

Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología



# Universidad Nacional Autónoma de México

# TAXONOMÍA Y DISTRIBUCIÓN DE CHARACEAE (CHLOROPHYTA) EN AMBIENTES LÓTICOS DE LA REGIÓN CENTRAL DE MÉXICO.

# T E S I S

que para obtener el grado académico de

Maestra en Ciencias del Mar y Limnología (Limnología)

# presenta

# MARIANA GUADALUPE CARTAJENA ALCÁNTARA

Director de tesis: Dr. Javier Carmona Jiménez

Comité tutoral: Dr. Gustavo Alberto Montejano Zurita

Dr. Orlando Necchi Junior

Dra. Elizabeth Ortega Mayagoitia

Dra. Gloria Vilaclara Fatjó

México D.F. 2007.



Universidad Nacional Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

#### DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

# **AGRADECIMIENTOS**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) por las becas otorgadas para la realización de este proyecto durante los semestres 2005-l a 2006-ll.

Agradezco al Dr. Javier Carmona Jiménez por su confianza en mí para invitarme a formar parte de su grupo de trabajo, por darme la oportunidad de iniciar el estudio de las caráceas, por su apoyo constante (personal y académico) y su interés durante todo el transcurso de este estudio.

A la Dra. Gloria Vilaclara Fatjó, por su asesoría y la disponibilidad de equipo para la determinación de materia orgánica en sedimentos mediante el método de pérdida por ignición pero sobre todo, por su interés, tiempo, comentarios y consejos los cuales se ven reflejados en el escrito final de esta tesis.

A la Dra. Elizabeth Ortega por su disposición para formar parte de mi Comité Tutoral y por las contribuciones de sus comentarios.

A los miembros del jurado Dr. Gustavo Montejano y Orlando Necchi por sus valiosas sugerencias y aportaciones al manuscrito final.

A la Dra. Silvia Espinoza Matías por su asesoría en la preparación y la toma de fotografías de las oosporas al microscopio electrónico de barrido.

A la M. en C. Mayumi Cabrera y el Ing. Noé Santillán por su apoyo en el análisis del tamaño de grano del sedimento.

A las M. en C. Rocío Ramírez Rodríguez y Miriam Bojorge por su ayuda en las actividades de campo.

## DEDICATORIA

A mis viejos amigos, aunque hemos seguido caminos distintos nos unen los momentos compartidos en nuestra querida prepa 5: Elena, Carlos, Gustavo y Arturo.

Lílía, Yumí, Rosa y Leo. Con quienes disfrute los descansos entre clases, las horas en la biblioteca y el gusto por la Biología.

Por que no todo en el posgrado es trabajo: Claus, Sócrates, Alelí, Lízbeth, Eríka yjulián.

A Mónica y Virgínia por nuestras idas de pinta y los buenos ratos pasados.

A mis queridas Abrílucha y Aríadua quienes me recuerdan que el levantar la voz ante las injusticias es el primer paso para transformar las cosas.

Aún cuando nos hemos separado existe un cariño por nuestra amistad: Cecílía

, Gaby, Víctor, Eva, Verónica, Rosa y Pancho.

A mis apreciables y nunca igualables amigochos, compañeros de trabajo y sano esparcimiento: a mis hermanitos académicos menores Rocío y Oscar. Míríam, Itzel y Karína por nuestra amistad en desarrollo y a todos los compañeros con quienes he compartido numerosas horas de trabajo en nuestro querido (y en vías de extinción) laboratorio de Ficología.

A mi papá por su apoyo y ejemplo de disciplina, trabajo y lucha, a mi mamíchí por su amistad y apoyo y a mis queridos hermanos con trayectorias de cometa. A Fanny y Almendra por ser bebesitas promesa con luz propia. Y como los últimos son los primeros a la persona que ha cambiado mi vida, con quién comparto alegrías, tristezas y promesas: mi amado Juan.

# I. INTRODUCCIÓN

1.1. Características generales de la familia Characeae	1
1.2. Esquemas de clasificación	4
1.3. Distribución de la familia Characeae	.15
1.4. Antecedentes	.16
1.5. Hipótesis y objetivos	.17
II. MATERIAL Y MÉTODOS	.18

# III. RESULTADOS

## A. TAXONOMÍA

3.1. Clave y descripción de las especies	.24
3.2. Caracteres morfométricos del género <i>Chara</i>	41
3.3 Caracteres morfológicos del género <i>Chara</i>	.65
3.4. Caracteres morfométricos del género Nitella	71
3.5. Caracteres morfológicos del género <i>Nitella</i>	85

# B. CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL Y DISTRIBUCIÓN

3.6. Físico—química del agua	.90
3.7. Análisis del substrato	.90
3.8 Distribución	95

# IV. DISCUSIÓN

4.1. Taxonomía	96
4.2. Caracterización ambiental y distribución	100

V. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	103
VI REFERENCIAS	105
VII. GLOSARIO	114

## RESUMEN

Se estudiaron 9 poblaciones de caráceas en 6 ríos de primer y segundo orden en la región central de México (RCM). El análisis de caracteres taxonómicos delimitó tres especies de Chara (C. haitensis, C. zeylanica vor. diaphana, C. vulgaris vor. nitelloides) y dos especies de Nitella (N. furcata var. sieberi y N. tenuissima var. tenuissima). Los caracteres más importantes para reconocer a las especies de Chara fueron la forma-ápice de las células de la corónula, y formaornamentación de oospora. Asimismo, la posición de nodos fértiles y número de segmentos corticados de la rama fueron empleados por primera ocasión como caracteres diagnósticos. Las especies de Nitella pudieron distinguirse a partir de la forma y dimensión del dactilo, diámetro del glóbulo y forma-ornamentación de oosporas. Las caráceas estuvieron presentes en ríos cálidos (≥ 23 °C), pH neutro a ligeramente básico, agua dura (conductividad ≥816 µS; alcalinidad total 134—667 mgl-1) y dominancia de bicarbonato y sulfato. Los crecimientos estuvieron asociados a baja velocidad de corriente ( $\leq 6$  cm s-1), profundidad somera ( $\leq 43$ cm) y substrato limoso a arenoso con alto porcentaje de materia orgánica. Las especies se encontraron con amplio intervalo de radiación incidente (340-2234 µmol fotones m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>) excepto N. furcata var. sieberi que se recolectó en sitios sombreados (1–2  $\mu$ mol fotones m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>). Las poblaciones se distribuyeron en regiones tropicales y subtropicales de la RCM con mayor abundancia en la estación de secas. El ambiente de las poblaciones mexicanas coincide y amplia los reportes previos en otras regiones del mundo.

# I. INTRODUCCIÓN

## 1.1. CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LA FAMILIA CHARACEAE

Las caráceas son algas macroscópicas comunes en cuerpos de agua continentales en zonas tropicales y templadas. A menudo sus crecimientos cubren grandes extensiones de la rivera de lagos, humedales, ríos, manantiales y cuerpos de aguas artificiales (Zaneveld 1940; Wood 1970; Graham & Wilcox, 2000).

El talo de las caráceas es complejo, el cauloide y las ramas consisten en una serie alternada de células nodales discoidales y de internodos largos y cilíndricos. La porción basal del talo está unida al substrato por medio de los rizoides. Los rizoides son geotrópicos positivos, sin pigmentación y crecen hacia abajo. Cerca de su ápice contienen vacuolas con sulfato de Bario las cuales se asocian con su respuesta a la gravedad. El eje principal llamado cauloide muestra crecimiento apical constante en tanto que las ramas muestran crecimiento determinado (Graham & Wilcox, 2000).

Las células internodales pueden alcanzar longitudes de 15 cm y contienen alrededor de 100 núcleos, éstos últimos son producidos por replicación amitótica de un núcleo original. Los cloroplastos son discoidales, sin pirenoides y están dispuestos en hileras. El contenido de las células internodales está ocupado en gran parte por una vacuola central; el citoplasma ubicado en la periferia de la vacuola exhibe un movimiento longitudinal continuo resultado de la actividad de las microfibrillas de actina. A este movimiento se le conoce como ciclosis y es característico de este grupo (Lee, 1999).

El tipo de reproducción es oógama; esta reproducción involucra la formación de un cigoto latente llamado oospora. Los órganos sexuales de las caráceas son los más complejos entre todas las clorofitas; se componen por varios tipos de células estériles que recubren a los gametangios. Los órganos sexuales femeninos o nóculos están compuestos por células espirales, células de la corónula y la oosfera en tanto que los órganos masculinos o glóbulos están formados por 4 u 8 células

2

escudo, células manubrio y filamentos anteridiales (Hoek et al. 1995; Lee, 1999). Dentro de esta familia hay especies monoicas y dioicas. En las monoicas los gametangios pueden estar juntos (conjuntos) o separados (sejunctos) (Proctor et al. 1971; Cáceres, 1978). Su ciclo de vida es monofásico diploide, el gametofito es haploide y constituye la fase dominante. Los gametos son oógamos: los anterozoides son biflagelados y la oosfera es sésil (Pickett, 1975; Graham & Wilcox, 2000). La fase diploide está representada por el cigoto también llamada oospora. Esta estructura sirve como estructura de resistencia; una vez desprendida del talo cae al sedimento, en él las oosporas pasan por un proceso de latencia (Guerlesquin, 1990; De Winton et al. 2004). Se sugiere que la meiosis es el primer proceso que inicia la germinación seguido de una serie de divisiones celulares que dan origen a las células rizoidales y a los internodos del talo. Sin embargo, no existen trabajos que reporten la observación de los cromosomas meióticos (Guerlesquin, 1990). A la etapa de talo juvenil se le llama protonema. Dicha etapa la presentan también las briofitas y es uno de los caracteres por los cuales estos 2 grupos han sido relacionados filogenéticamente (Guerlesquin, 1990; Mishler et al. 1994).

Las caráceas también se reproducen por mecanismos asexuales. Se sugiere que las poblaciones europeas de *C. canescens* se reproducen mediante partenogénesis puesto que no se han encontrado gametangios masculinos (Guerlesquin, 1990). En tanto que para las caráceas de lagos montañosos los bulbillos son una forma de reproducción asexual común (Kasaki, 1964).

En base a la permanencia de las poblaciones a lo largo del año los tipos ciclos de vida reportados para las caráceas son el monoico anual, el dioico anual y el dioico perenne. Estos ciclos fueron descritos en base a parámetros como las tasas de mortalidad, las tasas de crecimiento, la vida media de los talos, la producción de gametangios y la época de germinación de las oosporas (Casanova & Brock, 1999). Las fases principales del ciclo de vida se esquematizan en la figura 1.

3



Figura 1. Esquema general del ciclo de vida de las caráceas (monofásico diploide), mostrado para el género Chara (dibujo tomado de Kasaki, 1964). En todo el ciclo predomina el esporofito. Según las especies, en los talos monoicos los gametangios pueden estar juntos o separados. Después de la fecundación, las oosporas maduras se desprenden del talo y caen hacia el sedimento en donde pueden permanecer en latencia o germinar para dar origen a un talo juvenil. La reproducción asexual se puede llevar a cabo en cualquier momento del desarrollo del talo por fragmentación del talo y en algunos casos por la producción de bulbillos 0 partenogénesis.

### 1.2. ESQUEMAS DE CLASIFICACIÓN

En la actualidad no existe mayor dificultad en reconocer a las caráceas como integrantes de la división Chlorophyta. Sin embargo existen discrepancias en su ubicación a nivel de clase: Hoek *et al.* 1995 consideran a las caráceas como una clase de la división Chlorophyta mientras que en función de sus semejanzas moleculares y ultraestructurales Lee (1999) y Graham & Wilcox (2000) agrupan a las caráceas dentro de la misma clase que los órdenes Krebsormidiales, Zygnematales y Coleochaetales En el resto de los taxa supragenéricos no se reporta ninguna problemática en su delimitación.

La familia Characeae está compuesta por 2 tribus, 6 géneros y alrededor de 81 especies (Wood & Imahori 1965; Sakayama *et al.* 2005). De acuerdo con Wood & Imahori (1965) la familia Characeae Ag. está compuesta por las tribus Chareae y Nitelleae. Éstas se distinguen por el número de células e hileras de la corónula y el grado de ramificación. Dentro de la primera tribu se encuentran los géneros *Chara, Lychnothamnus* y *Lamprothamnium*. En la segunda tribu están los géneros *Nitellopsis, Tolypella* y *Nitella* (Tabla 1). Los criterios diagnósticos a nivel de género son la presencia de corticación, el tipo de ramas, la forma de la oospora en vista lateral, el grado de furcación de las ramas, la posición del gametangio femenino con respecto al gametangio masculino, el número de hileras de los estipuloides, la cantidad de estipuloides por rama, la sexualidad del talo (Wood & Imahori, 1965).

La delimitación de las especies de esta familia está basada en el uso de caracteres vegetativos (Zaneveld, 1940; Allen, 1954; Wood & Imahori, 1965; Wood, 1970), reproductivos (Groves, 1920; Cáceres, 1975; Proctor, 1971), citológicos (Tindall & Sawa, 1964; Cáceres, 1978), la ornamentación de las oosporas (Groves & Bullock, 1920; Cáceres, 1978; Sakayama *et al.* 2004, 2005) y caracteres moleculares (Sakayama *et al.* 2004, 2005).

A continuación se hará una síntesis sobre los principales trabajos taxonómicos para la familia Characeae.

5

Groves & Bullock (1920) publicaron un trabajo florístico sobre las caráceas de Inglaterra. Para cada especie realizaron una descripción general breve en la cual no considera los caracteres morfométricos vegetativos. Los aportes de este trabajo fueron la consideración de los caracteres de la oospora para distinguir a las especies, el planteamiento de los principales problemas taxonómicos de cada taxón y la información ambiental y de distribución para cada especie.

Zaneveld (1940) es un trabajo taxonómico que incluye información ambiental acerca de las caráceas de Malasia y países aledaños. En su introducción retoma las propuestas sobre la distribución de las especies de caráceas en base al tipo de clima, ambiente y altitud. Es el único autor que destaca las especies descritas para ambientes lóticos y que describe los tipos de cuerpos de agua de estos ambientes en los cuales podemos encontrar poblaciones de caráceas. Además en la descripción de cada especie enlista los ambientes reportados para cada taxón. En lo que respecta a la parte taxonómica la mayor parte de los caracteres que emplea son vegetativos, de las estructuras reproductoras sólo considera las dimensiones.

Wood & Imahori (1965). Esta revisión comprende una síntesis de todos los trabajos realizados sobre la taxonomía de caráceas. Para estos autores las especies de caráceas son muy variables morfológicamente como una respuesta a su presencia en distintas condiciones ambientales. Por ello en su sistema de clasificación los caracteres para delimitar especies son amplios, por ejemplo los talos pueden ser monoicos o dioicos, la corteza diplóstica o triplóstica, las espinas rudimentarias a muy desarrolladas. Además en las descripciones reduce la distribución geográfica a los países con reportes de cada taxón sin agregar información ambiental. Para él la ornamentación de la oospora no es un criterio útil para delimitar a las especies. La clasificación y los taxa incluidos en los géneros *Chara* y *Nitella* se presentan en la tabla 2 y los caracteres para distinguir a nivel de especies se desglosan en las tablas 3 a 6.

6

Tribu	Subtribus	Géneros	Subgéneros	Secciones	Subsecciones -		
Chareae	Charinae	Chara	Chara	Chara	Chara y Hartmania		
				Desvauxia			
				Grovesia	Grovesia, Kuetzingia y Willdenowia		
				Charopsis			
			Charopsis	Agardhia	Agardhia, Braunia y Wallmania		
		Lamprothamnium					
		Lychnothamnus					
	Nitellopsinae	Nitellopsis					
A.//. //					Secciones		
Nitelieae		Nitella	Nitella	Nitella, Rajia Knightia, Brownia, Riddellia y Palia.			
			Hyella				
			Tieffallenia	Tieffallenia,Gi Vogania,Pers	ioallenia, Earthya,Decandollea, Muelleria, cona, Migularia e Incertae.		
		Tolypella			Tolypella y Rothia		

Tabla 1. Taxa incluidos en la familia Characeae (Wood & Imahori, 1965).

Tabla 2. Situación taxonómica de los taxones infragenéricos de Chara y Nitella (Wood & Imahori, 1965).

Tribu	Subtribus	Géneros	Subgéneros	Secciones	Subsecciones	Criterios taxonómicos para la delimitación de los taca
Chareae	Charinae	Chara	Chara	Chara	Chara y Hartmania	Tribu. El número de hileras y células de la corónula, el grado de ramificación de las ramas y la presencia de varios tipos de células vegetativas.
				Desvauxia		Subtribus. El grado de desarrollo de los estipuloides, el número de bracteas por nodo,
						la presencia de bracteas anteriores y posteriores, el número de segmentos por rama,
				Grovesia	Grovesia,	el grado de corticación de las ramas, la sexualidad del talo, la presencia de bulbillos y
					Kuetzingia y Willdenowia	la forma de las células de la corónula.
	Nitellopsinae		Charopsis	Charopsis		Géneros. El desarrollo de la corteza en el talo, el número y la posición de las hileras de
						los estipuloides en relación con el número de ramas, la sexualidad del talo y la posición de los gametangios.
						Subgéneros. El número de hileras de los estipuloides, el grado de corticación del talo,
				Agardhia		el número de segmentos por rama y el tamaño de los estipuloides con respecto al
					Agardhia,	diámetro de las ramas.
					Braunia y Wallmania	Secciones. El número de células corticales primarias y la presencia de corteza en el segmento basal.
						Subsecciones. La disposición de las espinas y el tipo de corteza del segmento basal y en las ramas.
Nitelleae		• • • •	Nitella	Nitella, Raija,		Géneros. El grado de ramificación de las ramas, la presencia del rayo central
		Nitella		Knightia, Brownia, Riddellia, Palia, Incertae		percurrente, la posición del glóbulo y la forma en vista lateral de la oospora.
			Hyella			Subgéneros. El número de células del dactilo y el grado de ramificación de las ramas.
			Tieffallenia	Tieffallenia,Gioallenia, Earthya,Decandollea, Muelleria,Vogania, Persona, Migularia, Incertae.		Secciones. El tipo de ápice, la presencia de hinchamiento de las células espirales del nóculo, el tipo y grado de ramificación, la producción de mucílago, la ornamentación de la pared de la oospora, la longitud del talo, la presencia de cabezuelas y la presencia de eje central percurrente.

Proctor (1970, 1971, 1980, 1990; Proctor et al. 1971; Grant & Proctor, 1972) y Soulié (1999) plantearon nuevos criterios para clasificar a las especies de Chara de la subsección Willdenowia. Los caracteres que plantearon fueron la capacidad de entrecruzamiento entre poblaciones que en principio pertenecen a especies diferentes, el uso de caracteres reproductivos como la sexualidad del talo, el número y forma de las células escudo del gametangio masculino, la posición de los gametangios, la fertilidad del nodo basa, la determinación del número cromosómico. La caracterización de las especies la complementan con la distinción entre especies presentes en cuerpos de agua temporales y aquellas en cuerpos de agua constante. Los caracteres vegetativos que incluyen para delimitar especies. los caracteres vegetativos que toman en cuenta para delimitar a las especies de esta subsección son el tamaño del talo y la disposición de las bracteas. No obstante estos autores se enfocan sólo a las especies de una subsección del género Chara y a especies aisladas como Chara vulgaris, Chara contraria y Chara globularis) junto con la ausencia de descripciones morfológicas de las especies.

Ve	getativos	Reproductivos
1. Longitud del talo	19. Diámetro bractea segmento apical	1. Sexualidad
2. Longitud del verticilo	20. Longitud bractea en nodo fértil	2. Nodos fértiles
3. Diámetro del verticilo	21. Diámetro bractea en nodo fértil	3. Posición de gametangios
4. Ramas totales	22. Longitud bractea nodo vegetativo	4. Pedúnculo en los gametangios
5. Longitud de la rama	23. Diámetro bractea nodo vegetativo	5. Número de bracteolas
6. Segmentos por rama	24. Disposición de las espinas	6. Longitud bracteola
7. Longitud de internodo	25. Disposición de las bracteas	7. Diámetro de la bracteola
8. Diámetro del internodo	26. Longitud de las espinas	8. Forma del nóculo
9. Número de estipuloides	27. Diámetro de las espinas	9. Longitud del nóculo
10. Número de células corticales	28. Diámetro células corticales 1rias	10. Diámetro del nóculo
11. Número bracteas por nodo	29. Diámetro células corticales 2rias	11. Número de células espirales
12. Longitud del segmento basal	30. Desarrollo corteza en el segmento basal	12. Tipo de corónula
13. Diámetro del segmento basal	31. Número hileras de estipuloides	
14. Diámetro estipuloides superiores	32. Número de células corticales 2rias	
	con respecto al número de células primarias.	
15. Longitud de estipuloides inferiores	33. Núm. células corticales con respecto	
	al número de ramas	
16. Diámetro de estipuloides inferiores	34. Forma y ápice de bracteas	
17. Longitud célula segmento apical	35. Forma y ápice de bracteolas	
18. Diámetro célula segmento apical	36. Forma y ápice de espinas	
19. Longitud bractea segmento apical	37. Forma y ápice de estipuloides	

# Tabla 3. Caracteres delimitativos para las especies y variedades de Chara.

Carácter	Estados de carácter
1. Sexualidad	Monoica o dioica
2. Disposición de las espinas	Solitarias o agregadas
3. Disposición de las bracteas	Unilaterales o verticiladas
4. Desarrollo corteza en el segmento basal	Ausente (gimnópoda), incipiente, desarrollada (fleópoda)
5. Número hileras de estipuloides	Una (haplostéfana) o dos (diplostéfana)
6. Núm. células corticales 2rias con respecto	Una (haplóstica), dos (diplóstica), triplóstica
al número de células primarias	
7. Forma de bracteas,	Cilíndricas, papiladas, lanceolada, piramidal
8. Forma de bracteolas	Cilíndricas, lanceoladas
9. Ápice de bracteas, bracteolas	Acuminado, agudo, alantoide, apiculado
10. Forma espinas y estipuloides	Cilíndricos, lanceolados, globosos
11. Ápice de espinas y estipuloides	Acuminado, agudo, alantoide,
12. Posición de gametangios	En el mismo nodo (conjuntos) o separados (sejunctos)
13. Número de bracteolas	Dos, cuatro, más de cuatro
14. Longitud bracteola	Menor, igual o mayor al nóculo
15. Forma del nóculo	Orbicular, ovoide, ovado, globoso
16. Tipo de corónula	Divergente o connivente

Tabla 4. Caracteres y sus estados de carácter del género Chara (Wood & Imahori, 1965).

