



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Demografía de Caulerpa sp. en la zona costera de Campeche,  
México.**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**BIÓLOGO**

**P R E S E N T A:**

**Sergio Armando Fuentes Agueda**



**DIRECTOR DE TESIS:  
Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez  
CO-DIRECTORA:  
Dra. Margarita Elizabeth Gallegos Martínez**

**2012**

1. Datos del alumno

Fuentes

Agueda

Sergio Armando

(55) 55-77-99-77

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

303570846

2. Datos del tutor

Dra.

María del Carmen

Mandujano

Sánchez

3. Datos del co-tutor

Dra.

Margarita Elizabeth

Gallegos

Martinez

4. Datos del sinodal 1

M. en C.

Irene

Pisanty

Baruch

5. Datos del sinodal 2

M. en C.

Iván Israel

Castellanos

Vargas

6. Datos del sinodal 3

M. en C.

Carlos Federico

Candelaria

Silva

7. Datos del trabajo escrito

Demografía de Caulerpa sp. en

la zona costera de Campeche, México

46 p

2012

Quiero dedicar esta tesis a todas aquellas personas que me acompañaron en esta etapa de mi vida y me hicieron recordar unas palabras de una persona que fue muy especial para mí:

“En tu vida, tal vez sean más los momentos dolorosos y tristes y menos lo felices, pero toma los felices como inolvidables.” Gracias.

Angelica Elvira Fuentes Agueda  
Antonio Lazcano Araujo-Reyes  
Carlos Hesselbart (†)  
Claudia Silva  
Concepción Martínez Peralta  
Daniela Fernández y Fernández  
Diana Lissette Monroy Vélez  
Diana Rodríguez Clemente (†)  
Edwin Batalla González  
El Equipo de Buceo de Ciencias  
Elizabeth Romero Gutiérrez  
Elvira Guadalupe Agueda Bermudez  
Francisco Villa  
Gisela Aguilar Morales  
Griselda Guerrero Márquez  
Hugo Altamirano  
Hugo Sánchez Gaytan  
Irene Pisanty Baruch  
Isabel Alma Portillo García  
Israel Carrillo Angeles  
Iván Castellanos-Vargas  
Jean Michelle Flores Gómez  
Jordan Golubov  
Julia Moreno  
Karla Tomil

Kimberly Almonte  
Laura Iveth Pavón Rocha  
Lorena Aceves Jiménez  
Ma. Isabel Rosas Hernández  
Magaly López  
Margarita Gallegos Martínez  
Mari Carmen Arbert López  
María del Carmen Mandujano  
Mario Sánchez Gaytan  
Natalia Martínez Ainsworth  
Olivia Tabares Mendoza  
Paola I. Andrade Álvarez  
Paulina Cruz Castañeda  
Pedro Lara Velázquez  
Raúl Contreras Medina  
Renata Cao de la Fuente  
Rodrigo Monjaraz Ruedas  
Roxana Lara Castillo  
Sergio Arturo Fuentes Herrera  
Vanessa Ayala González  
Víctor López  
Viridiana Magaña Guzmán  
Ximena Gómez Maqueo Bribiesca  
Zenón Cano -Santana

## INDICE

<b>Agradecimientos</b>	2
<b>Resumen general</b>	4
<b>1 Introducción</b>	6
<b>2 Historia de vida del género <i>Caulerpa</i></b>	11
<b>3 Materiales y métodos</b>	15
<b>4 Resultados</b>	21
<b>5 Discusión</b>	32
<b>6 Conclusiones</b>	40
<b>Literatura citada</b>	41

## **Agradecimientos**

A la Dr. María del Carmen Mandujano por la dirección de esta tesis. El trabajo fue realizado en el laboratorio de Genética y Ecología, Instituto de Ecología, Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Universidad Nacional Autónoma de México.

A la Dr. Margarita E. Gallegos Martínez por la Codirección de esta tesis, además del apoyo que dio durante las salidas para este proyecto y durante la realización de los muestreos.

El trabajo de campo se efectuó con el apoyo de:

1.-Presupuesto operativo otorgado a la Dra. María del Carmen Mandujano, Instituto de Ecología UNAM. Proyecto de Especies Invasoras.

2-. Presupuesto Divisional 2009-2010 de la División de Ciencias Biológicas y e la Salud de la UAM Iztapalapa, otorgado a la Dra. Margarita E. Gallegos para el Proyecto de estudio Humedales Costeros.

Proyecto de las líneas del Taller: Ecología Terrestre y Manejo de Recursos Bióticos, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Profesores del taller: Dr. Zenón Cano S., Dr. Víctor López, Dr. Jordan Golubov, M. en C. Iván Castellanos, Dr. Israel Carrillo, M. en C. Irene Pisanty y Biól. Gisela Aguilar por su apoyo y sugerencias en la realización de esta tesis.

Agradezco a los sinodales: María del Carmen Mandujano Sánchez, Magarita Elizabeth Gallegos Martínez, Irene Pisanty Baruch, Iván Israel Catellanos Vargas y Carlos Federico Candelaria Silva, por la revisión de la tesis.

M. en C. Mariana Rojas Aréchiga, por el apoyo en la logística de las salidas de campo y trabajo de laboratorio. Además de la asesoría y enseñanza en el uso del programa Launch VisionWorksLS, para las mediciones que se obtuvieron en esta tesis.

Biól. Hugo Altamirano y Biól. Concepción Martínez Peralta por el apoyo en la logística de las salidas de campo y trabajo de laboratorio. Además de su revisión y sugerencias para esta tesis.

Al M. en C. Carlos F. Candelaria Silva por la ayuda que brindó en la identificación de las especies y conceptos relacionados a las algas.

Al Dr. Ramon Isaac Rojas González, director del CRIP (Centro Regional de Investigación Pesquera) en Lerma Campeche, por prestar las instalaciones del CRIP y su apoyo durante las salidas.

A Juan Chay y compañía, no solo por trasladarnos a los puntos de muestreo en lancha, sino por la ayuda en el campo, sus atención durante los muestreos y amistad.

Al E.B.C. (Equipo de Buceo Ciencias) por los conocimientos y la preparación que me brindaron para bucear, ya que sin eso no hubiese sido posible realizar esta tesis

A mi Familia, por su apoyo que me brindaron en la realización de esta tesis.

**Fuentes, S.A. 2012. Demografía de Caulerpa sp. en la zona costera de Campeche. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 46p.**

## **RESUMEN**

En algunas especies, como *Caulerpa taxifolia*, es difícil definir edades por ser organismos modulares, por lo cual se establecen estadios de ciclo vida o de tamaño para su estudio demográfico. Los estudios de ecología poblacional permiten evaluar si las poblaciones están aumentando, disminuyendo o en equilibrio numérico.

El género *Caulerpa* tiene la peculiaridad de tener un nivel de organización cenocítico, donde hay una rápida división nuclear con respecto de la división celular dando lugar a talos multinucleados. *Caulerpa taxifolia*, a pesar de ser un alga nativa en regiones tropicales y subtropicales, fuera de esas regiones es considerada una especie invasora exótica como sería el caso del Mediterráneo, en donde se liberó accidentalmente y es actualmente un problema de pérdida de biodiversidad en la región.

El objetivo general es conocer la demografía de *Caulerpa* sp., por medio del número de estolones, frondas completas e incompletas, el diámetro de los estolones y la biomasa. La información se uso para determinar la tasa de crecimiento de la especie. Esto podrá ayudar al control poblacional de otras especies del mismo género en otras partes del mundo.

El estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera de Los Petenes, la cual se localiza en el Noroeste del estado de Campeche. Esta zona se distingue por la presencia de islas de vegetación arbolada conocidas como Peten, las cuales rodean cuerpos de agua comúnmente formados por el manto freático que drena hacia el Golfo de México. La zona tiene como vegetación predominante el manglar, la selva baja caducifolia, macroalgas marinas y los pastos marinos.

En abril del 2009, se identificaron las especies algales de la zona y se escogió como especie de estudio la que fuera abundante y del género *Caulerpa*. Se realizaron 3 actividades con la especie objetivo, una es el registro de cobertura en un área permanente, la segunda actividad fue la cosecha de biomasa en 10 puntos diferentes al área permanente y finalmente se marcaron y recolectaron frondas completas durante mayo y junio del 2010 y 2011. Además de obtener la biomasa, se registró el número de frondas completas, incompletas, estolones, el diámetro del



estolón, la altura de los ejes erectos, los rizoides y los estolones. Con los datos se hizo una prueba de ANOVA para ver si había un efecto significativo en la fecha de muestreo. Para la tasa de crecimiento se estimó de dos formas: con las marcas recolectadas y con los datos de biomasa.

En la reserva se encontraron e identificaron dos especies de *Caulerpa*: *Caulerpa ashmeadii* y *Caulerpa paspaloides* var. *wurdemannii*. A la última se le eligió como especie de estudio por tener una amplia distribución y mayor abundancia en el lugar. En los meses de mayo y junio del 2010, se obtuvieron diferencias significativas en las medias del número de estolones, el diámetro de los estolones, frondas incompletas, completas, el tamaño de los estolones y los rizomas. Sin embargo, la cobertura disminuyó del año 2010 al 2011. En el 2010 el valor de la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) fue de 2.35 con el método las marcas y con el de la biomasa fue de 1.16 y en el año 2011 los valores fueron de 1.61 con las marcas y de 1.21 con la biomasa.

La población está creciendo y tiene un potencial invasor alto, pero es controlada por factores bióticos y abióticos. A pesar que no demuestra una aparente amenaza, se sugiere que se continúen los estudios de demografía de *C. paspaloides* var. *wurdemannii* como el de otras especies del mismo género, no solo para detectar una invasión o crecimiento explosivo, si no que además son indicadores de reducción de oxígeno y el aumento de compuestos como los sulfatos.

# 1. INTRODUCCIÓN

## 1.1 Ecología de poblaciones

En general, la ecología de poblaciones se basa en la demografía, la cual es una ciencia que se encarga de llevar registros de los nacimientos y muertes que han tenido en una población, con el objetivo de ver irregularidades en el número de muertes y caracterizar los distintos procesos demográficos por medio de parámetros que son característicos de toda la población (Margalef, 1989).

El comportamiento demográfico de una población puede resumirse por medio de la siguiente ecuación:

$$N_t = N_0 + B - D + I - E$$

donde  $N$  representa el tamaño de la población ( $N_0$ ) o futuro ( $N_t$ ),  $B$  el número de nacimientos y  $D$  el número de muertes mientras que  $I$  y  $E$  corresponden los inmigrantes y emigrantes, respectivamente. En la determinación de los parámetros demográficos básicos de una población ( $B$ ,  $D$ ,  $I$  y  $E$ ) no todos los individuos tienen la misma contribución: ciertos fenómenos, como una alta mortalidad en etapas tempranas de la vida o la proporción de individuos reproductivos y su tasa reproductiva, pueden gobernar la dinámica general de crecimiento, decremento o estabilidad de la población. En consecuencia, es necesario conocer el comportamiento de la dinámica numérica para identificar las fases más relevantes en el ciclo de vida, para lo cual es útil la construcción de tablas de vida, las cuales resumen información relevante de supervivencia y reproducción en cada fase del ciclo de vida (Harper, 1977). Los parámetros demográficos se obtienen por medio de la distinta contribución de cada individuo que integra la población de acuerdo a su edad, estadio de desarrollo, sexo, talla y sus características genéticas (Harper, 1977).

La fertilidad y la supervivencia que se obtienen a partir del seguimiento de cada individuo, pueden ser resumidas y acomodadas en tablas de vida para conocer información como sería la edad a la primera reproducción, mortalidad, natalidad, tasa de crecimiento, valor reproductivo y estructura poblacional.

La ecología de poblaciones nos ayuda a ver cómo está formada una población, cómo es afectada por alteraciones en su medio, qué necesidades tiene y cómo es que funciona (Harper, 1977). Para ciertas poblaciones, se pueden ver tendencias de la fluctuación cíclica, como ciertas

tendencias dinámicas relacionadas con cambios ambientales, pero no controlados completamente por el medio ambiente (Arango, 2008).

Existen dos tipos fundamentales de estudios demográficos: los estudios dinámicos, que consisten en el seguimiento de una cohorte de individuos a través de uno o varios años, y los estudios estáticos (varias cohortes), en los cuales se analizan únicamente la estructura de edades y la fecundidad en un momento dado (Harper, 1977; Silvertown, 1987).

## **1.2 La demografía en organismos clonales**

Los organismos clonales se definen como aquellos que producen secciones análogas (ramets) los cuales actúan como un organismo independiente y separado del organismo (Harper, 1977).

Todos los organismos que se formen (juntos o separados por cualquier mecanismo) producto de un cigoto forman un genet, que es un individuo con la misma composición genética, por lo que un ramet es una parte del genet (Mandujano, 2007).

En el caso de estos organismos, no es sencillo establecer la edad de los individuos y ésta no es siempre la variable que determina su comportamiento demográfico, como sucede con los corales, plantas, algas o insectos con fases de desarrollo variables, en muchas ocasiones la edad resulta ser un indicador menos confiable por la variabilidad de crecimiento y desarrollo; por ejemplo en los corales *Pseudopterogorgia americana* la edad establecida para individuos de 100 cm es de 14 a 60 años (Yoshioka y Yoshioka, 1991), con estos organismos, es más significativo utilizar una clasificación por estadios en lugar de la edad. Esto sucede también en las plantas, donde los estadios se definen más por su tamaño, altura o peso (Mandujano, 2007).

Boardman *et al.* (1973) mencionan que especies como los corales, pólipos y briozoarios crecen por modulación creando secciones análogas a organismos individuales solitarios. Harper (1977) y Cook (1979) describen a estos módulos como estructuras capaces de funcionar y sobrevivir solos o en pequeños grupos, lo cual equivale a ramets en ecología de plantas, definiendo un ramet como un individuo potencialmente independiente o independiente de un individuo con el mismo código genético independiente.

