



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
UNIDAD ACADÉMICA MAZATLÁN
(BIOLOGÍA MARINA)

**"COMPOSICIÓN ISOTÓPICA DEL CARBONO ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) EN
MACROALGAS DEL GOLFO DE CALIFORNIA"**

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA
B.P. ROBERTO VELÁZQUEZ OCHOA

TUTOR:
Dr. MARTÍN FEDERICO SOTO JIMÉNEZ
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNIDAD ACADÉMICA
MAZATLÁN, UNAM

COMITÉ TUTOR:
Dra. DENI CLAUDIA RODRIGUEZ VARGAS
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
Dr. MARTIN MARINO IBARRA
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
Dra. SUSANA ENRÍQUEZ DOMINGUEZ
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNIDAD ACADÉMICA PUERTO
MORELOS
Dr. ERNESTO GARCÍA MENDOZA
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

MÉXICO, D.F. AGOSTO, 2015



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.



El presente trabajo se realizó en el Laboratorio de Isótopos Estables del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, Unidad Académica Mazatlán, a cargo del Dr. Martín F. Soto Jiménez, con el apoyo del proyecto PAPIIT (IN 206409) “Isótopos estables en biomonitores para el estudio de la contaminación en ecosistemas costeros del Golfo de California” y PAPIIT (IN 208613-3) "Contaminantes emergentes de riesgo en ecosistemas costeros del Golfo de California".

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México por haberme permitido realizar mis estudios en esta institución.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por la beca otorgada durante la realización de esta tesis.

A los proyectos PAPIIT (IN 206409) "Isótopos estables en biomonitores para el estudio de la contaminación en ecosistemas costeros del Golfo de California" y PAPIIT (IN 208613-3) "Contaminantes emergentes de riesgo en ecosistemas costeros del Golfo de California" por el financiamiento para la realización de esta tesis.

A mi director de tesis, Dr. Martín F. Soto Jiménez, gran investigador y mejor persona, por la confianza puesta en mí para la realización de este proyecto y por su apoyo, guía, paciencia, dedicación y por los cientos de consejos brindados durante el desarrollo de esta tesis.

A los miembros de mi Comité tutor:

Dra. Susana Enríquez Domínguez, Dra. Dení Claudia Rodríguez Vargas, Dr. Martín Merino Ibarra y Dr. Ernesto García Mendoza, por sus valiosos comentarios y sugerencias durante el desarrollo de esta tesis, así como en la revisión final del manuscrito para mejorar su contenido y redacción.

A la Coordinación de Estudios de Posgrado de la UNAM, por su apoyo con el programa de movilidad internacional para la realización de mi estancia en el extranjero.

Al Dr. Jesús M. Mercado Carmona del Centro Oceanográfico de Málaga del Instituto Español de Oceanografía y a los miembros de su grupo de investigación por su apoyo y toda la ayuda brindada durante mi estancia en su laboratorio en Fuengirola, Málaga.

A la Dra. Susana Enríquez Domínguez y a los miembros de su grupo de investigación por su apoyo y asesorías durante mi estancia en el laboratorio de Fotobiología del ICMyL-UNAM UA Puerto Morelos. Ambas estancias fueron clave en el desarrollo de esta tesis.

A la Dra. Ma. Julia Ochoa Izaguirre responsable del Herbario fitológico de la Facultad de Ciencias del Mar de la Universidad Autónoma de Sinaloa, por la ayuda en la identificación taxonómica de las algas.

A Victoria Montes Montes por las sugerencias en la redacción del manuscrito de tesis

Al Químico Humberto Bojorquez Leyva por su ayuda en el trabajo de laboratorio.

A María Clara Jáuregui, y Daniel Ovedo, responsables en diferentes periodos de la biblioteca "María Elena Caso" por ayudarme y brindarme material bibliográfico durante el desarrollo de mi tesis.

A Margarita Cordero Ruiz por la ayuda otorgada en cuanto a trámites en el posgrado en la unidad académica Mazatlán.

A Germán Ramírez, Carlos Suarez y Herlinda Rojas Virgen, encargados del centro de computo por su apoyo en las videoconferencias durante los exámenes tutorales.

A la Dra Gloria Vilaclara Fatjo, Coordinadora de este posgrado, por el apoyo durante mi estancia en el Instituto, así como por la ayuda otorgada durante la realización de mis estancias académicas en otros laboratorios.

A Diana Juarez Bustos, Chantal Ruiz Guerrero, Guadalupe Godoy Medina y Gabriela Almaraz Mejía por el apoyo en los trámites en el posgrado.

Al Dr. José Cristóbal Román Reyes por la ayuda con los análisis de Primer.

Al Dr. Gildardo Izaguirre Fierro por la ayuda brindada.

A mis compañeros de generación, por los momentos de ocio.

A Itzel Castillo y Carolina Franco, amigos a muerte durante mi estancia en el Instituto.

A mis compañeros del laboratorio de isótopos estables: Mario, Daniela, Trixie, Elena, y demás compañeros que han transitado por el laboratorio.

A todos aquellas personas que contribuyeron de alguna manera en el desarrollo de este proyecto, en una salida de campo, en la recolección de una alga o durante el procesamiento para los análisis isotópicos; Arcelia Cruz, Mario Yee, Gabriel Gaxiola, Daniela Valladolid...

A mi familia, a mi madre y mis hermanos por su amor incondicional desde siempre.

A mis tios José y Ester por estar siempre pendiente de mí.

A mis amigos, el círculo de personas que frecuento desde hace muchos años.

Dedicatoria

Para Ma. Julia Ochoa Izaguirre

Mi madre y maestra.

Me dijo: “Simplifica, sintetiza y hallarás la esencia”.
Entonces contemplé el cielo, luego mis manos y pensé: “Todo se
reduce a nada”.

Rafael Lechowsky

Abreviaturas

AC: Anhidrasa carbónica

AC_{ext}: Anhidrasa carbónica externa

ANOVA: Análisis de varianza

CCM: Mecanismo de concentración de carbono (del inglés: carbon concentrating mechanism)

Ci: carbono inorgánico.

GC: Golfo de California

MCC: Mecanismo de concentración de carbono

PAR: Radiación fotosintéticamente activa (del inglés: photosynthetic active radiation)

PEP: Fosfoenolpiruvato

R1: Región norte del Golfo de California

R2: Región central del Golfo de California

R3: Región sur del Golfo de California

Rubisco: 1-5. Ribulosa bifosfato carboxilasa oxigenasa

Resumen

La habilidad que tienen las macroalgas para utilizar el carbono inorgánico disuelto ($\text{CO}_2 + \text{HCO}_3^-$) para la fotosíntesis se ha relacionado con su taxonomía, hábitat, concentración de Ci en el medio circundante, disponibilidad de luz, entre otros. Una herramienta que nos permite identificar la fuente de Ci que las macroalgas utilizan son los isótopos estables de carbono. En este estudio se determinó la señal isotópica de carbono de 1726 especímenes, representadas en 185 especies recolectadas en 82 sitios en las costas del Golfo de California (ambiente marino) y en cinco lagunas costeras en el estado de Sinaloa (ambiente lagunar), asimismo en el sistema lagunar Urías se realizó un estudio intensivo (colectas mensuales en 20 sitios en un ciclo anual) con el fin de lograr un mayor entendimiento entre el $\delta^{13}\text{C}$ y los factores que lo modifican. En general se observó una alta variabilidad en el $\delta^{13}\text{C}$ de -34.61‰ a -2.19‰ ; el 83.7% de las macroalgas mostraron una señal entre -30‰ y -10‰ , un 15.7% obtuvo una señal $>-10\text{‰}$ y el 0.50% con valores $<-30\text{‰}$. Los valores $\delta^{13}\text{C}$ de Chlorophyta variaron de -25.92‰ a -7.11‰ , Rhodophyta de -34.61‰ a -5.65‰ y Phaeophyta de -21.50‰ a -2.19‰ , presentando diferencias significativas entre los grupos ($p < 0.001$). De acuerdo a la latitud en el GC no se observó un patrón definido con la señal $\delta^{13}\text{C}$ de las algas. También se compararon géneros y especies entre hábitats (submareal como sumergidas e intermareal como eventualmente expuestas y pozas de marea), las macroalgas del hábitat sumergidas fueron significativamente menores al resto ($p < 0.005$). Se compararon las especies y géneros recolectados en la costa continental del GC como en las lagunas costeras por épocas climáticas (lluvias y secas) y no se presentaron diferencias significativas salvo algunas especies, sin presentar algún patrón. Se compararon los valores $\delta^{13}\text{C}$ de géneros y/o especies en los ambientes lagunares considerados en este estudio (lagunar, lagunar-marino y marino), se observó que los valores $\delta^{13}\text{C}$ más bajos se obtuvieron en algas del ambiente lagunar, y los más altos en el marino con diferencias significativas entre lagunar y marino ($p < 0.001$). Los resultados de este trabajo sugieren que la variación en el $\delta^{13}\text{C}$ de las especies y/o géneros de macroalgas analizadas en el Golfo de California puede ser atribuible a su fisiológica fotosintética (requerimientos de carbono) y la disponibilidad de luz.

Palabras claves: isótopos estables de carbono, macroalgas, mecanismos de concentración de carbono, asimilación de carbono.

Abstract

The ability of macroalgae to utilize dissolved inorganic carbon ($\text{CO}_2 + \text{HCO}_3^-$) for photosynthesis has been correlated with taxonomy, habitat, concentration of DIC in the surrounding medium, and others factors. Stable carbon isotope analysis enables identification of the DIC used by macroalgae. In this study we determined the carbon isotope signal of 184 macroalgae species collected from the Gulf of California (marine environment) and five coastal lagoons in Sinaloa (lagoon environment). In addition, we conducted a detailed study in the Urias Lagoon (monthly collects in 20 sites during an annual cycle), with the object to better understand to relationship between $\delta^{13}\text{C}$ and its determining factors. Overall, we observed high $\delta^{13}\text{C}$ variability in the $\delta^{13}\text{C}$ (-34.61‰ to -2.19‰), 83.7% of the macroalgae had a signal between -30‰ y -10‰; 15.7% had a signal >-10‰ and the rest had a signal <-30‰. The $\delta^{13}\text{C}$ ranges of studied taxa differed significantly ($p < 0.001$): Chlorophyta varied from -25.92‰ to -7.11‰, Rhodophyta from -34.61‰ to -5.65‰, and Phaeophyta from -21.50‰ to -2.19‰. We compared the values of $\delta^{13}\text{C}$ of the genus and/or species collected in the lagoon, lagoon-marine, and marine environments. The highest values were found in the marine environments, while the lowest values were found in the lagoon presenting significant differences between the environments ($p < 0.001$). With respect to latitude (as a function of temperature) in the GC, we did not observe a defined pattern. In addition, we compared genera and species between habitats (submerged, intermareal: eventually exposed and rockpools), the macroalgae of submerged habitats were lowest ($p < 0.005$). Finally, we compared genera and species only in the continental coast and in the coastal lagoons between seasons (dry and rainy) and did not observed significant differences between seasons, with a few exceptions (*G. vermiculophyla*, *G. filicina*). The results of this study suggest that variation in $\delta^{13}\text{C}$ found in macroalgae could be attributed with the photosynthetic physiology (carbon requirements), and the light's availability.

