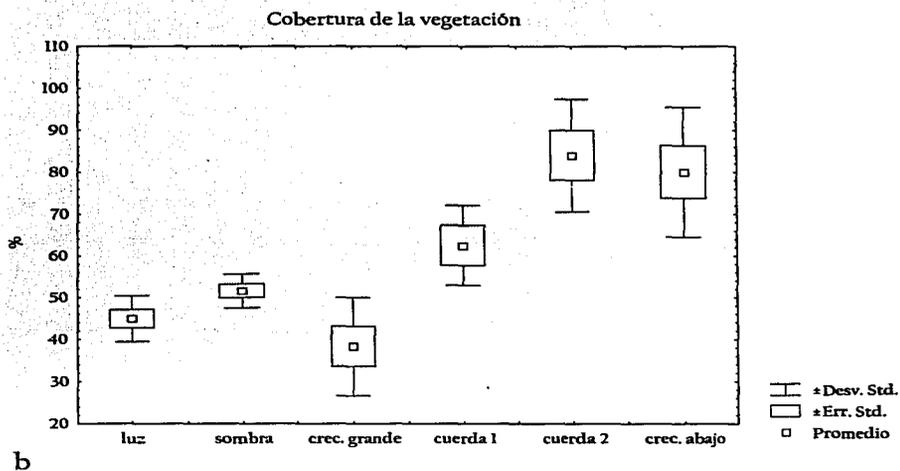
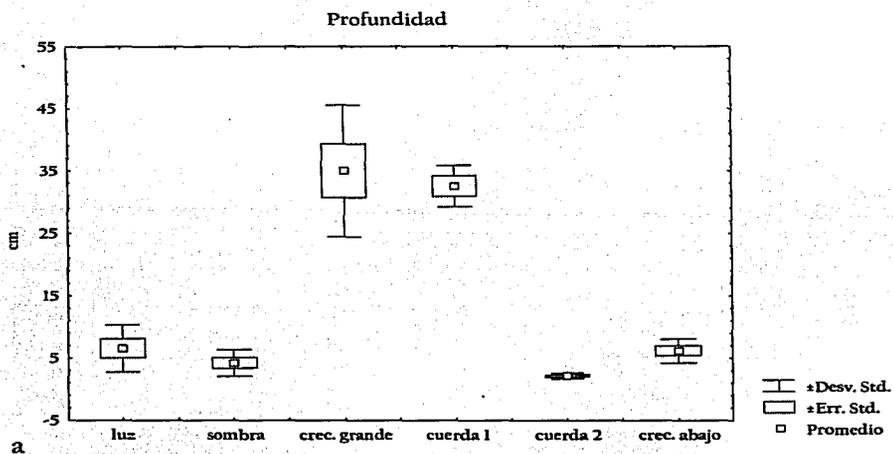


Fig. 11. Variación de las condiciones ambientales, durante los seis meses de colecta, entre las seis zonas de estudio. **a.** profundidad, **b.** cobertura de la vegetación.

Análisis morfológico

Los crecimientos colectados en la zona del crecimiento grande presentaron las vainas más anchas (3.7 – 15.7 μm), mientras que los crecimientos de la zona de luz tuvieron las vainas más delgadas (2.5 – 10.5 μm) (Tabla 6). Se observaron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre el ancho de la vaina de los crecimientos de una misma zona durante diferentes colectas (variación temporal). La zona de sombra y el crecimiento grande fueron las zonas en donde se encontró la mayor variación temporal, mientras que las cuerdas 1 y 2 fueron aquellas zonas que tuvieron la menor variación. Los crecimientos pertenecientes a diferentes zonas (variación espacial) también presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) en cuanto al ancho de la vaina. Los máximos valores en cuanto al diámetro del tricoma (31.0 – 58.7 μm) se presentaron en el crecimiento grande, mientras que los mínimos (25.7 – 50.0 μm) se registraron en la zona de sombra (Tabla 7). Existen diferencias significativas ($p < 0.05$) entre el diámetro del tricoma de los crecimientos de una misma zona durante diferentes colectas. Tanto en la zona de sombra como en el crecimiento de abajo, se encontró la mayor variación temporal; mientras que en la cuerda 2 se registró la mínima. El diámetro del tricoma mostró diferencias significativas ($p < 0.01$) a nivel espacial. El crecimiento colectado en la zona de crecimiento grande presentó las células más largas (3.0 – 9.7 μm), mientras que en la cuerda 1 se registró el crecimiento con las células más cortas (2.0 – 6.5 μm) (Tabla 8). A nivel temporal, se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) en cuanto al largo celular en los crecimientos pertenecientes a una misma zona. Fue en la zona de luz y en la cuerda 2 en donde se encontró la mayor y la menor variación entre colectas, respectivamente. Existen diferencias significativas ($p < 0.01$) en cuanto al largo celular registrado en los crecimientos pertenecientes a las diferentes zonas de estudio. El ancho de la vaina y el diámetro del tricoma fueron los caracteres que tuvieron la mayor variación entre los crecimientos de *Blennothrix* pertenecientes a diferentes zonas, seguidas por el largo celular.

El mayor número de ramificaciones falsas presentes en 22 mm del filamento se ubicó en los crecimientos colectados en el crecimiento grande, así como en la zona de luz (Tabla 9). No existen diferencias significativas entre el número de ramificaciones falsas

encontradas en los crecimientos de una misma zona, durante diferentes colectas; así como entre los crecimientos pertenecientes a distintas zonas. En el crecimiento de abajo se encontraron la mayor cantidad de hormogonios presentes en 22 mm del filamento, mientras que en la zona de sombra se encontró la menor cantidad (Tabla 10). Existen diferencias significativas ($p < 0.05$) entre el número de hormogonios ubicados entre los crecimientos de una misma zona durante diferentes colectas. La mayor variación se encontró en el crecimiento de abajo, mientras que la zona de luz y en la cuerda 2 tuvieron la menor variación durante las seis colectas. Se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los crecimientos presentes en la zona de luz y de sombra, y el crecimiento de abajo. La mayor frecuencia de algas epífitas presentes en 22 mm de largo del filamento se encontró en el crecimiento grande, mientras que la menor cantidad se encontró en la zona de sombra (Tabla 11). Existen diferencias significativas ($p < 0.05$) en el número de algas epífitas presentes en las poblaciones pertenecientes a una misma zona durante diferentes colectas. La zona de sombra presentó la mayor variación, mientras que la cuerda 2 obtuvo la mínima. Tanto los crecimientos ubicados en el crecimiento grande y la cuerda 2 presentan diferencias significativas ($p < 0.05$) con la zona de sombra y el crecimiento de abajo, en cuanto al número de algas epífitas.

Cada crecimiento tuvo un patrón diferente en el coeficiente de correlación r de Pearson. Fueron encontradas diferencias significativas entre las variables ambientales y los caracteres morfométricos (Tabla 12). En el mes de octubre el diámetro de la vaina estuvo asociado (negativamente, $-$) con la velocidad de corriente. En noviembre, el diámetro del tricoma estuvo asociado (positivamente, $+$) con la velocidad de corriente; mientras que el diámetro de la vaina estuvo asociado ($+$) con la velocidad de corriente y la profundidad. En diciembre, el número de hormogonios estuvo asociado ($-$) con la velocidad de corriente y la profundidad. En enero, el número de algas epífitas estuvo asociado ($+$) con la velocidad de corriente; mientras que el número de hormogonios estuvo asociado ($+$) con la profundidad. En el mes de marzo el número de ramificaciones falsas estuvo asociado ($+$) con la velocidad de corriente, el largo celular estuvo asociado ($+$) con la profundidad, y el diámetro del tricoma estuvo asociado ($-$) con la cobertura de la vegetación. Durante el mes de abril no hubo ninguna asociación entre las variables ambientales y los caracteres morfométricos.

Tabla 6. Variación en diámetro de la vaina de los crecimientos de *Blennothrix* pertenecientes a las seis zonas de estudio.

Fechas de colecta / Zonas	Luz (μm)	Sombra (μm)	Crecimiento grande (μm)	Cuerda 1 (μm)	Cuerda 2 (μm)	Crecimiento de abajo (μm)
Octubre	3.7 - 9.2 6.3 \pm 1.2	5.2 - 10.6 7.2 \pm 1.3	5.0 - 8.5 5.7 \pm 1.0	4.0 - 9.0 6.1 \pm 1.4	3.0 - 6.0 4.0 \pm 0.8	3.7 - 8.5 6.1 \pm 1.4
Noviembre	3.7 - 8.0 6.3 \pm 1.0	5.2 - 8.5 6.5 \pm 1.0	6.2 - 10.5 7.7 \pm 1.2	5.5 - 9.0 7.3 \pm 0.9	---	5.5 - 8.0 6.8 \pm 0.7
Diciembre	5.2 - 9.0 6.6 \pm 0.8	4.7 - 8.5 6.6 \pm 1.2	4.5 - 11.2 8.2 \pm 1.8	5.7 - 7.7 6.3 \pm 0.7	---	4.2 - 7.2 5.7 \pm 1.1
Enero	4.2 - 6.7 5.1 \pm 0.7	4.5 - 6.7 5.5 \pm 0.6	6.0 - 8.2 7.1 \pm 0.8	3.7 - 11.5 6.3 \pm 1.6	6.5 - 8.7 7.4 - 0.6	2.7 - 9.2 6.4 \pm 1.7
Marzo	4.0 - 10.5 6.2 \pm 1.9	4.2 - 11.2 8 \pm 2.2	5.0 - 15.7 8.7 \pm 2.8	---	5.5 - 8.5 6.7 - 0.9	6.5 - 10.2 7.4 \pm 1.0
Abril	2.5 - 7.0 5.0 \pm 1.1	3.7 - 5.0 4.4 \pm 0.4	3.7 - 6.5 4.9 \pm 0.7	---	---	2.7 - 5.2 4.1 \pm 0.6

--- = no se tiene registro

Tabla 7. Variación en diámetro del tricoma de los crecimientos de *Blennothrix* pertenecientes a las seis zonas de estudio.

Fechas de colecta / Zonas	Luz (μm)	Sombra (μm)	Crecimiento grande (μm)	Cuerda 1 (μm)	Cuerda 2 (μm)	Crecimiento de abajo (μm)
Octubre	30.2 - 48.7 37.9 \pm 6.8	30.0 - 36.2 32.8 \pm 1.8	31.2 - 42.0 35.4 \pm 3.0	35.2 - 44.2 39.8 \pm 3.3	29.7 - 38.0 34 \pm 2.6	30.0 - 35 32.3 \pm 1.3
Noviembre	31.5 - 44.5 34.0 \pm 3.6	25.7 - 34.5 31.7 \pm 2.2	33.5 - 43.2 38.3 \pm 2.5	34.2 - 38.2 36.4 \pm 0.9	---	33.2 - 39.5 35.9 \pm 2.0
Diciembre	32.2 - 40.7 36.7 \pm 2.2	26.2 - 36.0 30.8 \pm 2.7	31.0 - 38.0 35.1 \pm 1.8	31.2 - 41.7 35.0 \pm 3.0	---	31.0 - 38.7 34.4 \pm 1.6
Enero	30.5 - 36.7 34.6 \pm 1.7	34.2 - 38.2 36.2 \pm 1.7	31.5 - 39.7 35.2 \pm 2.2	29.0 - 37.0 32.7 \pm 2.2	38.2 - 43.0 40.6 \pm 1.1	31.7 - 40.5 34.6 \pm 2.3
Marzo	38.0 - 55.7 46.3 \pm 4.7	37.0 - 50.0 44.2 \pm 2.5	35.7 - 58.7 52.2 \pm 6.3	---	30.5 - 41.2 37.1 \pm 2.5	36.5 - 43.7 39.4 \pm 2.2
Abril	29.6 - 42.3 35.3 \pm 3.7	32.7 - 38.5 35.7 \pm 1.4	36.0 - 41.7 37.2 \pm 1.5	---	---	37.0 - 40.2 38.3 \pm 0.8

--- = no se tiene registro

Tabla 8. Variación en largo celular de los crecimientos de *Blennothrix* pertenecientes a las seis zonas de estudio.