En las macroalgas, (algas mayores a 1cm), se presentan varias estrategias de clonalidad. Aunque para el caso particular de *Caulerpa*, hay un crecimiento estolonífero, formando dos partes principalmente: un sistema reptante o estolón y un sistema erecto o fronda (Collado-Vides, 2002), las frondas principalmente a la larga pueden actuar de manera independiente si son

separados del estolón original (Scrosati, 2002). Aunque solo basta con una parte del estolón que se integre al sustrato para poder desarrollarse como un nuevo individuo (Collado-Vides, 2002).

Harper (1977) menciona que todos los ramets derivan del mismo cigoto, cuando se sitúan en una o varias colonias forman genets. Esta forma de crecimiento que presentan los organismos clonales, les provee características demográficas muy distintas a organismos no clonales o unitarios. Los módulos empiezan a crecer hasta alcanzar el desarrollo característico de la especie. La colonia puede seguir creciendo creando módulos nuevos, mientras que otros módulos pueden morir o sobrevivir. La muerte y sobrevivencia de los módulos define el estado, la dinámica y el crecimiento de una colonia. El enfoque de crecimiento modular es muy importante porque en muchas especies clonales es imposible establecer quiénes son los ramets y los genets sin herramientas moleculares para identificar el genotipo de individuos (Mandujano, 2007). En estos casos, la demografía se puede hacer basada en el crecimiento de estas unidades que se repiten, que en el caso de las algas serían los estolones, una evaluación del crecimiento en la producción de biomasa o la colonización de nuevas extensiones (Caswell, 2001).

### **1.3 Modelos matriciales**

Los modelos matriciales pueden ayudarnos a entender ciclos de vida complejos e integrar la dinámica de una población como su estructura, se determinan por la mortalidad, el reclutamiento, la reproducción y el crecimiento, los cuales cambian en los diferentes estadios de ciclo de vida. Estos modelos matriciales nos hacen un resumen de cómo varía un estadio de otro, el rango de tamaño y la condición de la población (Stearns, 1992).

La matriz de Lefkovich es un tipo de modelo matricial, es útil para representar la evolución de una población, teniendo como objeto de estudio las clases de tamaño, a diferencia del modelo de Leslie que está enfocado a clases de edades. Al estudiar la evolución de una población, la edad no siempre es el factor más importante (Silvertown, 1987).

La  $p_i$  representa la probabilidad de que un individuo este en el estadio  $i$  en el periodo  $n$  permanezca en la misma etapa para el periodo siguiente  $t + 1$ . Dándonos que existen entradas positivas en la diagonal principal (Leftkovitch, 1965) (Fig. 1).

$$\begin{pmatrix} x_1(n+1) \\ x_2(n+1) \\ x_3(n+1) \\ x_4(n+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} p_1 & a_2 & a_3 & a_4 \\ b_1 & p_2 & 0 & 0 \\ 0 & b_2 & p_3 & 0 \\ 0 & 0 & b_3 & p_4 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1(n) \\ x_2(n) \\ x_3(n) \\ x_4(n) \end{pmatrix}$$

Figura 1-. Representación general de un modelo matricial poblacional. Están representados los vectores de densidad poblacional en el tiempo  $t$  (derecha de la matriz) y  $t_{+1}$  y la matriz de Lefkovitch con elementos  $p_i$ = supervivencia,  $b_i$ = crecimiento y  $a_i$ = fecundidad.(Lefkovitch, 1965).

Como por ejemplo, cabe mencionar que en los corales, se categorizan con base a una clasificación de tamaños, pequeño mediano y grande, se puede encontrar la matriz de transición.

Categorización de corales por tamaños, donde se aprecia la matriz de transición, p= pequeño m= mediano y g= grande. (Hughes y Jackson 1985).

	Pequeño	Mediano	Grande
pequeño	Ppp+Fpp	Ppm+Fpm	Ppg+Fpg
mediano	Pmp	Pmm	Pmg
grande	Pgp	Pgm	Pgg

La diagonal principal (resaltado en amarillo) representa la probabilidad de que la colonia permanezca en la misma categoría, la subdiagonal representa la probabilidad de que la colonia crezca y pase a la siguiente clasificación de tamaño. Esta tabla representa la probabilidad de que la colonia se fragmente de una colonia grande a una mediana (Pmg), y se fragmente de tamaño grande a una pequeña (Ppg), además de que las colonias pequeñas se agrupen en una grande (Pgp).

En dos poblaciones del coral *Pseudopterogorgia* spp., en Puerto Rico, se construyó una matriz con respecto a los tamaños, su supervivencia y el crecimiento a través de un periodo, para detectar a largo plazo características entre las dos poblaciones observadas y las calculadas años atrás (Yoshioka, 1994).

Un ejemplo mas del uso de estas matrices es el que presenta Mandujano *et al.* (2001) describieron cómo era la historia de vida en *Opuntia rastrera* en dos diferentes habitats, una nopalera y un pastizal, para ésto utilizaron categorías de tamaños. Estos autores vieron que había variaciones en la supervivencia de estadio a estadios, hay regresiones de estadio a estadios y características como la mortalidad y natalidad que difieren en los individuos de los diferentes tamaños.

#### **1.4 Justificación y objetivos**

En su mayoría, los estudios de ecología de poblaciones que existen para el género *Caulerpa* están limitados al Mediterráneo (Phillips y Price, 2002) y Australia (Wright, 2005). A pesar de la importancia ecológica que tiene el género *Caulerpa* en varias partes del mundo, no se han hecho estudios demográficos que describan el estado de las poblaciones. Estos estudios son importantes para detectar especies invasoras en las costas mexicanas, ver que factores las pueden controlar y aumentar el conocimiento taxonómico de las algas que existen en éstas.

El objetivo general es describir la demografía de *Caulerpa paspaloides* var. *wudermanni* en Campeche, México durante dos años, con ayuda de una estructura demográfica (por medio de biomasa, número de frondas completas e incompletas [amarillas, café o blancas], crecimiento, número y diámetro de estolones). Como objetivos particulares es el identificar las temporadas de establecimiento y reproducción de *Caulerpa* sp., evaluar la eficacia que tienen las diferentes herramientas demográficas en esta especie e indicar el potencial invasivo de la especie.

## 2. HISTORIA NATURAL DE GÉNERO CAULERPA

Según Algaebase (Guiry y Guiry, 2012) *Caulerpa* está ubicada en el Reino *Plantae*, Phylum *Chlorophyta*, Clase *Bryopsidophyceae*, Orden *Bryopsidales* y Familia *Caulerpaceae*.

Según Jacobs (1994) este género tiene la peculiaridad tener un nivel de organización cenocítico, donde hay una rápida división nuclear con respecto de la división celular dando lugar a células multinucleadas. Para identificarlas se divide en tres partes principalmente:

- 1) los ejes erectos o frondas, que son sencillas y compuestas; 2) el eje horizontal o estolón y 3) los rizoides (Matthew, 1982) (Fig. 2).

Las especies de *Caulerpa* presentan reproducción sexual y fragmentación de cualquier parte (Phillips, 2009). La sexual se da por la unión de dos gametos de diferente sexualidad, producidos en las frondas, formando un cigoto, el cual se divide meioticamente formando esporas las cuales forman un estolón nuevo (Fig. 3).

Muchas de las especies llegan a tener estolones de más de 3 m y con 200 frondas. Se han identificado 347 especies en este género (Guiry y Guiry, 2012).

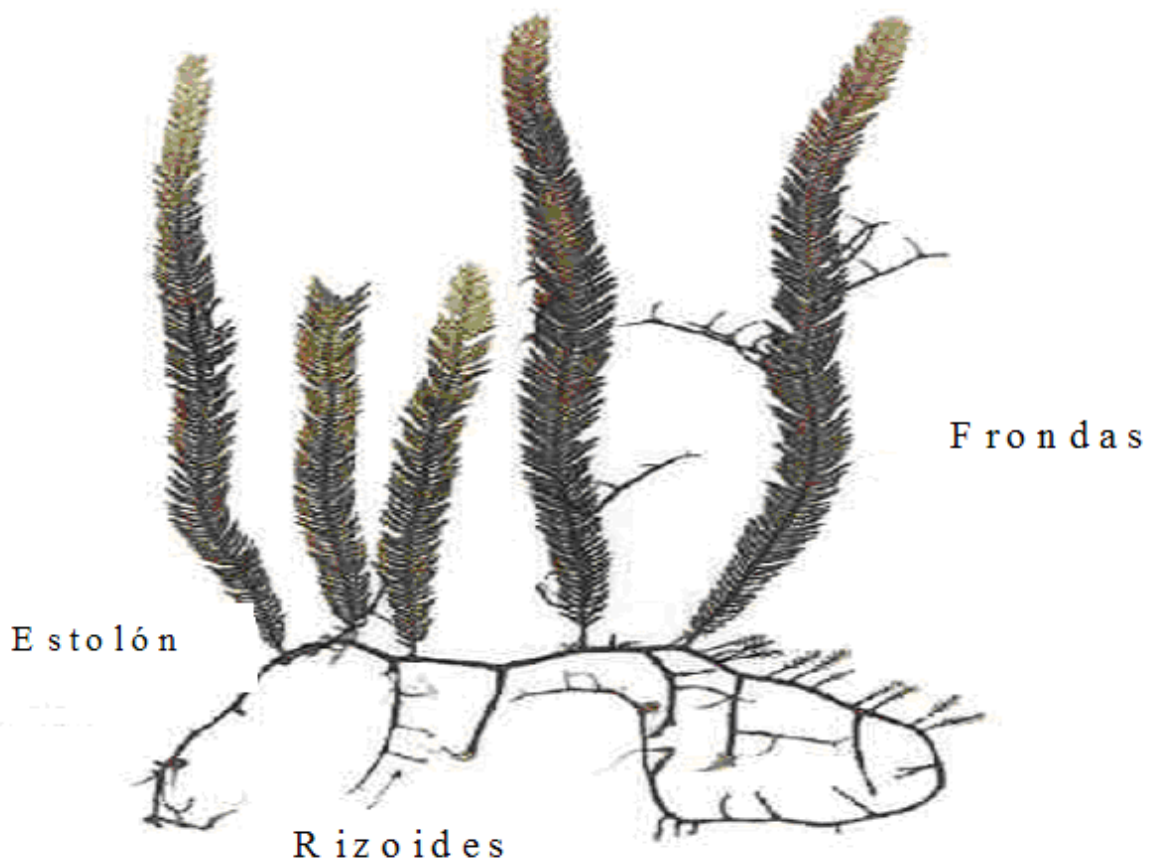


Figura 2-. Partes principales de un alga del género *Caulerpa*. Está compuesto por la fronda, el estolón y el rizoide.



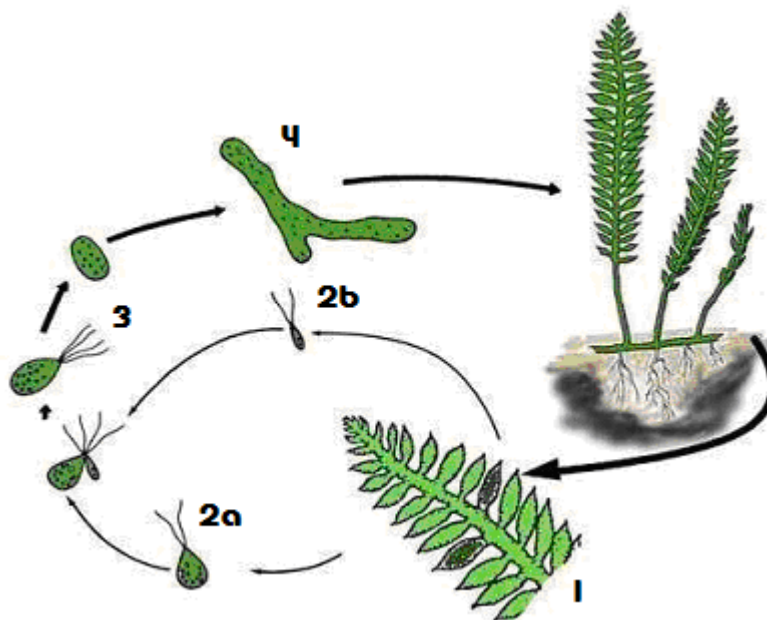


Figura 3-. Ciclo de vida del género *Caulerpa*. 1-.Las frondas producen los gametos, 2a-. uno femenino y 2b-. uno masculino 3-.la unión de dos gametos de diferente sexualidad forma un cigoto y 4-.éste se desarrolla en un estolón.

A nivel mundial *Caulerpa* se localiza en zona pantropical (Meñez y Calumpong, 1982). Existe como especie exótica invasora en El Mediterráneo (Phillips y Price, 2002), partes de Australia (Wright, 2005) y en E.U.A. California (Williams y Grosholz, 2002).

En México, Pedroche *et al.* (2005) ubica el género *Caulerpa* en el Pacífico y Ortega *et al.* (2001) en el Caribe, en Islas Alacranes y en Islas Mujeres. Sin embargo, hay registros recientes que ubican a la especie en el estado de Campeche (Pacheco *et al.*, 2009). Garduño-Solórzano *et al.* (2005) ubica a este género como el segundo en mayor riqueza específica en las costas mexicanas del Golfo de México y el Caribe. A pesar de que esta documentada su presencia no se ha registrado el potencial exótico e invasor de este género en el país.

Phillips y Price (2002) identifican a *C. taxifolia* como una alga nativa en regiones tropicales y subtropicales; sin embargo, fuera de esas regiones es considerada una especie invasora exótica como sería el caso del Mediterráneo donde Jousson *et al.* (1998) señalan que se liberó accidentalmente y es actualmente un problema, ya que desplaza animales de la región

como el equinodermo *Paracentrotus lividus* (Boudouresque *et al.*, 1996) o la pérdida de cobertura de los pastizales de *Posidonia oceanica* (Dumay *et al.*, 2002).