	Vegetativos	Reproductivos
1. Longitud del talo	17. Forma de las células del dactilo	1. Sexualidad
2. Longitud del verticilo	18. Ápice del dactilo	2. Orientación de gametangios en la rama
3. Diámetro del verticilo	19. Longitud del internodo	3. Posición de gametangios en los nodos
4. Número ramas totales	20. Diámetro del internodo	4. Pedúnculo en los gametangios
5. Número de ramas fértiles	21. Dactilos por rayo	5. Forma del nóculo
6. Número ramas estériles	22. Rayo central percurrente	6. Longitud del nóculo
7. Número de ramas 1rias	23. Longitud penúltima célula dactilo	7. Diámetro del nóculo
8. Ramas 1rias sin furcacion	24. Diámetro penúltima célula dactilo	8. Número de células espirales
9. Número de ramas 2rias	25. Longitud última célula del dactilo	9. Tipo de corónula
10.Número de ramas 3rias	26. Diámetro última célula del dactilo	10. Longitud de hilera superior con respecto
		a la hilera inferior de la corónula
11. Ramas 2rias sin furcación	27. Longitud última célula del dactilo	11. Forma oospora
12. Longitud de la rama	28. Diámetro última célula del dactilo	12. Color de la oospora
13. Tipo de ramificación		13. Longitud de la oospora
14. Formación de cabezuelas		14. Diámetro oospora
15. Tipo de ramas		15. Número de estrías
16. Tipo de dactilo		16. Ornamentación de la pared de oospora
		17. Longitud del glóbulo
		18. Diámetro del glóbulo

Tabla 5. Caracteres delimitativos para las especies del género Nitella (Wood & Imahori, 1965).

Carácter	Estados de carácter
1. Sexualidad	Monoica o dioica
2. Cabezuelas	Presentes o ausentes
3. Ramificación	Monopodial, simpodial, dendroide
4. Tipo de ramas	Iguales (homóclemas) o distintas (heteróclemas)
5. Rayo central percurrente	Presente o ausente
6.Tipo de dactilo	Unicelular, bicelular, tricelular o pluricelular
7. Ápices del dactilo	Confluente, mucronado, alantoide, apiculado, acuminado, agudo
8. Forma de las células del dactilo	Cilíndricas, trapezoidal,
9. Orientación de gametangios en la rama	Basal o en las siguientes furcaciones
10. Posición de gametangios	En el mismo nodo (conjuntos) o separados (sejunctos)
11. Pedúnculo en los gametangios	Presente o ausente
12. Forma del nóculo	Orbicular, ovoide, ovado, globoso, con células apicales
	hinchadas o con hinchamiento distal
13. Tipo de corónula	Divergente o connivente
14. Forma oospora	Ovada, orbicular, ovoide, elíptica (comprimida)
15. Color de la oospora	Negra, café, café rojiza, amarillenta.
16. Forma del borde la las estrías	Leiopirena (bordes sin volumen), crestas bajas,
	estrías con rebordes, paquigira (con crestas prominentes)
17. Tipo de ornamentación de la pared	Granulada ( fina hasta irregular), papilada, reticulada, con perforaciones
18. Número de células escudo	Cuatro (tetraescudadfo) u ocho (octaescudado)

Tabla 6. Caracteres y sus estados de carácter del género Nitella.

Cáceres (1973, 1975, 1978, 1985) llevó a cabo estudios sobre las caráceas argentinas donde consideró caracteres taxonómicos vegetativos y reproductivos. En sus trabajos delimita especies similares morfológicamente en base a caracteres morfológicos finos entre los cuales se cuentan las dimensiones y el tipo de ornamentación de la oospora. Además sus descripciones abarcan la distribución geográfica de cada especie. La limitante de los estudios de este autor es la carencia de una descripción ambiental de los sitios argentinos con caráceas.

Bicudo (1972) presentó descripciones del género Chara, su distribución geográfica y caracterización ambiental de las especies brasileñas del género Chara. Posteriormente Vieira et al. (2002, 2003) realizaron trabajos sobre las especies de los géneros Chara y Nitella. En estos estudios describieron las especies de caráceas de ambientes lóticos con información detallada sobre los parámetros ambientales y microambientales, plantean los problemas taxonómicos de cada especie y proponen el uso de otros caracteres como la secuenciación molecular y la determinación del número cromosómico para diferenciar a las especies. Para el género Nitella ellos concluyen que los caracteres vegetativos se translapan y por ello no son útiles para caracterizar a las especies. Estos autores mencionan el tipo de ornamentación de la oospora pero no realizaron una caracterización de la misma. Quizás la determinación de los caracteres de la oospora sea útil para resolver algunos de los problemas taxonómicos de las especies de caráceas brasileñas.

En las últimas décadas se ha tratado de resolver los problemas taxonómicos de las especies de caráceas en base al estudio de las características de las oosporas. Para algunos casos se concluye que los caracteres de la oospora no son suficientes para delimitar a las especies y recomiendan que sean empleados con los caracteres morfológicos tradicionales mientras que en otros la combinación de los caracteres de la oospora y la secuencia del gen rbcL de la subunidad larga de la RUBISCO trabajos representan un buen indicio del uso de otros caracteres para delimitar a las especies y taxa infraespecíficos (Mandal *et al.* 1995; Mandal & Ray, 1999; Soulié, 1999; Sakayama *et al.* 2004, 2005). El

14

inconveniente de estos trabajos es la carencia de descripciones morfológicas de las especies y de información ambiental.

Por todo lo anterior, queda en evidencia que parte de la problemática de determinar a las especies de la familia Characeae reside en la falta de estudios que integren criterios taxonómicos morfológicos vegetativos y reproductivos, ambientales, citológicos y moleculares.

## 1. 3. DISTRIBUCIÓN DE LA FAMILIA CHARACEAE

La distribución de las especies de caráceas se ha relacionado con diferentes factores: la altitud, el tipo de ambiente (lótico o léntico), el contenido de sales del agua, la temperatura, el contenido de nutrientes y su ubicación geográfica (Zaneveld, 1940; Kasaki, 1964; Whitton & Brock, 2002; Borisova, 2005). Por ejemplo: *Chara vulgaris* y *Chara contraria* son especies de amplia distribución (Blazencic & Temniskova 1991), en tanto que la flora de carofitas de Australia está compuesta por un porcentaje alto de especies endémicas (Wood, 1970; García, 1999). *N. opaca* y *N. translucens* están presentes en lagos ácidos; *C. aculeolata* en cuerpos de agua oligotróficos; *N. hyalina* es una especie salina y *C. hispida* es reportada para estuarios y lagunas costeras (Kasaki, 1964; Menéndez & Sánchez, 1998; Whitton & Brock, 2002).

Los géneros con mayor número de especies son *Chara* y *Nitella*. De este último, las especies se distribuyen en cuerpos de agua de pH ligeramente ácidos mientras que las especies de *Chara* son usualmente neutrofilas a basófilas (Zaneveld, 1940; Vaidya, 1966; Graham & Wilcox, 2000). El género *Lamprothamnium* es descrito como eurihalino mientras que algunas especies de *Chara* están presentes en lagos salinos tales como *C. canescens* y *C. halina* (Langangen, 1993; García, 1993).

Las caráceas también presentan una distribución estacional. En el caso de la región de Malasia su distribución es función de los largos periodos de secas y la temporada de lluvias corta (Zaneveld, 1940). Por otro lado, los lagos japoneses fueron clasificados como de montaña, intermedios y tropicales. En este caso es la temperatura del agua fue la que determinó la distribución de las especies (Kasaki, 1964). También debe considerarse la distribución de las caráceas a nivel local. Se ha reportado su distribución extensa en los lagos de Japón (Kasaki, 1964), en lagos de Australia (García, 1999) y en ríos brasileños (Vieira *et al.* 2002) y poco frecuente para ambientes de Norteamérica (Choudhary & Wood, 1963), Francia (Bornette *et al.* 1996) y Arabia Saudita (Hussain *et al.* 2003).

#### 1.4. ANTECEDENTES

En la Región central de México (RCM) y en la cuenca baja del río Pánuco se han recolectado 429 localidades, para 15 de ellos se registraron crecimientos del género Chara y Nitella (3.5 %) (Cantoral, 1990; Valadez, 1998; Novelo, 1998; Montejano et al. 2000). En la Cuenca Baja del río Pánuco se han reportado 233 especies de algas en 35 localidades; el 9.5% de ellas (22 especies) fueron clorofitas filamentosas, 3 de las cuales son caráceas: Nitella tenuissima, Chara globularis, Chara vulgaris (1.3%). Asimismo, se reportó la presencia de las especies Chara canescens en Los Manantiales y Nitella flexilis en La Fundición, ambas en el estado de Morelos (Valadez, 1991; Beltrán, 2002;). Los registros de estas especies se han hecho en trabajos con enfoque florísticos, libretas de campo y tesis de licenciatura. Sin embargo, en general se desconoce gran parte de la biología de las especies de caráceas en México y tampoco se cuenta con información ambiental. Además, en muchos casos no existen descripciones de las especies y las determinaciones son incorrectas o dudosas. En suma, su distribución restringida y la falta de entrenamiento en el reconocimiento de las especies de caráceas ha dificultado el avance en el conocimiento del grupo.

#### 1.5. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS.

#### HIPÓTESIS

Es posible caracterizar a las especies de caráceas a partir de los caracteres morfológicos de importancia taxonómica.

#### OBJETIVO GENERAL

Analizar la morfología (vegetativa y reproductiva) de las poblaciones de caráceas presentes en ambientes lóticos de la RCM.

#### OBJETIVOS PARTICULARES

Analizar la variación de los caracteres taxonómicos morfológicos y morfométricos (vegetativos y reproductivos) de las poblaciones de *Chara* y *Nitella*.

Caracterizar los parámetros ambientales y microambientales de las poblaciones de caráceas.

Describir la distribución de caráceas en la RCM.

## II. MATERIAL y MÉTODOS

Se estudiaron 6 ríos de primer a tercer orden ubicados entre los paralelos 18º: y 22º de latitud N y los meridianos 99° y 100° de longitud O y altitud de 120 a 1250 msnm (Fig. 2, tabla 7). Para cada sitio se registraron los datos de pH, conductividad específica (K<sub>25</sub>), temperatura del agua (con un conductímetro marca Conductronic PC-18) y oxígeno disuelto (con un oxímetro YSI-51B). En cada crecimiento se tomaron datos de velocidad de corriente (medidor Swoffer 2100), subacuático de radiación radiación incidente con un sensor plano fotosintéticamente activa (PAR, marca Li-Cor LI-1000) y muestras del substrato. Las muestras fueron preservadas con glutaraldehído al 2.5% neutralizada con bicarbonato de sodio y depositadas en el herbario FCME (Holmgren *et al.* 1976). Para la descripción y delimitación de todas los taxa se consultó la distribución y la diagnosis de los trabajos taxonómicos disponibles (Groves & Bullock, 1920; Zaneveld, 1940; Bicudo, 1972; Cáceres, 1978; Moore, 1979; Mann, 1989; Khoja & Hussain 1990; Ray et al. 1990; Mandal et al. 1995; Mandal et al. 1999; Vieira et al. 2002, 2003).

En cada sitio de colecta se tomaron muestras de agua para determinar los nutrimentos y iones mayores con base a Greenberg *et al.* (1985) y ASTM (1989). Todas las muestras se transportaron en frío (4°C) y obscuridad. El análisis de nutrimentos se realizó con el analizador de flujo segmentado en el laboratorio de Biogeoquímica Acuática del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, uNAM a cargo del Hidrobiólogo Sergio Castillo Sandoval. Los nutrimentos evaluados fueron fósforo reactivo (P-PO<sub>4</sub><sup>3</sup>) a través del método de reducción del ácido molibdofosfórico a fosfomolibdeno azul (intervalo de concentración 0.05-4 µat-g L<sup>-1</sup>); nitrógeno como nitritos (N—NO<sub>2</sub>) por medio del método de diazotización con sulfamilamida (intervalo de concentración 0.1-20 µat L<sup>-1</sup>); nitrógeno como amonio (N—NH<sub>4</sub>+) por la reacción de Berthelot azul de endofenol, intervalo de concentración 0.2-20 µat L<sup>-1</sup>) y sílice como SiO<sub>2</sub> por la conversión del ácido silico a ácido  $\beta$ -silicomolibdico y su reducción a molibdeno azul (intervalo de concentración a molibdeno azul (intervalo de concentración 0.2-140 µat L<sup>-1</sup>).

La determinación de iones mayores se llevo a cabo en el laboratorio de Química Analítica en el Instituto de Geofísica, UNAM a cargo de la Dra. María Aurora Armienta. Los iones evaluados fueron carbonatos mediante el método de titulación, los cloruros a través del método argentométrico, la dureza con el método titulométrico del EDTA y el sodio y potasio por medio del método espectrofotométrico de absorción atómica.

El substrato se caracterizó en base al tamaño de grano, el porcentaje de materia orgánica y el porcentaje de carbonatos. La determinación del tamaño de grano fue realizada por la ingeniera geóloga Mayumi Cabrera y el ingeniero Noé Santillán. El método realizado fue la separación en tamizado de la fracción arena—limo—arcilla (intervalos de ¼  $\varphi$ ) y se presentaron como tamaño gráfico promedio (Mz) (Folk 1974). La determinación del porcentaje de carbonatos (% C) y de materia orgánica (% MO) se realizó en el laboratorio de Paleolimnología en el Instituto de Geofísica mediante el método de pérdida por ignición (Heire *et al.* 2001; Beaudoin, 2003; Shuman, 2003; Boyle, 2004).

El análisis morfológico y morfométrico incluyó los caracteres considerados con importancia taxonómica a nivel genérico y específico (Wood & Imahori, 1965; Wood, 1970; Bicudo, 1970; Proctor, 1971; Khoja & Hussain, 1990; Soulié, 1999). En general se observaron 5 talos por población, la observación y el registro fotográfico se realizaron con un microscopio Olympus BX51 con sistema de microfotografía SC35. El número de réplicas de los caracteres morfométricos se delimitó en función de la ecuación n = (s /E x)<sup>2</sup>; donde s= desviación estándar; E = error estándar predeterminado (en este caso, 0.05) y  $\overline{x}$  = promedio (Southwood 1978). Los datos de los caracteres morfométricos se procesaron con las pruebas estadísticas no paramétricas Kruskal-Wallis y Mann-Whitney con el paquete SPSS v.12. El análisis de cluster y el de componentes principales se llevaron a cabo con los paquetes estadísticos JMP v. 3.2.2. y MVSP 3.1, respectivamente.



Fig. 2. Ubicación de las localidades: 1. Itzamatitlán; 2. Río Salado; 3. El Meco; 5. Micos; 6. Los Manantiales

#### Tabla 7. Ubicación de las localidades estudiadas.

	5			9 .				
Localidad y fecha	Altitud	Latitud	Longitud	Estado	Municipio	Substrato <sup>1,2</sup>	Clima <sup>3</sup>	Sistema Hidrológico.
colecta	s.n.m	(Grado, mi	nutos, segundos)					
1. ltzamatitlán 24.04.2005	1250	18 53 99	99 24 24	Morelos	Yautepec	Limo, arena y grava <sup>1</sup>	A (w₀)w	Río Yautepec, Bajo Amacuzac
2. Río Salado 5.06.2005	920	18 55 39	99 08 522	Morelos	Amacuzac	Riolita, ignimbrita <sup>1</sup>	A (w <sub>o</sub> )w	Río Amacuzac, Alto Amacuzac
3. El Meco 20.05.2005	300	21 56 24	100 52 100	San Luis Potosí	Cd. Maíz	Calizas con lutitas y areniscas² .	(A)C(m)(w)	Río El Salto, Bajo Pánuco
4. Micos 20.05.2005	120	22 6 5	99 9 18	San Luis Potosí	Cd. Maíz	Calizas con lutitas y areniscas².	(A)C(m)(w)	Río El Salto, Bajo Pánuco
5. El Salto 20.05.2005	400	22 35	99 24 24	San Luis Potosí	Cd. Maíz	Calizas con Iutitas y areniscas².	(A)C(m)(w)	Río El Salto, Bajo Pánuco
6. Los Manantiales 18.10.2001 8.11.2005	800	18 55 39	99 00 37	Morelos	Tlalquiltenalgo	Riolita, ignimbrita <sup>1</sup>	A (w <sub>o</sub> )w	Río Amacuzac, Bajo Amacuzac

<sup>1</sup>. Secretaria de Comercio y Fomento Industrial (2000); 2 Secretaria de energía, minas e industria paraestatal (1992); <sup>3</sup>—Clima. A (w<sub>o</sub>)w = Cálido subhúmedo con lluvias

en verano; (A)C(m)(w)= Semicálido sub-húmedo con lluvias en verano según la clasificación de Koppen modificado por García (1973).



Figs. 3 a 8. Localidades de estudio, Fig 3. Itzamatitlán, Fig. 4. Río Salado, Fig.5. El Meco, Fig. 6. Micos, Fig. 7. Río El Salto, Fig. 8. Los Manantiales

El ordenamiento de las poblaciones fue el siguiente, la población 1 se colectó en Itzamatitlán; la 2 en Río Salado; las poblaciones 3, 4, 9 y 12 fueron encontradas en El Meco; las poblaciones 5, 10 y 11 en Micos, la población 6 en Río El Salto y las poblaciones 7 y 8 en la localidad de Los Manantiales.

La ornamentación de las oosporas se observó para las poblaciones 5,6, 9, 11 y 12 con ayuda de un microscopio electrónico de barrido (MEB) Jeol modelo JSM-5310LV a cargo de la Dra. Silvia Espinosa Matías. Las muestras se prepararon con deshidratación gradual en alcohol etílico (10-100 %) y se llevaron a punto crítico (Caceres, 1978; Mandal *et al.* 1995; Mandal & Ray, 1999).

## **III. RESULTADOS**

## A. TAXONOMÍA

## 3.1. CLAVE

1a. Corónula compuesta por 5 células dispuestas en una hilera, talos con corteza diplóstica o triplóstica. Nodos de la rama con varios tipos de células vegetativas.....tribu *Charineae*, género *Chara* 

1b. Corónula compuesta por 10 células dispuestas en 2 hileras, talos sin corteza, muy ramificados. Nodos de la rama sin células vegetativas especializadas.....tribu *Nitelleae*, género *Nitella* 

Especies del género Chara

1b. Corteza diplóstica, primeros dos segmentos de la rama corticados. Segmento terminal de la rama ecorticado y elongado, gametangios conjuntos, ornamentación de la oospora granulada, cada proyección termina en un orificio.....*C. vulgaris* var. *nitelloides* 

2a. Longitud del talo menor a 10 cm, segmento basal fértil, nodos fértiles 1° y 2°, .....*C. zeylanica* var. *diaphana* 

2b. Longitud del talo 8 a 37 cm, segmento basal estéril, nodos fértiles segundo a cuartos......*C. haitensis* 

Especies del género Nitella

1. Longitud del talo de 8—22 cm, ramas 3 o 4 veces furcadas. (2) 3 dactilos abreviados; célula basal del dactilo es trapezoidal abombada; oospora esférica con ornamentación reticulada compuesta por proyecciones lanceoladas en los bordes.....*N. furcata* var. *sieberi* 

2. Longitud del talo de 3—6 cm, ramas 2 a 3 veces furcadas. (3) 4 dactilos elongados; célula basal del dactilo alantoide; oospora elipsoidal granulada dispuestas en líneas irregulares.....*N. tenuissima* var. *tenuissima* 

#### Chara haitensis Turpin (Lámina 1, figuras 1–13)

Alga monoica. Talos sin incrustación o con incrustación ligera de carbonato. Longitud del talo 7.8—37 cm. Ramificación simpodial. Verticilos 0.5—3.7 cm largo por 0.5–2.6 cm diámetro. 6–18 ramas por verticilo. Ramas gimnópodas de 0.8– 4.3 cm largo, 6–13 segmentos por rama, el segmento apical formado por 1–3 células ecorticadas. Internodos 400-5900 µm largo por 819-1756 µm diámetro. Corteza triplóstica, isóstica. Células corticales 28-46. Talos diplostéfanos, 20-28 estipuloides por hilera. Los estipuloides son opuestos, cilíndricos con ápice agudo—acuminado. Estipuloides superiores 393—1415 μm longitud por 73—169 μm diámetro; estipuloides inferiores 148-1036 µm longitud por 70-190 µm diámetro. Segmento basal ecorticado 371-2000 µm largo por 312-940 µm diámetro. Espinas cilíndricas o triangulares con ápice acuminado, solitarias 57—1925 µm longitud por 26—129 µm diámetro. Segmento apical cilíndrico formado por uno a cuatro internodos ecorticados 152-1065 µm largo por 62-223 µm diámetro, rodeado por 4 a 5 bracteas verticiladas, triangulares, abultadas en la base y con ápice acuminado (79-486 µm longitud, 41-117 µm diámetro). Célula apical cilíndrica o triangular con ápice acuminado. Bracteas posteriores triangulares con base abultada, ápice acuminado verticiladas (3-11) cuyas dimensiones son 70-1465 µm longitud por 40–234 µm diámetro. Nodos fértiles segundo a cuarto con 2 bracteolas y 2 bracteas anteriores cilíndricas con ápice acuminado. Bracteas anteriores (478-1312 µm longitud por 73-211 µm diámetro); bracteolas (1055-2725 μm longitud por 90-232 μm diámetro). Nóculos juveniles 255-1000 μm longitud, 100–781 µm diámetro), células de la corónula piramidales con bordes redondeados (35-226 µm longitud, 82-394 µm diámetro), ápices divergentes. Glóbulos orbiculares, octaescudados, 260-585 µm longitud por 284-558 µm diámetro. Células escudo triangulares.