Keywords: carbon stable isotopes, macroalgae, CO_2 concentrating mechanisms. carbon asimilation.

Índice

1. Introducción	1
1.1. Disponibilidad y utilización de carbono inorgánico por macroalgas	1
1.2 Mecanismos de concentración de carbono	3
1.3. Uso de isótopos estables de carbono en macroalgas	5
2. Antecedentes	8
3. Hipótesis	13
4. Objetivos	13
4.1 Objetivo general	13
4.2. Objetivos específicos	14
5. Métodos.....	14
5.1. Área de estudio.....	14
5. 2. Regionalización del Golfo de California	16
5.2.1. Región Norte (R1)	17
5.2.2. Región Central (R2).....	19
5.2.3. Región Sur (R3).....	20
5.3. Lagunas Costeras del estado de Sinaloa.....	22
5.3.1. Sistema lagunar Ohuira-Topolobampo-Santa María	22
5.3.2. Sistema lagunar Navachiste-San Ignacio-El Macapule.....	23
5.3.3. Sistema lagunar Santa María-La Reforma.....	24
5.3.4. Sistema lagunar Altata-Ensenada del Pabellón	25
5.3.5. Sistema lagunar Urías.....	26
5.4. Selección de los sitios de muestreo	27
5.5. Medición de variables físicas y químicas.....	29
5.6. Recolecta de muestras de macroalgas	29
5.7. Preparación de las muestras para análisis isotópico.....	29
5.8. Análisis de isótopos estables	30
5.9. Análisis estadístico.....	30
6. Resultados	32
6.1. Florística del Golfo de California.....	32
6.2. Caracterización física y química del Golfo de California	37

6.2.1. Temperatura	38
6.2.1.1. Costas peninsular y continental (ambiente marino)	38
6.2.1.2. Lagunas costeras (ambiente lagunar)	39
6.2.1.3. Sistema lagunar Urías (ambiente lagunar).....	40
6.2.2. Salinidad.....	41
6.2.2.1. Costas peninsular y continental (ambiente marino)	41
6.2.2.2. Lagunas costeras(ambiente lagunar)	42
6.2.2.3. Sistema lagunar Urías.....	43
6.2.3. pH.....	44
6.2.3.1. Costas peninsular y continental (ambiente marino)	44
6.2.3.2. Lagunas costeras.....	45
6.2.3.3. Sistema lagunar Urías.....	46
6.2.4. CO ₂ disuelto (mg L ⁻¹).....	47
6.2.4.1. Costas peninsular y continental (ambiente marino)	47
6.2.4.2. Lagunas costeras.....	49
6.2.4.3. Sistema lagunar Urías.....	49
6.3. Contenido de carbono en macroalgas.....	50
6.4. Análisis general de δ ¹³ C de macroalgas recolectadas a lo largo del Golfo de California. 51	
6.5. Análisis del δ ¹³ C en macroalgas del ambiente marino y su variación latitudinal	52
6.5.1. División Chlorophyta	54
6.5.2. División Rhodophyta.....	57
6.5.3. División Phaeophyta.....	60
6.5.4. Comparación de las señales δ ¹³ C entre grupos taxonómicos de macroalgas del Golfo de California con otras latitudes del mundo	64
6.6. Variación del δ ¹³ C en macroalgas en los diferentes hábitats del ambiente marino	67
6.6.1. Variación interespecifica del δ ¹³ C en los géneros más representativos del GC (<i>Ulva</i> , <i>Gracilaria</i> , <i>Colpomenia</i> y <i>Sargassum</i>)	68
6.7. Variación climática del δ ¹³ C en macroalgas del ambiente marino	70
6.8. Análisis de δ ¹³ C en macroalgas del ambiente lagunar y su variación latitudinal.....	71
6.9. Variación climática del δ ¹³ C en macroalgas del ambiente lagunar.....	72
6.10. Variación δ ¹³ C de macroalgas en diferentes ambientes.....	76

6.10.1. $\delta^{13}\text{C}$ en el género <i>Ulva</i>	76
6.10.2. $\delta^{13}\text{C}$ en el género <i>Colpomenia</i>	77
6.10.3. $\delta^{13}\text{C}$ en el género <i>Gracilaria</i>	77
6.11. Correlación de variables ambientales vs $\delta^{13}\text{C}$ de macroalgas.....	78
6.11.1. Modelo factorial variables ambientales vs el $\delta^{13}\text{C}$ de macroalgas.....	82
7. Discusión.....	85
7.1. Florística del Golfo de California.....	85
7.2. Caracterización física y química del Golfo de California.....	89
7.2.1. Temperatura.....	89
7.2.2. Salinidad.....	90
7.2.3. pH.....	90
7.2.4. CO_2 disuelto.....	91
7.3. Contenido de carbono en macroalgas.....	91
7.4. Análisis general de $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas recolectadas a lo largo del Golfo de California..	92
7.5. Análisis de $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas del ambiente marino y su variación latitudinal	93
7.6. Variación de $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas en los diferentes hábitats del ambiente marino.....	101
7.6.1. Variabilidad interespecifica de $\delta^{13}\text{C}$ en los géneros más representativos del GC (<i>Ulva</i> , <i>Gracilaria</i> , <i>Colpomenia</i> y <i>Sargassum</i>)	103
7.7. Variación climática del $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas del ambiente marino	107
7.8. Análisis de $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas del ambiente lagunar y variación latitudinal	108
7.9. Variación climática de $\delta^{13}\text{C}$ de macroalgas del ambiente lagunal	109
7.10. Análisis interespecífico de $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas de un ambiente lagunar.....	109
7.11. Correlación de variables ambientales vs $\delta^{13}\text{C}$ de macroalgas.....	110
8. Conclusiones.....	113
9. Literatura citada	118
10. Anexos	140

Índice de Figuras

Figura 1. Mapa del Golfo de California.....	16
Figura 2. Región norte del Golfo de California	19
Figura 3. Región central del Golfo de California	20
Figura 4. Región Sur del Golfo de California.....	21
Figura 5. Sistema lagunar Ohuira-Topolobampo-Santa María.....	23
Figura 6. Sistema lagunar Navachiste-San Ignacio-Macapule	24
Figura 7. Sistema lagunar Santa María-La Reforma	25
Figura 8. Sistema lagunar Altata-Ensenada del Pabellón.	26
Figura 9. Sistema lagunar de Urías	27
Figura 10. Regiones ficoflorísticas del Golfo de California.....	28
Figura 11. Distribución de géneros en porcentaje por grupos taxonómicos.....	32
Figura 12. Distribución y porcentaje de las especies de macroalgas marinas de la costa peninsular y costa continental a lo largo del gradiente latitudinal del Golfo de California.	33
Figura 13. Análisis de ordenación nMDS de la composición específica de especies de macroalgas por sitios para: a) regiones ficoflorísticas, b) costas, c) época climática.	34
Figura 14. Análisis de ordenación nMDS de la composición específica de especies de macroalgas por sitios para: a) ambientes y b) época climática.	36
Figura 15. Valores de temperatura (°C) registrados en las localidades de muestreo a lo largo del Golfo de California en el año 2009.....	39
Figura 16. Variación promedio mensual de la temperatura (°C) en el sistema lagunar Urías durante un ciclo de muestreo 2009-2010.	41
Figura 17. Valores de salinidad registrados en las localidades del ambiente marino peninsular y continental a lo largo del Golfo de California en el año 2009.	42
Figura 18. Variación mensual promedio de la salinidad (ups) en el sistema lagunar Urías durante un ciclo de muestreo 2009-2010.	44
Figura 19. Valores de pH registrados en las localidades de muestreo a lo largo del Golfo de California en el año 2009.....	45
Figura 20. Variación mensual promedio del pH en el sistema lagunar Urías durante un ciclo de muestreo 2009-2010.....	46
Figura 21. Variación espacial del pH en el sistema lagunar Urías durante un ciclo de muestreo 2009-2010..	47
Figura 22. Valores de CO ₂ disuelto calculado para las localidades de muestreo a lo largo de la costa peninsular y continental del Golfo de California en el año 2009.	48
Figura 23. Variación mensual promedio del CO ₂ disuelto en el sistema lagunar Urías durante un ciclo de muestreo 2009-2010.	49
Figura 24. Variación espacial del CO ₂ disuelto (mg L ⁻¹) en el sistema lagunar Urías durante un ciclo de muestreo 2009-2010	50

Figura 25. Contenido de carbono (%) en macroalgas del Golfo de California en las diferentes costas (peninsular y continental).....	51
Figura 26. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) del taxón Chlorophyta por costas recolectadas en el ambiente marino a lo largo del Golfo de California	54
Figura 27. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) del taxon Chlorophyta recolectadas a lo largo del GC en el ambiente marino. El cuadro indica el valor promedio para cada latitud °N.....	55
Figura 28. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) del género <i>Ulva</i> recolectadas a lo largo del GC en época de secas en ambiente marino.	56
Figura 29. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) del género <i>Ulva</i> :(a) recolectadas a lo largo del GC en época de secas en ambiente marino.....	57
Figura 30. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) del taxon Rhodophyta recolectadas a lo largo del GC en época de secas en ambiente marino.	58
Figura 31. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) del taxon Rhodophyta recolectadas a lo largo del GC en el ambiente marino..	58
Figura 32. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) del taxon Rhodophyta recolectadas a lo largo del GC en el ambiente marino.	59
Figura 33. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰)del género <i>Gracilaria</i> recolectadas a lo largo del GC en ambiente marino.	60
Figura 34. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) del taxon Phaeophyta por costas recolectadas a lo largo del GC en época de secas en ambiente marino.....	61
Figura 35. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) del taxon Phaeophyta recolectadas a lo largo del GC en ambiente marino.	61
Figura 36. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) de los géneros <i>Colpomenia</i> y <i>Sargassum</i> por costas recolectadas a lo largo del GC en ambiente marino.....	63
Figura 37. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) de los géneros <i>Colpomenia</i> y <i>Sargassum</i> recolectadas a lo largo del GC en ambiente marino. El cuadro indica el valor promedio para cada latitud °N.....	64
Figura 38. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ de Chlorophyta, Rhodophyta y Phaeophyta con otras regiones del mundo	66
Figura 39. Comparativo entre macroalgas recolectadas en el ambiente marino en diferentes hábitats (eventualmente expuestas, pozas de marea y sumergidas).....	68
Figura 40. Dendograma y distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ de macroalgas de los tres taxas en las lagunas costeras de Sinaloa.....	72
Figura 41. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) de Chlorophyta, Rhodophyta y Phaeophyta en las lagunas costeras en las diferentes épocas climáticas.	73
Figura 42. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) de los géneros en las lagunas costeras en las diferentes épocas: a) <i>Ulva</i> y b) <i>Gracilaria</i>	74
Figura 43. Variación del $\delta^{13}\text{C}$ del género <i>Ulva</i> recolectadas en diferentes ambientes: ambiente marino, ambiente lagunar-marino y ambiente lagunar.	76