Fechas de colecta / Zonas	Luz (μm)	Sombra (μm)	Crecimiento grande (μm)	Cuerda 1 (μm)	Cuerda 2 (μm)	Crecimiento de abajo (μm)
Octubre	4.0 - 10.5 6.1 \pm 1.6	3.5 - 5.2 4.4 \pm 0.5	3.0 - 5.2 4.3 \pm 0.6	2.5 - 5.2 3.9 \pm 0.7	4.2 - 5.5 4.8 \pm 0.4	2.7 - 3.0 3.7 \pm 0.5
Noviembre	4.5 - 7.0 5.9 \pm 0.8	2.7 - 6.0 4.8 \pm 0.8	4.2 - 6.7 5.9 \pm 0.8	3.7 - 5.5 4.6 \pm 0.6	---	4.0 - 6.2 5.1 \pm 0.6
Diciembre	3.2 - 6.2 3.7 \pm 0.7	4.5 - 6.2 5.4 \pm 0.3	3.7 - 5.0 4.2 \pm 0.3	2.0 - 3.7 2.7 \pm 0.5	---	3.7 - 6.5 5.2 \pm 0.8
Enero	4.5 - 5.7 5.1 \pm 0.4	3.5 - 4.7 4.0 \pm 0.4	4.2 - 6.0 5.2 \pm 0.5	3.2 - 6.5 4.4 \pm 1.0	4.0 - 5.0 4.3 \pm 0.3	4.0 - 6.0 4.8 \pm 0.6
Marzo	2.5 - 5.7 4.6 \pm 0.9	4.0 - 7.5 5.3 \pm 0.9	3.2 - 9.7 6.6 \pm 1.4	---	3.7 - 6.5 4.7 \pm 1.0	3.5 - 8.0 5.3 \pm 1.1
Abril	3.2 - 6.0 4.5 \pm 0.8	4.0 - 5.7 4.8 \pm 0.5	3.7 - 4.2 4.0 \pm 0.2	---	---	2.5 - 4.5 3.2 \pm 0.6

---- = no se tiene registro

Tabla 9. Variación en el número de ramificaciones falsas presentes en los crecimientos de *Blennothrix* pertenecientes a las seis zonas de estudio.

Fechas de colecta / Zonas	Luz (frecuencia)	Sombra (frecuencia)	Crecimiento grande (frecuencia)	Cuerda 1 (frecuencia)	Cuerda 2 (frecuencia)	Crecimiento de abajo (frecuencia)
Octubre	0 - 2 0.4 \pm 0.8	0	0	0	0	0
Noviembre	0	0	0	0	---	0
Diciembre	0	0	0	0	---	0
Enero	0	0	0	0	0	0
Marzo	0	0	0 - 2 0.4 \pm 0.8	---	0	0
Abril	0	0	0	---	---	0

---- = no se tiene registro

Tabla 10. Variación en el número de hormogonios presentes en los crecimientos de *Blennothrix* pertenecientes a las seis zonas de estudio.

Fechas de colecta / Zonas	Luz (frecuencia)	Sombra (frecuencia)	Crecimiento grande (frecuencia)	Cuerda 1 (frecuencia)	Cuerda 2 (frecuencia)	Crecimiento de abajo (frecuencia)
Octubre	0 - 23 4.6 ± 10.2	0 - 6 1.2 ± 2.6	0 - 12 6.0 ± 4.6	4 - 25 11.4 ± 8.1	0 - 17 6.2 ± 8.5	0 - 8 2.6 ± 3.2
Noviembre	0 - 12 5.6 ± 4.6	0 - 3 0.6 ± 1.3	0 - 5 1.0 ± 2.2	0	—	0 - 18 7.4 ± 7.7
Diciembre	0 - 6 2.4 ± 2.6	0 - 5 2.6 ± 2.0	0 - 7 1.8 ± 3.0	0 - 6 1.8 ± 2.6	—	0 - 7 2.4 ± 3.0
Enero	0 - 7 2.8 ± 3.1	0 - 15 6.4 ± 6.8	2 - 24 13.2 ± 9.3	0 - 16 7.6 ± 7.5	0 - 10 4.6 ± 3.7	0 - 11 4.6 ± 4.5
Marzo	0 - 16 4.8 ± 6.3	0 - 12 6.8 ± 4.8	1 - 12 7.4 ± 4.2	—	0 - 17 8.6 ± 6.9	3 - 21 11.6 ± 6.5
Abril	0 - 18 6.4 ± 7.4	2 - 6 3.6 ± 1.8	3 - 9 5.6 ± 2.4	—	—	13 - 34 24.8 ± 9.0

— = no se tiene registro

Tabla 11. Variación en el número de algas epifitas presentes en los crecimientos de *Blennothrix* pertenecientes a las seis zonas de estudio.

Fechas de colecta / Zonas	Luz (frecuencia)	Sombra (frecuencia)	Crecimiento grande (frecuencia)	Cuerda 1 (frecuencia)	Cuerda 2 (frecuencia)	Crecimiento de abajo (frecuencia)
Octubre	5 - 32 16.6 ± 12.4	2 - 21 8.4 ± 7.6	9 - 47 20.4 ± 15.7	0 - 21 13.8 ± 8.5	0 - 34 16.6 ± 14.7	0 - 23 11.6 ± 8.4
Noviembre	0	0	0 - 3 1.0 ± 1.4	0 - 6 1.2 ± 2.6	—	0 - 6 1.2 ± 2.6
Diciembre	16 - 124 53.8 ± 45.5	11 - 42 25.4 ± 12.9	8 - 46 20.6 ± 15.2	18 - 126 48.2 ± 45.1	—	0 - 26 10.4 ± 10.8
Enero	0 - 24 12.2 ± 9.3	0	3 - 21 9.2 ± 7.4	18 - 164 71.2 ± 61.1	5 - 125 65.8 ± 47.7	5 - 103 45.2 ± 37.1
Marzo	28 - 783 201.4 ± 325.9	8 - 124 80.8 ± 44.1	58 - 586 219.6 ± 216.0	—	3 - 270 102.8 ± 104.7	0 - 30 11.0 ± 14.0
Abril	0 - 763 290.8 ± 345.5	11 - 22 20.0 ± 8.9	219 - 1034 439.4 ± 341.5	—	—	21 - 86 45.2 ± 32.0

— = no se tiene registro

Tabla 12. Valores significativos del coeficiente de correlación r de Pearson entre variables ambientales y caracteres morfológicos y morfométricos para las muestras pertenecientes a las seis zonas de estudio. $p < 0.05$ ($n_{\text{caracter}} = 31$).

Variables	Caracteres	Meses					
		Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero	Marzo	Abril
Velocidad de corriente	diámetro del tricoma		0.89				
	diámetro de la vaina	-0.95	0.96				
	largo celular						
	número de ramfs. falsas					0.95	
	número de algas epífitas				0.84		
	número de hormogonios			-0.90			
Profundidad	diámetro del tricoma						
	diámetro de la vaina		0.91				
	largo celular					0.97	
	número de ramfs. falsas						
	número de algas epífitas						
	número de hormogonios			-0.96	0.89		
Cobertura de la vegetación	diámetro del tricoma					-0.88	
	diámetro de la vaina						
	largo celular						
	número de ramfs. falsas						
	número de algas epífitas						
	número de hormogonios						

Análisis de pigmentos

Los crecimientos con mayor concentración de clorofila *a* se presentaron durante los meses de octubre, marzo y abril; mientras que en noviembre, diciembre y enero tuvieron la menor concentración (Tabla 13). No existen diferencias significativas en cuanto a la concentración de clorofila *a* en las diferentes zonas de estudio, aunque sí entre fechas de colecta. En enero se presentaron las mayores concentraciones de aloficocianinas, ficocianinas y ficoeritrinas en todas las zonas; mientras que las menores concentraciones se registraron durante noviembre y diciembre (Tablas 14–16). No hubieron diferencias significativas entre las concentraciones de ficobiliproteínas registradas en las seis zonas de estudio, sin embargo se observó una tendencia hacia mayores concentraciones de aloficocianinas, ficocianinas y ficoeritrinas en la cuerda 1, menores concentraciones de aloficocianinas y ficocianinas en la zona de sombra, y los valores más bajos de ficoeritrinas en el crecimiento grande.

La proporción de ficocianinas con respecto a las ficoeritrinas fue muy variable entre zonas y a lo largo de las seis fechas de colecta. En enero se presentaron las mayores concentraciones de pigmentos en todas las zonas de estudio, excepto para la zona de luz. La menor proporción de ficocianinas:ficoeritrinas (4.5 – 8.3:1) se registró en la zona de sombra, mientras que la mayor (15 – 15.7:1) se registró en la cuerda 1 (Tabla 17).

Tabla 13. Concentración de clorofila *a* registrada en cada fecha de colecta, en las seis zonas de estudio.

Fechas de colecta / Zonas	Luz ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Sombra ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Crecimiento grande ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Cuerda 1 ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Cuerda 2 ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Crecimiento de abajo ($\mu\text{g l}^{-1}$)
Octubre	8.9 - 10.1 9.4 ± 0.6	5.4 - 7.5 6.4 ± 1.0	6.1 - 10 8.2 ± 1.9	5.0 5.0 ± 0	7.9 7.9 ± 0	1.4 - 9.8 6.7 ± 4.6
Noviembre	0.3 - 6.9 3.5 ± 3.3	0.1 - 5.3 2.9 ± 2.6	0.6 - 3.7 1.7 ± 1.8	0.5 - 4.9 2.0 ± 2.4	—	0.1 - 6.4 2.3 ± 3.5
Diciembre	0.3 - 5.4 2.1 ± 2.8	0.2 - 5.4 1.9 ± 2.9	0.4 - 5.7 2.3 ± 2.9	0.9 - 8.9 3.6 ± 4.5	—	0.4 - 6.1 2.3 ± 3.2
Enero	0.2 - 7.1 2.5 ± 3.9	0.1 - 5 1.7 ± 2.7	1.0 - 7.1 3.0 ± 3.5	0.4 - 6.3 2.4 ± 3.3	—	0.2 - 5.4 2.0 ± 2.9
Marzo	6.5 - 7.6 7.2 ± 0.5	5.7 - 6.2 5.9 ± 0.2	6.0 - 7.6 6.7 ± 0.7	—	—	4.6 - 7.8 6.2 ± 1.6
Abril	3.9 - 8.8 5.8 ± 2.6	6.3 - 7.8 7.2 ± 0.8	5.1 - 7.8 6.3 ± 1.4	—	—	6.5 - 10.4 8.4 ± 1.9

— = no se tiene registro

Tabla 14. Concentración de aloficocianinas registradas en cada fecha de colecta, en las seis zonas de estudio.