Características diagnósticas: talos de 8—37 cm de longitud, 6—18 ramas por verticilo. Ramas compuestas por 6—13 segmentos: el basal y el apical son ecorticados y el resto son corticados: hileras de estipuloides 20—28. 28—46 células corticales. Presencia de bracteas anteriores y posteriores. Los nodos fértiles son el

27

segundo a cuarto. El segmento basal estéril. Gametangios conjuntos o sejunctos. Glóbulo esférico compuesto por 8 células escudo triangulares en el glóbulo.

Descripción ambiental: Orilla y centro del cauce. Radiación incidente baja a alta, 340.4—2146.3 µmol fotones m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>. Profundidad 8—43 cm. Sola a entremezclada con plantas acuáticas. Substrato con tamaño de grano 1.5—3  $\varphi$  (arena gruesa a fina), muy mal a mal clasificado, asimétrico hacia gruesos a muy asimétrico hacia finos (Tabla 13, figura. 31).

Distribución geográfica. En México: San Luis Potosí, Tamaulipas y Nuevo León (Ortega, 1984); costas del Golfo de México (Proctor *et al.* 1971). En el mundo: Estados Unidos, Las Antillas y Brasil (Bicudo, 1972; Bicudo, 1974; Proctor, 1990).



Lámina 1 (Figuras 1—13). *Chara haitensis*. Figura 1. Segmento basal de la rama ecorticado; Figura 2. Úlltimos segmentos de las ramas ecorticados; Figura 3. Bracteas posteriores; Figura 4. Estipuloides diplostéfanos; Figura 5. espinas de un internodo apical; Figura 6. 2 hileras de células corticales secundarias y espinas; Figura 7. Gametangios conjuntos en las ramas; Figura 8. Gametangios conjuntos; Figura 9. Nóculo con oospora en su interior; Figura 10. Células de la corónula con ápices divergentes; Figura. 11. Glóbulo octaescudado; figura 12. Oospora; figura 13. Ornamentación de la oospora. Escala de la barra: figuras 1 y 2 1 cm; figura 7 10 µm; figura 13. 1 µm. En las demás figuras 100 µm.
*Chara zeylanica* var. γ—d*iaphana* (Meyen) RDW. (Lámina 2, figuras 1—14)

Algas monoicas. Talos con incrustación ligera de carbonato. Longitud del talo 5– 8.2 cm Ramificación simpodial. Verticilos 0.9–1.8 cm largo por 0.4–0.9 cm diámetro. 7–13 ramas por verticilo. Ramas gimnópodas de 0.8–1.9 cm largo, 5–8 segmentos por rama. Internodos 900–8700 µm largo por 300–700 µm diámetro. Corteza triplóstica, isóstica. Talos diplostéfanos, 18–26 estipuloides por hilera. Los estipuloides son opuestos, cilíndricos con ápice acuminado. Estipuloides superiores 364–1282 µm longitud por 58–100 µm diámetro; estipuloides inferiores 366–845 µm longitud por 60–100 µm diámetro. Segmento basal ecorticado 757–4361 µm longitud por 277–546 µm diámetro.

Espinas cilíndricas con ápice acuminado, solitarias en los verticilos basales y medios, abundantes en los apicales; 70-1255 µm longitud por 36-89 µm diámetro.

Segmento apical ecorticado, cilíndrico con ápice acuminado, 85—316 µm largo por 34—97 µm diámetro rodeado por 4 bracteas 85—316 µm longitud por 34—97 µm diámetro. Nodos vegetativos con bracteas cilíndricas con ápice acuminado, 158—848 µm largo por 54—119 µm diámetro. Nodos fértiles primero y segundo con dos bracteas anteriores y 2 bracteolas cilíndricas con ápice agudo. Bracteas anteriores (389—2000 µm longitud por 63—113 µm diámetro), bracteolas (1139— 1727 µm longitud por 54—83 µm diámetro). Gametangios conjuntos. Nóculos 555— 812 µm longitud, 390—550 µm diámetro), células de la corónula piramidales con bordes redondeados (136—184 µm longitud, 165—192 µm diámetro), ápices divergentes. Glóbulos orbiculares, 237—278 µm longitud por 210—320 µm diámetro.

Caracteres diagnósticos. Talos de 5—8 cm de longitud. 6—14 ramas por verticilo. Ramas compuestas por 7—13 segmentos, sólo el segundo es corticado. 18-26 hileras de estipuloides, 28—38 células corticales. Primero y segundo nodos fértiles,

30

gametangios conjuntos en los verticilos apicales y sejunctos en los verticilos basales.

Descripción ambiental. Edáfica, escasa, crece a la orilla de un canal, entremezclada con pastos. Radiación incidente alta, 2029 µmol fotones m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>. Profundidad 3—8 cm. Substrato con tamaño de grano 3.0  $\varphi$ , muy mal clasificado, asimétrico hacia gruesos (Tabla 13, figura. 31).

Distribución geográfica. En México: primer reporte de la variedad *diaphana*. En el mundo: sureste de Asia, India, Indonesia, Islas Filipinas, Islas del Pacífico de Nueva Caledonia y Hawai y Norteamérica a partir de Carolina del Norte y California, Centroamérica y el Caribe (Wood & Imahori, 1965; Choudhary & Wood, 1973); Arabia Saudita (Khoja & Hussain, 1990).



Lámina 2 (Figuras 1—14). *C. zeylanica* var. *diaphana*. Figura 1. Talo; Figura 2. Verticilos imbricados; Figura 3. Segmentos basales alongados y ecorticaos; Figura 4. Dos hileras de células corticales secundarias y espinas; Figura 5. Ramas fértiles; Figura 6. Segundo segmento de la rama corticado; Figura 7. Internodo apical con espinas; Figura 8. Arreglo de células corticales; Figura 9. Segmento apical ecorticado y con bracteas; Figura 10. Gametangios conjuntos ; Figura. 11 Oospora rodeada de las células espirales; Figura 12. Nóculo juvenil; Figura. 13. Células de la corónula con ápice divergente; Figura 14. Glóbulo juvenil. Escala de la barra: figura 1 y 2, 1 cm; figura 5 0.5 cm; En las demás fotos 100 µm.

*Chara vulgaris* var. *nitelloides* (A.Br.) R.D.W. (Lámina 3, figuras 1—12)

Algas monoicas. Talos con incrustación ligera de carbonato. Longitud del talo 6— 14 cm. Ramificación monopodial. Verticilos 0.4—2.5 cm largo por 0.3—0.6 cm diámetro. 6—9 ramas por verticilo. Ramas floépodas de 1.2—3.2 cm largo, 2—3 segmentos por rama. El último segmento compuesto por cuatro células. Internodos 600—2100 µm largo por 400—689 µm diámetro. Corteza diplóstica, isóstica, 15—19 células corticales. Talos diplostéfanos, 15—19 estipuloides por hilera. Los estipuloides son opuestos, lanceolados con ápice alantoide. Estipuloides superiores 110—307 µm longitud por 79—132 µm diámetro; estipuloides inferiores 56—234 µm longitud por 53—128 µm diámetro. Segmento basal corticado 502—1977 µm largo por 226—546 µm diámetro. Nodo basal con bracteas verticiladas globulares. Espinas cilíndricas con ápice acuminado, solitarias 42—111 µm longitud por 40—117 µm diámetro.

Segmento apical ecorticado, mucronado con ápice agudo, 152—3363 µm largo por 77—287 µm diámetro, sin bracteas. Nodos vegetativos con bracteas verticiladas. Bracteas globulares. Nodos fértiles primero y segundo con dos bracteas anteriores y 2 bracteolas cilíndricas con ápice agudo. Bracteas anteriores (1766—3357 µm longitud por 119—310 µm diámetro); bracteolas (410— 1805 µm longitud por 91—279 µm diámetro). Gametangios conjuntos.

Nóculos 205—945 µm longitud, 91—556 µm diámetro), células de la corónula piramidales con bordes redondeados (70—192 µm longitud, 90—289 µm diámetro), ápices divergentes. Glóbulos, 233—584 µm longitud por 251—493 µm diámetro. Oosferas negras, ovadas, con 11 crestas, ornamentación formada por pústulas pequeñas y esféricas.

33

Caracteres diagnósticos: Corteza diplóstica, número de estipuloides 15—19, células corticales 15—19. Ramas por verticilo 6—9 compuestas por 2—3 segmentos. Segmentos primero y segundo corticados adyacentes a los nodos con gametangios. Segmento apical formado por 4 células, sin bracteas. Espinas y bracteas globulares, estipuloides lanceolados o esféricos. Gametangios conjuntos en el primero y segundo nodo.

Información ambiental: Pozas ubicadas al centro del cauce y en canales pequeños. Radiación incidente baja a alta, 340.4—2234.5 µmol fotones m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>. Profundidad 10—23 cm (Tabla 13, figura. 31).

Distribución geográfica. En México primer reporte de la variedad *nitelloides*. En el mundo: Bolivia (Wood & Imahori, 1965); India (Mandal & Ray, 1999).



Lámina 3 (Figuras 1—13). *C. vulgaris* var. *nitelloides*. Figura 1. Talo; Figura 2. Verticilo fértil; Figura 3. Segmentos basales de las ramas corticados; Figura 4. Internodo apical con espinas; Figura 5. Segmento apical ecorticado y con bracteas; Figura 6; Gametangios conjuntos; Figura 7. Dos nodos fértiles con bracteolas; Figura 8. Célula terminal de la rama; Figura 9. Nóculo juvenil con oospora; Figura 10. Oospora; Figura 11. Nodos fértiles con nóculos sejunctos; Figura 12. Oospora en MEB; Figura 13. Ornamentación de la oospora. Escala de la barra: Figuras 1 y 3, 1 cm; figuras 2, 0.5 cm; figuras 11, 200 µm; figuras 12, 1 µm. En las demás figuras 100 µm.

Nitella furcata (Roxb. Ex Bruz) Ag. Emend. R.D. Wood subsp. furcata var. sieberi (Braun) R.D. Wood. (Lámina 4, figuras 1–13)

Algas monoicas, talos de 8.2—22 cm de altura, muy ramificadas, de aspecto denso, no incrustadas con carbonato de calcio, las cabezuelas no producen mucílago. Eje principal 660—1086 µm diámetro, representa 0.7—2 veces la longitud de las ramas, su longitud va de 1.3—5 cm. Ramificación irregular, 3 o 4 veces furcadas. Ramas totales 3—7, homomórficas, fértiles 3—6 y estériles 0—3. Rayos primarias 3—7, rayos secundarias 1—6, rayos terciarias 0—6, rayos cuaternarias 1—4. 1—3 rayos primarias sin furcación, 1—5 rayos secundarias sin furcación, 0—6 rayos terciarias, 1—4 rayos cuaternarias.

Dactilos estériles similares en número, forma y dimensiones a los de las ramas fértiles. Dos o tres dactilos bicelulares y abreviados; 127—442 µm longitud por 64—128 µm diámetro. Algunas veces uno de los tres dactilos tiene tres células en cuyo caso la célula basal muy corta. La célula basal es trapezoidal, 72—440 µm longitud por 64—128 µm ancho, la última célula del dactilo es cónica con ápice acuminado, 23—106 µm de longitud por 21—66 µm de diámetro. Esta célula es caduca en las ramas más viejas.

Gametangios conjuntos o sejunctos en los 2—4 furcación de los rayos, 1—3 nóculos por nodo, de posición central o lateral. Sólo un glóbulo (con posición central) por nodo, sejuncto o conjunto.

Longitud del nóculo 87—356 µm longitud, 86—333 diámetro. Corónula 27—68 µm longitud por 45—77 µm diámetro. Convoluciones 4—8 por nóculo. Oosporas color pardo, circulares en vista frontal, con crestas prominentes separadas entre sí por 35—55 µm. Ornamentación de la oospora con prominencias lanceoladas reticuladas. Longitud del glóbulo 147—271 µm, diámetro 140—279 µm.

Caracteres diagnósticos: Talos 8—22 cm longitud. Verticilos 1—4 cm de longitud por 0.9—3.6 cm diámetro. 3—7 ramas totales. Eje principal 1.5—3.7 cm longitud

36

por 660—1086 µm diámetro. Dactilos abreviados. 3 dactilos bicelulares. Dactilo 72—440 µm longitud por 64—128 m diámetro. Célula basal abultada (32—440 m longitud, 30—128 µm diámetro); célula apical triangular con ápice acuminado (23—106 µm longitud por 21—66 µm diámetro). Oospora esférica con 6 convoluciones, ornamentación densa, reticulada con estrías prominentes.

Información ambiental: Poza a la orilla del cauce. Radiación incidente muy baja, 24  $\mu$ mol fotones m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>. Profundidad 24 cm. Substrato con tamaño de grano de 0.33  $\varphi$  (arena muy gruesa), mal clasificado, asimétrico hacia finos (Tabla 13, figura 31).

Distribución geográfica. En México: primer reporte para el país. En el mundo: Samoa (Wood, 1963); costas del Mediterráneo, Mauritania, India, Malasia, Indonesia y Japón, Canadá; Estados Unidos y Centroamérica (Wood & Imahori, 1965); Brasil (Vieira *et al.* 2002).



Lámina 4. *N. furcata* var. *sieberi* (Figuras 1—13). figura 1. Talo; figura 2. Verticilo fértil; figura 3. Ramas terciarias; figura 4. Ramas fértiles; figura. 5 Tres Dactilos por rayo; Figura 6. Acercamiento de los dactilos; Figura 7. Gametangios agregados; Figura 8. Dos nóculos juveniles; Figura 9. Glóbulo juvenil; Figuras. 10 y 11. Nóculos juveniles con lípidos; Figuras 12. Oospora; Figura 13. Ornamentación de la oospora. Escala de la barra: figuras. 1 y 2, 2 cm, figura 3, 0.5 cm; figura 4, 500 µm; figura 13, 10 µm. En las demás figuras es de 100 µm.

*Nitella tenuissima* (Dessvaux) Kützing emend R.D. Wood var. *tenuissima* (Lámina 5, figuras 1–15).

Algas monoicas, talos de 3-6 cm de altura, muy ramificadas, de aspecto denso, muy incrustadas con carbonato de calcio. Verticilos imbricados 0.3-0.4 cm longitud por 0.3—1.2 cm diámetro. Eje 124—257 μm diámetro, representa 2.5—3 veces la longitud de las ramas, su longitud va de 0.6-1.4 cm. Ramificación irregular. Ramas totales 5-7, fértiles 3-6 y estériles 0-7, 2 a 3 furcadas. Verticilos apicales densos pero sin llegar a formar capítulos, no producen mucílago. Rayos primarios 3–7, rayos secundarios 1–6, rayos terciarios 0–6, rayos cuaternarios 1– 4; 1-5 rayos primarios sin furcación, 2-4 rayos secundarios sin furcación, 3-4 rayos terciarios. Dactilos estériles similares en número, forma y dimensiones a los de las ramas fértiles. 3-4 dactilos, 2 (3) celulados: 664-2827 µm longitud por 90-150 μm diámetro. Dactilos elongados, la célula basal es cilíndrica, 560-2760 μm longitud. Célula apical del dactilo se atenúa hasta formar un ápice agudo 51-110 µm longitud y 25–37 µm diámetro. Ésta última célula es caduca en las ramas más viejas. Gametangios ausentes en la primera furcación, ubicados en las furcaciones 2ª a 4ª. Gametangios conjuntos o sejunctos en los 2—4 nodos de las ramas, 1–3 nóculos por nodo, de posición central o lateral. Glóbulo con posición central, uno por nodo, con disposición sejuncta o conjunta.

Longitud del nóculo 107—363 µm longitud, 59—268 µm diámetro. Corónula 16— 42.5 µm longitud por 35.5—55 µm diámetro. Convoluciones 6—10 por nóculo. Longitud nóculo con lípidos 131—251 µm por 96—234 µm, longitud de la corónula 20—31 µm por 28-50 µm diámetro, 5—8 convoluciones. Longitud del nóculo maduro 245—333 µm por 196—272 µm diámetro; longitud de la corónula 23—36.5 µm por 41—57 µm diámetro. Los nóculos maduros fueron abundantes.

Oosporas café rojizo, oblongas, comprimidas en vista frontal, 220—260 μm longitud por 180—230 μm diámetro. Con crestas prominentes, fossa 60—90 μm. de

39

longitud. Ornamentación de la oospora granulada dispuestas en líneas irregulares. Glóbulo pedunculado, Longitud del glóbulo 61—159 μm, diámetro 58—165 μm.

Caracteres diagnósticos: Talo de 3—6 cm de longitud. Verticilos imbricados 0.3— 0.4 cm longitud por 0.3—1.2 cm diámetro. 5—7 ramas totales. Internodo 200—1600 µm longitud, 124—257 µm diámetro. Dactilos elongados. Penúltimo rayo con 3-4 dactilos. 560—2760 µm longitud, 560—2760 µm diámetro. Célula basal alantoide (560—2256 µm longitud, diámetro), célula apical con ápice agudo. Oosporas comprimidas en vista frontal, ornamentación punctiforme dispuestas en líneas irregulares.

Información ambiental: Centro del cauce subaérea a sumergida. Radiación incidente alta, 1819.6 µmol fotones m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>. Profundidad 0—5 cm. Substrato con tamaño de grano 4.4  $\varphi$ , bien clasificado, muy asimétrico hacia gruesos ((Tabla 13, figura 31).

Distribución geográfica. En México: San Luis Potosí y Nuevo León (Ortega, 1984; Montejano *et al.* 2000). En el mundo: Escandinavia, Gran Bretaña, España, Italia, Madagascar, India, Japón y Canadá (Wood & Imahori, 1965); Brasil (Vieira *et al.* 2002).



Lámina 5 (Figuras 1—12). *N. tenuissima* var. tenu*issima*. Figura 1. Talo; Figura 2. Verticilo fértil; Figura 3. Acercamiento de ramas fértiles; Figura 4. Verticilos imbricados; Figura 5. Acercamiento de un dactilo tricelular; Figura 6. Cuatro dactilos por rayo; Figura 7. Gametangios juveniles conjuntos; Figura 8. Nóculo con oospora en su interior; Figura 9. Oospora con lípidos; Figura 10. Oospora; Figura 11. Ornamentación de la oospora; Figura 12. Células de la corónula. Escala de la barra: figura 1, 1 cm, figuras 2 y 4 0.2 cm; figura 3, 0.15 cm; figura 9, 5 µm; figura 11, 10 µm. En las demás figuras es de 100 µm.

# 3.2. Caracteres morfométricos del género Chara.

El análisis de caracteres mostró 2 grupos: las poblaciones 1 a la 7 y la número 9 pertenecieron a la Tribu Charaeae, subtribu Charineae del género *Chara* y las poblaciones 10 a la 12 formaron parte de la Tribu Nitelleae en el género *Nitella*.

Las 9 poblaciones del género *Chara* pertenecieron al subgénero *Chara* por presentar talos corticados, los estipuloides estuvieron dispuestos en dos hileras, las ramas compuestas por 4—18 segmentos y mostraron estipuloides y bracteas pequeños. Dentro del subgénero *Chara*, las poblaciones se ubicaron en dos secciones. Las poblaciones 1 a 6 y la 8 se incluyeron en la sección *Grovesia*, subsección *Willdenowia* por la presencia de corteza triplóstica y el segmento basal de las ramas ecorticado en tanto que las poblaciones 7 y 9 pertenecieron a la sección *Chara*, subsección *Chara* por presentar talos con corteza diplóstica y espinas solitarias.

# Poblaciones del género Chara

Se analizaron 63 caracteres taxonómicos para reconocer la variación en las 9 poblaciones de *Chara* (37 caracteres morfométricos y 26 morfológicos (Figs. 9-18, Tablas 8 y 9).

Longitud del talo (LT)

Se reconocieron 2 grupos con diferencias significativas entre ellos (U= 1-2 p= 0.001-0.017). El primer caso estuvo formado por las poblaciones 1 a 6 las cuales presentaron talos de mayor tamaño (7.8 –37 cm). El segundo grupo estuvo integrado por las poblaciones 7—9, las cuales exhibieron los talos más cortos (5—14.2 cm). La longitud del talo fue un carácter con valor taxonómico (Fig. 9).