Figura 44. Variación del $\delta^{13}\text{C}$ en especies de <i>Ulva</i> recolectadas en época de secas en ambientes lagunar, ambiente lagunar-marino y marino del GC. a) <i>Ulva lactuca</i> ; b) <i>U. lobata</i> , c) <i>U. intestinalis</i> , y d) <i>U. flexuosa</i>	76
Figura 45. Variación del $\delta^{13}\text{C}$ de los especímenes recolectados en diferentes ambientes de a) <i>Colpomenia</i> y b) <i>Gracilaria</i>	77
Figura 46. Comparación de la señal isotópica de carbono de especies presentadas en este estudio con las mismas especies colectadas en otras regiones del mundo.	97

Índice de Tablas

Tabla 1. Comparación de pares de regiones ficoflorísticas del GC (Análisis de similitud, ANOSIM)	34
Tabla 2. Comparación de épocas y costas del GC (Análisis de similitud, ANOSIM).	34
Tabla 3. Comparación de ambientes en el sistema lagunar Uriás (Análisis de similitud, ANOSIM).	37
Tabla 4. Comparación de pares por épocas climáticas en el sistema lagunar Urias (Análisis de similitud, ANOSIM).	37
Tabla 5. Valores promedios de temperatura en diferentes ecosistemas costeros de Sinaloa en épocas de secas y lluvias	40
Tabla 6. Valores promedios de salinidad en diferentes ecosistemas costeros de Sinaloa en épocas de secas y lluvias	43
Tabla 7. Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ por grupo taxonómico de macroalgas recolectadas en este estudio	52
Tabla 8. Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) por grupo taxonómico de macroalgas marinas a través de las regiones ficoflorísticas recolectadas en este estudio.	53
Tabla 9. Variación interespecifica de los géneros de macroalgas más representativos (e.j. <i>Colpomenia</i> , <i>Gracilaria</i> , <i>Sargassum</i> , y <i>Ulva</i>) del GC de acuerdo a su hábitat	69
Tabla 10. Comparación estadística (Anova de dos vías) entre géneros de macroalgas recolectadas en diferentes lagunas costeras de Sinaloa en dos épocas climáticas	75
Tabla 11. Correlación general del $\delta^{13}\text{C}$ vs los parámetros ambientales	78
Tabla 12. Análisis de correlación del $\delta^{13}\text{C}$ vs pH, temperatura (T°C) y CO ₂ disuelto, por división, género y especies de macroalgas.	80
Tabla 13. Análisis de correlación del $\delta^{13}\text{C}$ vs pH, temperatura (T°C) y CO ₂ disuelto, por ambiente, época climática y hábitat donde se encontraron las macroalgas.	83
Tabla 14. Modelo factorial completo $\delta^{13}\text{C}$ de todos los especímenes vs variables ambientales ..	84
Tabla 15. Modelo factorial completo $\delta^{13}\text{C}$ por especies vs variables ambientales	84
Tabla 16. Comparación de la señal isotópica de macroalgas de este estudio con macroalgas marinas de otras regiones del mundo y plantas terrestres	94
Tabla 17. Porcentaje de especies de algas rojas con $\delta^{13}\text{C} < -30\%$ en diferentes regiones	100

Índice de Anexos.

Anexo 1	Modelo funcional de adquisición de carbono propuesto para <i>Ulva</i> sp.....	141
Anexo 2	Modelo esquemático de transporte de C _i y los procesos de acumulación de CO ₂ en células de algas eucariotas.....	141
Anexo 3	Listado taxonómico de macroalgas recolectadas en el Golfo de California.....	142
Anexo 4	Índice de similaridad y disimilaridad (Contribución en % por especie) por regiones ficoflorísticas del GC.....	147
Anexo 5	Índice de similaridad y disimilaridad (Contribución en % por especie) por costas del GC.....	149
Anexo 6	Análisis SIMPER por épocas climáticas en la costa continental.....	150
Anexo 7	Análisis SIMPER por épocas climáticas en el sistema lagunar Urias.....	151
Anexo 8	Análisis SIMPER por ambientes en el sistema lagunar Urias.....	152
Anexo 9	Comparación de temperatura (°C) por regiones ficoflorísticas en época de secas.....	153
Anexo 10	Comparación de temperatura (°C) por épocas climáticas en las lagunas costeras.....	153
Anexo 11	Comparación de salinidad por épocas climáticas en las lagunas costeras.....	153
Anexo 12	Señal isotópica promedio y contenido de carbono de las macroalgas recolectadas en este estudio.....	154
Anexo 13	Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ entre taxones en las tres regiones ficoflorísticas del GC..	160
Anexo 14	Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ del taxon Chlorophyta recolectado en diferentes latitudes del GC.....	161
Anexo 15	Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ del género <i>Ulva</i> recolectado en diferentes latitudes del GC.....	161
Anexo 16	Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ del taxon Rhodophyta recolectado en diferentes latitudes del GC.....	161
Anexo 17	Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ del género <i>Gracilaria</i> recolectado en diferentes latitudes del GC.....	162
Anexo 18	Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ del taxon Phaeophyta recolectado en diferentes latitudes del GC.....	162
Anexo 19	Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ de los géneros <i>Colpomenia</i> y <i>Sargassum</i> recolectado en diferentes latitudes del GC.....	163
Anexo 20	Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ del taxon Chlorophyta recolectado en diferentes latitudes del mundo, incluyendo el GC.....	163
Anexo 21	Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ del taxon Rhodophyta recolectado en diferentes latitudes del mundo, incluyendo el GC	164
Anexo 22	Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ del taxon Phaeophyta recolectado en diferentes latitudes del mundo, incluyendo el GC	165
Anexo 23	Macroalgas en general en el ambiente marino en época de secas	165
Anexo 24	Comparación estadística entre géneros y especies de macroalgas recolectadas en diferentes épocas climáticas del ambiente marino en la costa continental del GC	166
Anexo 25	Comparación estadística entre géneros y especies de macroalgas recolectadas en diferentes épocas climáticas en las lagunas costeras de Sinaloa.....	167
Anexo 26	Variación del $\delta^{13}\text{C}$ en el género <i>Ulva</i> en diferentes ambientes	168
Anexo 27	Variación del $\delta^{13}\text{C}$ entre especies del género <i>Ulva</i> en diferentes ambientes	168

Anexo 28	Comparación estadística entre <i>Colpomenia</i> colectada en época de secas en dos ambientes diferentes	169
Anexo 29	Comparación estadística entre especies del género <i>Gracilaria</i> colectada en época de secas en diferentes ambientes.....	169
Anexo 30	Efecto de la temperatura en el sistema carbonatos en agua de mar	170

1. Introducción

Las macroalgas son un grupo altamente diverso de organismos con funciones importantes en los ecosistemas acuáticos (Stevenson *et al.*, 1996). Se caracterizan por la presencia de una variedad de pigmentos; clorofilas, carotenoides y ficobiliproteínas, relacionados directamente con la fotosíntesis (Lobban y Harrison, 1994). Son componentes importantes de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas acuáticos costeros, principalmente por su importancia en el ciclo del carbono (Ryther, 1963; Mann, 1973; Gao y Mckinley, 1994) ya que contribuyen aproximadamente con 1 Pg C por año a la productividad primaria de los ecosistemas acuáticos (Geider *et al.*, 2001). Además, las macroalgas son consideradas como fuente de energía y proveen hábitat para una gran cantidad de organismos marinos (Stephenson *et al.*, 1986). La presencia de las macroalgas en los ecosistemas acuáticos es controlada por factores físicos y químicos, como la luz, la temperatura y los nutrientes. La luz y temperatura determinan la distribución latitudinal, y también influyen en la composición, variación y periodicidad de las poblaciones del litoral (Santelices, 1977; Sand-Jensen, 1989). La importancia básica de la luz para las macroalgas es la de proveer energía para la fotosíntesis, energía que posteriormente es transferida a otros organismos (Lobban y Harrison, 1994).