Wright (2005) identificó que hay diferencias entre las poblaciones nativas e invasoras de esta especie, en caso de que *C. taxifolia* sea invasora presentaría una fragmentación clonal mayor (por el número de frondas enterradas), una mayor biomasa, número mayor de estolones, diferencias significativas del diámetro de sus estolones, frondas y abundancia mayor que las poblaciones nativas.

Verlaque *et al.* (2003) descubrió que *Caulerpa racemosa* también es invasora en El Mediterráneo, es originaria de Australia y provoca el desplazamiento de especies nativas y el impacto es mayor que *C. taxifolia*, dando como razones de su repentina aparición e invasión el cambio climático, el tránsito de barcos y la contaminación.

En regiones donde son nativas, Scrosati (2001) observó que la población de *Caulerpa sertularioides* tuvo una baja en la cobertura y densidad un mes antes de que ocurriera los fenómenos del Niño y La Niña y sugiere que el conocer la dinámica poblacional de *C. sertularioides*, ayuda a entender mejor fenómenos naturales que afectan la zona de Baja California.

### **3. MATERIALES Y MÉTODOS**

#### **3.1 Características generales del sitio de estudio**

El sitio de estudio se localiza 10 km de la línea costera de Campeche, en la Reserva de la Biosfera de Los Petenes, la cual se localiza en el noroeste del estado de Campeche, con coordenadas 19°53'24" Latitud N y 89°52'48" Longitud O, con clima cálido seco, una temperatura promedio de 26°C y precipitación anual de 819 mm (CONABIO, 2009, Fig. 4). Esta zona se distingue por la presencia de islas de vegetación arbolada conocida como Petén, las cuales se desarrollan alrededor de cuerpos de agua comúnmente formados por el manto freático que drena hacia el Golfo de México (Arriaga, *et al.*, 2004). La zona presenta como vegetación predominante el manglar, la selva baja caducifolia, y en el agua las algas marinas en comunidades perennes junto a los pastos marinos cerca de los manglares, generalmente del género *Caulerpa* (Francois y Correa, 2000) (Pacheco, *et al.*, 2009). Debido a la presencia de lluvias marcadamente estacionales en la región se puede distinguir con claridad una época seca, de diciembre a mayo y una época lluviosa de junio a noviembre (CONABIO, 2009).

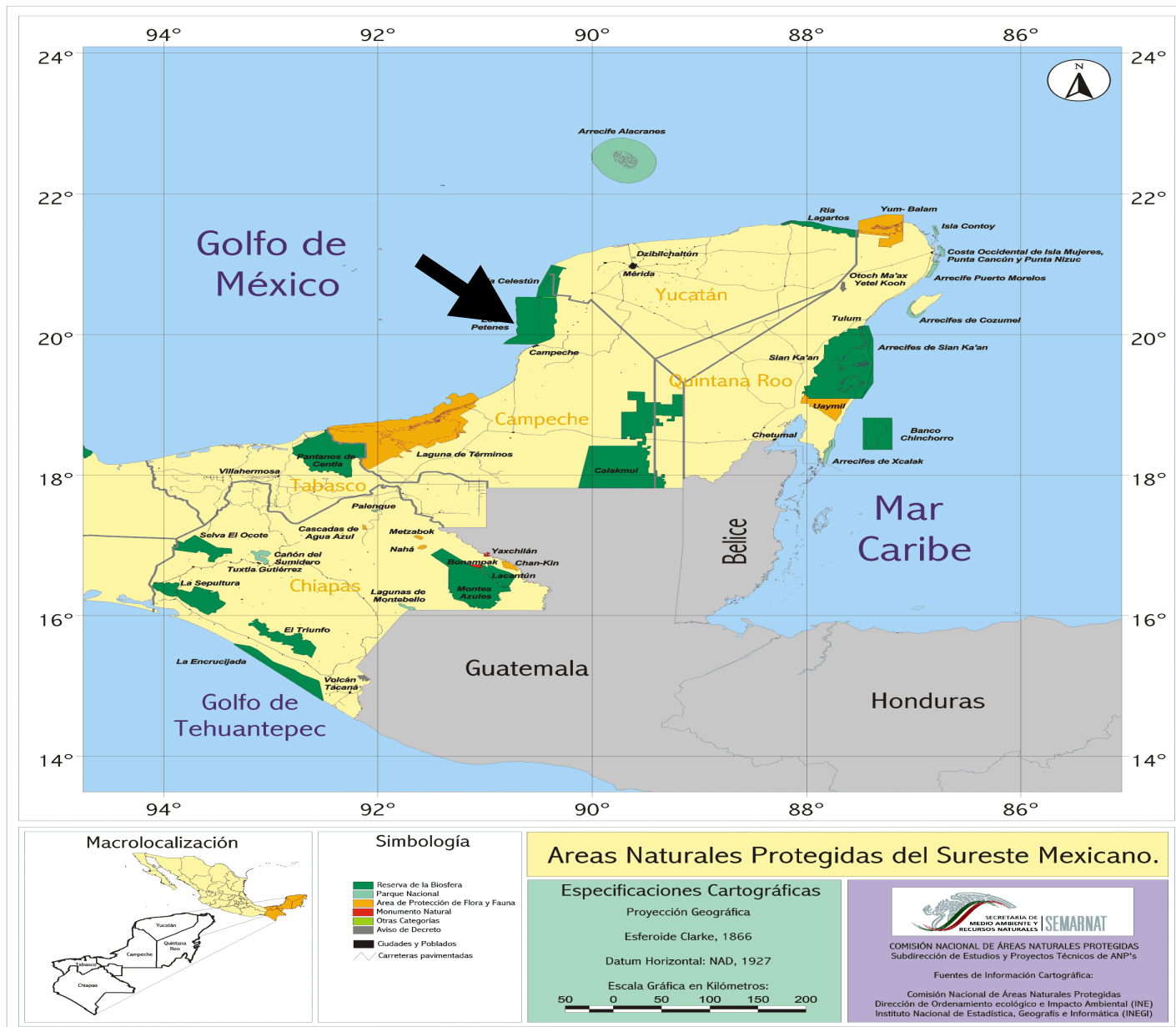


Fig. 4 Ubicación de La Reserva de la biosfera de Los petenes, en México (CONANP).

### 3.2 Características específicas del sitio de estudio.

El área de estudio se localiza en la costa del Área Natural protegida Los Petenes, Campeche, en donde la Vegetación Acuática Sumergida (VAS) está constituida por poblaciones tanto monoespecíficas como mixtas de las especies de pastos marinos *Thalassia testudinum* (Banks & Soland. ex Koenig), *Halodule wrightii* (Ascherson) y *Syringodium filiforme* (Kuetz) (Gallegos 2010). Las especies de algas clorófitas, feofitas y rodófitas de las cuales destacan por su cobertura y abundancia las especies de *Caulerpa*, son un elemento fundamental en la composición específica de la VAS en los Petenes.

Las especies de *Caulerpa* forman poblaciones que crecen mezcladas con *Thalassia testudinum* mostrando distintas coberturas a lo largo de su área de distribución. Los sedimentos están compuesto por 83% de arcillas, 7 % limos y 10% de arenas. En la época de verano la temperatura del agua fue de 27°C, el O<sub>2</sub> disueltos de 8 mg/l, la Salinidad fue de 35 y el pH de 7.5.

### 3.3 Especie de estudio

En abril del 2009 se realizó una campaña de trabajo de campo a la localidad denominada Río Verde en la Reserva de la Biosfera Los Petenes localizada a 1 hora de la ciudad de Campeche, en donde se recolectaron especies algales para ser identificadas y verificar si correspondían al género *Caulerpa*. En la zona de estudio se encontraron 7 especies los cuales fueron herborizados e identificados. Dos especies fueron del género *Caulerpa*, *Caulerpa paspaloides* var. *wurdemanni* y *Caulerpa ashmeadii*.

*C. paspaloides* var. *wurdemanni* Weber-van Bosse (1898): posee un talo compuesto con un estolón anclado por rizoides transparentes, un eje erecto con varias frondas compuestas, con ramulas compuestas en cada fronda. Llegan a medir de 5 a 10 cm y se localizan en aguas tropicales del Golfo de México y del Caribe, como en zonas de manglar.

*C. ashmeadii* Harvey (1858): posee un talo compuesto con un estolón anclado por rizoides transparentes, posee una fronda compuesta, rárulas separadas ligeramente de forma cilíndrica con forma de pluma. Tienden a medir de largo de 10 a 15 cm y se localizan en aguas tropicales y en manglares.

Se eligió como objeto de estudio a la clorófitita *Caulerpa paspaloides* var. *wudermanni*, ya que es la especie de la que se registró una mayor su cobertura con respecto a las otras algas y tiene una distribución más amplia en la zona de Rio Verde.

### 3.5 Métodos de muestreo

En cada censo, el recorrido al sitio de trabajo se realizó en una lancha de un motor marca Yamaha. Al llegar al sitio de trabajo, en el área de muestreo de *C. paspaloides* var. *wudermanni* se tomaron las coordenadas de localización geográfica y se marcó el área con un ancla. Se realizó en la plataforma continental, profundidades no mayores a 2 m, con salinidad aproximada de 36.5 a 37 (Marchain, et al., 2006). Acto seguido se procedió a la inmersión de 4 horas por día y la toma de datos se llevaba a cabo por una semana. Para el análisis demográfico se realizaron las siguientes actividades en los meses de mayo y junio de los años 2010 y 2011:

- Se trazó un transecto de 10 m, paralelo al eje máximo del peten, la cobertura de *C. paspaloides* var. *wudermanni* se midió cada 50 cm y de ambos lados del transecto, la cobertura de *C. paspaloides* var. *wudermanni* en porcentajes en un área de 50 cm<sup>2</sup>.
- En 10 puntos al azar fuera del transecto, se extrajo *C. paspaloides* var. *wudermanni* en áreas de 50 cm<sup>2</sup>.
- En cada punto de colecta se contó el número de estolones, el diámetro de cada estolón o de 50 estolones, número de frondas completas, número de frondas incompletas, y la biomasa en peso seco. Las frondas incompletas representan la fase reproductiva terminal.
- Se acomodó, pegando en una cartulina a las algas, por punto de colecta, se fotografiaban y analizaban las fotos con el programa Launch VisionWorksLS (Fig. 5), midiendo por medio de una escala en cm, el largo (cm) de los ejes erectos (Fig. 5-A), estolones (Fig. 5-B) y rizoides (Fig. 5-C).
- Se marcaron 25 frondas en el 2010 y 50 frondas en el 2011 desde donde comienza la fronda con alambres rojos brillosos y en el siguiente bimestre se registraron las frondas que fueron recuperadas, se midió cuánto creció desde la marca, el número de ramificaciones y cuantas frondas incompletas.



Fig. 5 Mediciones que se realizaron a las algas A-. Longitud del Eje erecto. B-. Longitud del estolón. C-. Rizoide, D-.  $t+1$  y E-.  $t$ .

### 3.6 Análisis estadísticos y demográficos

A partir de la información recabada durante los censos realizados en la población de *C. paspaloides* var. *wudermanni* durante los meses de mayo y junio de los años 2010 y 2011, se comparó el registro del cambio que tuvo la población en el transcurso del año por medio de las coberturas y si se observaron diferencias en la arquitectura del alga en cada temporada. Los datos de biomasa en peso seco, número de estolones, frondas completas e incompletas, crecimiento en las frondas recolectadas y los diámetros de estolones y los datos obtenidos en la la arquitectura fueron analizados por medio de un análisis de varianza (ANOVA, Sokal y Rohlf, 1995), teniendo como factor las fechas de muestreo. Cuando se encontró un efecto significativo en la ANOVA, con una prueba de Tukey, se determinó en qué fechas de muestreo había diferencias significativas.

No obstante que se planeaba hacer un modelo matricial, no fue posible identificar unidades discretas (e.g., individuos) durante las inmersiones en el sitio de estudio. Por un lado, *C. paspaloides* var. *wudermanni* crece cubriendo manchones en los que no se pueden observar separaciones entre plantas, solo entre manchones.

La tasa de crecimiento poblacional de la población se estimó de dos formas: primero se calculó una tasa finita de crecimiento, lambda,  $\lambda$  ( $\lambda=n_{t+1}/n_t$ ) considerando el tamaño de la planta (en cm), medido de todo el eje erecto marcado ( $t+1$ ) (Fig. 5-D) y antes de la marca ( $t$ ) (Fig. 5-E). Donde  $n_t$  es el tamaño del ramet en el tiempo  $t$  y  $n_{t+1}$  es el tamaño del ramet en el tiempo  $t+1$ . Esta lambda del ramet se promedió para toda la población censada. La segunda estimación de la tasa finita de crecimiento se hizo utilizando la información de la biomasa observada en los puntos muestreados aleatoriamente. La fórmula usada es la misma ( $\lambda=n_{t+1}/n_t$ ) pero en este caso  $n_t$  corresponde a la biomasa producida en el punto de muestreo en el tiempo  $t$  y  $n_{t+1}$  es la biomasa del alga observada en el tiempo  $t+1$ . Igualmente, esta lambda por biomasa producida se promedió para todos los puntos muestreados en la población.