# Longitud del verticilo (LV)

Los valores promedio fueron similares entre las poblaciones ( $\overline{x} = 1-2.3$ ). Además se presentaron traslapes entre los intervalos de longitudes (0.9-3.9 cm). Fue un carácter sin valor taxonómico (Fig. 9).

# Diámetro del verticilo (DV)

En base a este carácter las 9 poblaciones se distribuyeron en 2 grupos los cuales mostraron diferencias estadísticas significativas (U = 2.5-10; p = 0). El primer conjunto lo integraron las poblaciones con verticilos grandes 1 a 6 (0.5-2.6 cm). El segundo grupo lo conformaron las poblaciones 7 y 9 con verticilos cortos (0.3-0.6 cm). La población 8 sólo presentó similitud con la población 7 (U = 27, p =0.089). Este carácter tuvo valor taxonómico (Fig. 9).

# Ramas totales (RT)

Estadísticamente, las poblaciones 1-6 son distintas de las poblaciones 7 y 9 (U=1.5—71.5; p = 0). La población 8 es similar sólo a las poblaciones 2 y 5 (U=235.5—309.5; p= 0.129—0.953). El reconocimiento de las poblaciones 1—6 como el grupo 1 y 7 y 9 como el grupo 2 se basó en la semejanza de sus promedios y el traslape de intervalos (Grupo 1  $\bar{x}$  =10.7—13.1, intervalo 6—18 ramas; grupo 2  $\bar{x}$  = 7.6—7.7, intervalo 6—9). Fue un carácter con importancia taxonómica (Fig. 9).

# Longitud de la rama (LR)

Las poblaciones 3 a 7 exhibieron similitudes estadísticas (U=38-148; p=0,19-0.97). El resto de las poblaciones fueron distintas (U=2-45.5, p=0-0.003). Es un carácter sin valor taxonómico (Fig. 10).

# Segmentos por rama (SegR)

Estadísticamente, las poblaciones 1-6 son distintas de las poblaciones 7 y 9 (U=12.5—25; p = 0). La población 8 es distinta a todas las demás (U =8—510.5; p= 0). El reconocimiento de las poblaciones 1—6 junto con 7 y 9 como grupos

independientes se basó en la semejanza de sus promedios y el traslape de intervalos (grupo 1  $\overline{x}$  = 8.3—10.7, intervalo 6—13 bracteas; grupo 2  $\overline{x}$  = 5.5, intervalo 4—6 bracteas). Si tuvo valor taxonómico (Fig. 10).

Longitud del internodo (LI)

Fue un carácter para el cual se presentaron diferencias estadísticas entre la mayor parte de las poblaciones (U=0.5-51; p=0-0.006). En tanto, la población 8 mostró semejanzas con las poblaciones 1, 2 y 6 (U=32-45.5; p=0.19-0.739). Este carácter no tuvo relevancia taxonómica. No se contó con datos para la población 2 (Fig. 10).

Diámetro del internodo (DI)

Hubo diferencias estadísticas entre las poblaciones 1 a 6 (U = 6-53.5; p = 0-0.007). Sin embargo las poblaciones 7 a 9 mostraron semejanza estadística (U = 29.5-107.5; p = 0.123-0.92). A pesar de ser variables, en las poblaciones 1 a 6 se presentaron los internodos de mayor diámetro ( $\bar{x} = 893.1-1398 \mu$ m) mientras que las 7 a 9 mostraron los internodos esbeltos ( $\bar{x} = 524-577 \mu$ m). Este caracter fue de valor taxonómico. Para este carácter no se contó con datos de la población 2 (Fig. 10).

Número de estipuloides (E)

Las poblaciones 1 a 6 mostraron diferencias estadísticas con las poblaciones 7 y 9 (U = 4—18.5; p = 0.001). En el primer caso estuvieron las poblaciones con mayor número de estipuloides ( $\overline{x} = 23$ —26) y en el segundo grupo las poblaciones con menor número de estipuloides ( $\overline{x} = 16$ —18). La población 8 fue similar sólo a la población 6 (U= 41; p = 0.023—0.048). Fue un carácter con valor taxonómico (Fig. 11).

# Número de células corticales (CC)

Se reconocieron 2 conjuntos de poblaciones con diferencias estadísticas entre ellas (U=0, p=0). En el primer grupo se encuentran las poblaciones 1 a 6 quienes mostraron el mayor número de células corticales ( $\bar{x} = 36-43$ ). En tanto, el segundo grupo estuvo compuesto por las poblaciones 7 y 9 ( $\bar{x} = 16-18$ ). La población 8 fue diferente a todas las poblaciones (U=1-20.5; p=0-0.009;  $\bar{x} = 32$ ). Este carácter se clasificó con valor taxonómico (Fig.11).

Longitud del segmento basal (LSB)

Este caracter fue variable en todas las poblaciones (U = 1-230; p= 0-0.034;  $\bar{x} = 514-1530 \mu$ m). La población 8 fue similar a las poblaciones 1, 2 y 7 (U = 140-370; p = 0.143-0.276). Caracter sin valor taxonómico (Fig. 11).

Diámetro del segmento basal (DSB)

La mayor parte de las poblaciones presentaron diferencia estadística (U = 3-291 p = 0.001-0.019). Las poblaciones 2, 6 y 8 fueron las que presentaron similitud estadística con otras poblaciones (U = 113-427; p = 0.6-0.734). Dicho carácter no tuvo valor taxonómico (Fig.11).

Longitud de los estipuloides superiores (LES)

A partir de las diferencias estadísticas se realizaron 2 grupos de poblaciones (U= 20—142.5 p= 0.002—0.008). En el primer grupo las poblaciones 1 a 6 y 8 ( $\bar{x}$  = 520—1224  $\mu$ m), el grupo 2 lo constituyeron las poblaciones 7 y 9 ( $\bar{x}$  = 188.6—194  $\mu$ m). Este caracter tuvo valor taxonómico (Fig. 12).

# Diámetro de los estipuloides superiores (DES)

Para este carácter los valores entre las poblaciones fueron similares. A excepción de la población 2, los datos de las poblaciones 1 a 6 ( $\bar{x}$  = 97—140 µm) fueron mayores a los de las poblaciones 7 a 9 ( $\bar{x}$  = 84.3—105 µm). Fue un carácter sin valor taxonómico (Fig. 12).

Longitud de los estipuloides inferiores (LEI)

A partir de las diferencias estadísticas se realizaron 2 grupos de poblaciones (U= 20—142.5 p= 0.002—0.008). En el primer grupo las poblaciones 1 a 6 y 8 ( $\bar{x}$  = 520—1224 µm), el grupo 2 lo constituyeron las poblaciones 7 y 9 ( $\bar{x}$  = 188.6—194 µm). Se trato de un caracter con importancia taxonómica (Fig. 12).

Diámetro de los estipuloides inferiores (DEI)

Para este carácter los valores entre las poblaciones fueron similares. A excepción de la población 2, los datos de las poblaciones 1 a 6 ( $\bar{x} = 97$ —140 µm) fueron mayores a los de las poblaciones 7 a 9 ( $\bar{x} = 84.3$ —105 µm). Fue un carácter sin valor taxonómico (Fig. 12).

Diámetro de las células corticales primarias (DC1r)

El intervalo de valores de todas las poblaciones se traslapa (26—111 µm). Entre las poblaciones 1 a 6 fue donde se presentó la mayor variación ( $\bar{x} = 54$ —76 µm). La población 8 mostró diferencias con todas las poblaciones (U = 52.5—460; p = 0.078—0.948). Por otro lado entre las poblaciones 7 y 9 existió semejanza (U = 355.5; p = 0.926). Este carácter no tuvo valor taxonómico (Fig. 13).

Diámetro de las células corticales secundarias (DC2r)

Existieron diferencias estadísticas significativas en gran parte de las poblaciones (U= 9.5-698.5; p = 0.001-0.049). Entre las poblaciones que tuvieron semejanzas

están las poblaciones 1—7, 1—9, 4--7 y 7—9 (U = 309.5—866; p = 0.309—0.943). Fue un caracter sin valor taxonómico (Fig.13).

# Longitud de las espinas (LE)

Las poblaciones 1 a 6 y la 8 ( $\bar{x} = 154-533 \mu m$ ) exhibieron espinas de mayor longitud que las poblaciones 7 y 9 ( $\bar{x} = 61-75 \mu m$ ). La variación entre los datos de las poblaciones 1 a 6 se refleja en las diferencias estadísticas significativas entre ellas (U = 31-925.5; p = 0.003-0.025). Dicho carácter si tiene valor taxonómico (Fig. 13).

Diámetro de las espinas (DE)

Es un caracter variable, lo cual se reflejó en las diferencias significativas entre las poblaciones (U= 20.5—834.5; p= 0.001—0.038). Fue un carácter sin valor taxonómico (Fig. 13).

Bracteas posteriores por nodo vegetativo (BNV)

Se encontraron diferencias estadísticas entre la mayor parte de las poblaciones (U = 119-965.5; p = 0.007-0.042). Sólo las poblaciones 2-5 y 4-6 fueron similares estadísticamente (U = 1000-1225; p = 0.78-0.855). Las poblaciones 7 y 9 no presentaron bracteas en los nodos vegetativos en tanto que la población 8 fue diferente a todas (U = 77-749.5; p = 0). Este caracter tuvo valor taxonómico (Fig.14).

Longitud de la bracteas posteriores (LBP)

Las poblaciones 7 y 9 no presentaron esta estructura. En las demás fue un caracter variable (U= 44—628; p =0.001). El intervalo de sus valores promedio fue de 151—1575 µm. No presentó valor taxonómico (Fig. 14).

Diámetro de la bracteas posteriores (DBP)

En general la mayor parte de las poblaciones mostraron diferencias significativas entre ellas (U= 19.5—939.5; p= 0.001—0.032). Las poblaciones 7 y 9 no presentaron bracteas en los nodos vegetativos. El intervalo de los valores fue 64—149 µm. Fue un carácter sin valor taxonómico (Fig.14).

Longitud de la última célula del segmento apical (LCSA)

Existieron traslapes entre las poblaciones (U = 162.5—326.5; p = 0.58—0.489), ( $\overline{x} = 164$ —418 µm). Este carácter no se consideró de importancia taxonómica (Fig. 15).

Diámetro de la última célula del segmento apical (DCSA)

Fue un caracter para el cual la mayor parte de las poblaciones fueron semejantes estadísticamente (U = 131.5—309; p = 0.084—0.930). En tanto que la población 8 mostró diferencias con todas las poblaciones (U = 27.5—168; p = 0). El diámetro del segmento apical se consideró sin valor taxonómico (Fig. 15).

Longitud de las bracteas posteriores del segmento apical (LBPSA)

Las poblaciones 7 y 9 no presentaron bracteas en este segmento. Las poblaciones 1,3, 4 y 5 fueron semejantes ( $\bar{x} = 230-282 \mu m$ ). La población 3 mostró las bracteas de mayor longitud ( $\bar{x} = 418 \mu m$ ) en tanto que las poblaciones 2 y 8 exhibieron las bracteas más pequeñas (164–194  $\mu m$ ). Se le considero un carácter sin valor taxonómico (Fig.15).

Diámetro de las bracteas posteriores del segmento apical (DBPSA)

Las poblaciones 7 y 9 carecen de bracteas en el segmento apical. Las poblaciones 1, 4 a 6 fueron semejantes ( $\bar{x} = 77$ —85 µm). La población 3 mostró las bracteas de mayor longitud ( $\bar{x} = 102 \text{ µm}$ ) en tanto que las poblaciones 2 y 8 exhibieron las bracteas más estrechas (59—67 µm). Fue un carácter sin valor taxonómico (Fig. 15).

Longitud de las bracteolas (LBr)

Las poblaciones mostraron similitud estadísticas (U= 639--1199; p= 0.104—870). La población 4 no presentó nodos fértiles. Este carácter no tuvo valor taxonómico (Fig. 16).

Diámetro de las bracteolas (DBr)

La población 4 no presentó nodos fértiles. El resto de ellas mostraron un grado de variación semejante (U= 101—1221; p= 0.149—0.842). El intervalo de los valores fue de  $\bar{x}$  = 86—155 µm. Fue un caracter sin valor taxonómico (Fig.16).

Longitud de las bracteas anteriores (LBA)

La población 4 no presentó nodos fértiles. En el resto de las poblaciones hubo diferencias significativas entre 2 grupos (U=1-356; p=0.002). El primero incluyó a las poblaciones 1 a 6 y 8 ( $\bar{x} = 910-1496 \mu m$ ). En el segundo caso se relacionaron las poblaciones 7 y 9 quiénes mostraron las bracteolas de mayor longitud (2456-2642  $\mu m$ ). Este caracter tuvo valor taxonómico (Fig.16).

Diámetro de la bracteas anteriores (DBA)

La población 4 no presentó nodos fértiles. Las poblaciones 1,2, 3 y 6 fueron semejantes ( $\overline{x} = 135$ —153 µm). Por otro lado las poblaciones 5, 7 y 9 mostraron las bracteolas de más grandes ( $\overline{x} = 170$ —229 µm) mientras que la población 8 mostró las bracteolas más pequeña ( $\overline{x} = 69$  µm). Fue un caracter sin valor taxonómico (Fig. 16).

Longitud del nóculo (LN)

Las poblaciones exhibieron semejanzas entre sí (U = 44-1264; p = 0.061-0.807). Los nóculos más grandes estuvieron presentes en la población 2 ( $\overline{x} = 869 \ \mu m$ ) mientras que la población 4 mostró los nóculos de dimensiones menores ( $\overline{x} = 482 \ \mu m$ ). Fue un carácter sin peso taxonómico (Fig. 17).

# Diámetro del nóculo (DN)

Las poblaciones exhibieron semejanzas entre sí (U = 54-1285; p = 0.167-0.907). La población 2 presentó los nóculos con mayor diámetro ( $\bar{x} = 613 \mu$ m) en tanto que la número 5 presentó los nóculos de diámetros menores ( $\bar{x} = 242.5 \mu$ m). Fue un carácter sin valor taxonómico (Fig.17).

Longitud de la corónula (LC)

La mayor parte de las poblaciones fueron similares entre sí (U=39-874; p=0.084-0.851). La población uno mostró diferencias significativas con el resto de las poblaciones (U=36.5-864; p=0.001-0.018). Por otro lado, la población 3 tuvo las corónulas más pequeñas ( $\bar{x} = 108 \ \mu m$ ). Se trató de un carácter sin valor taxonómico (Fig. 17)

# Diámetro de la corónula (DC)

El carácter mostró valores semejantes entre las poblaciones (U=36-1289; p=0.56-0.939). La población 3 exhibió las corónulas con diámetros angostos ( $\bar{x}=159 \mu m$ ) en tanto que las 1, 2 y 9 mostraron las de diámetros mayores ( $\bar{x}=206 \mu m$ ). Este caracter no tuvo valor taxonómico (Fig. 17)

Longitud del glóbulo (LG)

Fue un carácter homogéneo entre las poblaciones (U= 0-632 p= 0). La población 4 no presentó glóbulos. En base a este carácter se realizaron 2 grupos: los glóbulos de mayor longitud estuvieron en las poblaciones 1 a 3 (316—634  $\mu$ m), el segundo grupo lo conformaron las poblaciones 5 a 9 (233—584  $\mu$ m). Fue un carácter sin valor taxonómico (Fig. 18).

# Diámetro del glóbulo (DG)

Las poblaciones 1 a 6 presentaron diferencias significativas con las poblaciones 7 y 9 (U= 1—522; p= 0.003). La población 4 no presentó glóbulos. Los glóbulos de mayor diámetro estuvieron en la población 2 (567 µm), en tanto que la población 8 fue distinta a todas las demás (U = 32—140.5; p = 0.001). Este carácter no tuvo valor taxonómico (Fig. 18).

					•							
Población	LT (cm)	LV (cm)	DV (cm)	RT	LR (cm)	Seg R	LI (cm)	DI (μm)	Estipuloides	Corticales	LΕ (μm)	D Ε (μm)
1	18—37	0.9—4	0.52.1	9—18	2.5—4.3	6—12	0.43.	11031756	20—31	37—46	218—731	41—84
	$26\pm 6$	$2\pm1$	$1\pm0.5$	13±2	$3.5 \pm 0.7$	9.5 ± 1.5	2 ± 0.7	1398 ± 194	24 ± 4	$43 \pm 3.4$	533 ± 143	64 ± 10
2	9	0.5—2	0.5—1	6—14	0.8—1.5	7—13			20—28	30—41	57—355	26—83
		$1\pm0.5$	0.8 ±0.2	11.5 ± 2	1 ± 0.3	9 ± 1			25 ± 2.2	± 4	154 ± 63	45.5 ± 11
3	16—33	0.7—3	0.6—2.6	10—15	2—4	7—10	0.41.5	685—850	20—28	37—42	217—1925	62—122
	$24\pm5.5$	$2\pm0.7$	1 ± 0.7	12±6	$2.5 \pm 0.6$	8±0.9	1 ± 0.5	756 ± 66	25 ± 2.5	40 ± 2	803.5± 487	93 ± 14.5
4	11—23	1.4—3.3	1.2—2	11—15	1.5—4	6—10	1—4	875—1240	24—28	31—45	91—366	65—129
	$20\pm5$	$2.2\pm0.7$	1.4 ± 1	13 ± 1.3	$2.4 \pm 0.7$	9 ± 1	3 ± 0.5	1001 ± 87	26 ± 1.3	39 ± 4.6	224 ± 78	86.5 ± 15
5	12—25	0.8—4	0.8—1.6	6—15	1.8—4	8—12	2—6	819—1000	20—28	28—40	107—428	41—120
	$20.5\pm5$	$2.3\pm0.9$	1 ± 0.5	10.7 ± 2	$2.4 \pm 0.4$	10 ± 1	4 ± 1.2	893 ± 86	25 ± 3	36 ± 4	254 ±± 116	73 ± 18
6	8—15	0.9—2.5	0.6—1	9—14	2—2.7	7—13	3—5	1277—840	20—28	33—43	85—366	37—82
	$11 \pm 3$	1.75 ±0.5	1.0 ±0.6	12 ± 2	$2.2 \pm 0.2$	11 ± 2	3.5 ±0.7	1024 ± 149	23 ± 3	38 ± 3	190 ± 65	60 ± 11
7	6—8	1.2—2.5	0.3—0.6	6—9	1.5—3.2	4—6	0.62	400—600	15—17	15—17	42—72	40—84
	7 ± 1	1.9 ± 0.6	0.5 ±0.3	7.5 ±1	$2.4 \pm 0.5$	5.5 ± 0.6	1 ± 0.5	526 ± 63	16±0.6	16±0.7	61 ± 7	61.5 ± 10
8	5—8	0.9—1.8	0.4—0.9	7—13	0.8—2	5—8	1—9	278—711	12—26	28—38	70—1255	36—89
	6 ± 1	$1.3\pm0.3$	0.6 ±0.6	10 ± 2	1.2 ± 0.3	6 ± 0.7	3 ± 2.3	524 ± 130	20 ± 4	32 ± 3	471 ± 287	56 ± 11
.9	6—14	0.4—2.5	0.3—0.6	6—9	1.2—2.1	5—6	0.6—2	473—689	17—19	16—19	51—111	62—117
	10. 5 ± 3	1 ±0.6	0.4 ±0.3	8 ± 1	1.7 ± 03	$5.5 \pm 0.5$	1 ± 0.6	577 ± 63	18 ± 1	17.5 ± 1	75 ± 13	78 ± 15
Ν	5	15	15	25	10	50	10	10	10	10	50	50

Tabla 8. Valores máximo, mínimo, promedio y desviación estándar de los caracteres morfométricos de las poblaciones de *Chara* en la RCM.

LT= Longitud del talo; LV = Longitud del verticilo; DV= diámetro del verticilo; RT= ramas totales; LR= longitud de la rama; Seg R= segmentos por rama; LI= Longitud de la rama; DI= diámetro del internodo; LE.= longitud de la espina; DE.= diámetro de la espina.