1.1. Disponibilidad y utilización de carbono inorgánico por macroalgas

El carbono inorgánico disuelto (Ci) se encuentra presente en equilibrio en el agua en diferentes especies moleculares ($\text{CO}_2 \leftrightarrow \text{H}_2\text{CO}_3 \leftrightarrow \text{HCO}_3^- \leftrightarrow \text{CO}_3^{=}$; sistema carbonatos) y las proporciones relativas de cada una dependen del pH, temperatura y salinidad (Kerby y Raven, 1985; Millero, 2006). Las formas de Ci potenciales en el agua para la fotosíntesis son el HCO_3^- y

el CO₂. Este último es el sustrato para la enzima Rubisco (1-5 Ribulosa bifosfato carboxilasa oxigenasa), responsable de su fijación. A un pH típico marino de 8 a 8.2 y una salinidad de 35 ups, la concentración del HCO₃⁻ es de 2.2 mM (aproximadamente el 90% del Ci) y de 10 μM para el CO₂, (Stumm y Morgan, 1970), por lo que las macroalgas incorporan mayormente al HCO₃⁻ debido a que es la especie química de mayor disponibilidad en el medio marino (Björk *et al.*, 1993). Aproximadamente un 95% de las macroalgas marinas han desarrollado la habilidad de utilizar el HCO₃⁻ (Koch *et al.*, 2012), mientras que un reducido grupo de algas utilizan estrictamente CO₂ disuelto, mayormente pertenecen a algas rojas, lo cual ha sido relacionado con el hábitat submareal donde se encuentran (Mercado *et al.*, 1998; Johansson y Snoejis, 2002; Murru y Sandgreen, 2004). En cambio macroalgas intermareales han sido reportadas como eficientes usuarios del HCO₃⁻, además de poder utilizar el CO₂ atmosférico en los periodos de emersión y su incorporación decrece conforme incrementa la pérdida de agua (Raven y Hurd, 2012). Dentro del hábitat intermareal se encuentran las pozas de marea, consideradas por algunos autores como un micro-hábitat debido a sus características particulares como son: largos periodos de emersión y poca agitación, que resultan en incrementos significativos de temperatura y de pH (en algunos casos >10), reducción de la concentración de CO₂ y aumentos en la concentración de oxígeno (Drechsler y Beer, 1991). Por otro lado, en sistemas estuarinos el Ci puede variar en diferentes sitios por intercambios atmosféricos, sedimentarios e hidrológicos (Madsen *et al.*, 1996), y también puede variar espacial y temporalmente en un mismo sitio como resultado del balance entre los procesos opuestos: fotosíntesis y respiración. Las macroalgas tienen la habilidad de modificar la afinidad al CO₂ en respuesta a los cambios de su concentración en el agua (Goldman, 1999; Hobson *et al.*, 2001; Trimborn *et al.*, 2009), así como las estrategias que utilizan para adquirir HCO₃⁻ para la fotosíntesis conocidas como mecanismos

de concentración de carbono, los cuales varían dependiendo del grupo taxonómico y hábitat, confiriéndole así ventajas adaptativas bajo situaciones de limitación de carbono (Surif y Raven, 1989; Larsson *et al.*, 1997; Snoeijs *et al.*, 2002; Murru y Sandgren, 2004).

1.2 Mecanismos de concentración de carbono

Las macroalgas han desarrollado estrategias para potenciar la fijación de carbono que se denominan mecanismos de concentración de carbono (MCC) ó CCM (del Inglés: Carbon Concentrating Mechanism), que les permiten almacenar C_i para incrementar la proporción de CO_2/O_2 en las proximidades al sitio activo de Rubisco por encima del medio circundante, con el fin de disminuir la limitación de carbono y la tasa de fotorrespiración, debido a que Rubisco desarrolla una doble función: carboxilación y oxigenación (procesos opuestos), lo que la convierte en una enzima ineficiente (Giordano *et al.*, 2005; Raven *et al.*, 2005). Rubisco es la enzima encargada de la carboxilación del CO_2 en la fase oscura o enzimática de la fotosíntesis, la cual se realiza en el estroma del cloroplasto mediante una reacción de reducción durante la fijación de CO_2 para formar 2 moléculas de ácido carboxílico de 3-C [3-fosfoglicerato (PGA)] (Calvin, 1956; Benson, 2002). Este compuesto es posteriormente utilizado para formar carbohidratos y regenerar RuBP durante el Ciclo de Calvin (Ellis, 1979).

El CO_2 es la única especie química del carbono capaz de atravesar la membrana plasmática, pero su lenta difusión puede limitar la tasa de fijación, por lo cual, cualquier estrategia de incorporación de carbono que alcance concentraciones mayores a las que se alcanzan por difusión hasta el sitio activo de Rubisco pueden ser interpretados como un MCC (Kübler y Raven, 1994). Entre los mecanismos descritos para la asimilación de HCO_3^- se encuentra el

transporte activo y el uso indirecto mediante un transportador llamado anhidrasa carbónica (AC), la cual se encuentra ampliamente distribuida en plantas y animales (Lucas 1983; Kerby y Raven, 1985; Elzenga *et al.*, 2000). La A.C. cataliza la reacción reversible: $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \leftrightarrow \text{HCO}_3^- + \text{H}_2\text{O}$. A pesar de que se desconoce la localización exacta, se han encontrado dos tipos de AC en algas. La AC externa la cual se relaciona en la membrana plasmática y cuya función es la transformación de HCO_3^- del medio a CO_2 , lo que le permite crear una mayor concentración de CO_2 para mejorar su difusión a través de la membrana, así como la conversión de CO_2 atmosférico a HCO_3^- cuando las macroalgas se encuentran en periodos de emersión (Surif y Raven, 1989) (Anexo 1), y la AC interna la cual se encuentra en el cloroplasto, y su función es transformar el CO_2 en HCO_3^- a una tasa similar a la que demanda Rubisco para evitar que éste se pierda (a una tasa superior a la requerida se perdería y saldría del cloroplasto). La eficacia de esta enzima se basa en un balance entre su actividad catalítica y la transformación espontánea de CO_2 a HCO_3^- , la cual está en función del pH. La utilización HCO_3^- por deshidratación para formar CO_2 , vía AC_{ext} ha sido ampliamente documentado para macroalgas de los diferentes taxones (Giordano y Maberly, 1989; Elzenga *et al.*, 2000; Enríquez y Rodríguez-Román., 2006).

Por otro lado, entre los mecanismos de transporte activo mayormente conocidos se encuentra la vía simporte $\text{Na}^+/\text{HCO}_3^-$ conducidos por un antiporte Na^+/H^+ (Rees, 1984; Dixon *et al.*, 1987), mediante un sistema ATPasa dependiente de HCO_3^- y sistemas de co-transporte de $\text{HCO}_3^-/\text{H}^+$ (sinporte) y $\text{HCO}_3^-/\text{OH}^-$ (antiporte) (Lucas, 1983; Raven y Lucas, 1985). Otra posibilidad es la deshidratación espontánea de HCO_3^- dependiente del pH en regiones "ácidas" de la pared celular (Lucas, 1983). De la misma forma, Drechsler y Beer (1991) describen el denominado sistema AE (sistema de intercambio aniónico, del inglés, ("anion exchanger system"), el cual consiste en la asimilación de HCO_3^- a través de una proteína intercambiadora de iones localizada en la

membrana plasmática (Anexo 1). Los mecanismos descritos anteriormente han sido clasificados como MCC "bio-físicos" (término propuesto por Raven, 1984) debido a que se basan en el transporte de C_i a través de la membrana celular y lo almacenan como HCO_3^- o CO_2 (Giordano *et al.*, 2005; Roberts *et al.*, 2007). Algunos autores describen la utilización de HCO_3^- mediante un mecanismo "bioquímico" (β -carboxilación) que consiste en la transformación de HCO_3^- a un ácido carboxílico de 4 carbonos (aspártico ó málico) mediante la enzima PEP (fosfoenol piruvato carboxilasa), para posteriormente ser descarboxilados por la enzima PECK (fosfoenol piruvato carboxiquinasa) liberando CO_2 , el cual es fijado por Rubisco (Anexo 2), sin embargo este mecanismo requiere el doble de ATP (debido al mayor número de pasos implicados) que la fijación de CO_2 en el ciclo de Calvin (Falkowsky y Raven, 2007; Raven, 2010; Berg, 2011). Por lo tanto, todas las rutas metabólicas dependen finalmente del ciclo de Calvin. La actividad y la importancia relativa de estos mecanismos de concentración de CO_2 pueden variar dependiendo de los grupos taxonómicos de las algas (Morel *et al.*, 2002; Raven *et al.*, 2005; Raven, 2010), y aunque resultan energéticamente costosos en términos de fotones, son altamente ventajosos cuando las algas son expuestas a situaciones limitantes de carbono (Kübler y Raven, 1994; Raven, 1997).

1.3. Uso de isótopos estables de carbono en macroalgas

Los isótopos estables son átomos de un mismo elemento que poseen las mismas propiedades químicas pero diferentes masas (conferidas por números iguales de electrones y protones y números diferentes de neutrones). Se considera que un isótopo es estable cuando no se desintegra

espontáneamente en el tiempo, por lo tanto no tiene decaimientos ni tampoco emite partículas radiactivas (alfa, beta o gamma).

El carbono tiene dos isótopos estables, el ^{12}C que constituye cerca del 99% y el ^{13}C con 1% (Nier, 1950). El ^{13}C posee un neutrón extra que le confiere mayor masa y, por lo tanto, es denominado como isótopo “pesado” en relación al ^{12}C el cual se denomina isótopo “ligero” (Fry, 2006). La composición isotópica relativa se expresa en partes por mil (‰), en base a un estándar de una composición conocida y se expresa con su propia denotación "δ" (delta), la cual se obtiene mediante la siguiente fórmula:

$$\delta (\text{‰}) = [({}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C} \text{ muestra} / {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C} \text{ estándar}) - 1] * 1000]$$

La fórmula implica un -1 que se refiere a una desviación de la constante de equilibrio de una unidad y al final es multiplicada por 1000 para magnificar el resultado entre la muestra y el estándar (resultan valores de 10^{-3}) facilitando así el manejo de los datos (Fry, 2006). De acuerdo con Craig (1953, 1957) la pronunciación correcta para hacer referencia a un isótopo es mencionar primero la denotación, seguida del elemento y al final el número del isótopo "pesado", en este caso δ-carbono-13.

El estándar actual que se utiliza para el carbono es el VPDB (Vienna Pee Dee Belemnite), el cual reemplazó al estándar implementado por Craig (1953) PDB (Pee Dee Belemnite), que es una estructura calcárea de un molusco fósil marino del periodo cretácico (*Belemnitella americana*) encontrado en Carolina del Sur, Estados Unidos, el cual tiene un valor de 0.0112372, por lo que los materiales con proporción $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ mayores a este valor tienen delta positivos, y los que son menores tendrán valores delta negativos.