Fechas de colecta / Zonas	Luz ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Sombra ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Crecimiento grande ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Cuerda 1 ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Cuerda 2 ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Crecimiento de abajo ($\mu\text{g l}^{-1}$)
Octubre	0.009 - 0.02 0.01 ± 0.01	0.006 - 0.01 0.01 ± 0.005	0.01 - 0.02 0.01 ± 0.005	0.009 - 0.01 0.01 ± 0.001	0.01 - 0.02 0.01 ± 0.006	0.007 - 0.01 0.01 ± 0.003
Noviembre	0.008 - 0.01 0.009 ± 0.001	0.002 - 0.004 0.003 ± 0.0007	0.003 - 0.008 0.005 ± 0.002	0.01 0.01 ± 0.001	—	0.009 - 0.01 0.009 ± 0.0006
Diciembre	0.004 - 0.006 0.005 ± 0.0007	0.005 - 0.007 0.005 ± 0.0009	0.001 - 0.01 0.005 ± 0.004	0.01 0.01 ± 0.001	—	0.009 - 0.01 0.01 ± 0.003
Enero	0.02 - 0.05 0.03 ± 0.01	0.02 - 0.05 0.04 ± 0.01	0.004 - 0.05 0.02 ± 0.02	0.09 0.09 ± 0	—	0.007 - 0.05 0.02 ± 0.02
Marzo	0.01 - 0.02 0.01 ± 0.004	0.01 0.01 ± 0.002	0.01 0.01 ± 0.001	—	—	0.01 0.01 ± 0.001
Abril	0.009 - 0.01 0.01 ± 0.003	0.01 0.01 ± 0.001	0.01 0.01 ± 0.002	—	—	0.009 - 0.01 0.01 ± 0.002

— = no se tiene registro

Tabla 15. Concentración de ficocianinas registradas en cada fecha de colecta, en las seis zonas de estudio.

Fechas de colecta / Zonas	Luz ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Sombra ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Crecimiento grande ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Cuerda 1 ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Cuerda 2 ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Crecimiento de abajo ($\mu\text{g l}^{-1}$)
Octubre	0.009 - 0.03 0.01 \pm 0.01	0.005 - 0.01 0.009 \pm 0.005	0.01 - 0.04 0.02 \pm 0.01	0.01 0.01 \pm 0.002	0.01 - 0.02 0.01 \pm 0.005	0.009 - 0.01 0.01 \pm 0.003
Noviembre	0.007 - 0.01 0.01 \pm 0.006	0.001 - 0.008 0.005 \pm 0.003	0.005 - 0.01 0.007 \pm 0.002	0.01 - 0.02 0.02 \pm 0.002	—	0.01 0.01 \pm .0008
Diciembre	0.008 - 0.01 0.009 \pm 0.001	0.005 - 0.007 0.005 \pm 0.001	0.003 - 0.01 0.009 \pm 0.007	0.007 - 0.1 0.01 \pm 0.002	—	0.01 - 0.02 0.01 \pm 0.005
Enero	0.02 - 0.04 0.03 \pm 0.006	0.03 - 0.06 0.05 \pm 0.01	0.009 - 0.07 0.03 \pm 0.03	0.11 0.11 \pm 0	—	0.01 - 0.09 0.04 \pm 0.04
Marzo	0.02 - 0.03 0.02 \pm 0.005	0.01 - 0.02 0.01 \pm 0.003	0.01 0.01 \pm 0.001	—	—	0.01 - 0.02 0.01 \pm 0.004
Abril	0.01 - 0.02 0.01 \pm 0.003	0.01 0.01 \pm .0009	0.01 0.01 \pm 0.001	—	—	0.01 0.01 \pm 0.002

— = no se tiene registro

Tabla 16. Concentración de ficoeritrinas registradas en cada fecha de colecta, en las seis zonas de estudio.

Fechas de colecta / Zonas	Luz ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Sombra ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Crecimiento grande ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Cuerda 1 ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Cuerda 2 ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Crecimiento de abajo ($\mu\text{g l}^{-1}$)
Octubre	0.001 - 0.004 0.002 \pm 0.001	0.001 - 0.003 0.002 \pm .0009	0.002 - 0.003 0.002 \pm .0007	0.001 - 0.002 0.002 \pm .0003	0.002 - 0.003 0.002 \pm 0.001	0.001 - 0.002 0.001 \pm .0005
Noviembre	0.001 - 0.002 0.001 \pm .0001	.0005 - .0008 0.0007 \pm .0001	0.0007 - 0.001 0.001 \pm .0004	0.002 0.002 \pm .0001	—	0.001 - 0.002 0.001 \pm .0001
Diciembre	.0009 - 0.001 0.001 \pm .0001	0.001 0.001 \pm .0001	.0002 - .001 .0009 \pm .0008	0.002 .002 \pm .00004	—	0.001 - 0.002 .002 \pm .00004
Enero	0.004 - 0.009 0.006 \pm 0.002	0.004 - 0.007 0.006 \pm 0.001	.0009 - .006 0.003 \pm 0.002	0.007 0.007 \pm 0	—	0.001 - 0.005 0.003 \pm 0.002
Marzo	0.002 - 0.004 0.003 \pm .0007	0.002 - 0.003 0.002 \pm .0004	0.002 0.002 \pm .0001	—	—	0.001 - 0.002 0.002 \pm .0002
Abril	0.001 - 0.002 0.002 \pm .0005	0.002 0.002 \pm .0003	0.002 0.002 \pm .0005	—	—	0.001 - 0.002 0.002 \pm .0004

---- = no se tiene registro

Tabla 17. Proporción de ficocianinas:ficoeritrinas registradas en las seis zonas de estudio, durante cada fecha de colecta.

Meses/Zonas	Luz	Sombra	Crecimiento grande	Cuerda 1	Cuerda 2	Crecimiento de abajo
Octubre	5:1	4.5:1	10:1	5:1	5:1	10:1
Noviembre	10:1	7.1:1	7:1	10:1	—	10:1
Diciembre	9:1	5:1	10:1	5:1	—	5:1
Enero	5:1	8.3:1	10:1	15.7:1	—	13.3:1
Marzo	6.6:1	5:1	5:1	—	—	5:1
Abril	5:1	5:1	5:1	—	—	5:1

— no se tiene registro

Efecto de la irradiancia

No existen diferencias significativas entre los valores de temperatura, pH, conductividad, velocidad de corriente, y profundidad; entre las zonas de luz y sombra. La única variable que presentó diferencias significativas ($p < 0.05$) fue la cobertura de la vegetación (Fig. 11b). Existen diferencias significativas ($p < 0.05$) en cuanto a la irradiancia registrada en la zona de luz y la zona de sombra, durante las distintas colectas (Tabla 18). Excepto en el mes de octubre, la zona de luz presentó los mayores valores de irradiancia ($0.006 - 806.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); a comparación con los datos registrados en la zona de sombra ($0.007 - 334.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). El punto de máxima irradiancia se alcanzó entre las 11:00 y la 13:00 hrs en ambas zonas; sin embargo en la zona de luz ésta se incrementó abruptamente, mientras que en la zona de sombra el incremento ocurrió de manera paulatina (Fig. 12).

El ancho de la vaina registrado en la zona de luz y de sombra mostró un patrón muy parecido en todas las fechas de colecta, a excepción del mes de abril (Fig. 13a); en general es en la zona de sombra donde se registraron los mayores valores de ancho de la vaina. Se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre el ancho de la vaina de ambos crecimientos durante los meses de octubre, marzo y abril. En cuatro de las colectas realizadas se encontró que en la zona de luz el diámetro del tricoma fue mayor que aquel encontrado en la zona de sombra (Fig. 13b). Todos los meses de colecta, a excepción de marzo y abril, presentaron diferencias significativas ($p < 0.01$) en cuanto al diámetro del tricoma en ambas zonas. El largo celular presentó gran variación, excepto el mes de abril todos los meses de colecta presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre ambas zonas (Fig. 14a). En tres ocasiones se encontró que los crecimientos de la zona de luz contaban con células más largas que en la zona de sombra. La frecuencia con la que se presentaron ramificaciones falsas fue muy reducida (Fig. 14b). Únicamente durante el mes de octubre se encontró la presencia de ramificaciones falsas en el crecimiento de la zona de luz. No hubo diferencias significativas en cuanto al número de ramificaciones falsas encontradas en los filamentos. No se encontró ningún patrón en el número de hormogonios presentes en ambas zonas (Fig. 15a). Sólo durante el mes de noviembre hubo diferencias significativas ($p < 0.05$) en cuanto al número de hormogonios presentes en los crecimientos

de la zona de luz y de sombra. El número de algas epífitas presentes en los filamentos fue mayor en los crecimientos de la zona de luz, en todas las fechas de colecta (Fig. 15b). Durante el mes de enero se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) en cuanto al número de algas epífitas presentes en ambas zonas.

No existen diferencias significativas en la concentración de pigmentos de los crecimientos de la zona de luz y de sombra (Fig. 16); sin embargo se detectó una tendencia hacia mayor concentración de clorofila *a*, ficocianina, aloficocianina y ficoeritrina en el crecimiento de la zona de luz. La proporción de ficocianinas:ficoeritrinas fue menor en la zona de sombra (4.5 – 8.3:1), mientras que la mayor se registró en la zona de luz (5 – 10:1) (Tabla 17).

Tabla 18. Irradiancia registrada durante el periodo de luz (12 hrs) en las zonas de luz y sombra, en los seis meses de colecta.

Fechas de colecta / Zonas	Luz ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Sombra ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
Octubre	0.03 - 53.5 6.1 \pm 15.0	0.03 - 252.6 29.8 \pm 72.7
Noviembre	0.006 - 806.1 87.5 \pm 229.3	0.007 - 19.7 5.5 \pm 7.1
Diciembre	0.02 - 157.9 44.5 \pm 52.7	0.01 - 28.2 13.6 \pm 9.7
Enero	1.41 - 534.8 97.1 \pm 155.8	1.06 - 101.8 32.0 \pm 28.2
Marzo	3.58 - 584.4 80.8 \pm 162.3	5.47 - 178.3 75.1 \pm 63.3
Abril	0.72 - 595.6 137 \pm 163.1	0.71 - 334.7 84.5 \pm 94.1