Población	D C1ri	DC 2r	L SB (µm)	D SB (µm)	L CS A (µm)	DC S A (µm)	LES (μm)	DES (µm)	LΕΙ (μm)	DEI (μm)
	(μm)	(μm)								
1	50—111	59—109	500—2000	416—940	500—1065	97—223	976—1415	112—169	565—950	97—149
	$76 \pm 14$	$76.5\pm12$	$1459\pm303$	601 ±113	$640\pm500$	126 ±26	$1160.6\pm86.3$	$138.2\pm18$	760 ± 110	$125.5\pm19$
2	35—80	26.5—88	863—2459	311—527	153—505	75—123	393—632	73—120	148—371	70—111
	$54\pm9$	$53\pm12$	1530 ±476	$420\pm58$	390 ± 153	$98\pm18$	$520.3\pm67.7$	97 ± 12	$228\pm 66.5$	$94.7\pm23$
3	53—94	47—81	439—1072	323—501	306—900	77—142	1075—1345	106—151	740—1036	108—148
	$69\pm8$	$65\pm8$	780 ± 171.5	$432\pm46$	$665.6\pm306$	$105\pm15$	$1224.2\pm84.3$	$140 \pm 12$	$883\pm76$	$130 \pm 14$
4	51—77	57—83	1400—2700	312—562	152—739	62—149	787—1194	112—154	412—973	91—152
	66 ± 6	$67\pm 6$	$2000\pm259$	$458.5\pm68$	$402\pm152$	$101\pm23$	$1022.8\pm112$	$138\pm13$	$665\pm119$	$131 \pm 14$
5	42—74	47—71	800—3900	325—615	251—534	84—147	439—1033	113—146	283—610	89—190
	$56\pm 8$	$56\pm 8$	$2000\pm119$	$402.6\pm70.2$	413 ± 251	107 ± 18	$754.3 \pm 172$	$127.5\pm14$	$423\pm108$	121 ± 20
6	45—85	46—82	900—2500	331—631	344—656	67—126	538—1177	93—159	401—664	107—149
	$60\pm8$	60 ± 10	$2000\pm337$	$427\pm89.5$	$459\pm84$	$100 \pm 15$	$899.6 \pm 194$	$125\pm17$	$515.5\pm71$	133 ± 13.
7	55—111	39—104	1200—2500	226—375	171—245	77—138	135—307	87—132	93—234	87—128
	77 ± 15	71 ± 11	$2000\pm349$	$320\pm38$	$209\pm29$	106 ± 15	$188.6\pm76.8$	$105\pm11$	$154\pm51.5$	$98 \pm 14$
8	26—75	21—55	900—1800	274—569	253—667	55—111	364—1282	58—100	366—845	60—100
	$45\pm11$	$42 \pm 19$	$1000\pm89.9$	$388 \pm 72.4$	$464\pm87$	$82\pm16$	$839\pm53$	$84 \pm 14$	$622\pm137$	$84.5\pm9$
9	42—113	57—105	400—2500	277—546	152—3363	83—287	110—289	79—116	56—228	53—114
	$77\pm20$	$76\pm9$	$1000\pm230$	$361\pm76$	641 ± 710	$151.5\pm63$	$194\pm277.5$	95 ±11	$110\pm50$	81 ± 19
Ν	45	45	30	30	25	25	25	25	25	25

Tabla 8 (continuación). Valores máximo, mínimo, promedio y desviación estándar de los caracteres morfométricos de las poblaciones de *Chara* en la RCM.

DC1ria = Diámetro de las células corticales primarias; DC2ria = Diámetro de las células corticales secundarias; LSB. = Longitud del segmento basal; D SB = Diámetro del segmento basal; LSA.= Longitud del segmento apical; DSA. = Diámetro del segmento apical; LES = Longitud estipuloides superiores; DES= Diámetro de estipuloides superiores; LEI= Longitud estipuloides inferiores; DEI. = Diámetro estipuloides superiores

Población	BP/Nodo	LBP (μm)	D BP (µm)	L CSA (μm)	DCSA (µm)	LBS A (µm)	DBSA (µm)	L Br (µm)	D Br (µm)
1	5—11	241—563	70—122	511—1011	73—170	168—486	49—113	1055—1742	90—209
	9 ± 1.5	$380\pm113$	$90\pm15$	$823\pm111$	$103\pm22$	$282\pm68$	77 ± 17	$1371\pm196$	$145.5\pm31$
2	5—8	70—203	40—88	333—488	71—95	92—243	41—88	714—1198	96—180
	7 ± 1	151 ± 37	64 ± 12	$465\pm73$	86 ± 11	$164\pm42$	67 ± 12	910 ± 186	$135 \pm 23$
3	4—8	898—2280	91—234	572—1565	94—182	224—558	65—134	1225—1958	115—176
	6 ± 1	$1575\pm396$	149 ± 29	$1112\pm242$	$126 \pm 17$	$418\pm102$	$102 \pm 16$	$1632\pm207.5$	140 ± 19
4	4—10	283—1593	112—174			79—594	50—123		
	7 ± 1	$618\pm250$	$144 \pm 24$			$265\pm30$	$85\pm16$		
5	3—8	127—620	62—135	478—1164	90—211	163—375	55—117	1156—1812	107—228
	6.5 ± 1	$288 \pm 120$	$104 \pm 21$	820 ± 146	131 ± 26	$263\pm53$	$85.5 \pm 15$	$1428.5\pm150$	170 ± 31
6	6—10	164—1465	69—194	557—1312	88—172	110—377	48—101	1077—2725	99—232
	8 ± 1	591 ± 414.5	$99\pm25.5$	968 ± 187	$128\pm23$	$230\pm55$	79 ± 13	$1420\pm276$	$153 \pm 31$
7				891—1663	91—180			1909—3357	119—249
				$1252\pm247$	$140\pm36$			$2458\pm537$	176 ± 49
8	3—7	158—848	54—119	389—2000	63—113	85—316	34—97	1139—1727	54—83
	5 ± 0.7	$487\pm170$	$78 \pm 16$	$1038\pm413$	91 ± 15	$194\pm74$	59 ± 16	$1496\pm165$	69 ± 9.9
9				410—1805	102—279			1766—3033	165—310
				$1154\pm356$	$155\pm39$			$2642\pm478$	229 ± 42
Ν	50	40	30			50	50	30	50

Tabla 8 (continuación). Valores máximo, mínimo, promedio y desviación estándar de los caracteres morfométricos de las poblaciones de *Chara* en la RCM.

BP/Nodo = Bracteas posteriores por nodo; LBP = longitud de la bractea del nodo vegetativo; DBP = Diámetro de las bracteas posteriores; LBA= Longitud bractea anterior; DBA = Diámetro de la bractea anterior; L BPSA= Longitud bractea en el segmento apical; DBPSA= Diámetro de bractea en el segmento apical; LBr = Longitud de la bracteola ; DBr = Diámetro de la bracteola. Tabla 8 (continuación). Valores máximo, mínimo, promedio y desviación estándar de los caracteres morfométricos de las poblaciones de *Chara* en la RCM.

Población	L Ν (μm)	D Ν (μm)	LC (μm)	D C (μm)	LG (μm)	D G (μm)
1	301—755	163—673	62—226	118—394	316—585	421—558
	$594 \pm 141$	$433\pm147$	160 ± 40	206 ± 50	$474\pm51$	$488.5\pm35$
2	764—965	491-683	127—169	174—236	452—598	489-628
-	869 ± 60	612.5 ± 70	$151 \pm 13$	206 ± 18	553 ± 60	567 ± 51
з	330-823	111_781	35155	98219	338_634	356-641
3	560 ± 121	335 ± 186	$108 \pm 30$	159.5 ± 34	511 ± 79	532 ± 77
Λ	437521	110-757	110_133	153-185	_	_
7	482 ± 34.5	444 ± 172	124.5 ± 6	$165.5 \pm 14.3$		
5	208 1000	100 280	71 210	125 020	244 472	201 101
5	629 ± 175	$242.5 \pm 46$	149 ± 22	135—230 186. 5 ± 27	413 ± 35	436 ± 30
4	255 045	100 482	50 140	80 000	240 477	284 401
0	536 ± 159	311 ± 144.5	130 ± 22	170 ± 34	408 ± 43.5	$423 \pm 45$
7	005 045	01 4/0	70 100	00 075	000 504	051 400
/	205—945 587 ± 195	91—489 275 ± 132	70—190 134 ± 36	90—275 176±61	233—584 386 ± 113	251—493 389 ± 100
8	555-812	390-550	136—184	165—192	237—278	210-320
	6//±/3	450 ± 43	156 ± 18	1/6±11	264 ± 18	303.5 ± 29
9	375—790	139—556	99—192	126—289	294—477	290—493
	$666 \pm 105$	449 ± 107	131 ± 21	$206\pm34$	$354\pm65$	$358\pm60$
Ν	40	40	30	30	30	30

LN = Longitud del nóculo; DN = diámetro del nóculo; LC = Longitud de la corónula; DC = Diámetro de la corónula; LG = Longitud del glóbulo; DG = Diámetro del glóbulo. En la primera línea se muestra el valor mínimo y el máximo, N= número de réplicas.



Fig. 9. Poblaciones del género *Chara*. Promedio (—), error estándar (cajas) y desviación estándar (bigotes). P1. Itzamatitlán; P2. Río Salado; P3. El Meco, 2005; P4. El Meco 2004; P5. Micos; P6. El Salto; P7. Los Manantiales 2001; P8. Los Manantiales 2005; P9. El Meco 2005<sup>a</sup>.



Fig. 10. Poblaciones del género *Chara*. Promedio (—), error estándar (cajas) y desviación estándar (bigotes). P1. Itzamatitlán; P2. Río Salado; P3. El Meco, 2005; P4. El Meco 2004; P5. Micos; P6. El Salto; P7. Los Manantiales 2001; P8. Los Manantiales 2005; P9. El Meco 2005<sup>a</sup>.

### NÚMERO DE ESTIPULOIDES



## NÚMERO DE CÉLULAS CORTICALES





Fig. 11. Poblaciones del género *Chara*. Promedio (—), error estándar (cajas) y desviación estándar (bigotes). P1. Itzamatitlán; P2. Río Salado; P3. El Meco, 2005; P4. El Meco 2004; P5. Micos; P6. El Salto; P7. Los Manantiales 2001; P8. Los Manantiales 2005; P9. El Meco 2005<sup>a</sup>.

### LONGITUD ESTIPULOIDES SUPERIORES

# $1500^{-1}$



### LONGITUD ESTIPULOIDES INFERIORES

### DIÁMETRO ESTIPULOIDES INFERIORES



Fig. 12. Poblaciones del género *Chara*. Promedio (—), error estándar (cajas) y desviación estándar (bigotes). P1. Itzamatitlán; P2. Río Salado; P3. El Meco, 2005; P4. El Meco 2004; P5. Micos; P6. El Salto; P7. Los Manantiales 2001; P8. Los Manantiales 2005; P9. El Meco 2005<sup>a</sup>.

### DIÁMETRO ESTIPULOIDES SUPERIORES

### DIÁMETRO CÉLULAS CORTICALES PRIMARIAS

### DIÁMETRO CÉLULAS CORTICALES SECUNDARIAS



Fig. 13. Poblaciones del género *Chara*. Promedio (—), error estándar (cajas) y desviación estándar (bigotes). P1. Itzamatitlán; P2. Río Salado; P3. El Meco, 2005; P4. El Meco 2004; P5. Micos; P6. El Salto; P7. Los Manantiales 2001; P8. Los Manantiales 2005; P9. El Meco 2005<sup>a</sup>.

### LONGITUD BRACTEA POSTERIOR

### DIÁMETRO BRACTEA POSTERIOR



### BRACTEAS POSTERIORES POR NODO



Fig. 14. Poblaciones del género *Chara*. Promedio (—), error estándar (cajas) y desviación estándar (bigotes). P1. Itzamatitlán; P2. Río Salado; P3. El Meco, 2005; P4. El Meco 2004; P5. Micos; P6. El Salto; P7. Los Manantiales 2001; P8. Los Manantiales 2005; P9. El Meco 2005<sup>a</sup>.

LONGITUD ÚLTIMA CÉLULA SEGMENTO APICAL





LONGITUD BRACTEA SEGMENTO APICAL

DIÁMETRO BRACTEA SEGMENTO APICAL



Fig. 15. Poblaciones del género *Chara*. Promedio (—), error estándar (cajas) y desviación estándar (bigotes). P1. Itzamatitlán; P2. Río Salado; P3. El Meco, 2005; P4. El Meco 2004; P5. Micos; P6. El Salto; P7. Los Manantiales 2001; P8. Los Manantiales 2005; P9. El Meco 2005<sup>a</sup>.

DIÁMETRO ÚLTIMA CÉLULA SEGMENTO APICAL



Fig. 16. Poblaciones del género *Chara*. Promedio (—), error estándar (cajas) y desviación estándar (bigotes). P1. Itzamatitlán; P2. Río Salado; P3. El Meco, 2005; P4. El Meco 2004; P5. Micos; P6. El Salto; P7. Los Manantiales 2001; P8. Los Manantiales 2005; P9. El Meco 2005<sup>a</sup>.



Fig. 17. Poblaciones del género *Chara*. Promedio (—), error estándar (cajas) y desviación estándar (bigotes). P1. Itzamatitlán; P2. Río Salado; P3. El Meco, 2005; P4. El Meco 2004; P5. Micos; P6. El Salto; P7. Los Manantiales 2001; P8. Los Manantiales 2005; P9. El Meco 2005<sup>a</sup>.



Fig. 18. Poblaciones del género *Chara*. Promedio (—), error estándar (cajas) y desviación estándar (bigotes). P1. Itzamatitlán; P2. Río Salado; P3. El Meco, 2005; P4. El Meco 2004; P5. Micos; P6. El Salto; P7. Los Manantiales 2001; P8. Los Manantiales 2005; P9. El Meco 2005<sup>a</sup>.
#### 3.3. Caracteres morfológicos del género Chara.

Se registraron y analizaron todos los caracteres reportados para las especies del género *Chara*. Además se incluyeron caracteres que consideramos importantes y que no han sido considerados en la literatura: ellos son la forma y tipo de ápice de la célula apical y la posición de los nodos fértiles. Todas las poblaciones presentaron talos monoicos.

#### Incrustación del talo

Se formaron tres grupos: poblaciones sin incrustación, con incrustación ligera y con incrustación. En el primer caso estuvieron las poblaciones uno y cuatro, las poblaciones dos y seis mostraron incrustación ligera y los individuos de las poblaciones tres, cinco y siete tuvieron incrustaciones. Fue un carácter sin importancia taxonómica.

#### Tipo de corteza

Hubo 2 tipos de corteza. Las poblaciones siete y nueve presentaron corteza diplóstica y el resto de las poblaciones exhibieron talos con corteza triplóstica. Este caracter tuvo relevancia taxonómica.

#### Diámetro de las células corticales primarias y secundarias

Las 9 poblaciones mostraron células corticales primarias y secundarias con diámetros similares. Por esa razón este caracter no tuvo importancia taxonómica.

#### Corticación del segmento basal de la rama

Se formaron 2 grupos: poblaciones sin producción de corteza y aquellas con corteza en el segmento basal. En el primer grupo se cuentan las poblaciones 1 a 6 y la 8 y en el segundo las poblaciones siete y nueve. Además en este último grupo los primeros dos segmentos presentaron corteza cuando hubo gametangios presentes, en las ramas vegetativos esos segmentos carecieron de corteza. Para la población ocho el segmento basal corticado fue el segundo. Se trató de un caracter sin importancia taxonómica.

#### Disposición de las bracteas

Todas las poblaciones mostraron una disposición verticilada. Fue un caracter sin importancia taxonómica.

#### Forma y ápice de los estipuloides

Hubo dos formas y ápices de estipuloides. Las primeras seis poblaciones y la población ocho presentaron estipuloides cilíndricos con ápice acuminado. Las poblaciones siete y nueve tuvieron estipuloides oblongos con ápice redondeado. Se trató de un carácter con importancia taxonómica.

#### Forma y ápice de las bracteas

Las poblaciones mostraron dos tipos de bracteas. Las primeras seis poblaciones y la población ocho presentaron bracteas cilíndricos y lanceoladas con ápice acuminado. Las poblaciones siete y nueve exhibieron bracteas esféricas. Este carácter tuvo relevancia taxonómica.

#### Forma y ápice de las bracteolas

Existieron dos clases de bracteolas. Las bracteolas de las primeras seis y la octava población fueron cilíndricas y ápice acuminado; las poblaciones siete y nueve mostraron bracteolas cilíndricas con base ensanchada y ápice agudo. Se trato de un carácter con relevancia taxonómica.

#### Disposición de las espinas

Este caracter fue similar para las nueve poblaciones. Las espinas fueron solitarias, escasas en los internodos basales y medios pero abundantes en los internodos apicales. Fue un caracter sin importancia taxonómica.

Forma y ápice de las espinas

Hubo dos tipos de espinas. Las espinas de la población ocho y las primeras seis poblaciones fueron cilíndricas con ápice acuminado y las espinas de las poblaciones siete y nueve esféricas. Este caracter tuvo relevancia taxonómica.

Forma y ápice de la célula apical de la rama

Este caracter presentó tres clases de célula apical. Las primeras seis poblaciones y la ocho tuvieron células lanceoladas o cilíndricas con ápice acuminado; en la población siete hubo células cilíndricas con ápice agudo y la población nueve tuvo células ovoides con ápice agudo. Fue un caracter con relevancia taxonómica.

Forma y color del nóculo

Todas las poblaciones mostraron varios tipos de nóculos. Los nóculos esféricos con oosfera negra y células espirales transparentes fueron frecuentes en los verticilos basales. Los nóculos abundantes en los verticilos medios fueron los nóculos esféricos incoloros con gran cantidad de lípidos y los nóculos esféricos, verdes. En los verticilos apicales los nóculos fueron cilíndricos incoloros o estuvieron ausentes. Se trató de un caracter sin importancia taxonómica.

Forma, color y forma de las células escudo del glóbulo

Los glóbulos de las poblaciones dos a nueve fueron esféricos e incoloros. La población uno presento glóbulos angostos en la base y ensanchados en el ápice de color naranja. Las células escudo en las poblaciones cinco y seis fueron triangulares y en la población dos fueron romboidales. Los glóbulos de las poblaciones siete a nueve no mostraron células escudo diferenciadas y la población cuatro no presentó glóbulos. La forma de los glóbulos no fue un criterio útil para distinguir especies pero la forma de las células escudo si.

#### Forma y ápice de las células de la corónula

Hubo dos clases de corónula. La corónula más común fue la compuesta por células obovoides con ápices divergentes presente en las poblaciones uno, dos, cinco, seis y nueve; la población tres tuvo también células obovoides pero con ápices conniventes. La segunda clase fue de células triangulares con ápice redondeado y divergente presente en la población ocho. La población cuatro no presentó nóculos. Este carácter no tuvo relevancia taxonómica.

#### Posición de los nodos fértiles

Se formaron dos grupos. Los nodos fértiles para las primeras seis poblaciones fueron los nodos segundo al cuarto y para las poblaciones siete a nueve los dos primeros. Este carácter tuvo relevancia taxonómica.

#### Posición de los gametangios

Hubo dos grupos. Las poblaciones uno a seis presentaron gametangios conjuntos y sejunctos. Los nóculos sejunctos fueron comunes en los verticilos basales y los gametangios conjuntos en los verticilos medios y apicales. El segundo grupo estuvo compuesto por las poblaciones siete y nueve sólo con gametangios conjuntos. Se trato de un carácter con relevancia taxonómica.

#### Ornamentación de la oospora

No hubo oosporas libres en ninguna de las nueve poblaciones. Para las poblaciones cinco, seis y nueve se observó la forma y ornamentación de la oosfera presente todavía en el interior del nóculo. Hubo 3 tipos de ornamentación. La población 5 presentó orificios irregulares; la población seis elevaciones pequeñas de distintos tamaños y la población 9 mostró perforaciones ovales. La ornamentación tuvo importancia taxonómica.

#### Caracterización taxonómica de las poblaciones del género Chara

En base al análisis de 37 caracteres morfométricos se reconocieron 3 grupos de poblaciones (Fig. 19). Los primeros 2 grupos compartieron doce caracteres morfológicos. Sin embargo, el primer grupo estuvo compuesto por las poblaciones de tallas mayores y el segundo por talos de dimensiones pequeñas. Los caracteres más importantes para delimitar a los 3 grupos fueron la longitud de brácteas vegetativas, longitud de bracteolas anteriores, longitud de bracteolas posteriores, longitud de estipuloides superiores, longitud de estipuloides inferiores, longitud del segmento basal y longitud de las espinas (Fig. 20).



Fig. 19. Distancia euclidiana entre las 9 poblaciones del género *Chara* y 3 grupos formados a partir de todos los caracteres morfométricos evaluados. La caracterización morfométrica, morfológica y ambiental permitió la identificación de las poblaciones 1 a 6 como *Chara haitensis*; las poblaciones 7 y 9 como *Chara vulgaris* var. *nitelloides* y la población 8 como *Chara zeylanica* var. *diaphana*.



Figura 20. Análisis de componentes principales con todos los caracteres morfométricos. Sólo se ilustran los más relevantes para la delimitación del agrupamiento de las poblaciones. LBNV= Longitud de la bractea del nodo vegetativo. LES= Longitud de los estipuloides superiores; LEI= Longitud de los estipuloides inferiores, Lesp= Longitud de las espinas; LSB= Longitud del segmento basal; LBrP= Longitud de la bracteola posterior; LBrA= Longitud de la bracteola anterior.

### 3.4. Caracteres morfométricos del género Nitella.

Las 3 poblaciones del género *Nitella* pertenecieron al subgénero *Tieffallenia* por presentar rayos terminados en un conjunto de dactilos multicelulares. Las células del dactilo son distintas entre sí. La ramificación es (1) 2-4 (6) furcada. Las poblaciones 10 y 11 se incluyeron en la sección *Tieffallenia* por tener talos de dimensiones grandes, sin formación de cabezuelas ni mucílago y dactilos abreviados. La población doce se incluyó en la sección Gioallenia por exhibir talos pequeños, con o sin formación de cabezuelas y mucílago. La célula apical del dactilos fue de diámetro similar al de la última célula.

Se analizaron 42 caracteres taxonómicos empleados para reconocer la variación morfológica en las 3 poblaciones de *Nitella* (15 morfológicos y 27 morfométricos) (Tablas 16 y 17).

Longitud del talo (LT)

Las poblaciones 1 y 2 presentaron similitud (U = 5; p = 0.151) y ambas fueron distintas a la población 3 (U= 0; p = 0.008). La longitud del talo se consideró un carácter con valor taxonómico (Fig. 21).

```
Longitud del verticilo (LV)
```

Las poblaciones 1 y 2 mostraron semejanzas (U=70; p=1) y ambas fueron distintas a la población 3 (U= 0; p = 0). Por ello, fue un carácter con valor taxonómico (Fig. 21).