#### **4. RESULTADOS:**

##### **4.1 Identificación de especies recolectadas**

Las especies del Phylum *Chlorophyta* encontradas en la colecta se llevaron al M. en C. Carlos F. Candelaria, Facultad de Ciencias UNAM, quien las identificó como:

- 1-. *Penicillus capitatus*. Lamouroux 1816
- 2-. *Udotea occidentalis* A. Gepp & E.S. Gepp 1911
- 3-. *Halimeda incrassata* Lamouroux, J.V.F. 1816
- 4-. *Avrainvillea longicaulis* (Kützing) G. Murray & Boodle 1889
- 5-. *Caulerpa ashmeadii* Harvey 1858
- 6-. *Caulerpa paspaloides* var. *wurdemanni* Weber-van Bosse 1898

Pacheco *et al.* (2009) reporta a las siguientes especies de *Caulerpa* en el estado de Campeche:

- 1-. *Caulerpa ashmeadii* Harvey
- 2-. *Caulerpa cupressoides* (Vahl) C. Agardh var. *flabellata* Børgesen
- 3-. *Caulerpa mexicana* Sonder ex Kützing
- 4-. *Caulerpa paspaloides* (Bory de Saint-Vincent) Greville
- 5-. *Caulerpa prolifera* (Forsskål) J.V. Lamouroux
- 6-. *Caulerpa racemosa* (Forsskal) J. Agardh

#### 4.2 Variación de las coberturas de *Caulerpa paspaloides* var. *wudermanni* durante un año.

Entre los meses mayo y junio de 2010 y mayo y junio 2011 se obtuvieron las medias de la cobertura de 13% y 10.87%, en un área de 10 m<sup>2</sup> respectivamente (Fig. 6).

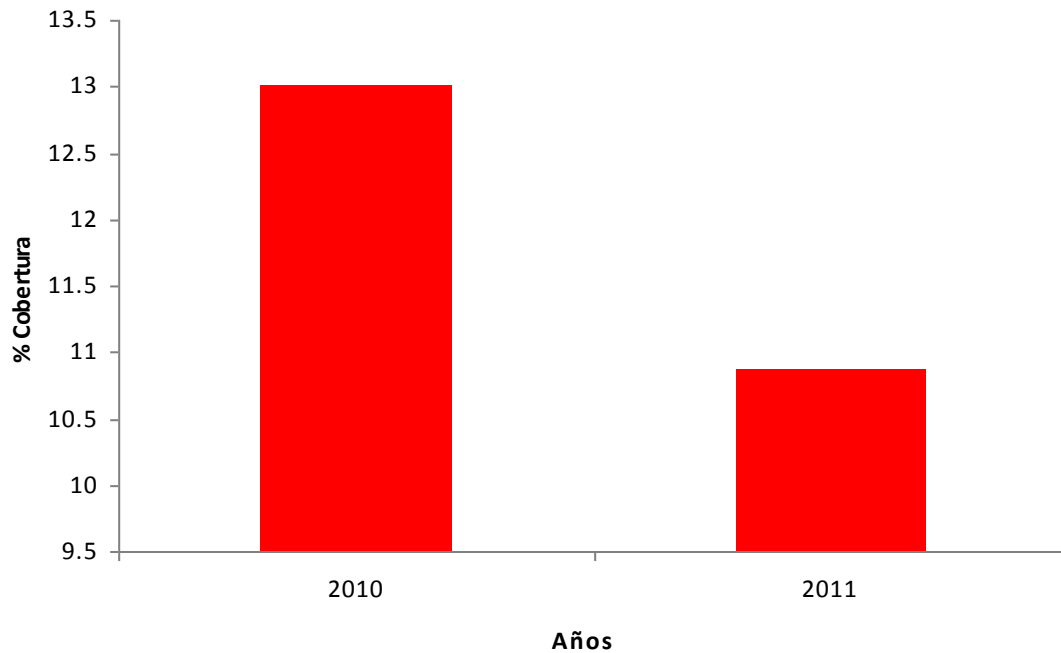


Figura 6-. Medias de las coberturas de *C. paspaloides* var. *wudermanni* en los años 2010 y 2011 en la Reserva de la Biosfera de Los Petenes, Campeche, México.

#### 4.3 Número de frondas completas, incompletas, estolones, diámetro de cada estolón o de 50 estolones y biomasa en el año de *C. paspaloides* var. *wudermanni*.

Durante los años 2010 y 2011, se encontraron diferencias significativas entre las medias del número de estolones contados, mayo-2010:  $56.5 \pm$  (error estándar) 9.06, junio-2010:  $31.7 \pm 2.79$ , mayo-2011  $37.6 \pm 3.45$  y junio-2011  $43.7 \pm 3.82$  ( $F=3.4803$ ,  $g.l.=3$ ,  $P= 0.025$ ,  $n=40$ ) (Fig. 7). La prueba de Tukey indica que hay dos grupos, uno compuesto de mayo-2010, junio-2011 y mayo-2011 y el otro de junio-2010, mayo-2011 y junio 2011 (Fig. 7).

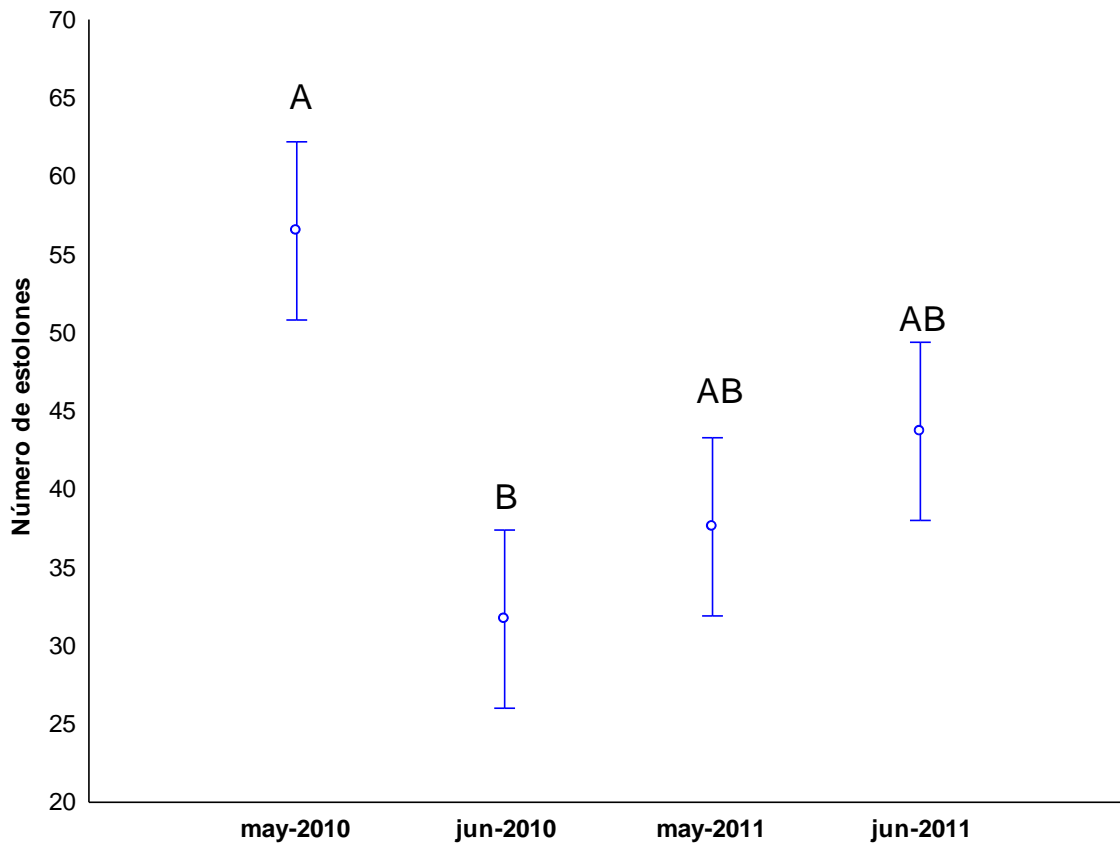


Figura 7-. Número de estolones de *C. paspaloides* var. *wudermanni* (promedio  $\pm$ ) en los meses de mayo y junio en el 2010 y 2011 mostrando los grupos A, B y AB, en la Reserva de la Biosfera de Los Petenes, Campeche, México.

En los promedios del número de frondas incompletas también se observan diferencias en los diferentes muestreos y años de estudio, mayo-2010  $87.5 \pm 16.40$ , junio-2010  $141.5 \pm 15.25$ , mayo-2011  $128.3 \pm 14.82$  y junio-2011  $168.6 \pm 13.042$  ( $F=4.5901$ ,  $g.l.=3$ ,  $P= 0.008$ ,  $n=40$ ) (Fig. 8). Los contrastes independientes muestran que hay dos grupos, uno compuesto de mayo-2010, junio-2010 y mayo-2011 y el otro de junio-2010, mayo-2011 y junio 2011 (Fig. 8).

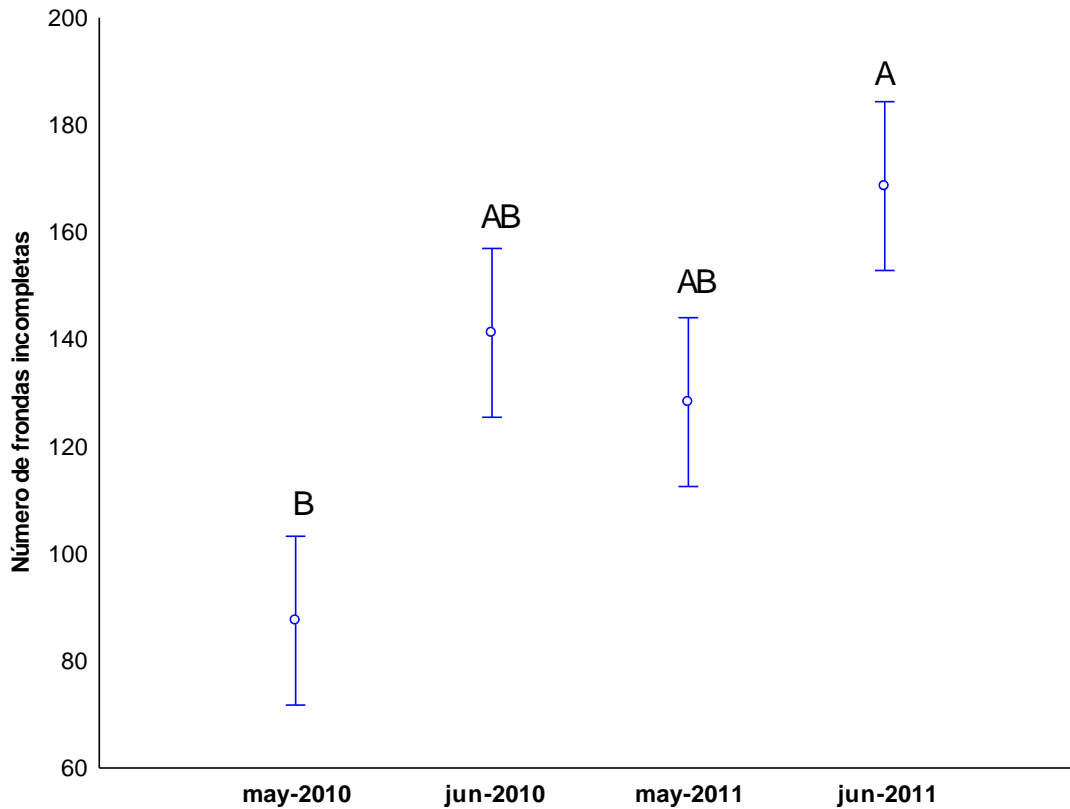


Figura 8-. Número de frondas incompletas de *C. paspaloides* var. *wudermanni* (promedio  $\pm$ ), en los meses de mayo y junio en el 2010 y 2011 mostrando los grupos A, B y AB, en la Reserva de la Biosfera de Los Petenes, Campeche, México.

Las medias del número de las frondas completas en mayo-2010  $77.5 \pm 13.47$ , junio-2010  $95.3 \pm 8.47$ , mayo-2011  $50.8 \pm 19.93$ , junio-2011  $61.7 \pm 12.83$  ( $F=4.3681$ ,  $g.l.=3$ ,  $P= 0.01009$ ,  $n=40$ ) (Fig. 9); en este caso los contrastes indican que hay dos grupos, uno que lo integran mayo-2010, junio-2010 y junio-2011 y el otro por mayo-2011, junio 2011 y mayo-2010 (Fig. 9).

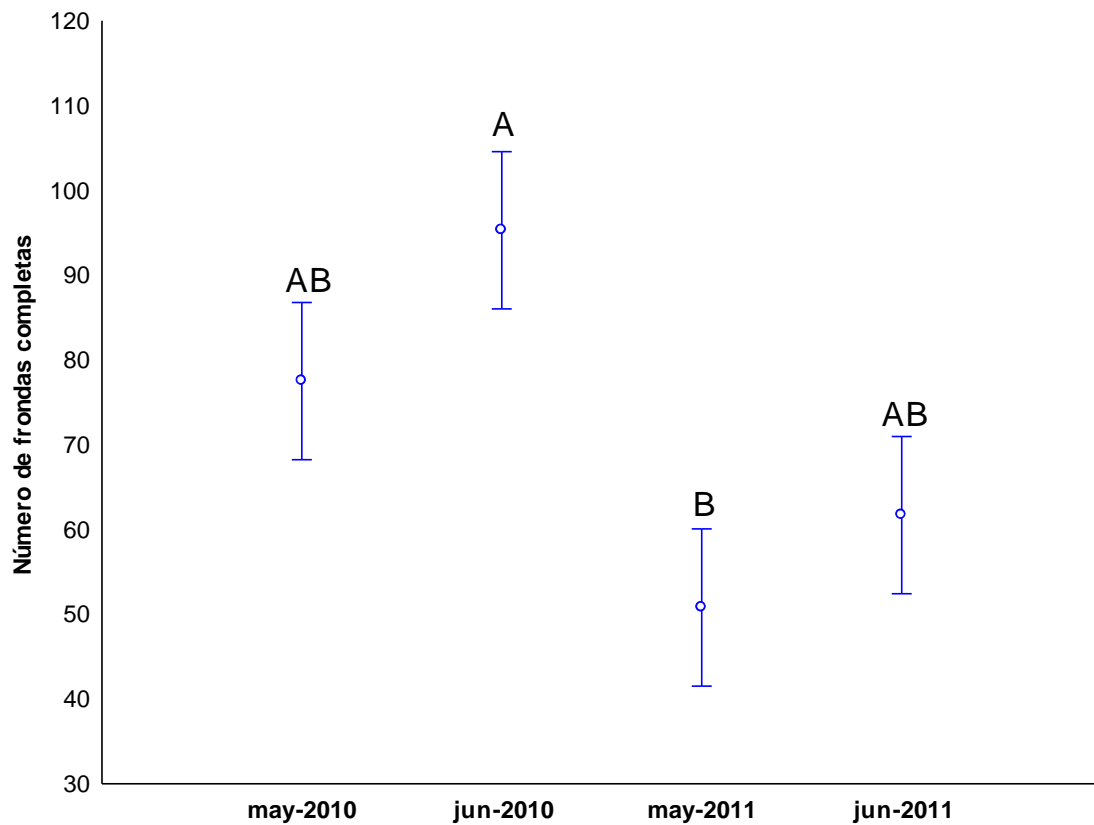


Figura 9-. Número de frondas completas de *C. paspaloides* var. *wudermanni* (promedio  $\pm$ ), en los meses de mayo y junio en el 2010 y 2011 mostrando los grupos A, B y AB, en La Reserva de la Biosfera de Los Petenes, Campeche, México.