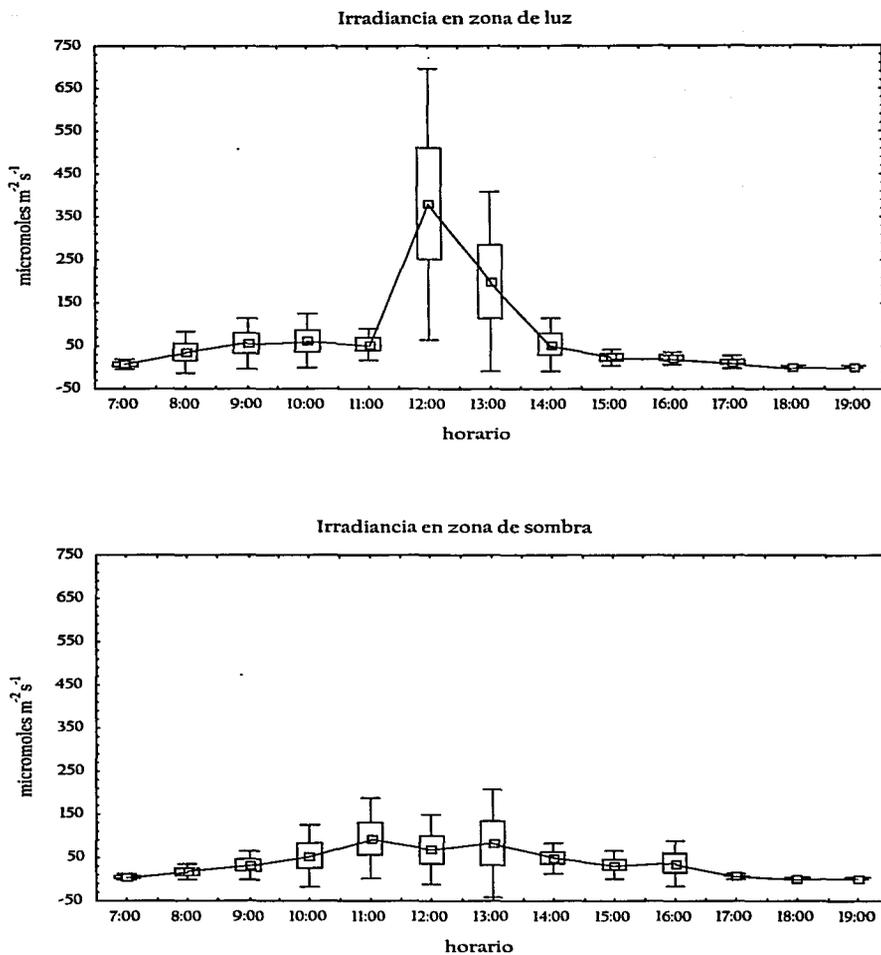


Figura 12. Promedio de la irradiancia registrada durante 24 horas en los seis meses de colecta, en la zona de luz y de sombra. Las gráficas muestran únicamente las horas luz.

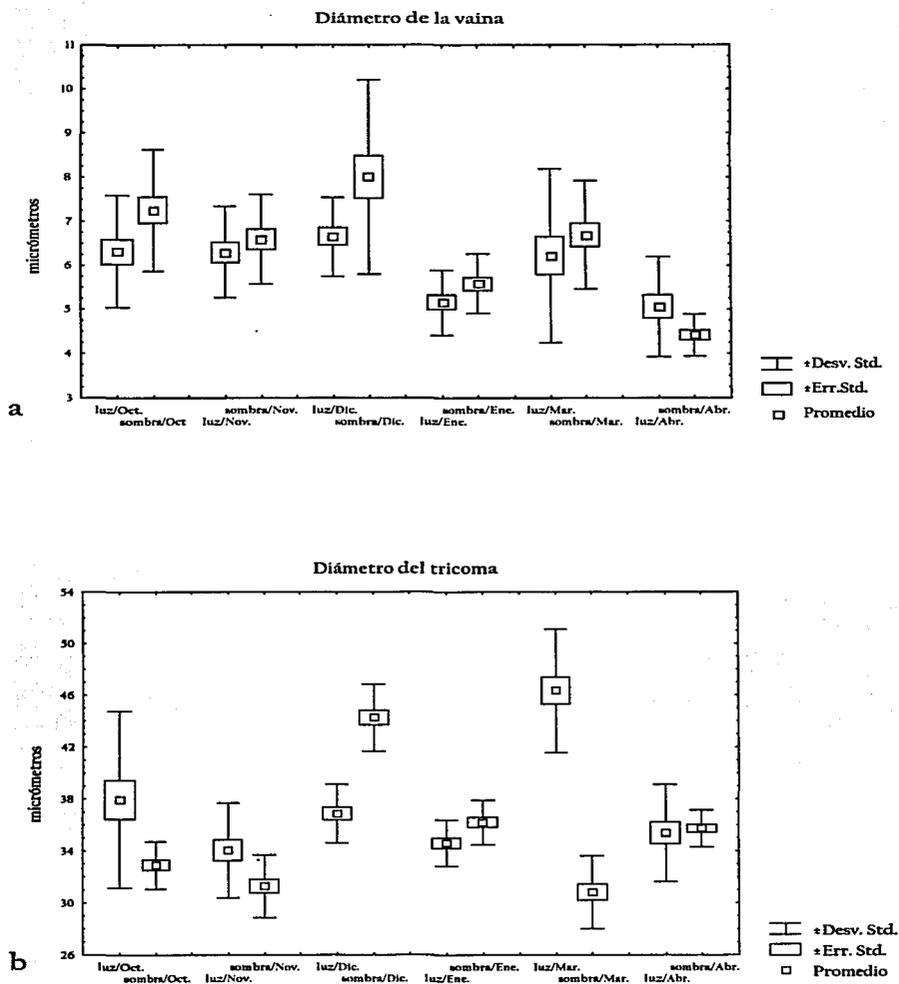


Fig. 13. Variación morfológica entre las zonas de luz y de sombra, durante los seis meses de colecta. a. diámetro de la vaina, b. diámetro del tricoma (n = 20).

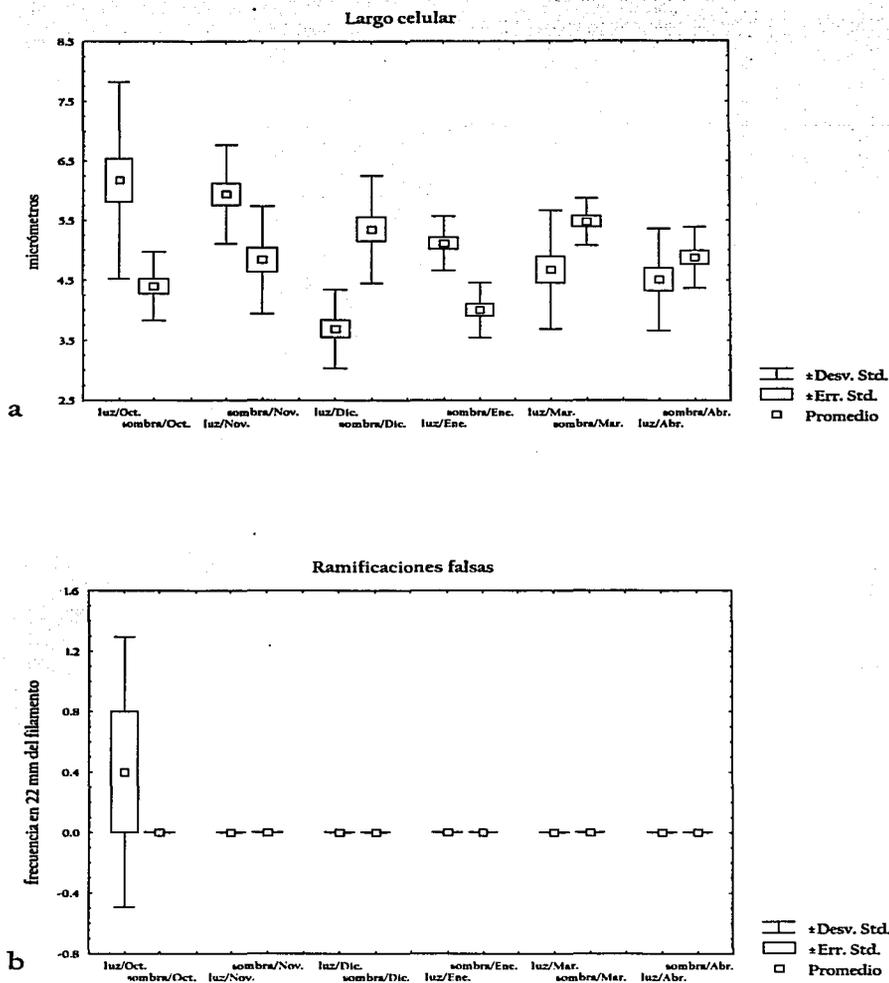


Fig. 14. Variación morfológica entre las zonas de luz y de sombra, durante los seis meses de colecta. a. largo celular, b. ramificaciones falsas por filamento de 22 mm de largo (n = 20).

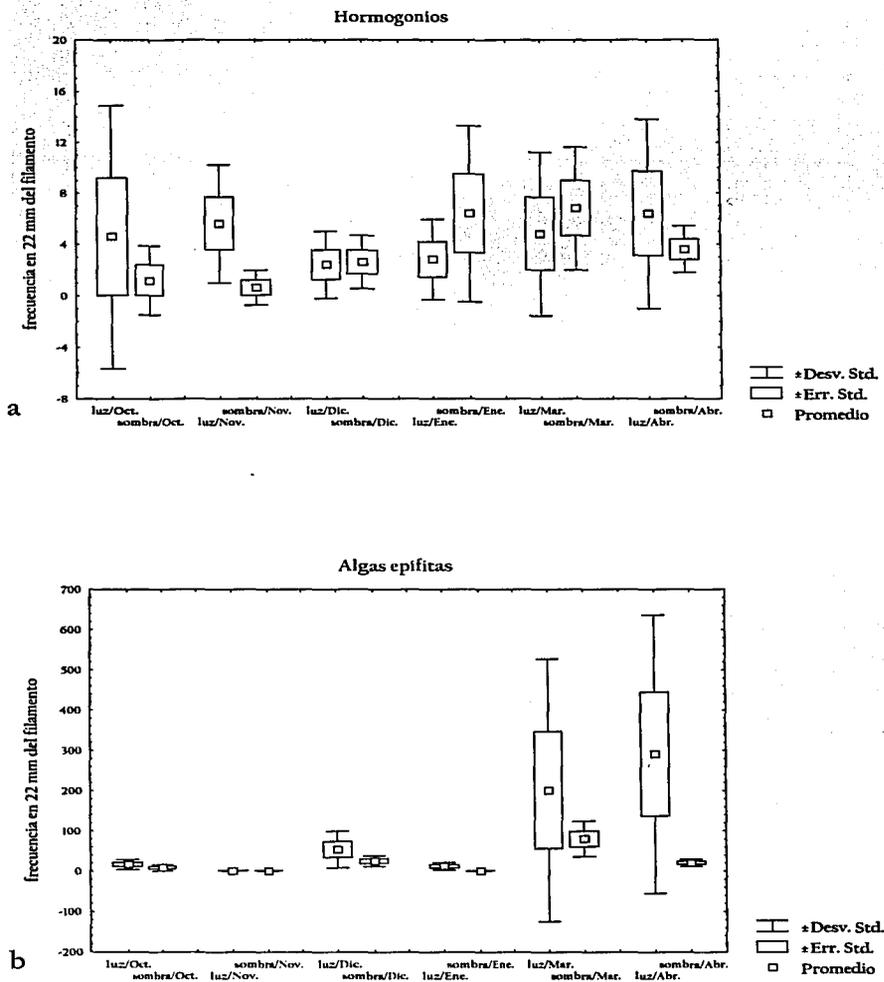


Fig. 15. Variación morfológica entre las zonas de luz y de sombra, durante los seis meses de colecta. a. hormogonios por filamento de 22 mm de largo, b. algas epífitas por filamento de 22 mm de largo (n = 20).