Diámetro del verticilo (DV)

Las 3 poblaciones fueron distintas entre sí (U= 0.5—31.5; p = 0.022). No obstante, se calificó como un carácter con valor taxonómico (Fig. 21)

Número de ramas totales (RT)

La población 1 mostró similitud estadística con las otras poblaciones (U= 105.5— 143.5; p = 0.85—0.284). Por tanto, dicho carácter no tuvo valor taxonómico (Fig. 21).

Número de ramas fértiles (RF)

La población 3 exhibió similitudes con las otras poblaciones (U =125—140; p= 0.109—0.246). Fue un carácter sin valor taxonómico (Fig. 22).

Número de ramas estériles (RE)

Las 3 poblaciones fueron similares (U=146.5-177.5; p=0.325-0.931). Por ello, fue un carácter sin valor taxonómico (Fig. 22).

Número de ramas primarias (R1r)

Sólo fueron similares las poblaciones 1 y 3 (U =401; p =0.455). No fue un criterio taxonómico útil (Fig. 22).

Número de ramas primarias sin furcación (R1rSF)

En este caso, sólo las poblaciones 2 y 3 mostraron similitud estadística (U =204; p = 0.174). Por este motivo dicho carácter no tuvo importancia taxonómica (Fig. 22).

Número de ramas secundarias (R2r)

Para este carácter sólo fueron similares las poblaciones 1 y 3 (U =1448; p =0.686). Este carácter no tuvo importancia taxonómica (Fig. 23). Número de ramas secundarias sin furcación (R2rSF)

Existieron diferencias entre las 3 poblaciones (U = 72-467.5; p = 0.001-0.024). Por tal motivo, se consideró a este carácter sin valor taxonómico (Fig. 23)Número de ramas terciarias (R3r)

En este caso sólo existió similitud entre las poblaciones 2 y 3 (U =55—856; p =0.002). Se trató de un carácter sin valor taxonómico (Fig. 23).

Longitud del internodo (LI)

Las 3 poblaciones fueron diferentes entre sí (U = 17 - 27.5; p = 0). No obstante, si se consideró como un caracter útil en taxonomía (Fig. 23).

Diámetro del internodo (DI)

Sólo existió similitud entre las poblaciones 1 y 2 (U= 114; p= 0.053). Fue un caracter con valor taxonómico (Fig. 24).

Número de dactilos por rayo (DacR)

Las poblaciones 1 y 2 de son similares estadísticamente (U= 264.5; p =1) y ambas son distintas a la población 3 (U= 0106.5; p =0). Por tal motivo este caracter fue útil en taxonomía (Fig. 24).

```
Longitud del dactilo (LD)
```

Las 3 poblaciones mostraron diferencias entre sí (U=313; p=0). Sin embargo, si se considero un caracter taxonómico útil (Fig. 24).

```
Diámetro del dactilo (DD)
```

Las 3 poblaciones fueron distintas entre sí (U= 16.5-62 p= 0). Fue un carácter útil para la taxonomía (Fig. 24).

Longitud penúltima célula del dactilo (LPCD)

Las 3 poblaciones fueron diferentes entre sí (U =62.5; p =0). No obstante, este carácter fue útil en taxonomía (Fig. 25). Diámetro penúltima célula del dactilo (DPCD)

Existen diferencias entre el diámetro de la penúltima célula del dactilo entre las poblaciones 1 y 2 (U = 16.5 p = 0, fig. 5). Este carácter fue útil como criterio taxonómico (Fig. 25).

Longitud de la última célula del dactilo (LUCD)

La población 3 fue similar a las otras poblaciones (U= 575—666; p =0.13—0.197). Este carácter no tuvo importancia taxonómica (Fig. 25 ).

Diámetro última célula del dactilo (DUCD)

Existieron similitudes de la población 3 con las otras 2 (U = 643—666; p =0.13— 0.197). Este carácter carece de importancia taxonomía (Fig. 25).

Longitud del nóculo (LN)

Las 3 poblaciones fueron similares entre sí (U= 488.5—737; p =0.275—0.289). Por tanto, este carácter no tuvo valor taxonómico (Fig. 26).

```
Diámetro del nóculo (DN)
```

Para este carácter todas las poblaciones exhibieron semejanzas estadísticas (U = 488.5-737; p = 0.275-0.289. Se trató de un caracter sin valor taxonómico (Fig.26).

Longitud de la corónula (LC)

Las 3 poblaciones fueron distintas entre sí (U= 97—161; p= 0). Se trató de un carácter sin valor taxonómico (Fig. 26).

Diámetro de la corónula (DC)

Las 3 poblaciones fueron distintas entre sí (U= 77—527.5; p =0.041). Fue un carácter con peso taxonómico (Fig. 26). Convoluciones (C)

Existieron diferencias entre las 3 poblaciones (U=32-110; p=0.002-0.005). No fue un carácter útil como criterio taxonómico (Fig. 27).

Longitud del glóbulo (LG)

Las poblaciones 1 y 2 son similares (U=399; p=0.148) y ambos son distintas a la población 3 (U=23-34.5; p=0). Este caracter tuvo peso taxonómico (Fig. 27).

Diámetro del glóbulo (DG)

Las poblaciones 1 y 2 son similares (U = 365; p = 0.057) y ambas mostraron diferencias estadísticas con la población 3 (U = 29—38; p = 0). Se trató de un carácter útil en taxonomía (Fig. 27).

Ρ	LT (cm)	LV (cm)	DV (cm)	LR (μm)	Ll (µm)	DI (μm)	RT	RF	RE	R1rias
1	9.4-21.9	0.7-4.1	0.9-3.6	1.1-5.3	1.3-3.7	746-1086	2-7	3-6	0-3	2-6
	14.1 ± 5	2.2 ± 1	1.7 ± 0.8	$2.6\pm0.9$	$2.2\pm0.6$	935.1 ± 94.4	5.0 ± 1.3	$4.4\pm0.9$	$0.8\pm0.8$	4.4 ± 1.3
2	8.2-12.2	1.2-2.7	0.6-1.6	1.3-2.8	2.5-4.9	660-989	5-7	3-6	0-3	5-7
	$\textbf{9.9}\pm2$	$2.1\pm0.4$	1.1 ± 0.3	$1.7\pm0.4$	$3.4\pm0.6$	837.1 ± 92	$5.6\pm0.6$	4.6 ± 1	$0.6\pm0.8$	$5.5\pm0.7$
3	3.1-5.6	0.3-0.4	0.3-1.2	0.2-0.5	0.2-1.6	124-257	5-7	0-6	0-7	3-6
	4.4 ± 1	$2.1\pm0.03$	$0.5\pm0.3$	0.3 ±0.1	$0.6\pm0.4$	191 ± 36.7	$6\pm0.5$	$\textbf{4.2}\pm\textbf{2.6}$	1.7 ± 2.7	$4.3\pm1$

Tabla 9. Valores máximo, mínimo, promedio y desviación estándar de los caracteres morfométricos de las poblaciones de *Nitella* en la RCM.

P= Población; LT= Longitud del talo; LV= Longitud del verticilo; DV= Diámetro del verticilo; LR = Longitud de la rama; LI = longitud del Internodo, DI = Diámetro del internodo.; RT= Ramas totales; RF= Ramas fértiles; RE= Ramas estériles; R 1rias = ramas primarias.

Tabla 9. Valores máximo, mínimo, promedio y desviación estándar de los caracteres morfométricos de las poblaciones de *Nitella* en la RCM.

Р	1R S/F	R2ria	2R S/F	R3ria	R4ria	LPD	DPD	LUD	DUD	D/Rayo
1	1-3	1-5	1-5	1-4	1-4	72-258	64-128	23-95	25-66	2-3
	1 ± 0.7	3 ± 1	1.7 ± 1	2.5 ± 1	2.5 ± 1	140.6 ± 45	85 ± 16	80 ± 15	37 ± 7	$2.8\pm0.4$
2	1-3	2-6	2-4	0-6		32440	30-78	33-106	21-32	2-3
	$2\pm0.8$	5 ± 1	2.7±0.6	3.1 ± 1		122.9 ± 81	$47\pm9$	$70.5\pm20$	$29\pm3$	$2.8\pm0.4$
3	1-5	1-5	2-4	3-4		560-2760		51-110	25-37	2-4
	2 ± 1	3 ± 1	3 ± 1	$3.7\pm0.5$		1199± 460		78 ± 15	$30\pm3.5$	3.7±0.5

P= Población; L D = Longitud del dactilo; DD= Diámetro del dactilo; LN= Longitud del nóculo; DN= Diámetro del nóculo; LC= Longitud de la corónula; DC= Diámetro de la corónula; Convoy.= Número de convoluciones del nóculo; LG= Longitud del glóbulo; DG= Diámetro del glóbulo. En la primera línea se muestra el valor mínimo y el máximo.

Ρ	LD	DD	LN	DN	LC	DC	Convol	LG	DG
1	127-351	64-28	87-356	86-333	29-65	44-77	5-8	147-249	140-267
	220.5±52	85 ± 17	229 ± 74	$227\pm74$	$45\pm8$	62 ±9.5	6 ± 1	$209\pm38$	219 ± 41
2	202-442	30-78	145-342	131-319	27-68	45-73	4-8	154-271	148-279
	$356\pm68$	47 ± 9	$254\pm62$	$246\pm56$	46 ±10	58 ± 7	7 ± 1	221 ± 38	$238\pm36$
3	644-2827		107.3-363	59-268	16-42.5	35.5-55	6-10	61-159	58-165
	1277±455		227 ± 76	$179\pm72$	31 ± 6	45 ± 5	8 ± 0.1	$133\pm21$	$142\pm21$

Tabla 9. Valores máximo, mínimo, promedio y desviación estándar de los caracteres morfométricos de las poblaciones de *Nitella* en la RCM.

P= Población; L D = Longitud del dactilo; DD= Diámetro del dactilo; LN= Longitud del nóculo; DN= Diámetro del nóculo; LC= Longitud de la corónula; DC= Diámetro de la corónula; Convoy.= Número de convoluciones del nóculo; LG= Longitud del glóbulo; DG= Diámetro del glóbulo. En la primera línea se muestra el valor mínimo y el máximo.



Fig. 21. Poblaciones del género *Nitella*. Promedio (—), error estándar (cajas) y desviación estándar (bigotes). P1. Micos, mayo 2005; P2. Micos, noviembre 2004; P3. El Meco, noviembre 2004.



Fig. 22. Poblaciones del género *Nitella*. Promedio (—), error estándar (cajas) y desviación estándar (bigotes). P1. Micos, mayo 2005; P2. Micos, noviembre 2004; P3. El Meco, noviembre 2004.



Fig. 23. Poblaciones del género *Nitella*. Promedio (—), error estándar (cajas) y desviación estándar (bigotes). P1. Micos, mayo 2005; P2. Micos, noviembre 2004; P3. El Meco, noviembre 2004.



Fig. 24. Poblaciones del género *Nitella*. Promedio (—), error estándar (cajas) y desviación estándar (bigotes). P1. Micos, mayo 2005; P2. Micos, noviembre 2004; P3. El Meco, noviembre 2004.



Fig. 25. Poblaciones del género *Nitella*. Promedio (—), error estándar (cajas) y desviación estándar (bigotes). P1. Micos, mayo 2005; P2. Micos, noviembre 2004; P3. El Meco, noviembre 2004.



Fig. 26. Poblaciones del género *Nitella*. Promedio (—), error estándar (cajas) y desviación estándar (bigotes). P1. Micos, mayo 2005; P2. Micos, noviembre 2004; P3. El Meco, noviembre 2004.



Fig. 27. Poblaciones del género *Nitella*. Promedio (—), error estándar (cajas) y desviación estándar (bigotes). P1. Micos, mayo 2005; P2. Micos, noviembre 2004; P3. El Meco, noviembre 2004.

#### 3.5. Caracteres morfológicos del género Nitella.

Se registraron y analizaron todos los caracteres reportados para las especies del género *Nitella*. Además se incluyó el carácter longitud del glóbulo del cual no hay registro en la literatura. Todas las poblaciones presentaron talos monoicos.

#### Incrustación del talo

Las poblaciones diez y once tuvieron talos sin incrustaciones y la población doce mostró talos muy incrustados. Fue un carácter de relevancia taxonómica.

Ramificación y tipo de ramas.

Las 3 poblaciones presentaron talos monopodiales, ramas homóclemas y sin formación de cabezuelas. Los verticilos apicales de la población doce fueron imbricados. El tipo de ramificación, ramas y la formación de cabezuelas no tuvieron relevancia taxonómica.

#### Dactilo

Las 3 poblaciones mostraron dactilos bicelulares y sus dactilos fértiles y estériles fueron semejantes en apariencia y tamaño. En base a la forma y ápice se formaron dos grupos. La célula basal de la población doce fue cilíndrica con ápice redondeado y la célula apical triangular con ápice agudo. En el segundo grupo la célula basal fue globosa con ápice recto y la apical triangular angosta con ápice acuminado. La apariencia de los dactilos fértiles y estériles no fueron caracteres taxonómicos útiles pero el número de células de los dactilos la forma y ápice de la célula basal y apical del dactilo si fueron relevantes taxonómicamente.

86

#### Nodos fértiles

Las 3 poblaciones tuvieron los nodos fértiles en la base de los mismos rayos. El nodo basal fue estéril y los nodos fértiles fueron del segundo al cuarto. Este carácter no tuvo relevancia taxonómica.

#### Posición y grado de desarrollo de los gametangios

Todas las poblaciones mostraron gametangios en diferentes posiciones y estados de desarrollo. Hubo nóculos sejunctos, glóbulos sejunctos, gametangios conjuntos y gametangios agregados. Las variantes de los gametangios agregados fueron tres nóculos o un glóbulo con dos nóculos. Los nóculos maduros fueron aquellos sejunctos o uno de los tres nóculos agregados presentes en el primer nodo. Los glóbulos de mayor tamaño fueron los sejunctos o conjuntos en los verticilos apicales. La posición de los gametangios y el estado de desarrollo de los nóculos no fueron de relevancia taxonómica.

#### Forma y color del nóculo

Las etapas de los nóculos y glóbulos son las mismas que las descritas para el género *Chara* y estuvieron presentes en las tres poblaciones. Los nóculos más abundantes fueron los esféricos con células espirales transparentes y la oosfera café rojiza de pared pigmentada junto con los nóculos orbiculares incoloros con gran cantidad de lípidos en su interior. Este caracter no tuvo importancia taxonómica.

#### Forma y color del glóbulo

Los glóbulos de las 3 poblaciones del género *Nitella* fueron incoloros sin las células escudo delimitadas.

#### Tipo de corónula

Para las tres poblaciones las células basales fueron cuadradas; las células apicales rectangulares y con ápice connivente. La forma y ápice de las células de la corónula no fueron caracteres de relevancia taxonómica.

#### Oospora

Hubo dos tipos de oosporas. En el grupo uno, la población diez mostró oosporas esféricas compuestas por seis convoluciones y en el grupo dos la población doce mostró oosporas comprimidas con ocho convoluciones. Los dos tipos de oosporas presentaron crestas con bordes irregulares. La forma de la oospora tuvo importancia taxonómica.

Ornamentación de la pared de la oospora

Se presentaron dos clases de ornamentación. En el grupo de la población diez la ornamentación de la población fue muy densa, reticulada y compuesta por elevaciones redondeadas. Para el grupo de la población doce la ornamentación fue densa, compuesta por gránulos dispuestos en hileras irregulares. El tipo de ornamentación si fue un criterio de importancia taxonómica.

# Caracterización taxonómica de las poblaciones de Nitella

Con el análisis morfométrico se reconocieron dos grupos de poblaciones (Fig. 28). Los caracteres morfométricos importantes en la delimitación de los grupos fueron la longitud del dactilo, la longitud de la penúltima célula del dactilo y el diámetro del internodo (Fig. 29). Por otro lado el análisis morfológico también diferenció dos grupos de poblaciones. Los caracteres morfológicos relevantes fueron la forma y ornamentación de la oospora.



Fig. 28. Distancia euclidiana entre las 3 poblaciones del género *Nitella* y 2 grupos formados a partir del análisis de todos los caracteres morfométricos. El grupo uno estuvo formado por las poblaciones diez y once y el grupo dos por la población 12.

La descripción morfométrica, morfológica y ambiental permitió la identificación de las poblaciones del género *Nitella*. Las poblaciones diez y once corresponden a la especie *Nitella furcata* var. *sieberi* y la población doce a *Nitella tenuissima* var. *tenuissima*.





Fig. 29. Análisis de componentes principales con todos los caracteres morfométricos. Sólo se ilustran los caracteres morfométricos útiles para el agrupamiento de las poblaciones del género *Nitella*. LD= Longitud del dactilo; LPD= Longitud de la penúltima célula del dactilo; DI= Diámetro del internodo.

# IIIB. CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL Y DISTRIBUCIÓN

## 3.6. Físico-química del agua

Los sitios se caracterizaron por presentar temperaturas relativamente cálidas (22– 28 °C); pH neutral a básico (7.1—8.0); aguas duras (dureza 212—1301 mg  $l^{-1}$ ; K<sub>25</sub> 816—1952 µs cm<sup>-1</sup>; SDT 590—1880 mg  $l^{-1}$ ); velocidad de corriente muy baja (0—6 cm s<sup>-1</sup>); profundidad somera (0—43 cm). En cuanto a su composición química predominaron sulfatos (196—1050 mg  $l^{-1}$ ) y carbonatos (164—602 mg  $l^{-1}$ ) y el ión dominante fue el calcio (145—3523 mg  $l^{-1}$ ) (Tablas 10 y 11). Todos los compuestos de nitrógeno (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, NO<sub>2</sub><sup>-</sup>, NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) y el fósforo (PO<sub>4</sub><sup>=</sup>) mostraron concentraciones bajas (Tabla 12).

Con base a la radiación incidente y al oxígeno disuelto se reconocieron dos grupos de poblaciones, el primero formado por los sitios 1 a 3, 5 y 6 con radiación incidente media a alta (340 a 2234 µmol fotones m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>) y concentración de oxígeno moderado a alta (5.3 a 8.0 mg l<sup>-1</sup>) y el segundo grupo del sitio 4 con radiación incidente (1.3 a 2.3 µmol fotones m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>, 2 mg l<sup>-1</sup>) y oxígeno bajo a moderado (2—9 mg l<sup>-1</sup>).

3.7. Análisis de substrato

Los colores predominantes del substrato fueron café y negro, los porcentajes por pérdida de ignición a 550 °C fueron altos (8.2—37.4%) y los de 950 °C bajos (0.02 a 15.4%) y presentó tamaño menor a -1 $\phi$  (Tabla 13). El substrato mostró diferentes proporciones de tamaño de grano (4 $\phi$  a -1 $\phi$ ), excepto la localidad El Meco con 85% de arcilla (Fig. 31).

# Tabla 10. Intervalos (noviembre 2004 y mayo 2005) o valores puntuales (mayo 2005) de los ambientes de las especies estudiadas.

Especies	<b>z</b> (cm)	VC.	Radiación incidente	T °C	OD	K <sub>25</sub>	SDT	рН	AT	Habitat
		(cm s <sup>-1</sup> )	(mol fotones m <sup>2</sup> s <sup>-1</sup> )		(mg l-1)	(µS cm⁻¹)	(mg l-1)		(mg  -1 )	
C. haitensis	5—43	0—6	340—2146	23-28	4—7	816-1952	593-1884	7-8	134-667	Márgen del río y en pozas
N= 6										
C. vulgaris	10—23	0—4	340—2234	26-28	7—9	1082-1602	1082-1602	8	168-210	Pozas y canales pequeños
N= 2										
C. zeylanica	0	0	2029	28	9	1742	1602	8	210	Edáfica, entremezclada con
N=1										pasto
N. furcata	24	2	24	24	2	816	593	7	235	Poza
N=2										
N. tenuissima	0—5	0	1819	26	7	1310	1082	8	168	Pozas pequeñas y subaérea.
N=1										

z = Profundidad; N= número de réplicas ;VC= Velocidad de corriente; OD= Oxígeno disuelto; K<sub>25</sub>= Conductividad específica; SDT= Sólidos disueltos totales; AT= Alcalinidad total.

Localidad	CO32-	HCO3-	SO <sub>4</sub> =	Cŀ	Na <sup>+</sup>	$K^+$	Ca++	Mg <sup>++</sup>	Dominancia iónica
1. Itzamatitlán	34	232	824	72	101	10	353	102	$SO_4^{=} > HCO_3 + CO_3 ^{-} > Cl^{-}$ $Ca^{++} > Mg^{++} \ge Na^{+} > K^{+}$
2. Río Salado	5	249	1049	12	46	10	362	69	$SO_4^{=} > HCO_3^{-} + CO_3^{-} > CI^{-}$ $Ca^{++} > Ma^{++} \ge Na^{+} > K^{+}$
3. El Meco		205	551	11	17	2	233	49	$SO_4^= > HCO_3^- > CI^-$ $Ca^{++} > Ma^{++} \ge Na^+ > K^+$
4. Micos		286	196	7	10	1	145	24	$HCO_{3} > SO_{4} = > CI^{-1}$
5. Río El Salto		164	464	10	15	2	205	46	$SO_4^{=} \ge HCO_3^{-} > CI^{-}$ $Ca^{++} > Ma^{++} > Na^{+} > K^{+}$
6. Los Manantiales	24	602	882	15	50	7	329	69	SO₄= > HCO3⁻ > CI⁻
									$Ca^{++} > Mg^{++} \ge Na^{++} > K^{+}$

Tabla 11. Cationes, aniones y dominancia iónica de las localidades estudiadas en equivalentes por litro (mg l-1),

Localidad	P—PO <sub>4</sub> =	N- NO₃⁻	N-NO2 <sup>-</sup>	N-NH4 <sup>+</sup>	NIT
1. Itzamatitlán	100		11	2903	
2. Río Salado	158		8	400	
3. El Meco		12 214	1257	2693	16 164
4. Micos		5243	3286	4393	12 922
5. Río El Salto		5043	0.6	4593	9637
6. Los Manantiales		16 900	0.4	38	16 938

Tabla 12. Nutrimentos evaluados para los sitios de muestreo (mol l-1).