En los promedios del diámetro de estolones (cm) en mayo-2010  $0.2721 \pm 0.001250$ , junio-2010  $0.2775 \pm 0.001428$ , mayo-2011  $0.2118 \pm 0.007017$  y junio-2011  $0.2105 \pm 0.004550$  ( $F=177.47$ ,  $g.l.=3$ ,  $P= 0.0000$ ,  $n=1498$ ) (Fig. 10). Obteniendo dos grupos, uno que lo integran mayo-2010 y junio-2010 (Año 2010) y el otro por mayo-2011 y junio 2011 (2011) (Fig. 10).

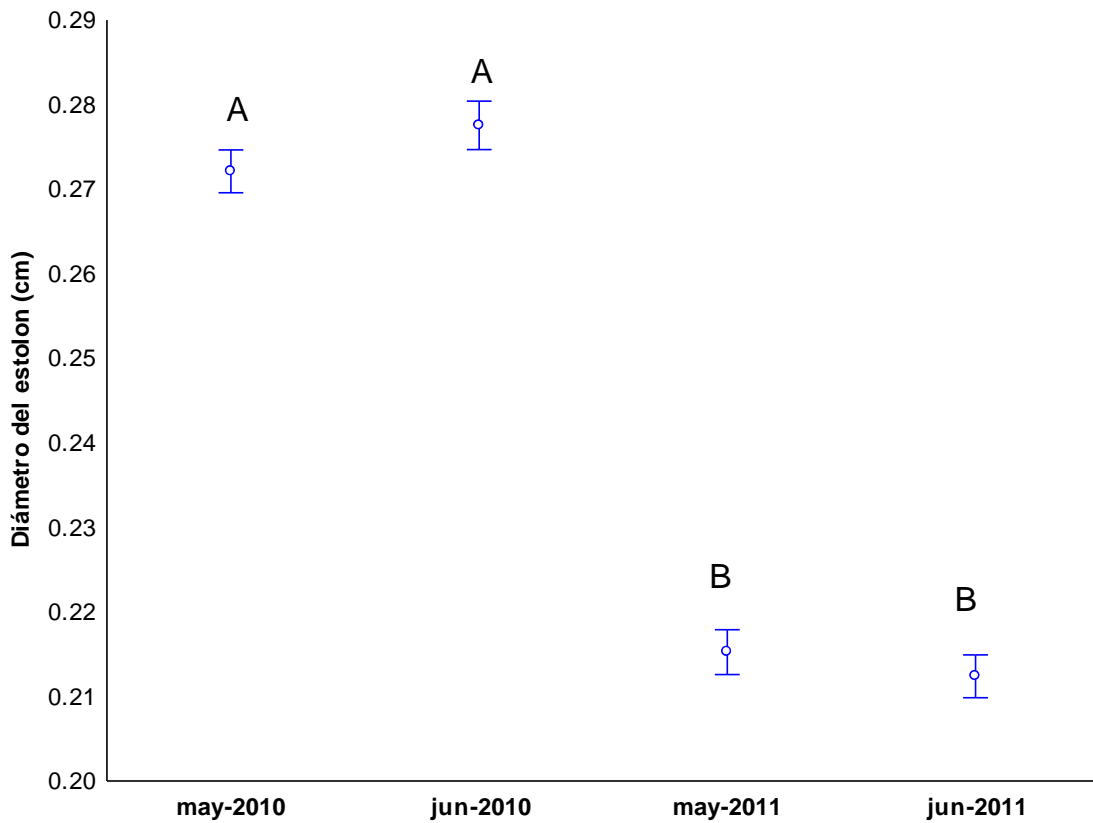


Figura 10-. Promedios del diámetro de estolones de *C. paspaloides* var. *wudermanni* (promedio  $\pm$ ), en los meses de mayo y junio en el 2010 y 2011 mostrando los grupos A y B, en La Reserva de la Biosfera de Los Petenes, Campeche, México.

Por el contrario no se encontraron diferencias significativas entre los promedios de biomasa durante los dos años ( $\text{g/m}^2$ )  $4.2449 \pm 0.66963$  ( $F=.86857$ ,  $g.l.=3$ ,  $P= 0.46631$ ,  $n=40$ ) (Fig. 11).

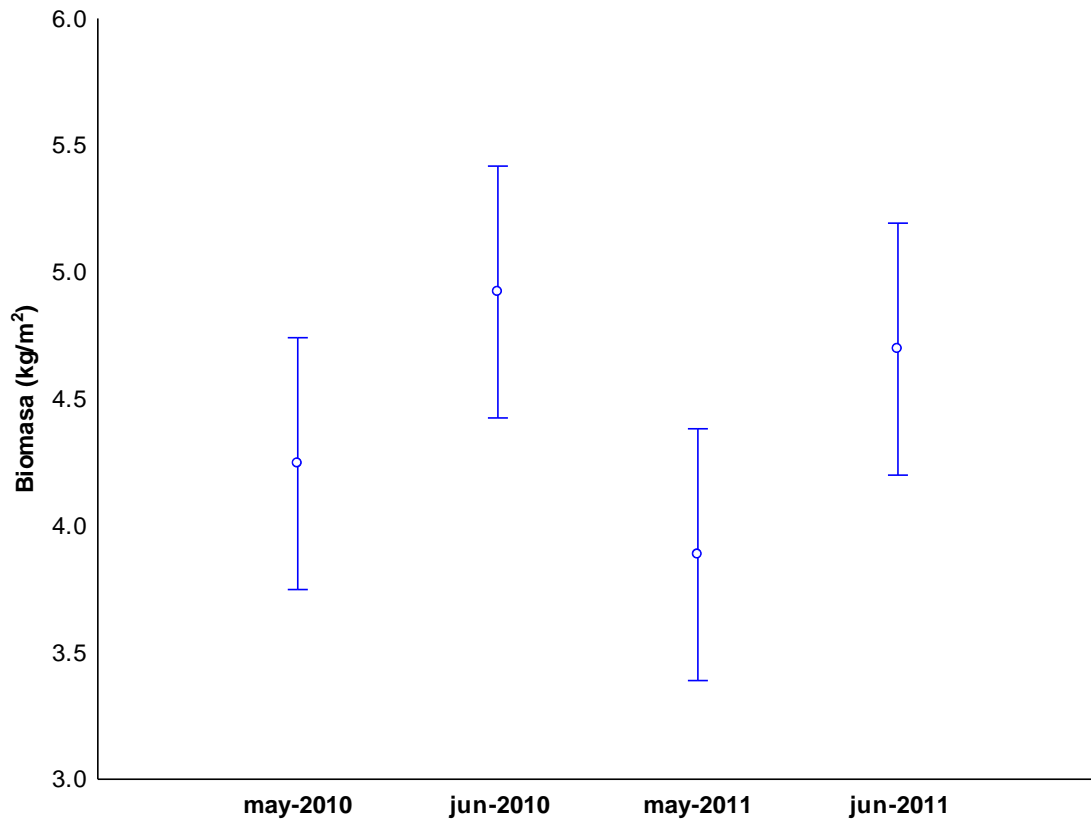


Figura 11-. Promedios de la biomasa ( $\text{g/m}^2$ ) de *C. paspaloides* var. *wudermanni* (promedio  $\pm$ ), en los meses de mayo y junio en el 2010 y 2011, en la Reserva de la Biosfera de Los Petenes, Campeche, México.

#### 4.4 Datos de la Arquitectura.

No se encontraron diferencias significativas entre los cuatro meses de muestreo en las medidas de la longitud de los rizoides (cm) (may-2010, jun-2010, may-2011 y jun-2011) ( $F=2.2810$ ,  $g.l.=3$   $p=.07765$ ,  $n=1194$ ) (Fig. 12), teniendo un promedio de  $4.96 \pm 0.125$ .

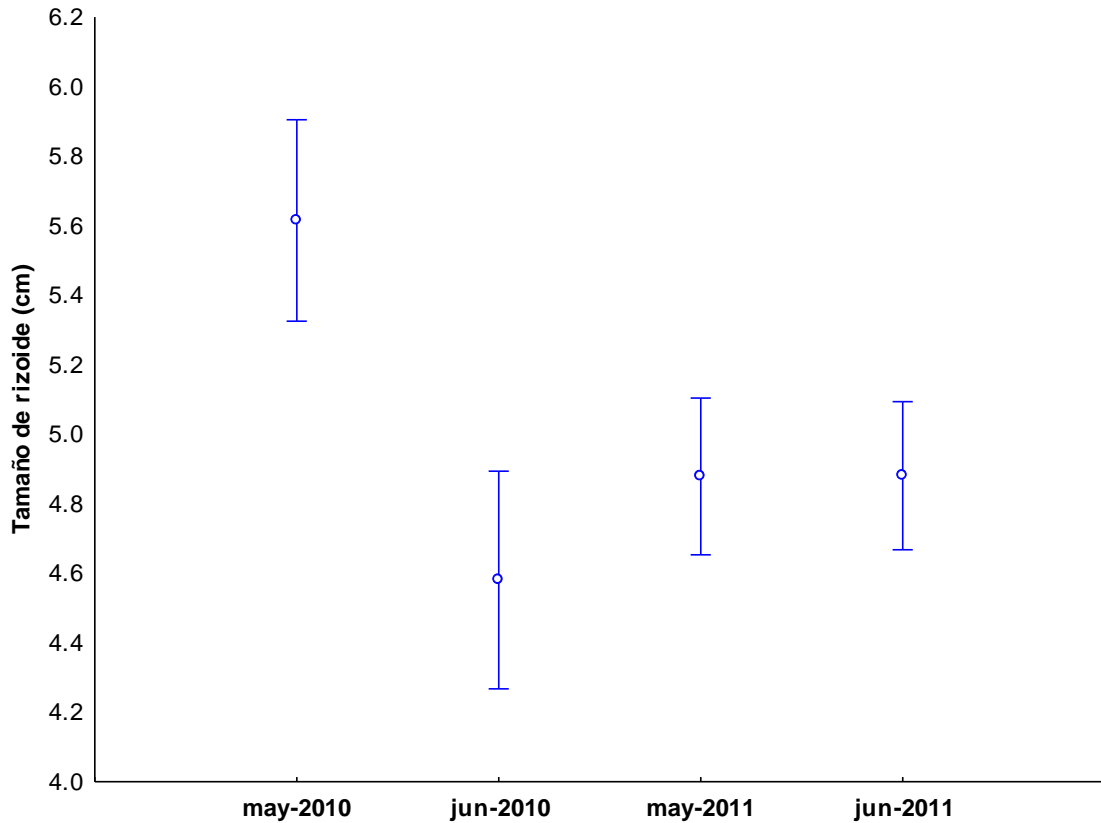


Fig. 12-. Longitudes promedio del rizoide que se registraron en los meses de mayo-junio del 2010 y mayo-junio del 2011 para *C. paspaloides* var. *wudermanni* (promedio  $\pm$ ), en La Reserva de la Biosfera de Los Petenes, Campeche, México.



Sin embargo, si se encontraron diferencias significativas en las longitudes de los estolones (cm) ( $F=7.9535$ ,  $g.l.=3$ ,  $P= 0.00003$ ,  $n=1168$ ) (Fig. 13). En la prueba de Tukey se obtuvieron dos grupos para estolones, uno que lo integran mayo-2010 y junio-2010 (Año 2010,  $3.471\text{cm} \pm 0.1543$ ) y el otro por mayo-2011 y junio 2011 (Año 2011,  $4.280\text{ cm} \pm 0.1716$ ) (Fig. 13).