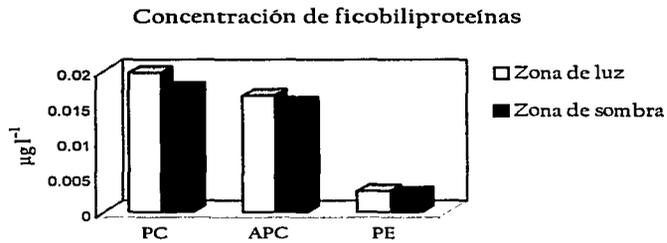
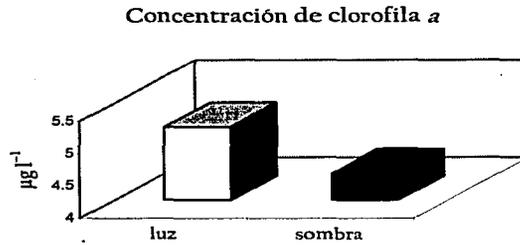


Fig. 16. Promedio de la concentración de pigmentos registrada durante las seis fechas de colecta, en las zonas de la luz y de sombra (n = 27). PC = ficocianinas, APC = aloficocianinas y PE = ficoeritrinas.

Caracterización morfológica

Se reconoció un solo grupo de crecimientos del género *Blennothrix* con relativamente amplia variación morfológica en la localidad (Tablas 6–10, 19). Corresponde a la descripción de *B. ganeshii* referida por Watanabe y Komárek (1989) y Komárek (1998), la cual pertenece a una de las 8 especies de agua dulce descritas para este género (Tabla 20).

Presenta un nivel de organización filamentoso en forma de matas fijas al sustrato de hasta un metro de largo. Se caracteriza por el desarrollo de filamentos de 51.1 a 62.5 μm de diámetro. Su distribución es a manera de parches de color guinda a lo largo del manantial, durante distintas épocas del año (Fig. 17a).

Las células de 2.0 a 9.7 μm de largo, tienen forma discoidal y contenido granular homogéneo (Fig. 17b). Presentan división centrípeta que ocurre de manera transversal al eje del tricoma, y en una secuencia rápida; de tal manera que la formación de las nuevas paredes comienzan antes de que haya finalizado la separación de las células que anteriormente se dividieron. En el caso de la célula apical, ésta es hialina, con forma ligeramente redondeada y aplanada, carente de caliptra (Fig. 17c).

El tricoma es cilíndrico, de 25.7 a 58.7 μm de diámetro, constreñido ligeramente en las paredes transversales de las células que lo componen. La muerte de una o más células intercalares (necridios) (Fig. 17d), propicia la formación de hormogonios, los cuales funcionan como mecanismo de propagación. La formación de hormogonios (constituidos de diferente número celular y longitud); pueden llegar en ocasiones, a provocar la completa desintegración del tricoma (Figs. 17e–g). Por lo general su cicatrización deja remanentes necridiales a ambos extremos del hormogonio (Fig. 17h). El o los hormogonios, una vez que han formado su propia vaina dentro de la vaina madre, son liberados del interior de la misma hacia uno de los extremos del filamento (Fig. 18a); dando lugar a la formación de ramificaciones falsas de tipo *Coleodesmium*, o bien, quedan en el interior del filamento donde crecen paralelos al tricoma original (Fig. 18b).

La vaina está formada por la secreción de mucilago por las células, el cual resultó teñido con la técnica de azul-alciano y señala la presencia de componentes carboxilados y sulfatados en la pared celular (Parker y Diboll, 1966 y Culling, 1974 En: Sheath y Cole, 1990) (Fig. 18c). Es firme, incolora, de 2.5 a 15.7 μm de espesor, con lamelación paralela a la longitud del tricoma. Las paredes de la vaina llegan a variar notablemente en cuanto a su grosor; y en ocasiones presenta calcificaciones en su superficie (Fig. 18d). Se encuentra abierta por el ápice, y a lo largo del filamento presenta constricciones (Fig. 18e) y/o varias capas superficiales que se desprenden (Fig. 18f). Cada vaina puede contener de uno a tres tricomas.

Tabla 19. Caracteres morfológicos de *Blennothrix ganeshii* registrados en cada fecha de colecta, en las seis zonas de estudio.

Fechas de colecta / Caracteres	Diámetro del tricoma (μm)	Color del tricoma	Número de tricomas en un filamento	Diámetro del filamento (μm)	Diámetro de la vaina (μm)	Largo celular (μm)	Número de ramificaciones falsas por filamento de 22 mm de largo	Número de hormogonios por filamento de 22 mm de largo	Número de algas epifitas por filamento de 22 mm de largo
Octubre	30.0 - 48.7 35.3 \pm 4.4	guinda	1 - 2 1.2 \pm 0.4	53.9 - 62.5 59.0 \pm 4.5	3.0 - 10.6 6.3 \pm 5.3	2.5 - 10.5 4.5 \pm 1.1	0 - 2 0.06 \pm 0.3	0 - 25 5.3 - 7.0	0 - 47 14.0 \pm 11.0
Noviembre	25.7 - 43.2 35.0 \pm 3.5	guinda	1 1.0 \pm 0	54.1 - 57.9 56.5 \pm 2.0	3.7 - 10.5 6.9 \pm 1.1	2.7 - 7.0 5.2 \pm 0.9	0	0 - 18 0.6 - 0.3	0 - 6 2.0 \pm 4.0
Diciembre	26.2 - 41.7 34.3 \pm 3.5	guinda	1 1.0 \pm 0	51.1 - 52.7 52.1 \pm 0.9	3.7 - 12.5 6.7 \pm 1.4	2.0 - 6.5 4.2 \pm 1.1	0	0 - 7 2.2 - 2.5	0 - 126 31.0 \pm 32.0
Enero	29.0 - 43.0 35.6 \pm 3.1	guinda	1 1.0 \pm 0	54.9 - 63.6 60.3 \pm 4.7	4.0 - 11.5 6.3 \pm 1.4	3.2 - 6.5 4.6 \pm 0.7	0	0 - 24 6.5 - 6.6	0 - 164 33.0 \pm 43.0
Marzo	30.5 - 58.7 43.8 \pm 6.6	guinda	1 - 3 1.4 \pm 0.8	55.7 - 63.0 60.3 \pm 4.0	4.0 - 15.7 7.4 \pm 2.0	2.7 - 9.7 5.3 \pm 1.3	0 - 2 0.1 \pm 0.4	0 - 21 7.8 - 5.8	0 - 783 123.0 \pm 184.0
Abril	29.6 - 42.3 36.6 \pm 2.4	guinda	1 1.0 \pm 0	55.0 - 60.5 57.2 \pm 2.8	2.7 - 7.0 4.6 \pm 0.8	2.5 - 6.0 4.1 \pm 0.8	0	0 - 34 10.1 - 10.3	0 - 1034 198.0 \pm 286.0

Tabla 20. Lista de especies de agua dulce del género *Blennothrix* (Frémy, 1930; Geitler, 1932; Anagnostidis y Komárek, 1988; Watanabe y Komárek, 1989; Komárek, 1998).

Especie y distribución	Talo	Largo del talo (mm)	Diámetro del tricoma (μm)	Color del tricoma	Número de tricomas en un filamento	Diámetro del filamento (μm)	Diámetro de la vaina (μm)	Vaina	Longitud celular (μm)	Célula apical	Constricción de la pared	Ambiente
1. <i>Blennothrix brebissonii</i> (Kützing ex Gomont) Anagnostidis y Komárek 1988 Francia	fasciculado	—	8-10	azul-verde, amarillo-café	1 a varios	—	—	firme, gruesa, lamelada	2-5	estrecha con caliptra	(-)	manantiales, riachuelos
2. <i>B. breinii</i> (Nägeli ex Forti) Anagnostidis y Komárek 1988 Croacia y Suiza	fasciculado	—	14-15	—	2-6 (10)	55-75	—	mucilaginosa, lamelada	1/3 a 1/5 diámetro longitud del tricoma	—	—	riachuelos en montañas
3. <i>B. coerulea</i> (Gardner) Anagnostidis y Komárek 1988 Puerto Rico	racimos flotantes	20	24-28	azul-verde	1-4	44-48	—	ligeramente mucilaginosa	2-3	—	(-)	ríos de montaña
4. <i>B. fontana</i> (Jao) Anagnostidis y Komárek 1988 Sur de China	fasciculado	—	22-25	azul-verde	1-4	32-62	7-13	mucilaginosa, delimitada	—	—	(-)	ríos de montaña

Tabla 20. (Continuación).

Especie y distribución	Talo	Largo del talo (mm)	Diámetro del tricoma (µm)	Color del tricoma	Número de tricomas en el filamento	Diámetro del filamento (µm)	Diámetro de la vaina (µm)	Vaina	Largo celular (µm)	Célula apical	Constricción de la pared	Ambiente
5. <i>B. ganeshii</i> Watanabe et Komárek 1989 Nepal y México	fasciculado	100	32-40	azul-verde	1-4	46-100	-10 (12)	Firme, delimitada	—	—	(-)	ríos de montaña, manantiales
6. <i>B. heterotricha</i> (Gomont ex Gomont) Anagnostidis y Komárek 1988 Europa y América del norte	fasciculado, con precipitación de calcio	50	16-19	verdoso	varios	—	—	mucilaginoso, lamelada	3.4-4.5	atenuada, capitada	(-)	aguas claras estancadas y con corriente
7. <i>B. lauterbachii</i> (Hieron. et Schmidle) Anagnostidis y Komárek 1988 Antártida	matas	—	28	—	1 (2-3)	32	-4	—	—	—	(-)	aguas con corriente
8. <i>B. ravenelli</i> (Wolle ex De Toni) Anagnostidis y Komárek 1988 América del norte	matas planas	—	12	azul-verde café-verdoso	1-3	20-25	—	delgada-gruesa, amarillo-café	½ a 1/3 del ancho del tricoma	cónica	(-)	aguas estancadas

— = no se tiene registro

(-) = no hay constricción de la pared

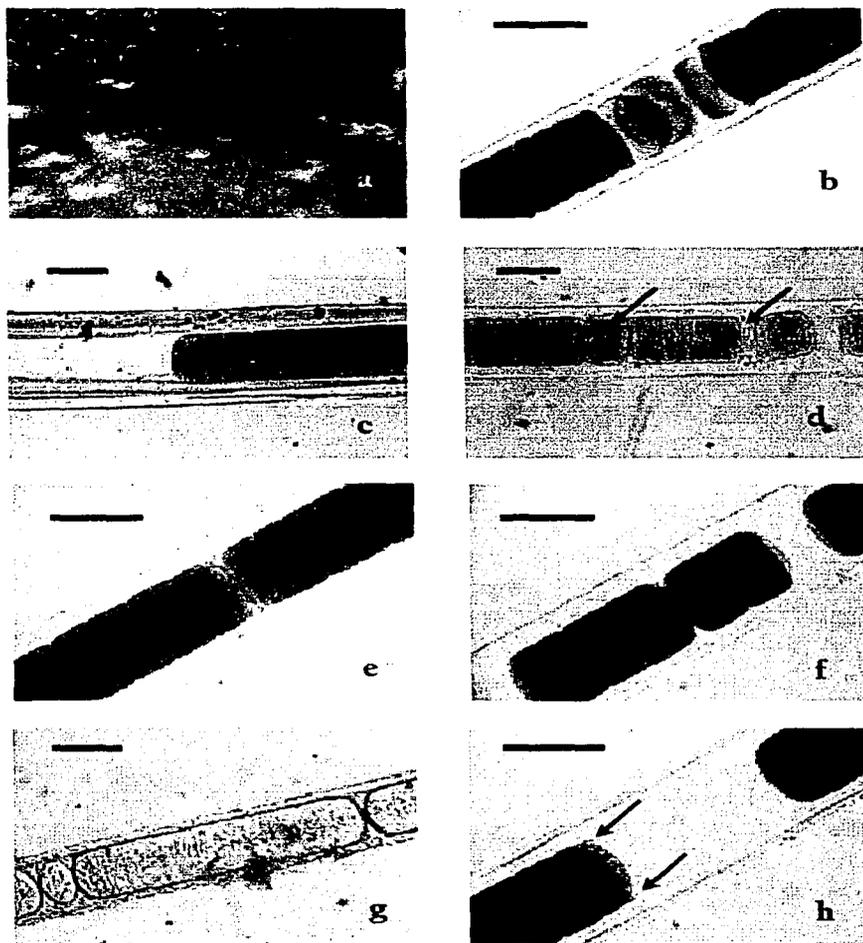


Fig. 17. Caracteres morfológicos de *Blennothrix ganeshii*. a) Crecimiento en forma de parches, b) Células discoïdales, c) Célula apical del tricoma, d) Formación de células necridiales, e-f) Formación de hormogonios, g) Desintegración del tricoma en hormogonios, h) Remanentes de las células necridiales. Barra de escala - 40 μ m.