NIT=Nitrógeno inorgánico total.

#### Tabla 13. Características del substrato en los sitios de recolecta.

Localidad	Color del substrato	Mz (φ)	PPI (550°C)	PPI (900°C)
1. Itzamatitlán	Café	ND	16.7	0.02
2. Río Salado	Café	1.3	12.6	7.6
3. El Meco	Blanco	4.4	15.6	1.5
4. Micos	Negro	1.51	8.2	3.5
		0.33 <sup>2</sup>		
5. Río El Salto	Negro	3.43	37.4	1.5
6. Los Manantiales	Negro	3.015	13.4	15.4

Mz = tamaño promedio; PPI 550 °C = pérdida por ignición a 550 °C; PPI 950 °C = pérdida por ignición a 950 °C, Micos<sup>1</sup> = *Chara*, población 5; Micos<sup>2</sup> = *Nitella* poblaciones 10 y 11. El Meco<sup>1</sup>. *Chara* población.



Fig. 31. Proporciones del tamaño de grano para 6 poblaciones. En el eje vertical se ilustra el porcentaje de partículas que muestran los distintos diámetros en la escala phi ( $\phi$ ). 2. *Chara*, Río Salado; 4. *Chara*, El Meco; 5. *Chara*, Micos; 6. *Chara*, El Salto; 8. *Chara*, Los Manantiales; 10. *Nitella*, Micos. -1  $\phi$ = arena muy gruesa; 0  $\phi$ = arena gruesa; 1  $\phi$ = arena media; 2  $\phi$ = arena fina; 3  $\phi$ = arena muy fina; 4  $\phi$ = limo; < 4  $\phi$ = arcilla.

## 3.8. DISTRIBUCIÓN

Los 6 sitios trabajados correspondieron a 6 ríos de primer a tercer orden en regiones tropicales a subtropicales. Las especies que se encontraron en las dos cuencas fue *C. haitensis* y C. vulgaris; fueron exclusivas de una cuenca. La especie con mayor frecuencia en los sitios de estudio fue *C. haitensis* presente en cinco sitios y el resto fueron poco frecuentes (uno o dos sitios, Tabla 14). La localidad con el mayor número de poblaciones estudiadas fue El Meco, con 3 poblaciones de *Chara* y una de *Nitella*.

#### Tabla 14. Distribución de las especies de caráceas en el área de estudio

Localidad	Sistema hidrológico	Especie
1. Itzamatitlán	Bajo Amacuzac, río Balsas	C. haitensis
2. Río Salado	Alto Amacuzac, río Balsas	C. haitensis
3. El Meco	Río El Salto, bajo Pánuco	C. haitensis, C. vulgaris, N. tenuissima
4. Micos	Río El Salto, bajo Pánuco	C. haitensis, N. furcata
5. Río El Salto	Río El Salto, bajo Pánuco	C. haitensis
6. Los Manantiales	Alto Amacuzac, río Balsas	C. vulgaris, C. vulgaris,

# IV. DISCUSIÓN

# 4.1. TAXONOMÍA

El esquema de clasificación de Wood & Imahori sirvió de base para reconocer a todas las especies excepto a *Chara haitensis;* en este último caso se usaron los caracteres propuestos por Proctor *et al.* (1971) y Soulié (1999).

Como novedad taxonómica se reporta la posición de los nodos fértiles. Este caracter ha sido descrito para algunas especies de *Chara* pero no ha sido considerado importante para distinguir a *C. haitensis* y *C. zeylanica* var. *diaphana* (Wood & Imahori, 1965; Bicudo, 1972; Soulié, 1999). Sin embargo en el presente trabajo este carácter si fue importante para delimitar estas especies: para *C. haitensis* los nodos fértiles fueron del segundo al cuarto mientras que para *C. zeylanica* var. *diaphana* el primero y segundo nodo.

#### Especies del género Chara

En base al análisis de los caracteres morfológicos y morfométricos se formaron 2 grupos. El primero compuesto por las poblaciones de *C. haitensis* (poblaciones 1 a 6) y el segundo integrado por las poblaciones de las especies *C. vulgaris* var. *nitelloides* (poblaciones 7 y 9) y *C. zeylanica* var. *diaphana* (población 8).

La disposición de los gametangios (conjunta o sejuncta) ha sido considerada útil en la delimitación de las especies y de variedades (Wood & Imahori, 1965; Proctor, 1971. Este carácter sólo fue útil para las poblaciones de la especie *C. zeylanica* con gametangios conjuntos mientras que las poblaciones mexicanas de *Chara haitensis y C. vulgaris* presentaron los 2 tipos de arreglos. Los caracteres morfométricos de los gametangios no fueron importantes para delimitar a las especies. Es posible que esto se relacione con la presencia de nóculos en diferentes estados de desarrollo en los verticilos de un mismo talo y la abundancia de gametangios masculinos juveniles. La presencia de nóculos en distintas etapas de maduración no se ha reportado por lo que nuestras observaciones representan el primer reporte de este proceso.

Los caracteres morfométricos comunes a las 3 especies de *Chara* fueron: la longitud de los verticilos y las ramas; las dimensiones del segmento basal; el diámetro de los estipuloides inferiores y superiores; el diámetro de las espinas; el número de bracteas posteriores por nodo; las dimensiones de la última célula y de las bracteas del segmento apical; el número y las dimensiones de las bracteolas; las dimensiones del nóculo, la corónula y la longitud del glóbulo. Estos caracteres no fueron usados para la determinación de las especies y por ello no se recomienda incorporarlos en la caracterización morfométrica de futuros estudios de estas especies.

De acuerdo con Wood & Imahori (1965) la especie *C. haitensis* forma parte de *C. zeylanica* var. *zeylanica*. Sin embargo Proctor *et al.* (1971) y Soulié (1999) delimitan a las especies *C. zeylanica* y *C. haitensis* en base a otras características tales como la forma y número de células escudo del glóbulo, el número cromosómico, el número de segmentos ecorticados de la rama, la presencia de los gametangios en el nodo basal de la rama y las características de la oospora. En el presente proyecto se realiza la primera descripción morfológica detallada de *C. haitensis* para México y el mundo. El tipo de corteza de esta especie no ha sido descrita, las poblaciones mexicanas de esta especie mostraron una corteza triplóstica e isóstica.

La población de *C. zeylanica* var. *diaphana* coincidió con la descripción de Wood & Imahori (1965) y Zaneveld (1940). Los caracteres delimitativos fueron la longitud del talo, el segmento basal de la rama ecorticado y elongado, la corteza triplóstica e isóstica y su presencia en un ambiente con predominancia de carbonatos y sulfatos para una región subtropical Khoja & Hussain (1990).

En el caso de las poblaciones de *Chara vulgaris* los caracteres importantes para identificarlas fueron el segmento basal de la rama corticado; las bracteolas, estipuloides y espinas globulares y el número de células corticales el cual

98

corresponde a una corteza diplóstica (Zaneveld, 1940; Wood & Imahori, 1965; Wood, 1970; Stotler, 1968; Proctor *et al.* 1972; Cáceres, 1978; Moore, 1979; Mann, 1989). La determinación a nivel de variedad se realizó en base a los siguientes criterios segmentos terminales ecorticados y elongados de las ramas, la presencia de gametangios conjuntos en los primeros 3 nodos de la rama y la ornamentación de la pared de la oospora constituida por montículos con un poro en el ápice (Wood & Imahori , 1965; Mandal *et al.* 1999).

La ornamentación de las oosporas fue un carácter apropiado para diferenciar a *C. haitensis* y *C. vulgaris* var. *nitelloides* (Mandal *et al.* 1999; Soulié, 1999). No obstante se requiere conocer el tipo de ornamentación de las oosporas de *C. zeylanica* var. *diaphana* para las poblaciones mexicanas.

Especies del género Nitella.

A diferencia de las poblaciones de *Chara*, los caracteres morfométricos fueron relevantes para diferenciar a las poblaciones de *Nitella*. Se reconocieron 2 grupos, el primero formado por la especie *N. furcata* var. *sieberi* (poblaciones 10 y 11) y el segundo por *N. tenuissima* var. *tenuissima* (población 12). Los caracteres morfométricos diagnósticos más importantes fueron la longitud del talo; las dimensiones del internodo; el número y dimensiones de los dactilos y de la penúltima célula del dactilo, el diámetro de la corónula y las dimensiones del glóbulo.

Las poblaciones 9 y 10 fueron reconocidas como pertenecientes a la especie *N. furcata* var. *sieberi* por la carencia de incrustación, la ramificación abundante, el número de dactilos, el número de células del dactilo, la forma y tipo de ápice de los dactilos, la forma y tipo de ornamentación de la oospora (Wood, 1963; Kasaki, 1964; Choudhary & Wood, 1973; Cáceres, 1975; Mandal *et al.* 1995; Vieira *et al.* 2003). Los caracteres que mostraron diferencias significativas entre las 2 poblaciones fueron la longitud del internodo, el diámetro del dactilo, el diámetro de la última célula del dactilo, las dimensiones de la corónula y el número de convoluciones del nóculo.

99

La población 12 se incluyó como *N. tenuissima* var. *tenuissima* por la longitud del talo, la longitud del internodo, los verticilos imbricados, el número de dactilos, la forma y el tipo de ápice de los dactilos y el número de células del dactilo (Groves, 1920; Allen,1954; Choudhary & Wood, 1973). La determinación a nivel de variedad se llevo a cabo en base a los caracteres descritos por Wood & Imahori (1965), Cáceres (1975) y Vieira *et al.* (2002).

Los caracteres sin peso taxonómico para identificar a las especies fueron todos los relacionados con la ramificación (número de ramas fértiles, estériles, totales, primarias, secundarias y terciarias), las dimensiones de la última célula del dactilo y las dimensiones del nóculo. Por tanto, no se recomienda su uso en la caracterización de estas especies para otros estudios taxonómicos.

La forma y tipo de ornamentación de la oospora fueron criterios útiles para reconocer a las 2 especies del género *Nitella*. Esto coincide con los reportes sobre la utilidad de estos caracteres para los miembros de este género (Mandal *et al.* 1995; Ray *et al.* 1990).

Con base a la caracterización morfométrica de las poblaciones de caráceas mexicanas, en la mayoría de las estructuras se amplio el intervalo de datos hacia los valores mínimos. Algunos caracteres con dimensiones menores a las reportadas y que pueden tener relevancia taxonómica fueron, para las especies de *Chara*, el diámetro del glóbulo y el número de segmentos por rama en tanto que para las especies de *Nitella* se trató de las dimensiones del glóbulo y del nóculo (Zaneveld, 1940; Wood, 1963; Wood & Imahori, 1965; Cáceres, 1978, 1985; Vieira 2002, 2003; Hussain *et al.* 2003).

#### 4.2. CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL Y DISTRIBUCIÓN

Las poblaciones de caráceas estudiadas estuvieron presentes en cuerpos de agua de regiones tropicales a subtropicales y concentraciones altas de calcio. Estas características fueron consistentes con los reportes previos para las especies y variedades descritas en otras regiones del mundo (Zaneveld, 1940; Wood, 1963; Kasaki, 1964; Wood & Imahori, 1965; Vaidya, 1966; Proctor *et al.* 1971; Choudhary & Wood, 1973; Cáceres, 1975; Carbiener *et al.* 1990; Khoja & Hussain, 1990; Simons *et al.* 1994; Bornette *et al.* 1996, 2002; Mandal & Ray, 1999; Vieira *et al.* 2002, 2003). En la mayoría de las especies citadas en regiones templadas no se menciona la estación del año o características ambientales en que fueron encontradas (Groves, 1920; Moore, 1979; Bryant & Stewart, 2002), lo cual dificulta caracterizar el ambiente.

Los sitios con *Nitella furcata* y *N. tenuissima* presentaron concentraciones moderadas a altas en los iones principales. Esto es diferente a lo reportado para las poblaciones brasileñas (Vieira *et al.* 2002). Lo anterior sugiere que este parámetro no es determinante y que el tipo de substrato y la velocidad de corriente pueden ser más importantes para el establecimiento de las poblaciones de caráceas (Vieira *et al.* 2002, 2003). La caracterización ambiental de *N. furcata* var. *sieberi* corresponde en general a lo reportado previamente por Wood (1963) y junto a *N. tenuissima* se describe por primera ocasión la composición química del agua.

Las poblaciones *C. zeylanica* var. *diaphana* y *C. haitensis* estuvieron presentes en sitios con concentraciones altas de sulfato. Dichas concentraciones son semejantes a las reportadas en Arabia Saudita y difieren de las bajas cantidades de sulfato reportadas para la India y Francia (Vaidya, 1966; Khoja & Hussain, 1990; Bornette *et al.* 1996, 2002). La información ambiental descrita en este trabajo constituye una importante aportación a la caracterización biológica de *C. vulgaris*, y *C. haitensis*.

Las especies *C. aculeolata, C. hispida, C. major, C. tomentosa* y *Nitellopsis obtusa* están presentes en cuerpos de agua oligotróficos (Carbiener *et al.* 1990; Simons *et al.* 1994). En la presente investigación, las 5 especies estudiadas estuvieron presentes en ríos con bajas concentraciones de amonio, nitratos, nitritos y ortofosfato. Sin embargo, la población de *C. haitensis* recolectada en Itzamatitlán mostró tolerancia a valores altos de nitratos. Esto podría sugerir que la especie *C. haitensis* tolera condiciones de perturbación, similar a lo reportado para las

101
especies *C. vulgaris* y *C. globularis* (Carbiener *et al.* 1990; Simons *et al.* 1994; Bornette *et al.* 1996, 2002; Bryant & Stewart, 2002).

Con base en la radiación incidente se reconocieron dos grupos, el primero formado por *N. furcata* var. *sieberi* en un sitio sombreado; el segundo, integrado por el resto de las especies estuvieron presentes en sitios iluminados. Es posible que entre estos grupos exista diferencia en su respuesta fisiológica al como sucede con otras especies: *C. australis, C. baltica, C. híspida, C. corallina, C. canescens, C. globularis, N. hookeri* var. *tricellularis* y *N. pseudoflabellata* (Andrews *et al.* 1984; Menéndez & Sánchez, 1998; Schwarz *et al.* 2002; Vieira & Necchi, 2003; De Winton *et al.* 2004; Küster *et al.* 2004).

El substrato de las caráceas se ha descrito como fangoso, lodoso o arenoso, aunque no había sido evaluada su composición (Groves, 1920; Moore, 1979; Cáceres *et al.* 1990; Bryant *et al.* 2002; Casanova *et al.* 1990). El alto contenido de materia orgánica en los substratos evaluados puede relacionarse con la depositación de material alóctono que genera descomposición y condiciones anóxicas. Se considera que los sedimentos orgánicos contienen más nutrimentos y carbono en comparación con los substratos arenosos (Matheson *et al.* 2005). Por otro lado la baja concentración de oxígeno facilita la proliferación de microorganismos anaerobios. Existen varias especies de caráceas que producen metabolitos secundarios (Bankova *et al.* 2001; Godinez *et al.* 2001; Mulderij *et al.* 2003), los cuales pueden ser vistos como una estrategia alelopática. Por otra parte, el tamaño de grano constituido por partículas pequeñas, puede favorecer la penetración de los rizoides (Andrews *et al.* 1984<sup>a</sup>).

Es probable que la distribución estacional de las caráceas mexicanas esté relacionada con el cambio de nivel de agua en los ríos ocasionado por la diferencia de precipitación en la época de secas y lluvias, tal como sucede con otras algas en la región (Carmona *et al.*, 2006). Esto difiere de la distribución de las caráceas determinada por la temperatura para lagos japoneses y la distribución limitada por un período de secas largo para las caráceas de Malasia y regiones adyacentes (Zaneveld, 1940; Kasaki, 1964).

La especie con mayor frecuencia en la región puede estar favorecida por la tolerancia a un amplio gradiente de condiciones físicas y químicas del agua (incluida la contaminación). La restringida distribución del resto de las especies puede estar explicada por requerimientos ambientales particulares o la alteración química del agua.

En función del número de sitios que ocupan, las caráceas son algas poco frecuentes al estar presentes en 1.4% de las localidades recolectadas para la RCM y en la cuenca del río Pánuco (Carmona *et al.* 2004; Montejano *et al.* 2000). Esto coincide con los reportes para otras regiones del mundo como Francia (8%), (Bornette *et al.* 1996), y Estados Unidos (5%)(Choudhary & Wood, 1973) pero difiere a los reportes en Brasil con caráceas en 172 sitios (Vieira *et al.* 2003) y Yugoslavia con más de 250 localidades con poblaciones de *Chara* y *Nitella* (Blazencic *et al.* 1990).

# **V. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS**

#### CONCLUSIONES

La delimitación de las especies *C. vulgaris* var. *nitelloides, N. furcata* var. *sieberi* y *N. tenuissima* var. *tenuissima* fue posible a partir del análisis morfológico, morfométrico y la caracterización ambiental. Sin embargo se requiere del empleo de otros caracteres para diferenciar a las especies similares morfológicamente como *C. haitensis* y *C. zeylanica*.

En este proyecto se enfrentó y se trató de resolver parte de la problemática taxonómica existente para los géneros *Chara* y *Nitella*. Sin embargo, parte de las dificultades para reconocer a las especies de esta familia se debe a su variabilidad morfológica. Por ello se requiere evaluar la influencia de las variables ambientales (irradiancia, temperatura, velocidad de corriente, profundidad) sobre la variación morfológica, el estado de desarrollo y la abundancia de las poblaciones mexicanas.

La ornamentación de las oosporas fue un carácter útil para reconocer a las especies *C. haitensis, C. vulgaris* var. *nitelloides, N. furcata* var. *sieberi* y *N. tenuissima* var. *tenuissima*. Es necesario realizar la determinación del tipo de ornamentación de *C. zeylanica* var. *diaphana* para reconocer si se trata de un carácter delimitativo entre esta especie y *C. haitensis*.

Las caráceas estuvieron presentes en ríos con temperaturas cálidas, con conductividad moderada a alta y predominancia de bicarbonatos y sulfatos. Dentro de estos ambientes fueron encontradas en pozas y en los márgenes de los ríos.

Los crecimientos de caráceas estuvieron asociados a substratos limosos a arenosos con alto porcentaje de materia orgánica.

La especie de mayor distribución fue *C. haitensis* con poblaciones en 5 de las 6 localidades estudiadas. Las especies *C. zeylanica* var. *diaphana, N. furcata* var. *sieberi* y *N. tenuissima* var. *tenuissima* estuvieron sólo en una localidad.

Las especies del género *Nitella* fueron encontradas en distintas condiciones de irradiancia. *N. furcata* var. *sieberi* se recolectó en sitios sombreados mientras que *N. tenuissima* var. *tenuissima* estuvo presente en una zona con alta radiación solar.

#### PERSPECTIVAS

Con base al trabajo realizado se plantean las siguientes líneas de investigación:

El trabajo de caracterización taxonómica puede ampliarse a otras regiones del país con registros de caráceas tales como Nexpán y La Fundición en el estado de Morelos junto con río Los Encinos y río Guayalejo en el estado de Tamaulipas.

La realización y mantenimiento de cultivos puede ser una herramienta útil para establecer el efecto de la luz y temperatura sobre la morfología y fisiología de las diferentes especies. La incorporación de otros criterios taxonómicos como las pruebas de entrecruzamiento, la determinación del número cromosómico y los análisis moleculares pueden contribuir a la delimitación de especies similares morfológicamente.

Otras líneas de investigación que se pueden desarrollar en un futuro son el uso de las especies de caráceas como indicadoras de la composición físico—química del agua; el empleo de las oosporas como indicadores paleoambientales y la evaluación de actividad biológica de extractos de *Chara* sobre bacterias, insectos y otros invertebrados.

### **VI. REFERENCIAS**

Allen G. O. 1954. An annotated key to the Nitelleae of North América. *Bulletin of the Torrey Botanical Club.* **81**(1): 35–60.

Andrews M., I. R. Davison, M.E. Andrews & J.A. Raven. 1984. Growth of <u>Chara</u> <u>hispida</u>. I. Apical growth and basal decay. *Journal of Ecology*. **72**: 873–884.

Andrews M., R. Box, S. McInroy & J. A. Raven. 1984. Growth of <u>Chara hispida</u>. II. Shade adaptation. *Journal of Ecology*. **72**: 885–895.

Angelier E. 2003. Ecology of streams and rivers. USA. *Sciencie Publishers* Inc. 215 pp.

ASTM. 1989. Annual Book at ASTM Standards. Standards Worlwide, PA. USA.

Barko J.W. & R. Michael Smart. 1986. Sediment related mechanisms of growth limitation in submersed macrophytes. *Ecology*. **67**(5): 1328–1340.

Beaudoin A. 2003. A comparison of two methods for estimating the organic content of sediments. *Journal of Paleolimnology*. **29**: 387–390.