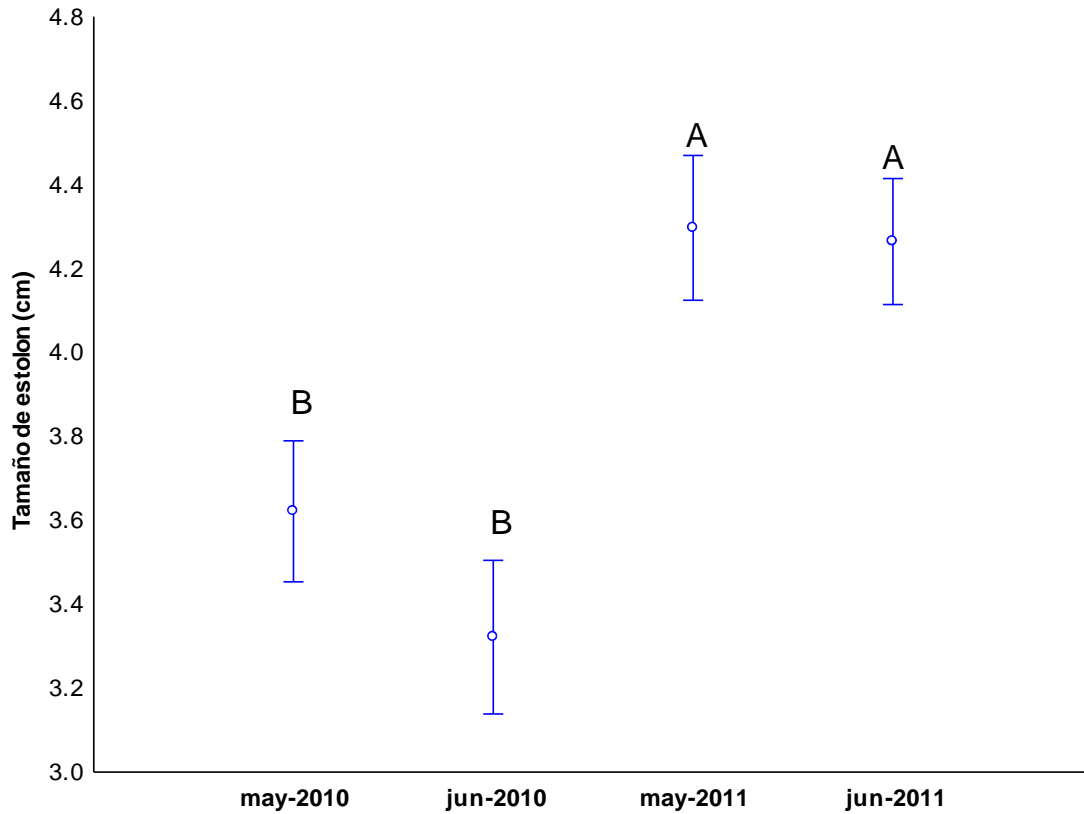


Fig. 13-. Longitudes promedio de estolones que se registraron en los meses de mayo -junio del 2010 y mayo-junio del 2011 para *C. paspaloides* var. *wudermanni* (promedio  $\pm$ ) mostrando los grupos A y B, en La Reserva de la Biosfera de Los Petenes, Campeche, México.

En las longitudes de los ejes erectos (cm) ( $F=4.5618$ ,  $g.l.=3$ ,  $P= 0.00352$ ,  $n=897$ ) (Fig. 14). Para los ejes erectos la prueba de Tukey mostró 2 grupos el primero compuesto de los registros en mayo-2010 y junio 2010 (Año 2011,  $12.676 \text{ cm} \pm 0.5119$ ), otro por mayo-2011 y junio-2011 (Año 2011,  $10.692 \text{ cm} \pm 0.5294$ ) (Fig. 14).

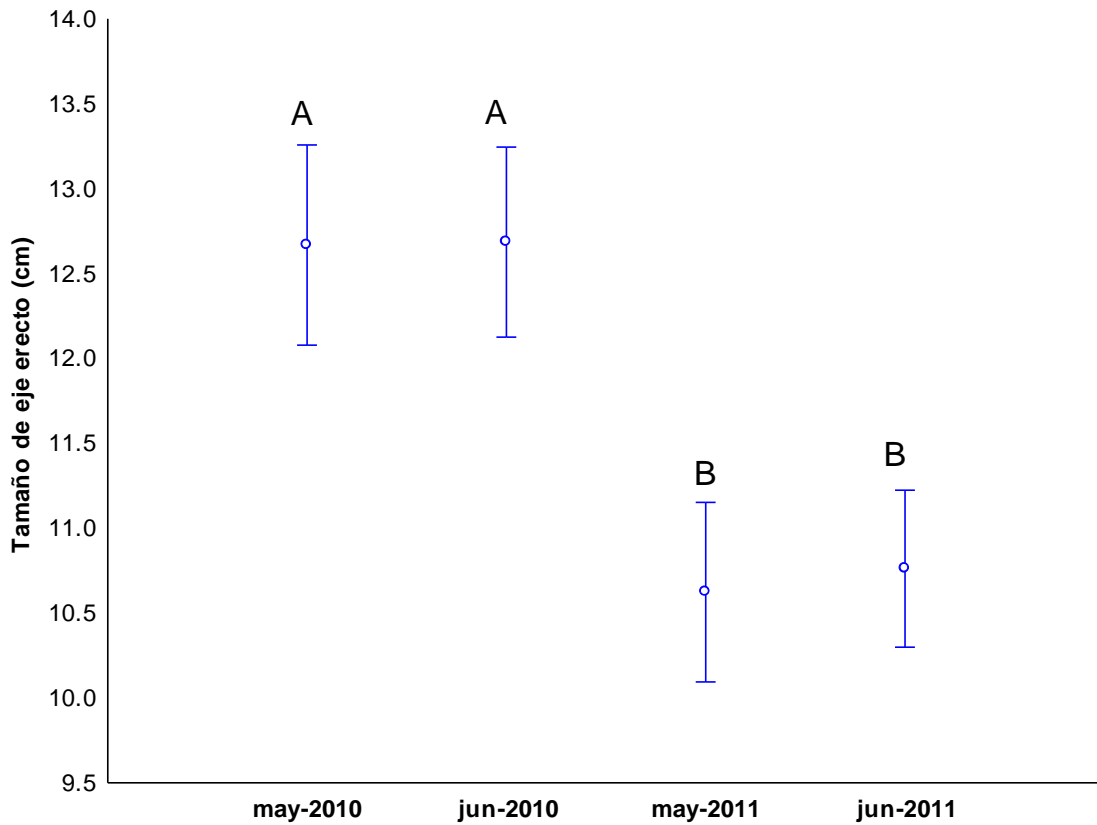


Fig. 14-. Longitudes promedio de ejes erectos que se registraron en los meses de mayo -junio del 2010 y mayo-junio del 2011 para *C. paspaloides var. wudermanni* (promedio  $\pm$ ) mostrando los grupos A y B, en La Reserva de la Biosfera de Los Petenes, Campeche, México.

#### 4.5 Datos de crecimiento.

En 2010, se recuperaron 5 frondas marcadas, se registraron el promedio de crecimiento, número de frondas incompletas y ramificaciones en el 2010:

Datos obtenidos de crecimiento que se obtuvieron de mayo a junio del 2010, en la reserva de la biosfera de los Petenes, Campeche, México.

	Promedio	Error estándar ( $\pm$ )
Crecimiento(cm)	13.98	1.044
Número de frondas incompletas	21	0.935
Ramificaciones	12.5	1.030

En 2011, se recuperaron 17 frondas marcadas, se registraron el promedio de crecimiento, número de frondas incompletas y ramificaciones en el 2011:

Datos obtenidos de crecimiento que se obtuvieron de mayo a junio del 2011, en la reserva de la biosfera de los Petenes, Campeche, México.

	Promedio	Error estándar ( $\pm$ )
Crecimiento(cm)	8.12	2.110
Número de frondas incompletas	1	0.689
Ramificaciones	1.25	0.550

Se estimó la de tasa finita de crecimiento ( $\lambda$ ) con la medición de las marcas de las frondas de 2.35 en el año 2010 y de 1.61 en el año 2011. Para la segunda estimación con los datos de biomasa se obtuvo una  $\lambda$  para la población de 1.16 en el año 2010 y de 1.21 en el año 2011.

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1 El estado de la población.

En este estudio se encontró que la población de *Caulerpa paspaloides* var. *wudermanni* está creciendo con un  $\lambda = 2.35$  para los individuos y  $\lambda = 1.16$  para la población en el año 2010 y en el 2011 de  $\lambda = 1.62$  y  $\lambda = 1.21$ , respectivamente. Gallegos (1995) reporta que en el Caribe los haces verticales de *Thalassia testudinum* llega a vivir de 6 a 9 años, además presentan bajas mortalidades 0.75 unidades ln por año. En este estudio podemos apreciar que *C. paspaloides* var. *wudermanni* presenta un crecimiento mayor aunque su longevidad es menor y las frondas de *C. paspaloides* var. *wudermanni* presenta supervivencias de 0.2 en el año 2010 y 0.36 en el año 2011. *T. testudinum*, un pasto marino que se encuentra en el área, según Gallegos (1995) vio que esta especie presenta una expansión mas elevada en el Caribe, como una longevidad alta, pero a diferencia de *C. paspaloides* var. *wudermanni*, presenta un crecimiento lento.

En lo que respecta a la cobertura, el no encontrar diferencias significativas en la biomasa, podría indicarnos que no existe un aumento de la población o una dominancia en el área, ya que en lugar de aumentar la cobertura se reduce como se ve en la fig. 5 y la biomasa no aumenta en los años 2010 y 2011(fig. 11). Esto indica que las interacciones para *C. paspaloides* var. *wudermanni* se da de una forma diferente en la zona de Campeche que en el Mediterráneo, además de que no hay una clara invasión de *C. paspaloides* var. *wudermanni* en la zona costera de Campeche. Ceccherelli y Cinelli (2002) vieron, en un estudio de largo plazo, que no había diferencias significativas entre la densidad de *Cymodocea nodosa* y *C. taxifolia* en la costa sur de la isla de Elba, en Italia, y propusieron que ambas especies llegaron a un acoplamiento. Se puede decir que *C. paspaloides* var. *wudermanni*, junto con los pastos marinos del lugar, como *T. testudinum*, han llegado a un acoplamiento como lo sugiere Ceccherelli y Cinelli, (2002), que debe estar regulado por factores abióticos como las temporadas anuales de huracanes, que afectan la densidad vegetal en el área. Salazar-Vallejo (2002) menciona en una recopilación de los diversos efectos de los huracanes, la cobertura de las algas llega a disminuir, aunque en dos meses llega a recuperar el 90% de la cobertura original, siendo las clorofitas las primeras especies algales en recuperarse, en contraste las poblaciones de pastos no son afectadas significativamente por los huracanes en Florida (Montangue *et al.*, 1995). El Huracán Gilberto causó una perturbación substancial a las praderas de pastos marinos, mostrando con ello la

importancia de las perturbaciones en la variabilidad interanual de la intensidad de floración (Gallegos, 1995). Las praderas de *T. testudinum* responden a la dinámica sedimentaria variando la tasa de crecimiento de los haces verticales, lo que refleja, por un lado, la estacionalidad de los pastos marinos y su respuesta a perturbaciones producidas por huracanes y tormentas tropicales (Gallegos, 1995). Los pastos marinos tienen la capacidad de colonizar las zonas que fueron desocupadas por *Caulerpa*, tal como observó Thomas (2003) en las zonas donde *Caulerpa taxifolia* disminuyó su cobertura en la bahía de Moreton (Australia). Los huracanes no disminuyen la temperatura del agua (Salazar-Vallejo, 2002), lo cual sugiere que es más la acción física que la fisiológica la que ayuda al control de la especie, aunque un estudio de supervivencia de *C. paspaloides* var. *wudermanni* comparado con la supervivencia de *T. testudinum* ayudaría a comprender las estrategias diferentes que tienen ambas especies durante las temporadas de huracanes. Otro tipo de factor que pudiera controlar la invasión y el crecimiento explosivo es el biótico, como es la herbivoría de *C. paspaloides* var. *wudermanni*. En general las algas tienen diferentes adaptaciones como la formación de calcio o la producción de sustancias tóxicas, como la caulerpina, sustancia tóxica incluso para humanos (Doty, 1966), pero si un herbívoro es capaz de desarrollar mecanismos para superar los mecanismos de defensa del alga, podrá consumirla sin ningún problema (Padilla, 1989). Se podría sugerir que las diversas especies de la fauna marina en la zona costera de Campeche, poseen estos mecanismos y son capaces de consumir a *C. paspaloides* var. *wudermanni*, a comparación de lo que pasa en el Mediterráneo, con la especie *Paracentrotus lividus*, donde se encontró que prefiere el organismo morir de inanición a comer *C. taxifolia*, ya que es capaz de detectar las toxinas que hay en el alga (Boudouresque *et al.*, 1996). Por otro lado pudiera ser que la especie del género *Caulerpa* en Campeche tengan menores concentraciones de caulerpina, aunque un estudio de la concentración de compuestos tóxicos de las especies de *Caulerpa* de Campeche sería ideal. Otro factor biótico que podría afectar a *C. paspaloides* var. *wudermanni* es la competencia que tiene con otras especies vegetales como los pastos marinos, en este caso *T. testudinum*. Los pastos marinos una de las causas de su disminución en densidad es la competencia que tienen con las algas por nutrientes (Martínez-Daranas, 2009). Ceccherelli y Cinelli (1997) confirman esto en el caso de *C. taxifolia* con el pasto marino *C. nodosa*, pues observaron que hay una interacción directa entre los dos, que afecta negativamente la cobertura de *C. nodosa* e indicando dos tipos de interacciones: la obtención exitosa los nutrientes y el poder administrarlos efectivamente cuando hay ausencia

de ellos, como sería en la temporada de invierno, *C. taxifolia* es más eficiente que *C. nodosa*. Aunque la cobertura nos indica lo contrario, una disminución de *C. paspaloides* var. *wudermanni*, viendo una mayor abundancia en la especie *T. Testudinum* (fig. 15).