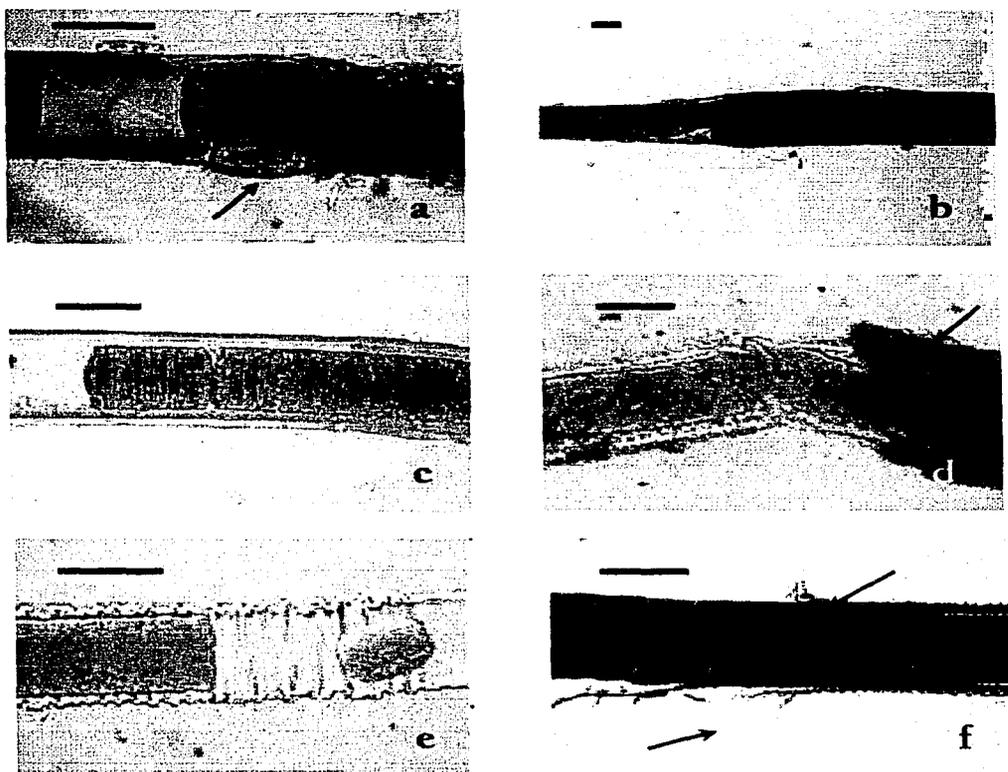


Fig. 18. Caracteres morfológicos de *Blemmothrix ganeshii*. i) Hormogonio germinando dentro de la vaina madre, j) Filamento con dos tricomas en una vaina, k) Tinción de la vaina con azul-alciano, l) Calcificación del filamento, m) Constricción de la vaina, n) Separación de varias capas de la vaina. Barra de escala = 40 μm .

DISCUSIÓN

La integración de distintas fuentes de información ecológica, taxonómica y fisiológica ha permitido caracterizar la variación de los crecimientos de *Blennothrix* en la localidad de Los Manantiales, y es en base a ello como se ha estructurado la discusión de este trabajo. En primer lugar se describen los rasgos que caracterizan el ambiente y el microambiente en el cual se desarrollan, posteriormente se evalúa la constancia y variabilidad de caracteres morfológicos y funcionales a cambios en los factores medioambientales; y por último se presenta la caracterización taxonómica de la especie.

Caracterización ambiental

El manantial puede caracterizarse por la presencia de aguas cálidas (promedio = 28°C), pH neutro (promedio = 7.16) y altos valores de conductividad (promedio = 1367 $\mu\text{S cm}^{-1}$). Los valores de temperatura registrados durante los seis meses de colecta mostraron un patrón característico ya que durante las mañanas (7:00 a 9:00 a.m.) el agua exhibió sus valores mínimos, y gradualmente se incrementaron hasta alcanzar el máximo entre las 11:00 y la 13:00 p.m. La mayor variación diurna (5 °C) fue observada en invierno, durante los meses de octubre y diciembre, y manifiesta que la temperatura del manantial no presentó un comportamiento homogéneo a lo largo de las seis fechas de colecta. Esta variación es semejante a lo descrito por Necchi *et al.*, 1996 y Montejano-Zurita *et al.*, 2002 para ríos de regiones tropicales y diferente a lo reportado por Crisp *et al.*, 1982 y Duncan y Blinn, 1989. En: Necchi *et al.*, 1996; y Ramírez *et al.*, 2001 para ríos de regiones templadas. La variación de la temperatura diurna puede constituir un factor limitante para el crecimiento de especies de algas, considerando que algunas consiguen tolerar apenas variaciones estrictas, tales como algunas Rhodophyceae del género *Audouinella*, *Batrachospermum* y *Sirodotia*. (Carmona, 1997).

Las variaciones diurnas de pH, registradas en los seis meses de colecta, parecen estar asociadas directamente al metabolismo (fotosíntesis/respiración) de los crecimientos

algales, vía el sistema de CO₂ tal como lo describe Necchi *et al.*, 1996. Se observó un decremento durante la noche seguido de una elevación aproximadamente entre las 11:00 y la 13:00 p.m., horario a partir del cual comenzó a elevarse también la temperatura del agua. El mayor pH se registró en marzo, lo cual puede estar relacionado con la época de secas, ya que durante este periodo el decremento en la precipitación podría favorecer la concentración de iones en el cuerpo de agua.

Los altos valores de conductividad (por arriba de los 1000 $\mu\text{S cm}^{-1}$) registrados en la localidad, indican que existe una gran cantidad de iones disueltos en el agua, explicado por la presencia de altas concentraciones de sulfatos y carbonatos. Los valores más bajos de conductividad registrados durante el mes de noviembre pueden explicarse por el incremento en la precipitación fluvial, representado por un aumento en la profundidad.

El ambiente se encuentra sujeto a una constante perturbación humana, sobre todo durante el fin de semana y periodos vacacionales debido al uso de bloqueadores solares, detergentes y remoción del sustrato; sin embargo, esto no permite explicar la variación, ni los valores de nutrientes tales como los sulfatos y fosfatos ya que de acuerdo a la literatura ambos sobrepasan por mucho aquellos valores que han sido considerados como promedios mundiales ($\text{SO}_4^{2-} = 8.3 \text{ mg l}^{-1}$ y $\text{PO}_4^{3-} = 3 \mu\text{g l}^{-1}$).

Las determinaciones analíticas de sulfatos y fosfatos podrían haber estado sujetas a interferencias causadas por: a) la presencia de algunos iones no evaluados tales como: Cl como CaCO₃, Si como CaCO₃, Al, Cr, Cu, Fe, Ni y Zn; o b) una alta concentración de nutrientes que la prueba no logra evaluar, tal como el caso de los sulfatos en donde fue necesario realizar una dilución de la muestra. Las determinaciones de la concentración de Cl₂, Ca como CaCO₃, Mg como CaCO₃, dureza total, NO₃⁻ y NO₂⁻ no estuvieron sujetas a interferencias (Hach, 2000).

Los valores de temperatura, pH, conductividad y dureza expresados como CaCO₃ obtenidos en este trabajo concuerdan con los datos registrados en tres localidades de estudio ubicadas en el estado de Morelos (Valadez-Cruz *et al.*, 1996; Valadez-Cruz, 1998) y

20 localidades ubicadas en la Huasteca Potosina (Montejano *et al.*, 2000 y Montejano–Zurita *et al.*, 2002), en las cuales se encontraron presentes crecimientos de *Blennothrix*. Lo que la hace una de las algas con crecimientos visibles y perennes con mayor distribución en la región central de México.

Análisis microambiental

De los resultados obtenidos a partir del análisis microambiental se tiene que los crecimientos de *Blennothrix* se encontraron presentes en todas las colectas y distribuidas en condiciones físicas y químicas variables. El mayor número de crecimientos se encontró bajo condiciones microambientales relativamente estrechas (baja profundidad, nula a media velocidad de corriente y alta cobertura de vegetación). La presencia de los crecimientos de *Blennothrix* podría depender de la combinación de varios factores que influyen directamente sobre su desarrollo. La velocidad de corriente demasiado alta usualmente provoca el rompimiento de los filamentos de *Blennothrix* ya que su estructura no es capaz de soportar el estrés de rompimiento por la corriente del agua. Esto mismo ocurre en el caso de Rhodophytas donde además puede verse inhibida la tasa de crecimiento y fotosíntesis (Sheath y Hambrook, 1988; Geneviève *et al.*, 1997; Zucchi y Necchi, 2001). Los crecimientos tuvieron preferencia por ocupar sitios con alta cobertura de vegetación.

Blennothrix es capaz de fijarse o de permanecer enredado a una gran diversidad de sustratos que van desde arena, rocas, ramas, raíces, troncos, hojas, hasta musgo. Los resultados del análisis de componentes principales y la regresión lineal múltiple indican que el tipo de sustrato y la profundidad también pueden ser un factor ambiental limitante. La composición y disponibilidad del sustrato, de una fecha de colecta a otra, puede ser muy variable debido a la perturbación humana a la que está sujeta.

Los filamentos de *Blennothrix* constituyen un tipo de alga estructural ya que proporciona sustrato a diversas especies epifíticas, además de presentar asociaciones con: *Chara canescens*, *Vaucheria sessilis* y *Terpsinoe musica*.

Evaluación de la constancia y variabilidad de los caracteres morfológicos y funcionales con base en diferencias espaciales y temporales

El análisis morfológico de *Blennothrix* mostró la habilidad de modificar tanto su morfología como fisiología en respuesta a las condiciones ambientales locales, aumentando así su capacidad de colonizar un área determinada. Los crecimientos de *Blennothrix* presentes en el crecimiento grande exhibieron los mayores valores en cuanto al diámetro del tricoma, largo celular, número de ramificaciones falsas y algas epífitas. La zona de sombra presentó los menores valores de diámetro del tricoma, número de hormogonios y algas epífitas. Asimismo se encontró que el diámetro de la vaina y del tricoma no sólo presentan amplias variaciones entre crecimientos colectados en distinta época del año, sino también entre crecimientos de diferentes zonas durante la misma colecta; lo cual puede deberse a la asociación existente entre ambos caracteres con la velocidad de corriente, profundidad y la cobertura de la vegetación. A estos caracteres les sigue de acuerdo al grado de variación: el largo celular, número de algas epífitas y de hormogonios, los cuales estuvieron asociados tanto a la velocidad de corriente como a la profundidad. El número de ramificaciones falsas fue el único carácter medido que no presentó variación alguna ni entre colectas, ni entre zonas; posiblemente debido a que sólo presentó asociación con la cobertura de la vegetación.