Beltrán M. Y. P. 2002. Variación morfo-funcional de <u>Blennothrix</u> <u>ganeshii</u> *Watanabe* et Komárek (Oscillatoriaceae/Cyanoprokaryota) en Los Manantiales, Morelos. Tesis de Llicenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 74 pp.

Berg van den M., H. Coops & J. Simons. 2001. Propagule bank buildup of <u>Chara</u> <u>aspera</u> and its significance for colonization of a shallow lake. *Hydrobiologia*. **462**: 9–17.

Bicudo R. M. T. 1972. O gênero *Chara* (Charophyceae) no Brasil. Tesis Doctoral. 229 pp.

Bisson M.A., Dolores Bartholomew. 1984. Osmoregulation of turgor regulation in *Chara. Plant Physiology.* **74**: 252–255.

Blazencic J., Z. Blazencic, M. Cvijan & B. Stevanovic. 1990. *Systematic and biogeographic studies of Charophytes in Yugoslavia. Cryptogamie Algologie.* **11**(4): 249–256.

Blazencic J. & D. Temniskova. 1991. Charophyta from Babylon (Republic of Iraq). Cryptogamie Algologie. **12**(4): 289—300.

Borisova E. V. Species composition and distribution of Charales in the Ukraine. International Journal on Algae. 7(1): 88–102.

Bornette G., M. Guerlesquin & C. P. Henry. 1996. Are the Characeae able to indicate the origin of groundwater in former river channels?. *Vegetatio*.**125**: 207–222.

Bornette G. & M. Francoise. 2002. Charophyte communities in cut-off river channels. The role of connectivity. *Aquatic Botany.* **73**: 149–162.

Bryant A.J., S. N. & A.J. Brook. 2002. The Chlorophyta. En: *The Freshwater Algal Flora of the British Isles. An identification Guide to the Freshwater and Terrestial Algae.* John D. M & B. A. Whitton (Eds.). pp. 593—612. United Kingdom University Press, Cambridge.

Boyle J. 2004. A comparison of two methods for estimating the organic matter content of sediments. *Journal of Paleolimnology*. **31**: 125–127.

Cáceres, E. J. 1973. *El Hallazgo de* <u>Chara</u> <u>kokeilii</u> *en argentina. Kurtziana.* (7): 181– 186.

Cáceres E. J. 1975. *Novedades carológicas argentinas I. Una nueva especie de Nitella y tres adiciones al género para la flora argentina. Kurtziana*. (8): 105–125.

Cáceres E. J. 1978. Contribución al conocimiento de los carofitos del centro de Argentina. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Argentina 52 (3—4): 316—372.

Cáceres E. J. 1985. Novedades carológicas argentinas. III. <u>Chara andina</u> en la república argentina. *Physis.* **43**(104): 57—61.

Cantoral U. E. A. 1990. Ficoflora de ambientes lénticos de la Localidad El Salto, en la región de la Huasteca Potosina. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 139 pp.

Carbiener R., M. Tremoliéres, J. L. Mercier & A. Ortscheit. 1990. Aquatic macrophyte communities as bioindicators of eutrophication in calcareous oligosaprobe stream waters (Uppre Rhine plain, Alsace). *Vegetatio.* **86**: 71–88.

Carmona J. J., G. Montejano & Cantoral U. E. 2004. The distribution of Rhodophyta in streams of Central México. *Algological Studies*. **114**: 39–52.

Carmona J. J., G. Montejano & O. J. Necchi. 2006. Ecology and morphological characterization of gametophyte and "Chantransia" stages of <u>Sirodotia huillensis</u> (Batrachospermales, Rhodophyta) from a stream in central México. *Phycological Research.* **54**: 108–115.

Casanova M. T. & M. A. Brock. 1999. Life Histories of Charophytes from Permanent and Temporary Wetlands in Eastern Australia. *Australian Journal of Botany.* **47**: 387—3 97.

Casanova M. T. & M. Brock. 1999a. Charophyte Ocurrence, Seed Banks and Establishment in Farm Dams in New South Wales. *Australian Journal of Botany.* **47**: 437–444.

Choudhary M. C. & R.D. Wood. 1973. The Characeae of Southeastern United States. *American Midland Naturalist.* **90** (2): 413–446.

De Winton M., M. T. Casanova & J. S. Clayton. 2004. Charophyte germination and establishment under low irradiance. Aquatic Botany. **79**: 175–187.

Folk R. L. 1974. Petrology of Sedimentary Rocks. Austin, Texas; Hemphill, Austin Texas. 182 pp.

García E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). *Instituto de Geografía*, UNAM. México. 246 pp.

García A. 1993. <u>Chara halina</u> Nov. sp. (Charophyta) de ambientes salinos de Argentina. *Cryptogamie Algologie*. **14** (1): 65–75.

García A. 1999. Charophyte Flora of South-eastern South Australia and Southwestern Victoria, Australia: Systematics, Distribution and Ecology. *Australian Journal of Botany*. **47**: 407–426.

Graham L. E. & L. W. Wilcox. 2000. Algae. Prentice Hall, Upper Saddle River, N.J. 640 pp.

Grambast L. J. 1974. Phylogeny of the Charophyta. Taxon. 23 (4): 463-481.

Grant M. C. & V. W. Proctor. 1972. <u>Chara vulgaris</u> and <u>C. contraria</u>: patterns of reproductive isolation for two cosmopolitan species complexes. *Evolution*. **26**: 267–281.

Greenberg T. & Clesceri. 1985. Standards methods for the examination of water and wastewater, 16<sup>th</sup> ed. *APHA*. Washington, D.C.

Groves J. & G. R Bullock. 1920. The British Charophyta. I. Nitelleae. London. 141 pp. y 20 láminas.

Groves J. & G. R. Bullock 1920. The British Charophyta. I. Chareae. London. 129 pp. y 25 láminas.

Guerlesquin M. 1990. Contribution to morphogenesis and sexual reproduction in Charophyta. *Phytomorphology.* **40**(1–2): 189–216.

Heiry O., A. F. Lotter & G. Lemcke. 2001. Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability of results. *Journal of Paleolimnology*. **25**: 101–110.

Hoek C. van den., Mann D.G. & Johns H.M. 1995. Algae: An the introduction to phycology. Cambridge University Press. United Kingdom. 623 pp.

Holmgren P.K., N. H. Holmgren & L. C. Bornett. 1990. *Index Herbariorum. Part. I. The herbaria of the world.* 8<sup>TH</sup> edition. New York: New York Botanical Garden.

Hussain M.I., V. Reginald & T. M. Khoja. 2003. Charophytes of the Sultanate of Oman, Southern Arabia. Nova Hedwigia. **77**(3—4): 429—444.

Hussain M.I. & T. M Khoja. 1999. <u>Chara braunii</u> (Charales, Charophyta) in an arid rainfed waterbody, Saudi Arabia. *Australian Journal of Botany*. **47**: 427–436.

Kasaki H. 1964. The Charophyta from the lakes of Japan. *Journal Hattori Botany. Laboratory*. **27**: 217–314.

Khoja T. M & M. I. Hussain. 1990. Preliminary studies on the distribution of Charophytes in Saudi Arabia. *Cryptogamie Algologie*. **11** (3): 187–196.

Küster A., R. Schaible. H. Schubert. 2004. Light acclimation of photosynthesis in three charophyte species. *Aquatic Botany.* **79**: 111–124.

Lampert W. & U. Sommer. 1997. Limnoecology: The ecology of lakes and streams. USA. Oxford University Press. 382 pp.

Langangen A. 1993. Some morphological and ecological observations on <u>Chara</u> <u>canescens</u> (Charophyta). *Cryptogamie Algologie*. **14**(4): 215–220.

Mandal K. D., R. Samit & A. Mukherjee. 1995. Scanning electron microscopic study of compound oospore ornamentations in some taxa under <u>N</u>. <u>furcata</u> complex (Charophyta) from India. *Phytomorphology*. **45**(1&2): 39–45.

Mandal K. D. & R. Samit. 1999. Taxonomic significance of scanning electron microscopic study of oospore wall ornamentations in Charophyceae. *Phytomorphology*. **49**(4): 425–432.

Mann H. 1989. Charophytes of Insular Newfoundland. *The Canadian Field Naturalist.* **103**(1): 34–42.

Menéndez M. & Anabel Sánchez. 1998. Seasonal variations in P—I responses of <u>Chara hispida</u> L. and <u>Potamogeton pectinatus</u> L. from stream mediterranean ponds. *Aquatic Botany*. **61** (1998): 1—15.

Mishler B. D., M. A. Buchheim, K. S. Renzaglia, D. J. Garbary, C. F. Delwiche, F.W. Zechman, T.S. Kantz & R.I. Chapman. 1994. Phylogenetic relationships of the Green algae and Bryophyte. *Annual Missouri Botanical Garden*. **81**: 451–483.

Montejano G., J. Carmona & E. Cantoral. 2000. *Algal communities from calcareous springs and streams in La Huasteca, central México: A synthesis.* En: Munawar M., I.F. Lawrence, & D.F. Malley (Eds): *Aquatic Ecosystems of México: Status and Scope.* pp. 135–149. Backhuys Publishers, Leiden.

Moriyasu Y. & Y. Miyoshi. 1989. Partial Purification and Characterization of Aminopeptidase II from <u>Chara australis</u>. *Plant Physiology*. **89**: 687–691.

Moore J. A. 1979. The current status of the Characeae (stoneworts) in the British Isles. *Watsonia* **12**: 297–309.

Novelo M. E. 1998. Flora Ficológica del Valle de Tehuacán Puebla. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 599 pp.

Pickett H. D. 1975. Green Algae, Structure, Reproduction and evolution in selected genera. Sinauer Associates, Inc., Publishers. USA. 606 pp.

Proctor V. W. 1970. Taxonomy of <u>Chara brauni</u>: an experimental approach. Journal of Phycology. **6**: 317–321.

Proctor V. W., D. G. Griffin III & A. T. Hotchkiss. 1971. A synopsis of the genus *Chara*, series Gymnobasalia (Subsection Willdenowia RDW). *American Journal of Botany.* **58** (10): 894—901.

Proctor V. W. 1971a. <u>Chara globularis</u> Thuillier (<u>C</u>. <u>fragilis</u> Desvaux): breeding patterns within a cosmopolitan complex. *Limnology and Oceanography*. **16**(2): 422–436.

Proctor V. W. 1980. Historical biogeography of *Chara* (Charophyta): an appraisal of the Braun-Wood Classification plus a falsiable alternative for future consideration. *Journal of Phycology*. **16**: 218–233.

Proctor V. W. 1990. Characeae of Llano Estacado (Texas ad adjacent New Mexico) playas. *Journal of Biogeography*.**17**: 75–84.

Ray S., S. Pekkari & P. Snoeijs. 2000. Oospore dimensions and wall ornamentacion patterns in Swedish charophytes. *Nordic Journal and Botany.* **21**(2): 207–432

Sakayama, H., Y. Hara & H. Nozaky. 2004. Taxonomic re-examination of six species of *Nitella* (Charales, Charophyceae) from Asia, and phylogenetic relationships within the genus based on rbcL and atpB gene sequences. *Phycologia*. **43**(1): 91–104.

Sakayama, H., K. Miyaji., N. Tamotsu, M. Kato, Y. Hara & H. Nozaki. 2005. Taxonomic reexamination of 17 species of Nitella subgenus Tieffallenia (Charales, Charophyceae) based on internal morphology of the oospore wall and múltiple DNA marker sequences. *Journal of Phycology*. **41**: 195–211.

Schwarz A. Mary de Winton, & I. Hawes. 2002. Species—specific depth zonation in New Zealand charophytes as a function of light availability. *Aquatic Botany.* **72**: 209—217.

Secretaría de energía, minas e industria paraestatal. Subsecretaría de Minas e industria básica. 1992. Monografía Geológica Minera del Estado de San Luis Potosí. México. 218 pp.

Secretaria de Comercio y Fomento Industrial. Coordinación general de Minería. 2000. Monografía Geológica Minera del Estado de Morelos. México. 209 pp.

Sheath R. G., L. M. Vis, & K. M Cole. 1992. Biogeography of stream macroalgae in North América. *Journal of Phycology*. **28**: 448–460.

Shuman B. 2003. Control on loss-on-ignition variation in cores from two shallow lakes in the northeastern United States. *Journal of Paleolimnology*. **30**: 371–385.

Simons J., M. Ohm, R. Daalder, P. Boers & W. Rip. 1994. Restoration of Botshol (The Netherlands) by reduction of external nutrient load: recovery of a characean community, dominated by <u>Chara connivens.</u> *Hydrobiologia*. **275/276**: 243–253.

Soulié M. I. 1999. Extant gyrogonite population of <u>Chara zeylanica</u> and <u>Chara</u> <u>haitensis</u>: implications for taxonomy and palaeoecology. *Australian Journal of Botany.* **47**: 371–382.

Stotler E. R. 1967. The Characeae of Illinois. *The American Midland Naturalist.* **79**: 225–239

Tindall D. R. & T. Sawa. 1964. Chromosomes of the Characeae of the Woods Hole (Massachusetts) Region. *American Journal of Botany*. **51**(9): 943–949.

Tucker M. E. 2003. Sedimentary Rocks in the Field. The Geological Field Guide. J. Wiley. 3a edicion. 234 pp.

Vaidya B. S. 1966. Study of some environmental factors affecting the ocurrence of Charophytes in Western India. Pp. 256–262.

Valadez C. 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. UNAM. México. 116 pp y 7 láminas.

Vieira J. J. & O. Necchi. 2002. Characeae (Chlorophyta) em ecossitemas lóticos do estado de Sao Paulo, Brasil: gênero *Nitella. Hoehnea*. **29**(3): 249–266.

Vieira J. J., O. Necchii, C. Zanini & L. Zanini. 2003. Characeae (Chlorophyta) em ecossistemas lóticos do estado de Sao Paulo, Brasil: gênero Chara e distribuiçao ecológica. *Hoehnea*. **30**(1): 53—70.

Vieira J. & O. Necchi. 2003. Photosynthetic characteristics of charophytes from tropical lotic ecosystems. *Phycological Research*. **51**: 51–60.

Wood R. D. 1963. Characeae in Samoa. *Bulletin of the Torrey Botanical Club.* **90**(4): 225–229.

Wood R. D. & K. Imahori 1965. A revision of the Characeae. I: monograph of the Characeae. J. Cramer, Weinheim. 904 pp.

Wood R. D. & K. Imahori. 1965. A revision of the Characeae. II: iconograph of the Characeae. J. Cramer, Weinheim. 797 pp.

Wood R. D. 1972. Characeae of Australia. Nova Hedwigia. 22: 120.

Zaneveld, J. S. 1940. The Charophyta of Malaysia and adjacent countries. Blumea. **4** (1): 223 pp.

## **VII. GLOSARIO**

**Acuminado.** Estructura con ápice largo terminado en punta. La disminución del diámetro es gradual.

**Agudo.** Estructura con ápice corto terminado en punta. El diámetro disminuye abruptamente.

Alantoide. Estructura con ápice romo.

Alternos. En las caráceas se emplea para designar la posición de los estipuloides situados entre 2 segmentos basales de dos ramas contiguas.

**Anisóstica**. Condición en la cual el diámetro de las células secundarias y primarias es diferente. De esta existen dos variantes tilacante y aulacante.

**Anterozoide.** Gameto masculino. En las caráceas los anterozoides son biflagelados con forma espiralada y escamas romboides.

**Apiculado.** Estructuras con ápice recto en casi toda su longitud excepto en una pequeña porción de su ápice, el cual termina en un pico muy corto.

Aulacante. Corteza en la cual el diámetro de las células corticales secundarias es mayor al de las células corticales primarias.

**Bractea.** Célula ubicada alrededor de los nodos vegetativos. Pueden presentar una disposición solitaria o verticilada.

Bracteola. Bractea asociada a los gametangios. Se ubican frente o tras el nóculo.

**Cauloide**. Se le denomina así al eje principal. A partir del cual divergen las ramas. Posee crecimiento indeterminado.

**Células escudo**. Serie de 4 u 8 células externas que rodean a las células manubrio y filamentos anteridiales .

**Células espirales.** Conjunto de células con disposición espiralada. Estas células rodean a la oosfera.

**Conjunto.** Término usado para especificar la presencia de los 2 gametangios (nóculos y glóbulos) en el mismo nodo.

**Connivente.** Término aplicado a la convergencia de los ápices de las células de la corónula.

**Corónula.** Serie de células producidas por las células espirales y ubicadas en la parte superior del nóculo.

**Corteza.** Serie de células que recubren los internodos del cauloide y de las ramas. Está compuesta por dos o tres hileras de células corticales. Las células primarias son las que producen células espinas y las secundarias son la hilera de células que rodean a las células corticales primarias. Según las especies puede haber una (corteza diplóstica) o dos hileras de células corticales (corteza triplóstica).

Corticado. Eje principal o segmento de la rama con corteza.

**Crestas bajas.** Se le llama así a los bordes de las estrías de las oosporas. Se emplea el término para hablar de estrías ligeramente engrosadas.

Crestas prominentes. Condición en la cual las oosporas presentan estrías gruesas.

Dactilos. Último rayo de la rama en los talos de Nitella y Tolypella.

Diplostéfanos. Talos con estipuloides arreglados en 2 hileras,

**Diplóstica**. Corteza con el doble de células corticales con respecto al número de ramas.

Ecorticado. Eje principal o segmento de rama sin corteza.

Espinas. Células producidas por las células primarias de la corteza y dispuestas a

lo largo de ésta.

Estipuloides. Hileras de células con disposición radial ubicadas en la base de las ramas.

Haplostéfanos. Talos cuyos estipuloides se encuentran dispuestos en una hilera.

Floépodo. Segmento basal con corteza (segmento corticado).

Furcado. Talo o rama con ramificaciones.

**Gametangios.** Estructuras multicelulares productoras de gametos. El gametangio femenino es llamado nóculo y e masculino glóbulo. El nóculo está formado por la corónula, las células espirales y la oosfera. El glóbulo está compuesto por las células escudo, los filamentos anteridiales, las células del manubrio.

Gimnópodo. Segmento basal sin corteza (sinónimo de segmento ecorticado).

**Glóbulo.** Gametangio masculino compuesto por células escudo, anterozoides, filamentos anteridiales y células manubrio.

Haplóstica. Corteza con el mismo número de células corticales y ramas.

Heteromórficos. Verticilos compuestos por ramas distintas en tamaño y/o forma. El grado más desarrollado es la producción de una cabezuela.

Homomórficos. Verticilos compuestos por ramas similares en tamaño y/o forma.

Internodo. Célula somática responsable del crecimiento en longitud y sin la capacidad de división. Un internodo se ubica entre dos nodos.

**Isóstica.** Condición en la cual el diámetro de las células secundarias y primarias es similar.

Lanceolada. Con la forma de una punta de lanza, de manera que la parte más ancha está más cerca de la base. Estructuras alargados y terminados en punta.

Monopodial. Talo con ramificación caracterizada por un eje principal bien

diferenciado.

Nóculo. Gametangio femenino compuesto por la oosfera, células espirales y corónula.

**Nodo.** Conjunto de células meristemáticas de dimensiones pequeñas. A partir de ellas se originan las células accesorias en las especies del género *Chara* (bracteas, bracteolas, estípulas, células corticales), los internodos y los gametangios. Se ubican entre 2 internodos.

**Oblongo.** Forma más larga que ancha o muy larga.

**Obovoide.** Forma en la cual la parte más ancha está más cerca del ápice que de la base.

Oosfera. Gameto femenino esférico y sésil.

**Oospora.** Nombre dado al cigoto. La pared del cigoto deposita cristales de calcita, aumenta en grosor y desarrolla ornamentaciones. La oospora funciona como estructura de latencia. Una vez separada del talo puede permanecer mucho tiempo en sedimentos lacustres o en los substratos arenosos-arcillosos de los ríos.

**Opuesta.** Para las caráceas se emplea para precisar la posición de los estipuloides con respecto a los segmentos basales de las ramas.

**Orbicular.** Forma esférica. Se emplea para describir la forma de los nóculos o de la oospora.

Papilada. Estructuras pequeñas y globosas.

**Ramas.** Son llamadas también filoides o rámulas. En el género *Chara* todas las ramas son similares en apariencia y están formados por varios segmentos: el basal, los intercalares y el segmento apical. En el género *Nitella* hay especies con ramas similares en forma y tamaño (ramas homóclemas) o de diferente tamaño y forma (ramas heteroclemas). Las ramas de las especies del género *Nitella* son

llamadas rayos, presentan diferentes grados de división o furcación. De esta forma hay rayos con ramificación secundaria, terciaria, cuaternaria o quinaria. La última porción de la rama es llamada dactilo.

Sejuncto. Condición en la cual existe un gametangio femenino o masculino por nodo.

Simpodial. Ramificación en la cual no existe un solo eje diferenciado.

**Talo.** Crecimiento visible de las caráceas. Está compuesto por un eje principal o cauloide, los verticilos y las ramas. El eje principal y las ramas están compuestos por una serie alternada de nodos e internodos.

Tilacante. Corteza en donde el diámetro de las células primarias es mayor al de las células secundarias.

**Triplóstica.** Talo con el triple de células corticales en comparación con el número de ramas.

**Verticilo.** Conjunto de ramas que parten de un mismo nodo. En algunas especies del género *Nitella*, los verticilos con rayos productores de gametangios pueden diferenciarse en forma y/o tamaño de los verticilos vegetativos. Para este mismo género los verticilos fértiles diferentes en forma y tamaño son llamados cabezuelas.

Verticilado. Estructura dispuesta en grupo. Se emplea para precisar la posición de las bracteas y de las espinas.