La abundancia relativa de estos isótopos en el carbono orgánico formado por el tejido de plantas terrestres es menor al CO₂ atmosférico, lo cual indica que ocurre una discriminación a la hora de incorporar CO₂ en contra del isótopo pesado durante la formación de nueva biomasa (Farquhar *et al.*, 1989). La mayor discriminación en contra del ¹³C ocurre durante la fotosíntesis en la fijación de carbono durante la carboxilación inicial; en plantas con metabolismo C3 es ejercida por Rubisco la cual es de ~30‰, mientras que en plantas con metabolismo C4 y CAM donde la fijación de carbono lo realiza la enzima PEP (fosfoenol piruvato carboxilasa) la discriminación en contra del ¹³C es menor (Farquhar *et al.*, 1989; Raven y Farquhar, 1990). Estas diferencias en la discriminación en contra del ¹³C permiten discernir entre las diferentes rutas metabólicas mayormente utilizadas por las plantas terrestres, basándose en una medición isotópica de C. En cambio la aplicación del δ¹³C en plantas acuáticas resulta más complicada que en plantas terrestres debido a que son afectados por factores internos como externos que se resumen en lo siguiente: 1) constantes cambios en la fuente y disponibilidad de CO₂ y HCO₃⁻, 2) los requerimientos de carbono del alga; especialmente en situaciones de alta iluminación donde la fotosíntesis alcanza su tasa máxima, a mayor demanda de carbono menor discriminación isotópica durante su fijación y 3) la capa limítrofe de las macroalgas (actúa como barrera limitando la difusión del Ci), variable que va acompañada de la hidrodinámica del sitio, por ejemplo, los sitios de baja turbulencia se relacionan con una mayor señal isotópica de C que sitios con alta hidrodinámica (Surif y Raven, 1989; Maberly, 1990; Fry y Wainright, 1991; Rau *et al.*, 1992; France, 1995; Hecky y Hesslein, 1995; Raven *et al.*, 2002b; Enríquez y Rodríguez-Román, 2006).

Existen diversos métodos que permiten identificar la fuente de Ci que las macroalgas utilizan del medio para el proceso fotosintético (Marconi *et al.*, 2005), sin embargo, el método más

apropiado para los estudios de campo es el análisis de los isótopos estables de carbono (Benedict *et al.*, 1980; Raven *et al.*, 1982). Actualmente, su uso se ha convertido en una herramienta ecológica que revela cómo se transfiere la energía dentro de los ecosistemas, además, es posible identificar las fuentes y las transformaciones de una gran cantidad de compuestos (Lajtha y Michener, 1994; Kendall y Caldwell, 1998; Fry, 2006).

Asimismo, el uso de esta herramienta en autótrofos marinos puede tener diferente interpretación de los mecanismos de asimilación de C_i por estos organismos. Por ejemplo, valores extremos de ¹³C/¹²C permite distinguir el uso de CO₂ ($\delta^{13}\text{C} \leq -30\text{‰}$) y HCO₃⁻ ($\delta^{13}\text{C} \geq -10\text{‰}$), en el caso de valores $\delta^{13}\text{C}$ entre -30‰ y -10‰ la interpretación se complica debido a que no se logra distinguir las proporciones de CO₂ y HCO₃⁻ que éstos utilizan (Maberly *et al.*, 1992).

Ante la necesidad de conocer más sobre la adquisición del carbono por los productores primarios acuáticos, en este caso, sobre el origen del carbono que utilizan las macroalgas, se realizó un estudio de los isótopos estables ¹²C/¹³C en macroalgas del Golfo de California, incluyendo 5 lagunas costeras del estado de Sinaloa, representando zonas con alta variabilidad climática y una alta biodiversidad de especies de macroalgas, algunas de importancia comercial.

2. Antecedentes

El primer estudio de isótopos estables de carbono tanto en plantas como en animales fue realizado por Nier y Gulbransen en 1939, le siguieron las investigaciones de Wickman (1952), quién midió la relación ¹²C/¹³C de 105 plantas de diferentes grupo taxonómicos recolectadas en diversos sitios. Los valores los relacionó a una piedra caliza (estándar) encontrada en Visby,

Gotland, Suecia con origen del periodo Silúrico, encontrando valores empobrecidos. Posteriormente, Craig (1953) confirmó las observaciones realizadas por Nier y Gulbransen (1939), e implementó por primera vez el estándar PDB, reportó valores isotópicos para plantas terrestres en el rango de -20.0‰ a -38.0‰. Otra valiosa aportación fue el descubrimiento de la fraccionación isotópica durante la fotosíntesis en productores primarios reportada por Park y Epstein (1960) y confirmada por Abelson y Hoering (1961). Los resultados de estos estudios mostraron valores empobrecidos en sus muestras con respecto al estándar. Parker (1964) estudió isotópicamente una comunidad marina, encontrando una alta variabilidad isotópica entre los organismos de diferentes niveles tróficos y valores constantes para individuos de una misma especie.

A partir de los 80's fueron realizados los estudios de isótopos estables de carbono en plantas superiores terrestres para indicar el tipo de metabolismo debido a diferencias consistentes en sus valores isotópicos, dichas diferencias en la fraccionación isotópica de carbono no solo fueron observadas en el tejido de las plantas si no también a nivel enzimático entre Rubisco y PEP (Whelan *et al.*, 1973; Whelan, 1976; O'leary, 1988; Farquhar *et al.*, 1989). Se determinaron tres rutas fotosintéticas (C3, C4 y CAM). La ruta C3 con valores de -20‰ a -35‰, para las C4 de -9‰ a -17‰ y un rango intermedio para las CAM de -10‰ a -22‰. En cambio, el rango de valores para plantas acuáticas (incluyendo macroalgas) se caracterizó de -39.0‰ a -4.0‰, un rango ligeramente más amplio, indicando valores más enriquecidos que los encontrados en plantas terrestres. A pesar de que se ha encontrado características de los tres tipos de metabolismo en plantas acuáticas, para macroalgas solo se han descrito la presencia de metabolismo tipo C3 y C4.

Los estudios realizados por Keeley (1998), confirmaron para plantas vasculares acuáticas la presencia de un metabolismo comparable al que presentan las plantas terrestres CAM, aunque pudiera parecer absurdo, plantas que habitan en ambientes con altas limitaciones de carbono como lo son pequeños cuerpos de agua temporales como las charcas, poco profundos y poco fértiles, desarrollaron adaptaciones que les permiten aprovechar las altas concentraciones de CO₂ nocturno. Por otro lado, diversos estudios de secuenciación de ADN y marcaje de ¹⁴C en el metabolismo en microalgas como diatomeas del género *Thalassiosira* han demostrado la presencia de características de fotosíntesis C4 (Reinfelder *et al.*, 2000; 2004; Morel *et al.*, 2002). Asimismo, para el caso de las macroalgas se han desarrollado diversos estudios a nivel experimental y secuenciación de ADN (Reiskind y Bowes, 1991; Raven, 1997; Cock *et al.*, 2010; Gravot *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2012), encontrando características de fotosíntesis C4 (e.g. alta producción de malato y aspartato).

Maberly *et al.* (1992), estudiaron la discriminación entre el ¹²C y el ¹³C en plantas marinas utilizando un método de estimación directa, indicando que la discriminación de isótopos estables de carbono durante la fotosíntesis es un parámetro valioso que permite determinar si una macroalga utiliza HCO₃⁻ o CO₂ para la fotosíntesis.

También existen diversos estudios enfocados a caracterizar la influencia de las variables ambientales sobre la señal isotópica de macroalgas, entre los que destacan los realizados por Wiencke y Fischer (1990), que estudiaron la composición isotópica de carbono en macroalgas de aguas frías en relación a la luz y temperatura. Los autores reportaron valores negativos con el decremento de la irradiación a una temperatura constante. Estos mismos autores (1992), en otro estudio sobre la composición de isótopos estables de carbono en macroalgas en una región de la península Antártica concluyeron que existe una relación entre la composición isotópica de

carbono y la zonación vertical asociada a la cantidad de luz, determinaron macroalgas con una señal cercana a -30‰ para macroalgas colectadas a diferentes profundidades y una señal cercana a -17‰ para macroalgas colectadas de aguas someras.

France (1995) analizó el $\delta^{13}\text{C}$ de 876 especímenes de macro y microalgas tanto marinas como de agua dulce, y encontró que las algas bentónicas están enriquecidas en $\delta^{13}\text{C}$ en comparación a las algas fitoplanctónicas, debido a que las algas que se encuentran bajo efectos de turbidez y movimiento del agua tienen a reducir el grosor de su capa límite y al mismo tiempo han desarrollado una resistencia a la difusión tanto a nutrientes como al carbono.

Maberly *et al.* (1992) determinaron el $\delta^{13}\text{C}$ en varias especies de macroalgas colectadas en costas de Escocia, Inglaterra, y encontraron que los valores variaron entre -29.5‰ y -10.5‰. El valor promedio para las algas verdes fue -16.5‰, para las algas rojas de -17.7‰ y para las cafés fue de -13.6‰. Con base en estos datos, hipotetizaron que la señal isotópica está relacionada con la posición taxonómica de las macroalgas. Resultados similares fueron reportados por otros autores como Wang y Ye (2003) para macroalgas de Taiwán, Mercado *et al.* (2009) para macroalgas de la bahía de Cádiz, España y Marconi *et al.* (2011) para macroalgas de tres zonas climáticas diferentes (clima templado, tropical y mediterráneo).

Otros trabajos experimentales de laboratorios han estudiado el efecto de las condiciones ambientales en el $\delta^{13}\text{C}$ de las macroalgas (Wiencke y Fischer 1990; Carvalho *et al.*, 2009, 2010). Se ha demostrado que cuando algunos factores como la luz favorecen altas tasas fotosintéticas o de crecimiento, usualmente resultan altos valores de $\delta^{13}\text{C}$. Otros estudios han propuesto que factores ambientales como la velocidad de movimiento del agua pueden ser la causa de las variaciones en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (Osmond *et al.*, 1981; Raven *et al.*, 1982, 1994; Enríquez y

Rodríguez-Roman, 2006). En todos los casos, las observaciones de variabilidad han sido explicadas como variaciones en la discriminación del ^{13}C en la fotosíntesis.

En México, los estudios de carbono isotópico en macroalgas han sido referidos por Raz-Guzmán y De la Lanza Espino (1991) al determinar el carbono isotópico de tres especies de macroalgas de Laguna de Términos, Campeche, los valores registrados fueron de -18.7‰ a -16.8‰ para la feofita *Dictyota* sp. y de -27.1‰ a -17.2 ‰ para dos algas rojas, *Hypnea* sp. y *Gracilaria* sp.

El Golfo de California es una región que ha generado gran interés desde el punto de vista ficoflorístico, y se han realizado una gran cantidad de estudios tanto taxonómicos, florísticos, ecológicos, biogeográficos y monográficos. Entre los estudios de mayor relevancia se encuentran los realizados por Setchell y Gardner (1920, 1924), por Dawson (1944) y Norris (1972, 1976). De acuerdo a un estudio bibliográfico realizado por Pedroche y Senties (2003) se tienen registradas para el Golfo de California 669 especies de macroalgas que representan el 60.8% de las especies registradas para el Pacífico tropical mexicano.