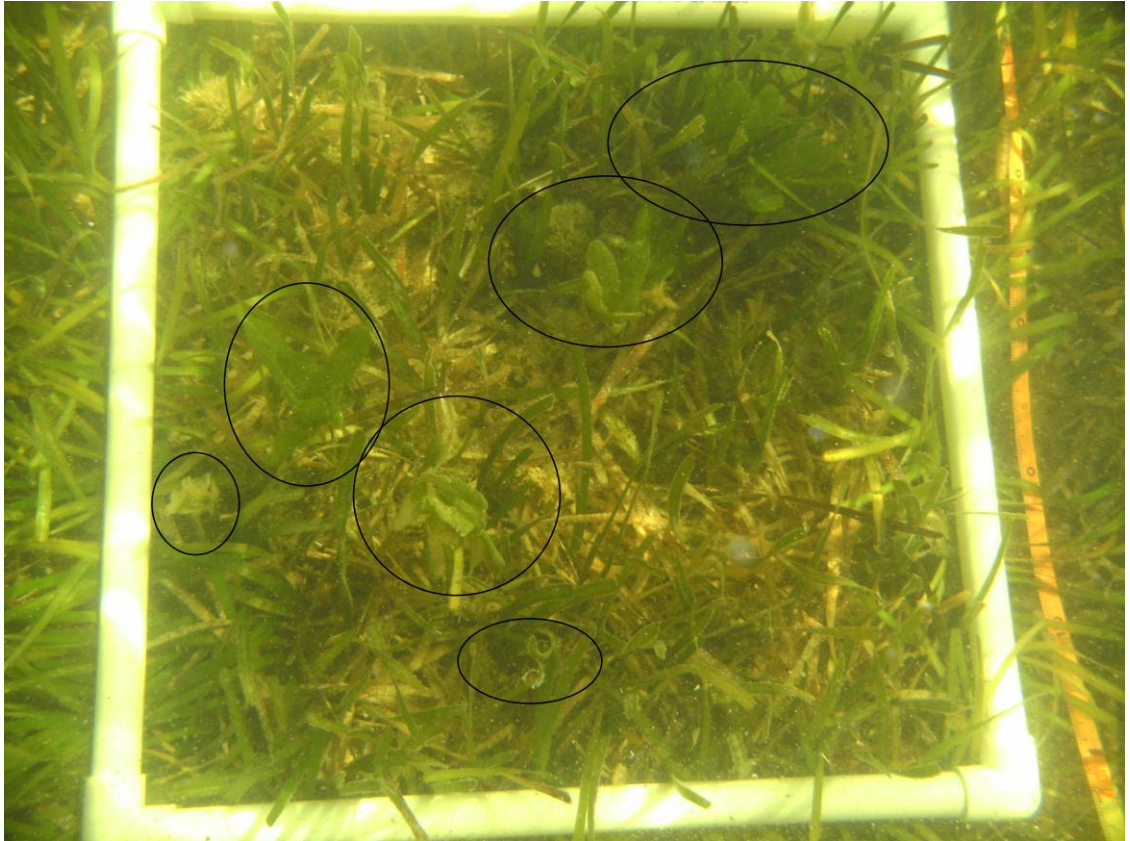


Fig. 15 Fotografía de la cobertura tomada para *Caulerpa paspaloides* var. *wudermanni*. Se aprecia su reducida cobertura a comparación de *Thalassia testudinum*.

Lloret *et al.* (2005) establece que la abundancia de *Caulerpa paspaloides* indica una disminución de oxígeno en la zona, que afecta a especies de importancia económica, como los peces. Uno de los factores abióticos para que el género *Caulerpa* abunde es la presencia de sedimento suspendido en el agua, su capacidad de producir sulfatos en el sedimento, ausencia de oxígeno y altas temperaturas, además de no ser afectada por fenómenos que afectan la dinámica del agua como serían los huracanes (Thomas, 2003). En este estudio, el no presentar un aumento de cobertura de un año para otro y no presentar grandes biomásas como las reportadas por Wright (2005), nos indican que la zona no está alterada. Esto es de esperarse ya que Pacheco *et*

al. (2009) indican que las zonas con manglar en Campeche, presentan menor perturbación antropogénica, a comparación de las zonas de muelles y las termoeléctricas. Dumay *et al.* (2002), sugieren que el aumento de contaminación como el de actividades antropogénicas promueve la reducción de los pastos marinos como *Posidonia oceanica* y el aumento de las especies de *C. taxifolia* y *Caulerpa racemosa*. Aunque en este caso es una relación inversa que tiene *T. testudinum* con *C. paspaloides* var. *wudermanni*, pudiera ser que es afectado *C. paspaloides* var. *wudermanni* por los huracanes, ya que no hay temporadas de huracanes en El Mediterráneo ni en algunas partes de Australia. Además hay que considerar que las condiciones que tiene La Biosfera de los Petenes son saludables y hay poca perturbación antropogénica como nos indica Pacheco *et al.* (2009), sería interesante realizar la demografía de *C. paspaloides* var. *wudermanni* en lugares con gran perturbación antropogénica.

## **5.2 Las etapas del ciclo de vida de *Caulerpa paspaloides* var. *wudermanni*.**

Las frondas de color café, blancas e incompletas indican que en mayo y junio los individuos están en estadio reproductivo terminal (Phillips, 2009), hay una mayor producción de frondas incompletas para estos meses, comparado con las frondas completas. O'Neal y Prince (1988) reportan que en el caso de *C. paspaloides* en los meses de temperaturas bajas disminuye el crecimiento pero la expansión y fragmentación es alta, en cambio en meses de temperaturas altas se aprecia una disminución en la fragmentación pero aumenta el crecimiento como lo sostienen Scrosati (2002) y Thomas (2003). Terrados y Ross (1992) confirman esto con un estudio efectuado con *Caulerpa prolifera*, en el estudio vieron que la supervivencia de las frondas de *C. prolifera* es mayor en los meses cálidos (7 días) en contraste con los meses fríos (4-6 días) y contrasta este estudio con otros experimentos realizados en diferentes especies de *Caulerpa*, encontrando similitudes en el crecimiento de las frondas y la tolerancia en temperaturas.

El estolón es la parte mas importante de las algas, aunque en muchos casos es difícil de observar ya que en su mayor parte esta enterrado en el sustrato, los estolones son capaces de producir frondas nuevas o rizoides para su establecimiento. Los estolones que sobreviven en invierno tienden a establecerse y restaurar la colonia (Meinesz y Hesse, 1991).

No se encontró en este estudio frondas enterradas, Wrigth (2005) registra esto como evidencia de fragmentación. Nos indica que la reproducción sexual es mas frecuente en las

poblaciones de *C. paspaloides* var. *wudermanni* en Campeche que en las poblaciones de *C. taxifolia* en el Mediterráneo y en Australia como lo confirma Wright (2005)

### 5.3 La eficacia de los métodos

Wright (2005) y Scrosati (2001) recomiendan los métodos de medición de cobertura y el conteo de estolones, frondas completas y el diámetro de estolones para las especies de *Caulerpa*. Estas medidas son muy útiles ya que se aprecia cómo los organismos cambian en el transcurso del tiempo, y es adecuada para organismos sésiles como las plantas (Krebs, 1989). El registro de estructuras modulares en áreas fijas en un m<sup>2</sup>, es una de las herramientas que se usa en demografía de algas (Scrosati, 2001 y Wright, 2005) y se postula que se obtiene más información que con el registro de la cobertura. Aunque Scrosati (2001) y Wright (2005) indican que la cobertura es directamente proporcional al número de estructuras modulares en un m<sup>2</sup>. Aunque en este estudio se obtuvo lo opuesto, ya que hay que considerar que *C. paspaloides* var. *wudermanni* es una especie diferente a *Caulerpa sertularioides* y la zona en que se realizó este muestreo es afectada por el Petén y especies como *T. testudinum*, que pudieran afectar negativamente el desempeño de *C. paspaloides* var. *wudermanni*.

Las mediciones de las diferentes partes y el marcaje de módulos son usados en el registro de especies marinas como los pastos marinos, registrando información más específica de la población, ya que se basan en partes de individuos, y en especies que crecen anualmente permiten estimar cuántos años tienen los individuos y qué tamaños alcanzaron en el año (Gallegos *et al.* 1993). En este estudio las mediciones nos dan una información detallada y abundante, no solo cuánto mide cada estructura, sino que también de cómo fue cambiando el tamaño de cada estructura en los meses y en los años, con ello se determinan las variaciones en el crecimiento (crecimiento alto en las temporadas de pre-nortes) y en la reproducción (gran cantidad de frondas completas e incompletas antes de la temporada de lluvias).

Patriquin (1973) hizo un estudio determinando el crecimiento individual de las hojas, y observo un nulo crecimiento y recolectó menos del 60%, debido a que el tamaño de muestra no era suficiente (10) y las hojas pertenecían a tallos viejos (Solana, 2001). En el primer año (2010) hay una  $\lambda$  mayor a 2, un valor que no ha sido registrado en ninguna especie, por lo que se da la idea que llegan a crecer mucho. Sin embargo, la supervivencia es baja (0.2) y en el año 2011 hay una  $\lambda$  más pequeña (1.16) pero con una supervivencia mayor (0.36). El método de marcar



frondas es una técnica útil para *C. paspaloides* var. *wudermanni*, ya que la  $\lambda$  de población y la de individuos se van igualando en 2011 y nos indican que la población está creciendo, aunque la recuperación fue menor del 60%, esto nos indica que las frondas desaparecen, ya sea que mueren, llegan a transformarse en estolones (Phillips, 2009) o se pierden las marcas. Sólo hay que considerar que se deben recolectar 15 días después de colocar las marcas, ya que se ha registrado que los ejes erectos tienen una vida promedio de 8 días (Terrados y Ros, 2002), aunque este estudio sugiere que las frondas de *C. paspaloides* var. *wudermanni* alcanzan una supervivencia mayor que las descritas en la literatura (O'Neal y Prince 1988) para *C. paspaloides* var. *wudermanni*, ya que se llegó a recolectar frondas de más de 30 días. Scrosati (2001) y Wright (2005) le atribuyen un papel importante al diámetro del estolon en la demografía del género *Caulerpa*, estolones de mayor diámetro son más viejos. En la gráfica del diámetro del estolón (fig. 10), se ve una similitud con la gráfica de los ejes erectos (fig.14). Con esta idea podemos decir que también los ejes erectos nos dan información sobre la edad y la supervivencia de la especie.

#### **5.4 Potencial invasivo de *C. paspaloides* var. *wudermanni*.**

Comúnmente se considera de mayor preocupación el número de especies exóticas en un ecosistema, aunque esto no debe ser tan importante como cuáles de estas especies tienen un potencial invasivo alto (Sakai *et al.*, 2001). Una de las características intrínsecas de las especies invasivas son las altas tasas de crecimiento y reproducción (Castro-Diez *et al.*, 2004), en este estudio se ve que *C. paspaloides* var. *wudermanni* tiene una tasa de crecimiento alta ( $\lambda$ ), y además tiene reproducción sexual y fragmentación de cualquier parte. La capacidad de producir metabolitos secundarios para protegerse de los herbívoros fortalece la idea de que la especie tiene un potencial invasivo (Boudouresque y Verlaque 2002), aunque un estudio sobre los niveles de caulerpina que tiene esta especie, sería muy útil para darnos una idea de que tan peligroso pudiera ser esta especie para sus depredadores. En la gráfica (fig. 7) se aprecia un pico en el mes de mayo 2010 y en junio del 2010 se presenta una gran pérdida de estolones, aunque en junio del 2011 llega a recuperarse la población. Según la SMN (Servicio Meteorológico Nacional, 2011) en el año 2010 hubo un adelanto de lluvias empezando el 15 de mayo y en el año 2011 empezaron el 25 de junio. La pérdida de frondas y su recuperación están asociados fuertemente a las temporadas de lluvias. La producción de nuevos estolones (fig. 7) incrementa

el potencial invasivo de esta especie, al permitir su rápida recuperación. Con respecto a las frondas incompletas (fig. 8) vemos lo opuesto en lugar de disminuir aumenta el número de frondas incompletas entre mayo del 2010 y junio del 2010. Probablemente esto se debe aquellos organismos que están en etapa reproductiva terminal (Wright, 2009), viendo que en estas fechas acaba la temporada de reproducción y da inicio la etapa de supervivencia y establecimiento de nuevos organismos. En las frondas completas (fig. 9) se aprecia un pico en el mes de junio del 2010 y una gran pérdida en mayo del 2011, viendo que el 2010 el adelanto de lluvias afectó a las frondas completas, transformándolas en frondas incompletas o desapareciéndolas. Estos puntos nos dan a entender las diversas estrategias (recuperación de fronda completas después de un año, producción alta de frondas incompletas y producción de nuevos estolones) que tiene la especie para sobrevivir a las condiciones que se presenta y que su resiliencia es alta.

Jacobs (1994) vio que la función principal del rizoide es solo de anclaje y que la parte fotosintética es la más importante. Ceccherelli y Cinelli (2002) mencionan que el rizoide es una de las estructuras que ocupan las algas para poder adquirir nutrientes, aunque concluye que la obtención de nutrientes no es un proceso de importancia competitiva, sino la obtención de luz solar. La principal importancia del rizoide es de anclaje y le da la capacidad de colonizar nuevos hábitats fijándose en diferentes sustratos (Debelius y Baensch, 1997).

El Mar Mediterráneo se considera como “*hot spot*” en lo que respecta a la biodiversidad marina (Fernández *et al.*, 2007). Sin embargo, en la actualidad ha sufrido más de 100 introducciones en los últimos 150 años (Minchin, 2001) e incluso se predice que en los próximos 20 años aumentarán las especies invasoras en la zona (Ribera y Boudouresque, 1995) ; (Fernández *et al.* 2007). En el Golfo de México, sólo se han registrado 32 especies invasoras acuáticas, de las cuales sólo una es alga (*Ulva fasciata*) (CONABIO, 2009). El Mar Mediterráneo ancestralmente fue una laguna, como evidencia es su conexión estrecha en el Atlántico (Bianchi y Morri, 2002). En el Mar Mediterráneo no hay suficiente dinámica del agua para que pueda cambiar de temperatura y la entrada de nutrientes (Bianchi y Morri, 2002). En cambio el Golfo de México, además de estar en el trópico de Cáncer y presentar temperaturas cálidas, es un sistema semicerrado, lo cual no sólo le permite la entrada de nutrientes, sino que las corrientes marinas viajen efectivamente dando cambios en la temperatura del agua y apareciendo periódicamente fuertes tormentas tropicales (De la Lanza, 2001). Se considera el género *Caulerpa* como el segundo lugar en mayor riqueza específica en las costas mexicanas del

Golfo de México y el Caribe (Garduño-Solórzano *et al.*, 2005). Sin embargo, actualmente no hay suficientes registros de cuales especies algales son consideradas invasoras o del potencial invasivo que tienen estas especies en estas zonas.