La presencia de filamentos largos y cortos de *Blennothrix* en distintas zonas durante la misma fecha de colecta, puede ser interpretado como variaciones en la morfología del alga con el fin de contrarrestar el efecto de la corriente: filamentos largos se encuentran asociados a bajas velocidades de corriente, mientras que los filamentos cortos se encuentran bajo velocidad de corriente relativamente alta. Las características de la vaina dependen de las condiciones ambientales, tanto en la naturaleza como en cultivo (Zehnder, 1983 En: Anagnostidis y Komárek, 1988) ya que este carácter presenta correlación con la velocidad de corriente y la profundidad. No obstante, el diámetro de las mismas parece deberse también a la edad del alga ya que a medida que los hormogonios se forman, éstos generan su propia vaina dentro de la vaina madre. Los bajos porcentajes de cobertura de vegetación (< 50%) parecen determinar los valores más altos del diámetro del tricoma del

crecimiento grande ya que existe una correlación negativa entre este carácter y la cobertura de la vegetación.

El análisis de pigmentos la concentración de clorofila *a*, aloficocianinas –APC–, ficocianinas –PC– y ficoeritrinas –PE– presentó poca variación en todas las zonas. Sin embargo, la mayor diferencia en cuanto a proporción de PC:PE se presentó en zonas con mayor cobertura de la vegetación (cuerda 1) y la menor diferencia en zonas con menor cobertura (zonas de luz y sombra). De esta manera, el incremento en las concentraciones de clorofila *a* y ficobiliproteínas funcionan como posible mecanismo de fotoaclimatación.

El efecto de la irradiancia mostró que *Blennothrix* es un alga que no tolera altas irradiancias. En la zona de luz y de sombra existe una variación diurna y estacional en cuanto a irradiancia, mientras que los factores ambientales restantes (temperatura, pH, conductividad, velocidad de corriente y profundidad) fueron similares.

Se presentaron diferencias morfológicas, entre los crecimientos de las dos zonas, en el diámetro del tricoma, largo celular, número de hormogonios y de algas epifitas. El diámetro de la vaina, largo celular, número de hormogonios y algas epifitas son los caracteres que más variación presentaron; mientras que el número de ramificaciones falsas presentes en los crecimientos de ambas zonas fue el carácter que menos varió durante todas las fechas de colecta. Estos datos concuerdan con lo observado en el análisis morfológico de los crecimientos de las seis zonas de estudio y parece estar explicado por la asociación existente entre las variables ambientales de irradiancia, velocidad de corriente y profundidad con dichos caracteres morfológicos. Muchas especies pueden existir en la naturaleza en diferentes estados morfológicos, los cuales están influenciados directamente por condiciones ambientales y/o ser dependientes de la estacionalidad. Estos estados pueden en ocasiones desviar en cierto grado los caracteres morfológicos considerados como típicos en la identificación de géneros y especies (Komárek, 1998).

La concentración de clorofila *a* presentó variación entre las zonas de luz y sombra así como entre las distintas fechas de colecta. Los valores máximos de clorofila *a* se

registraron en la zona con menor cobertura de vegetación (zona de luz), y los mínimos valores en la zona menos expuesta a la luz (zona de sombra). La variación en la concentración de APC, PC y PE entre las dos zonas fue reducida, aunque también se observó una tendencia hacia mayores concentraciones de APC, PC y PE en los crecimientos de la zona de luz.

La concentración y proporción de los pigmentos tuvo un comportamiento parecido al encontrado en las seis zonas y confirma la adaptación cromática complementaria (ACC). La ACC es una respuesta de algunas algas azul-verdes y rojas a alteraciones en la distribución de la energía luminosa en el ambiente (Bennett y Bogorad, 1973; Falkowski y Raven, 1997). Como consecuencia de este fenómeno, el pigmento que absorbe las longitudes de onda incidentes llega a ser predominante. Gaidukov, 1902 En: Bennett y Bogorad, 1973 fue el primero en describir la adaptación cromática complementaria ya que observó que *Oscillatoria sancta* asumió una coloración roja después de crecer bajo una iluminación verde y una coloración azul-verde después de crecer bajo luz anaranjada. Él atribuyó esta variación de color a la síntesis de diferentes clases de pigmentos. Kylin, 1912 y Borech, 1919, 1921 En: Bennett y Bogorad, 1973 percibieron correctamente que esos cambios en la coloración en las algas azul-verdes son producto de las alteraciones en la proporción relativa de los constituyentes ficobiliproteínicos rojos y azules. Las alteraciones en los niveles de estas cromoproteínas brindan la coloración característica de las Cianoprocariontas y permiten una máxima utilización de la energía lumínica disponible para propósitos fotosintéticos, ya que absorben radiación fotosintéticamente activa (PAR) sobre un mayor intervalo de longitudes de onda que las clorofilas (Whitton y Potts, 2000).

El amplio intervalo de ambientes lumínicos en los que se desarrollan las Cianoprocariontas nos da idea de la evolución de mecanismos capaces de detectar la iluminación incidente y de modificar el aparato fotosintético con el fin de optimizar su supervivencia (Whitton y Potts, 2000). En "Los Manantiales", *Blennothrix* se encara a condiciones lumínicas fluctuantes a causa de la atenuación de la luz por el dosel arbóreo y la vegetación riparia. Por ello los crecimientos pueden desarrollar mecanismos capaces de

ajustar la provisión de PAR a las alteraciones en la intensidad, distribución espectral y periodicidad de la luz.

Caracterización morfológica

La clasificación dentro del orden Oscillatoriales es complicada debido a que numerosos rasgos morfológicos intergenéricos han demostrado ser variables y problemáticos. El diámetro de la vaina, por ejemplo, es un carácter no aceptado como principal y/o único al distinguir taxa a nivel genérico, pero por otro lado, es digno de confianza cuando éste coincide con otros rasgos; como la estructura de los filamentos o la formación de ramificaciones falsas (Komárek, 1998). Los resultados obtenidos de la caracterización morfológica permitió identificar al taxa y conocer la variación morfológica presente en los crecimientos de *Blennothrix ganeshii*.

El largo celular, diámetro del tricoma y diámetro de las vainas de los crecimientos de *Blennothrix ganeshii* colectados en “Los Manantiales”, presentan valores que no alcanzan o bien sobrepasan los rangos morfométricos descritos para la especie. Se observó que las paredes de las vainas no presentan el mismo grosor a lo largo de todo el filamento, ni tampoco presenta éste una coloración azul-verde. En las poblaciones la formación de ramas falsas fue poco frecuente de observar y parece ser que su desarrollo está determinado por la relación del estado fisiológico del tricoma con la velocidad de corriente. La remoción de las capas superiores de la vaina puede indicar un proceso de desgaste debido al efecto mecánico del flujo de agua. La fuerte tinción de la vaina con azul-alciano evidencia la presencia de polisacáridos sulfatados, la cual es similar a la encontrada en otras especies de Oscillatoriaceae de agua dulce (De Philippis *et al.*, 2001).

Los factores físicos y químicos, tales como la velocidad de la corriente, el tipo de substrato, la irradiancia y la profundidad, han mostrado jugar un papel importante en las fluctuaciones espaciales y temporales así como en la fenología de muchas Cianoprocaritas; por tanto las variaciones morfológicas y morfométricas encontradas en los crecimientos pueden atribuirse a los cambios en estas variables.

La información acerca de los patrones ecológicos de distribución de cada especie complementan los datos taxonómicos, lo cual es especialmente importante para la taxonomía de las Cianoprocariotas (Komárek, 1994); además de proveer valiosa información acerca de la estructura y función de los sistemas lóticos donde se desarrollan. *Blennothrix ganeshii* fue descrita, por primera ocasión, adherida a rocas en un acueducto con agua ligeramente eutrofizada debido a la presencia cercana de estanques con peces, en Godawari, al sureste de Katmandú en Nepal. La localidad se ubica a 27° 36' N y 85° 26' O, a una altura aproximada de 1000 msnm; presentando veranos cálidos y lluviosos e inviernos fríos. El pH de la localidad "Los Manantiales" fue similar al reportado por Watanabe y Komárek (1989) sin embargo, los valores de temperatura fueron superiores que aquellos registrados por los mismos autores (17°C) en Godawari. Las condiciones ambientales registradas en la Huasteca Potosina y Morelos, zonas donde ha sido colectada ampliamente esta especie, tienen un gran parecido (Valadez-Cruz *et al.*, 1996; Montejano *et al.*, 2000; Montejano-Zurita *et al.*, 2002).

Las algas Cianoprocariotas tienen una ecología precisa y una distribución definida (Montejano-Zurita, 1998), que puede verse reflejada en el estrecho intervalo de condiciones microambientales de *Blennothrix ganeshii*. Carmona (1990) reportó que hay especies que se desarrollan bajo ciertas condiciones microambientales particulares en los manantiales de la Huasteca Potosina, lo cual respalda el hecho de que los manantiales no son ambientes homogéneos. Un ejemplo de ello lo constituye la velocidad de corriente, la cual puede variar considerablemente en diversas partes del manantial (Odum, 1969). De esta manera, puede afirmarse que su amplia permanencia en la localidad se debe a su capacidad de adaptación morfológica y funcional a los cambios en las condiciones físicas y químicas del ambiente.

CONCLUSIONES

El ambiente se caracterizó como un manantial con poca variación de temperatura (28.0 ± 1.1 °C), pH (7.1 ± 0.4) y conductividad ($1367.6 \pm 236.6 \mu\text{S cm}^{-1}$) durante todos los meses de colecta. No obstante, existe una amplia variación ($0.75 - 5.5$ °C) en el intervalo de valores de temperatura registrados a lo largo del día. Presenta altas concentraciones de carbonatos disueltos en el agua lo cual se ve reflejado en la formación de estructuras estromatolíticas.

Los crecimientos de *Blennothrix ganeshii* se desarrollan en condiciones microambientales relativamente estrechas: baja profundidad (1 – 34 cm), nula a media velocidad de corriente ($1 - 1.1 \text{ cm s}^{-1}$), y alta cobertura de vegetación (40 – 100%). Presentan forma de vida bentónica y durante ciertas épocas del año pueden permanecer enterrados debajo del sustrato. Tiene asociaciones con: *Chara canescens*, *Vaucheria sessilis* y *Terpsinoe musica*; así como algunas algas epífitas, entre las que se encuentran: *Chamaesiphon confervicolus*, *Chamaecalyx swirenkoi*, *Stichosiphon sansibaricus*, *Xenococcus bicudoii*, *Gomphonema* sp., *Cymbella* sp., y *Eunotia* sp. La presencia de *Blennothrix* en la localidad depende del tipo de sustrato y de la profundidad del mismo, y junto con la velocidad de corriente y la irradiancia juegan un papel determinante en su distribución.