Las estimaciones de biomasa de las principales especies capaces de formar mantos sobre la costa occidental del Golfo permiten inferir que las macroalgas retienen en primavera al menos 20,000 ton de carbono (Zertuche *et al.*, 1996). Sin embargo, ninguno de estos estudios se ha relacionado con el uso de carbono por las macroalgas. Recientemente, Velázquez-Ochoa (2012) determinó la composición isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ de las macroalgas del sistema laguar Urías, que es un ecosistema costero ubicado dentro del Golfo de California. Registró valores de -34.4 a -4.1‰, atribuyendo esta variabilidad a la variación espacial y temporal de las especies y a la disponibilidad de CO_2 y HCO_3^- .

3. Hipótesis

1. Debido a que en ambientes lagunares hay una mayor concentración de CO₂ disuelto (que conduce a señales isotópicas más bajas), mientras que en ambientes marinos hay una mayor concentración de ion bicarbonato (que conduce a señales más altas), se espera encontrar valores de $\delta^{13}\text{C}$ más negativos en macroalgas de ambientes lagunares que de ambientes marinos.
2. Debido a que a una menor temperatura existe una mayor disolución de CO₂ disponible para las macroalgas, se espera encontrar una menor señal isotópica conforme aumenta la latitud como un efecto de la temperatura.
3. Se espera encontrar diferencias en la señal isotópica entre épocas climáticas, con señales de $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas más bajas en época de lluvias.
4. Se espera que las mismas especies de macroalgas que se encuentren en diferentes hábitats, en el submareal (sumergidas), intermareal (eventualmente expuestas), y en pozas de marea, presenten diferente composición isotópica de carbono.
5. Diferentes especies de macroalgas compartiendo el mismo hábitat (expuestas a las mismas condiciones de temperatura, salinidad, pH, pCO₂, HCO₃⁻) presentarán diferencias en su composición isotópica de carbono.

4. Objetivos

4.1 Objetivo general

Caracterizar la composición isotópica de carbono en macroalgas de las costas del Golfo de California.

4.2. Objetivos específicos

1. Determinar los valores $\delta^{13}\text{C}$ en especies de macroalgas recolectadas en las costas del Golfo de California.
2. Identificar la principal fuente de carbono inorgánico ($\text{CO}_2 + \text{HCO}_3^-$) que las macroalgas utilizan para la fotosíntesis.
3. Analizar los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las especies de macroalgas de acuerdo al grupo taxonómico al que pertenecen (Chlorophyta, Phaeophyta y Rhodophyta), y a nivel de género y especie (en las que sea posible).
4. Comparar los valores $\delta^{13}\text{C}$ de macroalgas de especies que habitan en diferentes condiciones (temperatura, salinidad, pH, concentración de CO_2 y HCO_3^-).
5. Comparar los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre las mismas especies y/o géneros que comparten diferente hábitat.

5. Métodos

5.1. Área de estudio

El Golfo de California (GC), también conocido como mar de Cortés o mar Bermejo (Figura 1), es una extensión del Océano Pacífico que se ubica entre la península de California y se encuentra bordeado por los estados de Baja California Sur y Baja California (al oeste) y Sinaloa, Sonora y Nayarit (al este). El GC tiene una línea de costa de más de 3,000 km, con una superficie marina de 247,000 km² y alcanza profundidades extremas que superan los 3,000 m. Representa apenas el 0.008% de todos los mares del mundo. Es una región de clima subtropical con grandes variaciones climáticas diarias y anuales, durante el invierno la temperatura desciende considerablemente en la parte norte, produciéndose heladas e incluso nevadas. En el verano y en

la parte sur se presentan tormentas tropicales. La temperatura promedio del agua es de 24°C, con temperaturas mínimas en invierno de 10°C en el alto golfo y máximas de 32°C en verano en la entrada del GC (Sverdrup, 1941). La red hidrológica que drena hacia el Golfo de California está constituida por 10 cuencas principales que aportan 6.8% de agua con respecto a la escala nacional (INEGI, 2000). Esta zona cuenta con un total de 172 acuíferos con capacidad promedio de recarga de 1,851 hm³ por año. La precipitación anual promedio varía de <100 mm en la región norte a 1000 mm en la región sur (Guerrero-Ruiz *et al.*, 2006). El estado de Nayarit el que aporta el mayor porcentaje de precipitación con 40%, siguiendo Sinaloa con 29.5%, Sonora con 16%, y por último Baja California y Baja California Sur con 7.6% y 6.6%, respectivamente (INEGI, 2000).

Al GC se encuentran asociados 40 ecosistemas marinos constituidos por estuarios, lagunas costeras y bahías con una superficie mayor a 21,000 km² (INEGI, 1999). Estos ecosistemas costeros tienen una enorme importancia ecológica por proveer de hábitat para una alta diversidad de especies de plantas y animales, muchas de ellas endémicas y en peligro de extinción (Hendrickx *et al.*, 2002). Se estima que contiene 4,500 especies conocidas de invertebrados marinos, 181 especies de aves y 699 de algas, además, alberga un 40% de las especies de mamíferos marinos que existen en el mundo, y un tercio del total de las especies de cetáceos (WWF, 2006). Además, contiene en su interior una gran cantidad de islas que ofrecen sustrato para el establecimiento de diversas comunidades dentro de las cuales se encuentra la flora, la cual se caracteriza por su alta variabilidad en cuanto a la presencia de especies y su biomasa, y representan un rol biológico muy importante como fuente primaria de carbono para productores secundarios. En términos de biomasa, contiene cantidades muy grandes de macroalgas comparable con las zonas más ricas del Pacífico templado de México. La mayoría tiene una

presencia anual y son depositadas como arribazón en las playas al final de su ciclo de vida, lo cual significa que en lugar de ser un reservorio relativamente estable de carbono, funciona como una bomba que lo retiene temporalmente y luego lo libera en un ciclo anual (Zertuche-González *et al.*, 2006).

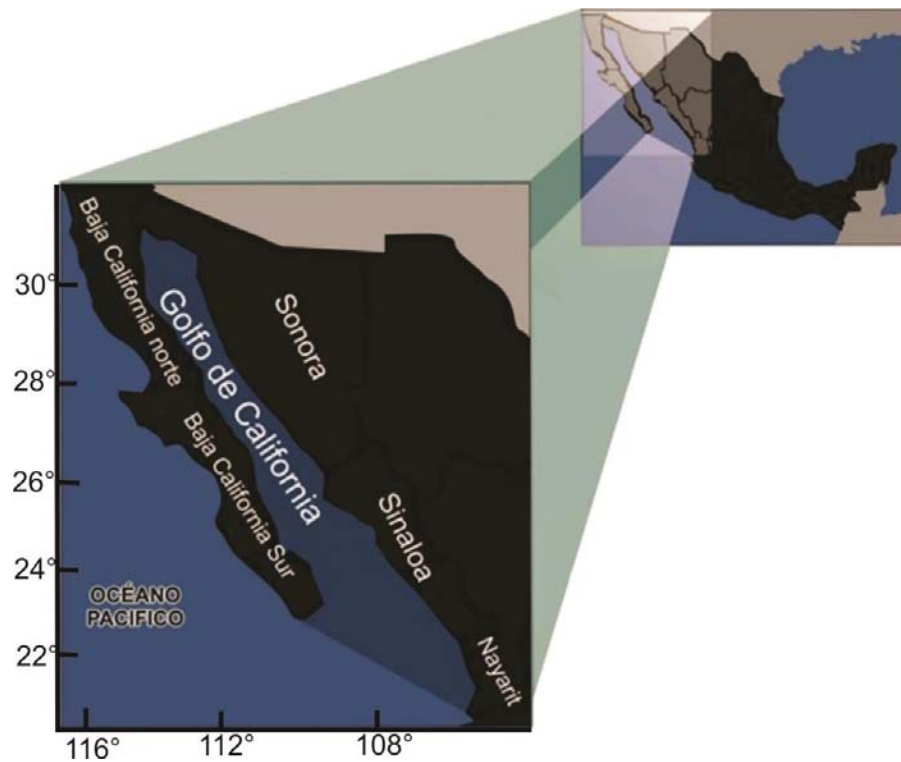


Figura 1. Mapa del Golfo de California

5. 2. Regionalización del Golfo de California

El objetivo principal de una regionalización o zonificación es establecer un modelo de referencia espacial para la organización de componentes de una base de datos o de información que se requiere caracterizar mediante la organización del área de estudio en espacios o zonas con características similares u homogéneas (Espejel, 2006).

El GC es una región que históricamente ha sido regionalizada en función de aspectos geográficos, climatológicos, geomorfológicos, oceanográficos, de biodiversidad, y uso de los

recursos naturales, entre otros (Espejel y Bermúdez, 2009, Méndez-Ramos, 2011). Sin embargo, las características más utilizadas para regionalizar los mares son las oceanográficas, basadas principalmente en la circulación de las masas de agua, las cuales son influenciadas por cambios temporales anuales y semianuales y por ciclos de mareas diurnos y semidiurnos (Marinone y Lavin, 2003). De acuerdo a estas características, el GC se dividió en tres principales secciones (Figura 2): región norte (R1), región centro (R2) y región sur (R3). Estos límites están basados en las delimitaciones oceanográficas establecidas por Roden y Groves (1959) y que coinciden con las elaboradas por Arias-Aréchiga (1998). Esta última regionalización consiste de tres regiones basadas en los diferentes niveles de productividad a partir del análisis de los datos de concentración de pigmentos fotosintéticos, los cuáles fueron obtenidos de imágenes satelitales del Coastal Zone Color Scanner (CZCS) para un periodo de ocho años (1978-1986). Espinoza-Álvarez (1993) también estableció éstos límites como regiones ficoflorísticas basado en la presencia de especies endémicas.

Arias-Aréchiga, (1998) también determinó que la región norte está influenciada principalmente por las mareas, la región centro por cambios atmosféricos, y la región sur por el Océano Pacífico. Zertuche-González *et al.*, (1996), determinaron que los cambios temporales-estacionales en el GC son reflejados en la ocurrencia macroalgal.