## 6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

La población de *C. paspaloides* var. *wudermanni* se encuentra creciendo y desarrollándose. A pesar de que la cobertura sugiere que es una población estática y que no se está expandiendo, esto solo puede sugerir que esté controlada por factores abióticos (nortes y huracanes) principalmente.

Se aprecian dos etapas para esta especie, la reproductiva y de crecimiento en los meses de secas (diciembre y mayo) y la de desarrollo y colonización (junio y noviembre).

Los métodos aplicados para la especie *C. paspaloides* var. *wudermanni* son los apropiados. Sin embargo, se sugiere recolectarlas por lo menos 15 días después de ser marcadas, ya que hay grandes pérdidas después de un mes. En el caso particular de *C. paspaloides* var. *wudermanni*, los ejes erectos nos dan información de crecimiento y supervivencia.

Los datos de crecimiento, producción de estructuras, su tamaño así como características generales como el presentar un crecimiento cenocítico, indican que tiene un potencial invasivo alto y una resiliencia alta.

Se recomienda seguir con este tipo de estudios, no solamente para observar y detectar una invasión, ya que muchos fenómenos naturales cada día se hacen más impredecibles por el calentamiento global y el mar está en continuo cambio. Sino porque en términos generales, cuando una especie del género *Caulerpa* es abundante en una zona, indica una disminución de oxígeno y un aumento de sulfatos en el sedimento y en el agua. Con el fin de ayudar a conservar especies de riqueza económica como biológica, no sólo en la Reserva de la Biosfera Los Petenes sino en otras Áreas Naturales de la República Mexicana.

## BIBLIOGRAFÍA CITADA:

Bianchi, C.N. & Morri, C.C. 2002. La biogeografía marina del Mediterráneo (XXXIV Congreso della Società Italiana di Biogeografía). *Notiziario della Società Italiana di Biología Marina* 42: 78–79.

Biblioteca Luis Ángel Arango  
<http://www.lablaa.org/blaavirtual/ayudadetareas/biologia/biolo85.htm> Fecha de actualización: 19/11/2008 Fecha de consulta: 21/11/2008.

Boardman, R.S., Cheetham, A.H. y Oliver, W.A., 1973. *Animal colonies- development and function through time*. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, USA

Boudouresque, C.F., Lemée R., Mari X., Meinesz, A. 1996 The invasive alga *Caulerpa taxifolia* is not a suitable diet for the sea-urchin *Paracentrotus lividus*. *Aquatic Botany* 53:245-250.

Boudouresque, C.F. y Verlaque, M. 2002. Biological pollution in the Mediterranean Sea: invasive versus introduced macrophytes. *Marine Pollution Bulletin*, 44: 32-38

Castro-Díez, P. F. Valladares, F. & Alonso, A. 2004. La creciente amenaza de las invasiones biológicas. *Ecosistemas* 13(3): 1-9.

Caswell, H. 2001. *Matrix population models*. Sinauer, New York, New York, USA.

Ceccherelli, G. y Sechi, N. 2002. Nutrient availability in the sediment and the reciprocal effects between the native seagrass *Cymodocea nodosa* and the introduced rhizophytic alga *Caulerpa taxifolia*. *Hydrobiologia* 474:57–66.

Ceccherelli, G. y Cinelli F. 1997. Short-term effects of nutrient enrichment of the sediment and interactions between the seagrass *Cymodocea nodosa* and the introduced green alga *Caulerpa taxifolia* in a Mediterranean bay. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 217, 165–177.

Collado-Vides, L. 2002. Clonal architecture in marine macroalgae: ecological and evolutionary perspectives. *Evolutionary Ecology* 15:531–545.

CONABIO [www.conabio.gob.mx](http://www.conabio.gob.mx) Fecha de consulta 20/05/2009.

Cook, R.E. 1979. Asexual reproduction: a further consideration. *American Naturalist* 113: 769-772.

Debelius, H. y Baensch H.A., 1997, *Marine Atlas*, Mergus Publ., Melle – FRG

- Demes, K.W., Littler, M.M. y Littler, D.S. 2010. Comparative phosphate acquisition in giant-celled rhizophytic algae (Bryopsidales, Chlorophyta): fleshy vs. calcified forms. *Aquatic Botany*, 92(2): 157-160.
- De la Lanza-Espino G. 2001. Características Físico-Químicas de los Mares de México. 1<sup>o</sup> edición. Plaza y Valdés Editores, México, UNAM, 149 p.
- Doty, M. S. 1966, Caulerpicin, a toxic constituent of *Caulerpa*. *Nature*. 211: 990
- Dumay, O., Fernandez, C. y Pergent G. 2002. Primary production and vegetative cycle in *Posidonia oceanica* when in competition with the green algae *Caulerpa taxifolia* and *Caulerpa racemosa*. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 82, 379-387
- Francois, J. y Correa, J. S. 2000. Análisis de la fragmentación del paisaje en el área protegida "Los Petenes", Campeche, México. *Investigaciones Geográficas. Boletín del instituto de Geografía, UNAM Núm. 43. pp. 42-59*
- Gallegos, M., Merino, M., Marbá, N. y Duarte, C.M. 1993. Biomass and dynamics of *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean: elucidating rhizome growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 95: 185-192.
- Gallegos, M. 1995. Dinámica de poblaciones y crecimiento de los pastos marinos caribeños *Thalassia testudinum*, Banks ex König, *Syringodium filiforme* Kutz. y *Halodule wrightii* Ascherson. Tesis de Doctorado UNAM. 70 p.
- Gallegos, M. 2010. Pastos Marinos. p. 204-209. En Villalobos-Zapata, G. J. y Mendoza, J. (Coord.). 2010. La biodiversidad de Campeche. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, El Colegio de la Frontera Sur. México.
- Garduño-Solórzano, M., Godínez, J.L. y Ortega, M.M.. 2005. Distribución geográfica y afinidad por el sustrato de las algas verdes (CHLOROPHYCEAE) bénticas de las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 76: 61-78.
- Guiry, M.D. & Guiry, G.M. 2012. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; consultado el 15 de junio 2012.
- Harper, J.L. 1977 *Population biology of Plants*. Academic press, London England.
- Hughes, T.P. y Jackson, J.B.C. 1985 *Population Dynamics and life histories of foliaceous corals*. *Ecological Monographic*, 55(2): 141-166
- Jacobs, W.P. 1994. *Caulerpa*. *Scientific American* 271 (6): 66–71.

- Jousson O., Pawlowski J., Zaninetti L., Meinesz, A. y Boudouresque, C.F. 1998 Molecular evidence for the aquarium origin of the green alga *Caulerpa taxifolia* introduced to the Mediterranean Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 172:275–280
- Krebs, J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper & Row. Nueva York.
- Lefkovich, 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21, 1-18.
- Lloret, J., Marin, A., Marin-Guirao, L. y Velasco, J. 2005. Changes in macrophytes distribution in a hypersaline coastal lagoon associated with the development of intensively irrigated agriculture. *Ocean & Coastal Management* 48: 828-842.
- Mandujano, M.C., Montaña, C., Franco M., Golubov J., y Flores-Martínez, A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82:344–359
- Mandujano, M.C. 2007 La clonalidad y sus efectos en la biología de poblaciones. Pp 215-250. En: Eguiarte, L., Souza, V., Aguirre, X. (eds.), *Ecología molecular*. Instituto Nacional de Ecología, México, D.F.
- Machain-Castillo, M.L. y Ruiz-Fernández, A.C. 2006 Indicadores biofísicos en sedimentos acuáticos. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Instituto Nacional de Ecología. Disponible en Internet <http://www2.ine.gob.mx/publicaciones/libros/507/cap13.htm>
- Margalef, R. 1989 *Ecología*. Edición Omega, Barcelona pp. 951.
- Martínez-Daranas B., Cano Mallo M. y Clero L., 2009. Los pastos marinos de Cuba: estado de conservación y manejo. *Serie Oceanológica*, No. 5: 24 – 44.
- Matthew, J. D. 1982. *The Biology of Marine Plants*. Edward Arnold Publishers, Bedford Square, London.
- Meinesz, A. y Hesse, B. 1991. Introduction et invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée nord-occidentale; *Oceanol Acta* 14:415-426.
- Meñez, E.G y Calumpong, H.P. 1982. The genus *Caulerpa* from the central Visayas, Philippines, *Smithsonian Contributions in Marine Science*, 17, 1-21.
- Minchin, D. 2001. Introduction of exotic species. In: Thorpe, SA., Turekian, KK. Eds.) *Enciclopedia of Ocean Sciences*, 2: 877-889.
- Montague, J.R., Carballo, J.L., Llamas, W.P., Sánchez, J.A., Levine, E.R., Chacken, M. y Aguinaga J.A. 1995. Population ecology of the sea urchin *Lytechinus variegatus* in relation to

- seagrass diversity at two sites in Biscayne Bay. Pre and Post hurricane Andrew (1989-1992). Fla. Sci. 58: 234-246.
- O'Neal, S.W. y Prince, J.S. 1988. Seasonal effects of light, temperature, nutrient concentration and salinity on the physiology and growth of *Caulerpa paspaloides* (Chlorophyceae). Mar. Biol., Vol. 97, pp. 17-24.
- O'Neal, S.W. y Prince, J.S. 1982. Relationship between seasonal growth, photosynthetic production and apex mortality of *Caulerpa paspaloides* (Chlorophyceae). Mar. Biol., Vol. 72, pp. 61-67.
- Ortega, M., Godínez-Ortega, J. y Garduño, G. 2001. Catálogo de algas bénticas de las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe. Cuadernos del IBUNAM No. 34. UNAM, CONABIO. 594 pp.
- Pacheco M.C., Pacheco-Ruíz, I., Ramos, J., Cetz-Navarro, N. P. y Soto J. L. 2009. Presencia del género *Caulerpa* en Bahía de San Francisco de Campeche, Cam. Hidrobiológica 19 (3), 57-69.
- Padilla, K.D. 1989. Algal structural defenses: form and calcification in resistance to tropical limpets. Ecology 70: 835-842.
- Patriquin, R. 1973. Estimation of growth rate, production and age of the marine angiosperm *Thalassia testudinum* König. Caribbean. Journal of Sciences. 13(1-2):111-123.
- Pedroche, F.F., Silva P.C., Aguilar-Rosas, L.E., Dreckmann, K.M. y Aguilar-Rosas, R. 2005. Catálogo de las algas marinas bentónicas del Pacífico de México. I. Chlorophycota. Universidad Autónoma Metropolitana/ Universidad Autónoma de Baja California/ University of California, México, D.F. 135 p.
- Phillips, J.A. y Price, I.R. 2002. How different is Mediterranean *Caulerpa taxifolia* (Caulerpales: Chlorophyta) to other populations of the species? Mar. Ecol. Prog. Ser. 238:61-71.
- Phillips, A.J. 2009. Reproductive ecology of *Caulerpa taxifolia* (Caulerpales, Briopsidales) in subtropical eastern Australia. Eur. J. Phycol. 44(1): 81-88.
- Rivera, E., Villalobos, G.J., Azuz, I. y Rosado, F. M. (Eds.), 2004. El Manejo Costero en México. Centro EPOMEX-UAC/CETYS Universidad, UQROO, SEMARNAT. México, 654 p
- Ribera, M.A. y Boudouresque, C.F. 1995. Introduced marine plants, with special reference to macroalgae: mechanisms and impact. In: Round, F.E., Chapman, D.J. (Eds.), Progress in Phycological Research, vol. 11. Biopress Ltd Publ., pp. 187-268.



- Sakai K.A., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M. y Molofsky, J.K.A. con Baughman S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand N.C., McCauley, D.E., O'Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N. y Weller, S.G. 2001. The Population Biology of Invasive Species Annual Review of Ecology and Systematics , Vol. 32, 305-332
- Salazar-Vallejo, I. 2002. Huracanes y biodiversidad costera tropical. Rev. Biol. Trop. 50(2): 415-428.
- S.M.N. (Servicio Meteorológico Nacional) <http://smn.cna.gob.mx/> Fecha de actualización: 26/10/2011 Fecha de consulta: 26/10/2011
- Scrosati, R. 2001. Population dynamics of *Caulerpa sertularioides* (Chlorophyta, Bryopsidales) from Baja California, Mexico, during El Niño and La Niña years. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 81: 721-726.
- Silvertown, J. 1987. Introduction to plant population Ecology. 2a. Edición. Longman, New York.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F. J. 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 3° edición. W. H. Freeman and Co.: New York.
- Solana, M.E. 2001. Utilización de métodos cuantitativos para el estudio de la dinámica de los pastos marinos: Una revisión crítica. Revista de Biología Marina y Oceanografía. Vol. 36, No. 2
- Stearns, S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford.
- Terrados, J. y Ros, J.D. 1992. The influence of temperature on seasonal variation of *Caulerpa prolifera* (Forsskal) Lamouroux photosynthesis and respiration. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 162 199-212.
- Thomas, J.E. 2003. *Caulerpa taxifolia* in Moreton Bay—distribution and seagrass interactions. Honours Thesis, The University of Queensland.
- Verlaque, M., Durand, C., Huisman, J.M., Boudouresque, C.F., y Le Parco, Y. 2003. On the identity and origin of the Mediterranean invasive *Caulerpa racemosa* (Caulerpales, Chlorophyta). European Journal of Phycology 38: 325-339.
- Williams, S. y Groscholtz, E.D. 2002. Preliminary reports from the *Caulerpa taxifolia* invasion in southern California. Marine Ecol. Progr. Ser. 233: 307–310.
- Wright, J.T. 2005. Differences between native and invasive *Caulerpa taxifolia*: a link between asexual fragmentation and abundance in invasive populations. Marine Biology (2005)147: 559-569.

Yoshioka, P.M. y Yoshioka, B.B., 1991. A comparison of the survivorship and growth of shallow-water gorgonian species of Puerto Rico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 69, pp. 253-260.

Yoshioka, P.M. 1994. Size-specific life history pattern of a shallow-water gorgonian. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology* 184, 111-122.