En algunos caracteres morfométricos (diámetro del tricoma, diámetro de la vaina, largo celular, número de hormogonios y número de algas epífitas) la variación fue significativa tanto a nivel temporal como espacial. Mientras que el número de ramificaciones falsas fue el carácter que presentó la menor variación entre las distintas fechas de colecta y entre crecimientos. Los estudios de caracterización ambiental, microambiental y el análisis de irradiancia mostraron que la variación en la composición de pigmentos, mediante el proceso conocido como adaptación cromática complementaria representa el mecanismo de fotoaclimatación de *Blennothrix ganeshii* a ambientes con diferentes niveles de irradiancia. La variación existente en los caracteres morfométricos y funcionales evaluados puede verse como adaptaciones a distintas condiciones microambientales. Por tanto la distribución de *Blennothrix* depende fuertemente de su habilidad para afrontar condiciones ambientales cambiantes, incluyendo el incremento y

decremento estacional de la radiación fotosintéticamente activa, gradientes en el flujo de agua y profundidad, así como diversos tipos de sustratos.

Se reconoció que los caracteres morfológicos y morfométricos como: la forma de crecimiento en matas; el largo del filamento superior a los 1000 mm; la presencia y el número de ramificaciones falsas; la forma discoidal de las células; la división centrípeta y en secuencia rápida de las mismas; la forma aplanada y redondeada de la célula apical, así como la carencia de caliptra de ésta última; la forma cilíndrica del tricoma; la formación de necridios y hormogonios; la presencia de constricciones en la vaina; la secreción de mucílago por las células; la lamelación de la vaina; la presencia de componentes carboxilados y sulfatados en la pared celular; la abertura apical de la vaina; y la presencia de uno a tres tricomas en cada vaina, pueden ser empleados para confirmar la identidad de *Blennothrix ganeshii*, ya que estos caracteres son muy estables en los crecimientos. No obstante, existen otros caracteres que no deberían de tomarse en cuenta en dicha determinación ya que éstos varían ampliamente debido a los cambios en las condiciones ambientales; entre los que se encuentran: diámetro del tricoma, diámetro de la vaina, largo celular, número de hormogonios, número de algas epífitas y color del talo.

La evaluación de algunos criterios utilizados tradicionalmente así como la integración de información morfológica, ecológica y fisiológica permite llevar a cabo una clara determinación de la especie.

PERSPECTIVAS

Dada la problemática taxonómica que se presenta en este grupo, como la variabilidad de muchos caracteres empleados para delimitar especies, es necesario analizar y evaluar los caracteres diagnósticos, comparar las especies problema con las especies tipo y/o especies de otras regiones.

Elaborar cultivos con diferentes temperaturas, irradiancias, pH y concentraciones de nutrientes con el fin de determinar curvas de crecimiento, adaptación cromática y estado fisiológico.

Realizar curvas fotosíntesis–irradiancia (P–I) que determinen la tasa fotosintética bajo diferentes gradientes de irradiancia.

Difundir el conocimiento acerca de la importancia de conservar sistemas acuáticos tan importantes como los manantiales, los cuales son lugares que por sus características propias constituyen el hábitat de algas y otros organismos.

Utilizar este conocimiento como base de trabajos enfocados en aspectos biotecnológicos o sobre el manejo y utilización sustentable del recurso.

Hacer extensivo el estudio con poblaciones de otras regiones del país.

LITERATURA CITADA

Anagnostidis, K. y J. Komárek. 1985. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 1. Introduction. *Archiv für Hydrobiologie / Suppl.* 71, *Algological Studies* 38/39: 291–302.

Anagnostidis, K. y J. Komárek. 1988. Modern approach to the classification system of cyanophytes 3. Oscillatoriales. *Archiv für Hydrobiologie / Suppl.* 80, *Algological Studies* 50–53: 327–472.

Bennett, A. y L. Bogorad. 1973. Complementary chromatic adaptation in a filamentous blue-green alga. *The Journal of Cell Biology* 58: 419–435.

Branco, L. H. Z.; O. Necchi Jr. y C. C. Z. Branco. 2001. Ecological distribution of Cyanophyceae in lotic ecosystems of Sao Paulo State. *Revta. Brasil. Bot.* 24 (1): 99–108.

Carmona, J. 1990. *Ficoflora de manantiales de la Huasteca Potosina*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 105 pp.

Carmona, J. 1997. *Estudio florístico (taxonómico–ecológico–biogeográfico) de las rodófitas de agua dulce en la región central de México*. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 201 pp.

Centro Estatal de Estudios Municipales de Morelos. 1988. *Los Municipios de Morelos*. Secretaría de Gobernación y Gobierno del Estado de Morelos, México, 137 pp.

Coles, J. F. y R. C. Jones. 2000. Effect of temperature on photosynthesis–light response and growth of four phytoplankton species isolated from a tidal freshwater river. *Journal of Phycology* 36: 7–16.

-
- De Philippis, R., C. Sili, R. Paperi y M. Vincenzini. 2001. Exopolysaccharide-producing cyanobacteria and their possible exploitation: A review. *Journal of Applied Phycology* 13: 293:299.
- Desikachary, T. V. 1959. *Cyanophyta*. Indian Council of Agricultural Research. Monographs on algae, New Delhi, 686 pp.
- Ehling-Schultz, M. y S. Scherer. 1999. UV protection in cyanobacteria. *European Journal of Phycology* 34: 329–338.
- Falkowski, P. G. y Raven, J. A. 1997. *Aquatic photosynthesis*. Blackwell Science, Inc., U.S.A., 375 pp.
- Frémy, P. 1930. Les Myxophycées de l'Afrique equatoriale francaise. *Arch. Bot., Caen.* 3, Mém. 2, 508 pp.
- Frémy, P. 1934. Les Cyanophycées des Cotes d'Europe. *Mem. Soc. Nat. Mat.* 41: 1–236.
- Geitler, L. 1932. Cyanophyceae. En: *Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz* 14(2) (Dr.Kolkwitz, R. ed.). Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft m.b.H, 1196 pp.
- Geneviève M. Carr, Hamish C. Duthie y William D. Taylor. 1997. Models of aquatic plant productivity: A review of the factors that influence growth. *Aquatic Botany* 59: 195–215.
- Hach Company. 2000. *DR/2000 Spectrophotometer Instrument Manual*. U. S. A., 606 pp.
- Jeffrey, S. W. y G. F. Humprey. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochemistry of Physiology Pflanzen (BPP)*, Bd. 167, S. 191–194.

Johansson, C. 1982. Attachéd algal vegetation in running waters of Jamtland, Sweden. *Acta Phytogeographic Suecica* 71: 1–80.

Kaebnick, M. y B. A. Enhilan. 2001. Ecological and molecular investigations of cyanotoxin production. *FEMS Microbiology Ecology* 35: 1–9.

Komárek, J. 1994. Current trends and species delimitation in cyanoprokaryote taxonomy. *Archiv für Hydrobiologie Suppl.* 105 / *Algological Studies* 75: 11–29.

Komárek, J. 1998. Validity of the genus *Blennothrix* Kütz. 1843, and its position in the oscillatoriacean cyanoprokaryotes. En: *Anais IV Congreso Latino–Americano, II Reuniao Ibero–Americana y VII Reuniao Brasileira. Conservacao da biodiversidade e Novas Tecnologías: Promesas e Perigos* 1: 341–352.

Lee, R. E. 1980. *Phycology*. Cambridge University Press, U. S. A, 478 pp.

Montejano–Zurita, G. 1998. *Taxonomía de Cyanoprokaryota (Cyanophytas / Cianobacterias) epífitos del orden Chroococcales de la región central de México*. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 91 pp.

Montejano, G., J. Carmona–Jiménez y E. Cantoral–Uriza. 2000. Algal communities from calcarerous springs and streams in La Huasteca, central México: A synthesis. En: *Aquatic Ecosystems of Mexico: Status and Scope*. Ecovision World Monograph Series. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, 435 pp.

Montejano–Zurita, G., E. Á. Cantoral–Uriza y J. Carmona–Jiménez. 2002. *La Sierra Madre Oriental: un enfoque multidisciplinario*. Distribución de las algas de ambientes lóticós en la cuenca baja del río Pánuco.

Necchi, Jr., O. 1992. Macroalgae dynamics in a spring in São Paulo State, southeastern Brazil. *Archiv für Hydrobiologie* 124: 489–499.

Necchi Jr., O., L. H. Z. Branco y C. C. Z. Branco. 1996. Análise Nictemeral e sazonal de algumas variáveis limnológicas em um riacho no noroeste do estado de São Paulo. *Acta Limnológica Brasilensia* 8: 169–182.

Odum, E. P. 1969. *Ecología*. Editorial Interamericana, México, 566 pp.

Pinevich, A., H. C. P. Matthijs, S. G. Averina y O. V. Gavrilova. 1997. Picocyanophyte (cyanobacterium) from the boreal inland waters accumulates phycoerythrin as a major biliprotein. *Algological Studies* 87: 99–108.

Ramírez-Vázquez, M., Y. Beltrán-Magos, M. Bojorge-García, J. Carmona-Jiménez, E. A. Cantoral-Uriza y F. Valadez-Cruz. 2001. Flora algal del río La Magdalena, Distrito Federal, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 68: 45–67.

Secretaría de Programación y Presupuesto. 1981. *Síntesis geográfica de Morelos*. Secretaría de Programación y Presupuesto, México, 110 pp.

Sheath R. G. y J. A. Hambrook. 1988. Mechanical adaptations to flow in freshwater red algae. *Journal of Phycology* 24: 107–111.

Sheath, R. G. y K. M. Cole. 1990. Differential alcian blue staining in freshwater Rhodophyta. *British Phycological Journal* 25: 281–285.

Southwood, T. R. E. 1978. *Ecological methods, with particular reference to the study of insect populations*. Chapman and Hall, New York, 524 pp.

-
- Valadez-Cruz, F., J. Carmona Jiménez y E. A. Cantoral-Uriza. 1996. Algas de ambientes lóticos en el estado de Morelos, México. *Anales del Instituto de Biología*. Universidad Nacional Autónoma de México, México. Serie Botánica 67(2): 227-282.
- Valadez-Cruz, F. 1998. *Empleo de crecimientos algales para la caracterización de ambientes lóticos en la cuenca baja del río Amacuzac, Morelos*. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 116 pp.
- Vasiliev, Y. M. y M. S. Arabadzhi. 1981. *Geología general e histórica*. Editorial Mir, Moscú, 404 pp.
- Ville, C. A., E. P. Solomon, C. E. Martín, D. W. Martín, L. R. Berg, y P. W. Davis. 1992. *Biología*. Interamericana McGraw-Hill, México, 1404 pp.
- Watanabe, M. y J. Komárek. 1989. New *Blennothrix*-species (Cyanophyceae / Cianobacteria) from Nepal. *Bulletin of the National Science Museum*. Ser. B. 15(3): 67-79.
- Whitton, B. A. y M. Potts. 2000. *The Ecology of Cyanobacteria. Their diversity in time and space*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, 669 pp.
- Wyman, M. y P. Fay. 1986. Underwater light climate and the growth and pigmentation of planktonic blue-green algae (Cyanobacteria). I. The influence of light quantity. *Proceedings of the Royal Society of London*. B 227: 367-380.
- Young Lee D. y Yull Rhee G. 1999. Kinetics of growth and death in *Anabaena flos-aquae* (Cyanobacteria) under light limitation and supersaturation. *Journal of Phycology* 35: 700-709.

Zucchi, M. R. y O. Necchi Jr. 2001. Effects of temperature, irradiance and photoperiod on growth and pigment content in some freshwater red algae in culture. *Phycological Research* 49: 103–114.