5.2.1. Región Norte (R1)

La región norte (Figura 2) comprende el estado de Baja California y la parte norte del estado de Sonora, se ubica entre el desemboque del río Colorado y la parte norte de la línea imaginaria que uniría a Bahía San Francisquito, B.C. y Guaymas, Sonora, además de tener como límite físico la presencia de dos grandes islas, Ángel de la Guarda y Tiburón. Esta región se caracteriza por

tener altas salinidades superficiales y temperatura que oscila de 10 °C a 32 °C de invierno a verano (Sverdrup, 1941). La distribución de salinidad y temperatura están determinados por flujos estacionales de calor y humedad con presencia de fuertes mezclas por marea y mezclas convectivas en invierno (Lavín y Organista, 1988). Las aguas se caracterizan por ser más frías que el resto del Golfo de California por lo cual existe una marcada alternancia de flora entre invierno y verano (Dawson, 1960; 1966; Norris, 1975, 1976). En cuanto a sus zonas de intermareal presenta una gran diversidad de ambientes como zonas rocosas, arenosas, playas, que favorece la alta diversidad de especies y un desarrollo distintivo en cuanto a flora marina. Norris (1975), estimó que existen 328 especies de macroalgas para la zona norte del GC. De acuerdo con Espinoza-Álvarez (1993) en esta región existen 51 especies endémicas de macroalgas con distribución exclusiva, la cual se ve beneficiada por la presencia de aguas ricas en nutrientes que favorecen la riqueza relativa en esta zona (Zertuche-González *et al.*, 1996)

Otra característica importante es que en esta región se ha intensificado el proceso de especiación, y se ha estimado un mayor porcentaje de endemismo de macroalgas y otros grupos faunísticos que también han reportado altos niveles de endemismo (Espinoza-Álvarez, 1993; Thompson y Lenher, 1976).

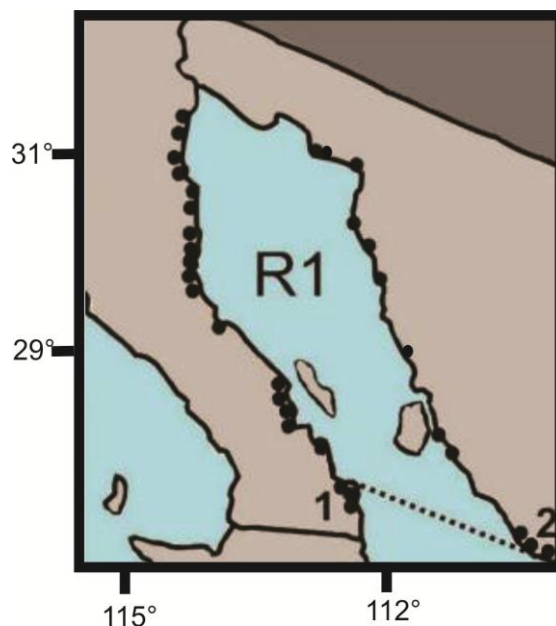


Figura 2. Región norte del Golfo de California. El límite sur lo representa la línea imaginaria que une (1) Bahía de San Francisquito, B.C. con (2) Guaymas, Son. Se establecieron 26 estaciones de muestreo. Los puntos negros indican sitios de muestreo.

5.2.2. Región Central (R2)

La zona central (Figura 3) está delimitada por el límite sur de la zona norte y la línea imaginaria que uniría la parte exterior sur de la bahía de la Paz y Topolobampo. En la región central, la temperatura superficial muestra una marcada diferencia entre el invierno y el verano, alcanzando valores de 16 °C y 31 °C, respectivamente (Robles y Marinone, 1987; Soto-Madornes *et al.*, 1999). En esta región ocurren mínimos de salinidad en la capa superficial, cuyo origen probable es una corriente que fluye a lo largo de la costa este hacia el noroeste (Roden, 1964). Espinoza-Avalos (1993) identificó 41 especies de macroalgas endémicas de las cuales *Gracilaria ascidiicola* y *Gracilaria marcialana* son especies endémicas exclusivas de la región central. Otras especies endémicas asociadas a esta zona también se distribuyen hacia la región norte, pero no rebasan el límite Bahía de La Paz-Topolobampo.

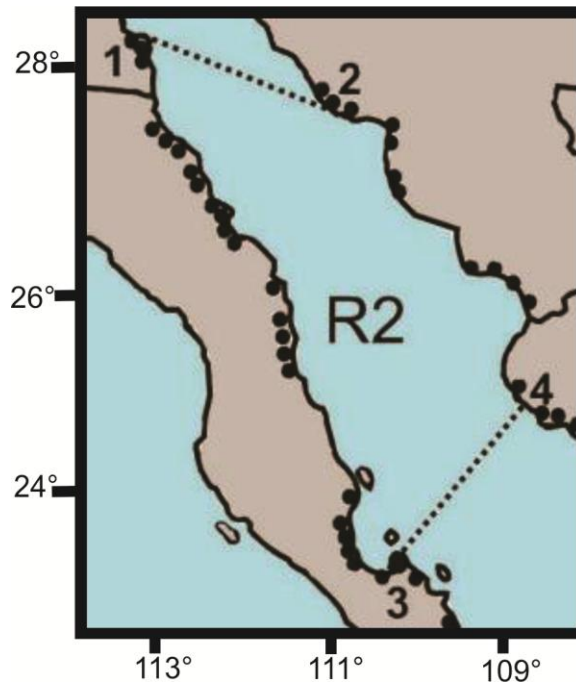


Figura 3. Región central del Golfo de California. El límite sur lo representa la línea imaginaria que une (3) Bahía La Paz, B.C.S. con (4) Topolobampo, Sin. Se establecieron 36 estaciones de muestreo. Los puntos negros indican sitios de muestreo.

5.2.3. Región Sur (R3)

La región Sur (Figura 4) está comprendida desde la zona que delimita la zona central hasta la línea imaginaria de Cabo San Lucas a Cabo Corrientes, Jalisco. La entrada del GC es amplia con una longitud de 200 km y una profundidad de 2.5 km, sus aguas pueden tener intercambios libremente entre el GC y el Océano Pacífico, por lo que esta región es considerada una extensión del Océano Pacífico tropical. Posee una compleja estructura hidrográfica como consecuencia de de masas de agua de diferentes orígenes (Soto-Madornes *et al.*, 1999). La entrada al GC está marcada por una mezcla entre tres masas de agua superficiales: las aguas frías con una salinidad intermedia del Pacífico nororiental (corriente de California), por masas de agua cálidas y

tropicales frescas del Pacífico ecuatorial oriental y masas de agua cálidas saladas del GC (Griffiths, 1968). Estos intercambios de masas de agua son impulsadas por vientos regionales debido a las diferencias en las tasas de flujos de aire y el mar entre el GC y el Océano Pacífico, así como las diferencias entre sus tasas de mezcla, y los patrones de circulación a la entrada del GC (Roden y Groves, 1959; Griffiths, 1968; Stevenson, 1970; Roden, 1972). Debido a estas características, esta región es más oceánica y oligotrófica que las anteriores (Santamaría-del-Angel *et al.*, 1994). Este límite establecido por Roden y Groves (1959) coincide con evidencia florística para fijar el límite de la zona en Cabo San Lucas según Aguilar-Rosas y Aguilar-Rosas (1993).

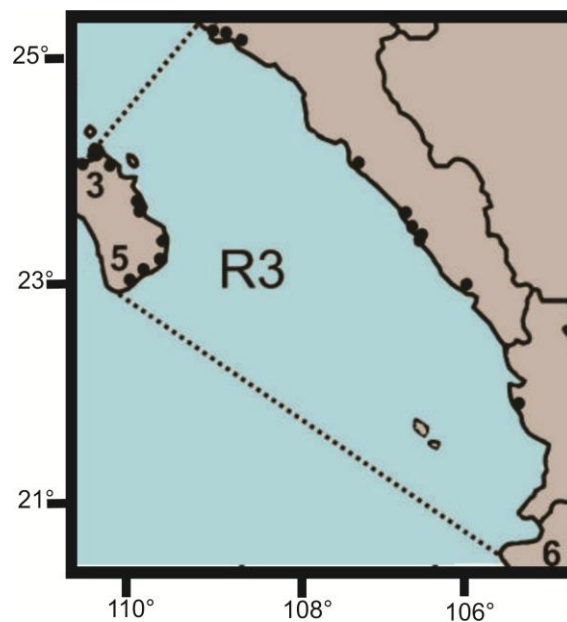


Figura 4. Región Sur del Golfo de California. El límite sur lo representa la línea imaginaria que une (5) Cabo San Lucas, B.C.S. con (6) Cabo Corrientes, Jal. Los puntos negros indican sitios de muestreo. Se establecieron 20 localidades de estaciones.

5.3. Lagunas Costeras del estado de Sinaloa

El GC es una importante región con 52 lagunas costeras, las cuales han sido afectadas por diferentes actividades humanas que se desarrollan en las áreas adyacentes y sus cuencas de captación. Esta influencia antropogénica ha resultado, entre otros efectos, en cambios temporales en biomasa macroalgal (Piñon-Gimate *et al.*, 2012). El estado de Sinaloa se ubica en la región sur del GC, entre los 27° 02' y 22° 29' latitud Norte, y 105° 23' y 109° 28' longitud Oeste. Su extensión territorial es de 58,092 km², que representa el 3% de la superficie de la República mexicana y ocupa el número diecisiete respecto al área del resto de los estados de México (Cifuentes-Lemus y Gaxiola-López, 2003). La zona costera de Sinaloa cuenta con 608 km² de superficie insular, 17 751 km² de plataforma continental, 656 km de litoral, 221,600 ha de lagunas litorales y 57,000 ha de aguas continentales. Este estudio comprendió cinco sistemas lagunares de Sinaloa: Ohuira-Topolobampo-Santa María, Navachiste-San Ignacio-Macapule, Santa María-La Reforma, Altata-Ensenada del Pabellón y Urías.

5.3.1. Sistema lagunar Ohuira-Topolobampo-Santa María

Lankford (1977) clasifica a esta laguna como tipo II-A (I-C), o sea como una depresión intradeltaica marginal de valle inundado con barrera, cuya formación se haya asociada con los sistemas fluviales/deltaicos del Río Fuerte, producida por la sedimentación irregular y/o subsidencia superficial debida a los efectos de carga y de compactación. La región de Topolobampo se sitúa en la provincia fisiográfica denominada planicie costera de Sinaloa y es parte de la llanura deltaica del Río Fuerte, e incluye en sus extremos sur y sureste a las sierras de San Ignacio y Navachiste. Este complejo lagunar tiene una profundidad promedio que oscila entre 2 y 4 m, y consiste de tres secciones interconectadas entre sí, Ohuira, Topolobampo y Santa María (Figura 5).

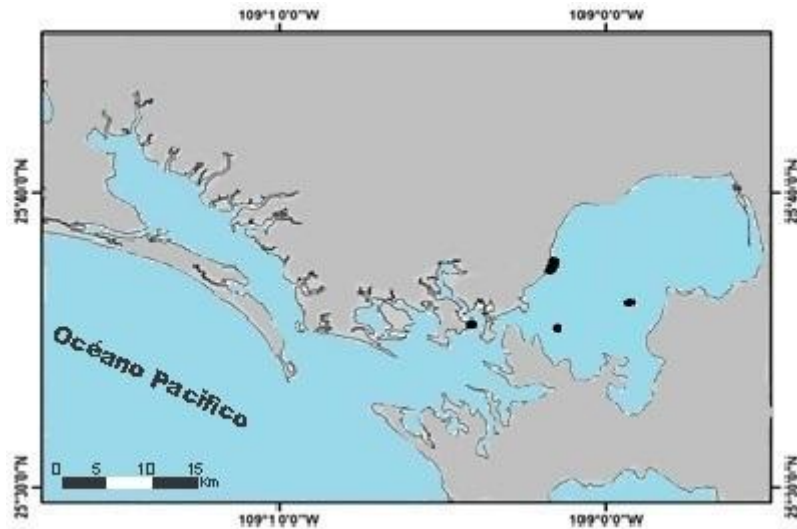


Figura 5. Sistema lagunar Ohuira-Topolobampo-Santa María. Los puntos negros indican sitios de muestreo. Se establecieron 6 estaciones.

5.3.2. Sistema lagunar Navachiste-San Ignacio-El Macapule

Lankford (1977) clasifica a esta laguna como del tipo III-A, una laguna costera de plataforma interna con boca permanente y con una orientación semiparalela a la costa (Figura 6). La subcuenca baja asociada con el sistema lagunar posee un área de 249,975 ha, y en ella se encuentra asentada una población predominantemente rural de 91,156 habitantes. Este cuerpo lagunar tiene un régimen de precipitación anual de 300 a 400 mm. En esta cuenca se desarrolla la agricultura de riego y de temporal que cubre una extensión de 105,000 ha y 10,840 ha, respectivamente. El espejo de agua lagunar tiene una superficie aproximada de 22,314 ha. Posee una profundidad media de 4 m, una barrera arenosa de 23 km de largo y ocho islas. Tiene dos bocas de comunicación con el GC denominadas Ajoro y Vasequilla, con un ancho de 2 y 1.5 km, respectivamente.

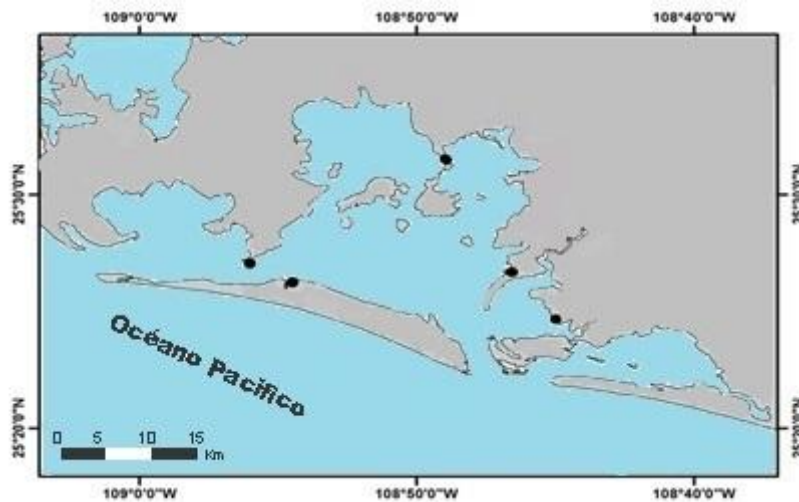


Figura 6. Sistema lagunar Navachiste-San Ignacio-Macapule. Los puntos negros indican sitios de muestreo. Se establecieron 5 estaciones.

5.3.3. Sistema lagunar Santa María-La Reforma

Es el sistema lagunar (Figura 7) más grande del estado de Sinaloa y uno de los más importantes por la gran diversidad de flora y fauna silvestre. Ha sido clasificado como del tipo III-A (III-C), depresión de planicie costera; es decir, una laguna costera de plataforma de barrera interna con boca permanente y con orientación semiparalela a la costa (Lankford, 1977). El espejo de agua lagunar cubre una extensión aproximada de 51,172 ha y está dividida en dos secciones por las islas Talchichitle y Altamura (Páez-Osuna *et al.*, 2007). Posee dos grandes bocas que la comunican al mar: la sur, con una anchura de 3.6 km y en donde las profundidades alcanzan hasta 20 m; y la boca norte, que tiene una anchura de 5.6 km y una profundidad máxima de 12 m. La profundidad máxima del cuerpo lagunar es de 24 m y la profundidad media ha sido

estimada en 7 m (Zamora-Arroyo *et al.*, 2000). La precipitación media anual oscila entre los 400 y 500 mm, con las mayores precipitaciones en verano y las mínimas en invierno.

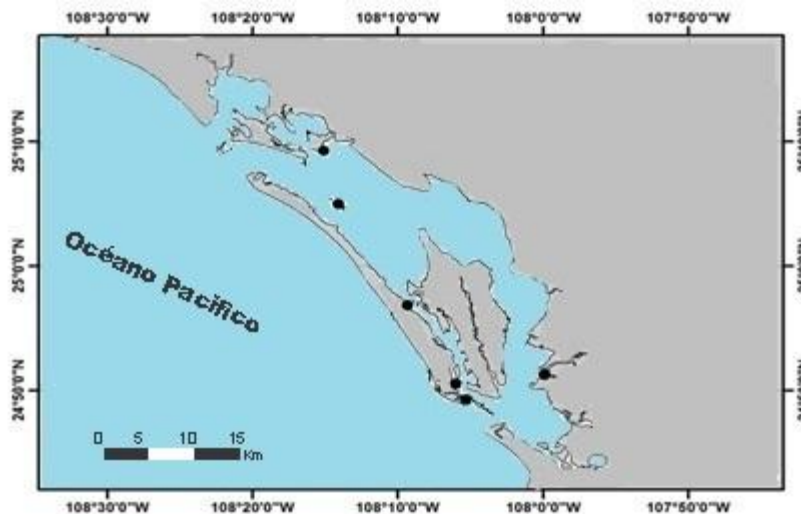


Figura 7. Sistema lagunar Santa María-La Reforma. Los puntos negros indican sitios de muestreo. Se establecieron 6 estaciones.

5.3.4. Sistema lagunar Altata-Ensenada del Pabellón

Según Lankford (1977) es una laguna del tipo III-A (I-D) caracterizada por depresiones inundadas y protegida del mar por barreras arenosas producidas por las corrientes y el oleaje, cuya formación data de los últimos 5,000 años. Su cuenca de drenaje inferior tiene una extensión de 925,138 ha mientras que el espejo de agua, incluidos los esteros asociados, es de aproximadamente 23,474 ha. El complejo lagunar (Figura. 8) posee dos bocas naturales, una de tipo permanente, denominada La Tonina con una anchura aproximada de 2 km y la boca conocida como La Palmita o Gavilán cuya amplitud es de 0.5 km, pero es menos estable (intermitente) dependiendo del oleaje y el régimen de mareas. El cuerpo lagunar posee dos porciones principales, Altata cuya forma es alargada, con una profundidad media de 5 m, caracterizada por un régimen halino predominantemente marino, y Ensenada del Pabellón, que es

más ancha y somera en su parte interna, con una profundidad media de 1.5 m, y con un régimen más estuarino Tierra adentro, asociadas y conectadas al cuerpo lagunar existen numerosos esteros y lagunas interiores, de los cuales sobresalen por su tamaño 3 ecosistemas: Caimanero, Bataoto y Chiricahueto. La precipitación media anual en el área es de 640 mm y la evapotranspiración es de 2,100 mm (INEGI, 1999), presentándose las lluvias predominantemente de junio a septiembre.

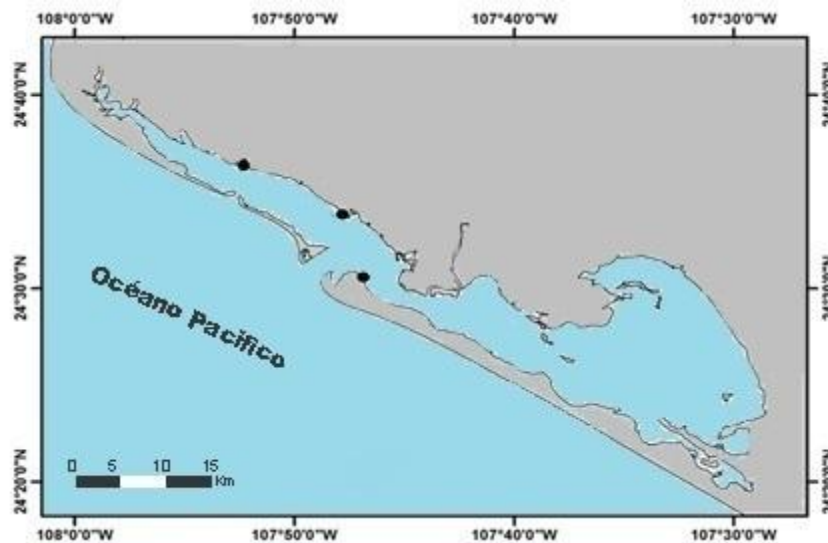


Figura 8. Sistema lagunar Altata-Ensenada del Pabellón. Los puntos negros indican sitios de muestreo. Se establecieron 3 estaciones.

5.3.5. Sistema lagunar Urías

El sistema lagunar conocido como Estero de Urías (Figura 9), es el sistema más urbanizado de Sinaloa y uno de los más impactados. Sobre su extremo norte-occidental se localiza la ciudad y puerto de Mazatlán. Posee una superficie lagunar de aproximadamente 1,800 ha, cuyo espejo de agua es de 1,280 ha. De acuerdo al origen geológico es un sistema lagunar tipo III-B (III-A) con una boca permanente y orientación semiparalela a la línea de costa (Lankford, 1977). De acuerdo al régimen halino, el Estero de Urías se puede clasificar como un sistema antiestuarino de enero

a julio y como un sistema estuarino de agosto a diciembre, alcanzando salinidades de hasta 44 partes por mil en la cabeza lagunar durante el estiaje. El sistema lagunar incluye el área portuaria, que cubre la parte baja donde se localiza el mayor movimiento de embarcaciones, y la zona intermedia y cabeza lagunar, las cuales se hayan rodeadas de manglares.

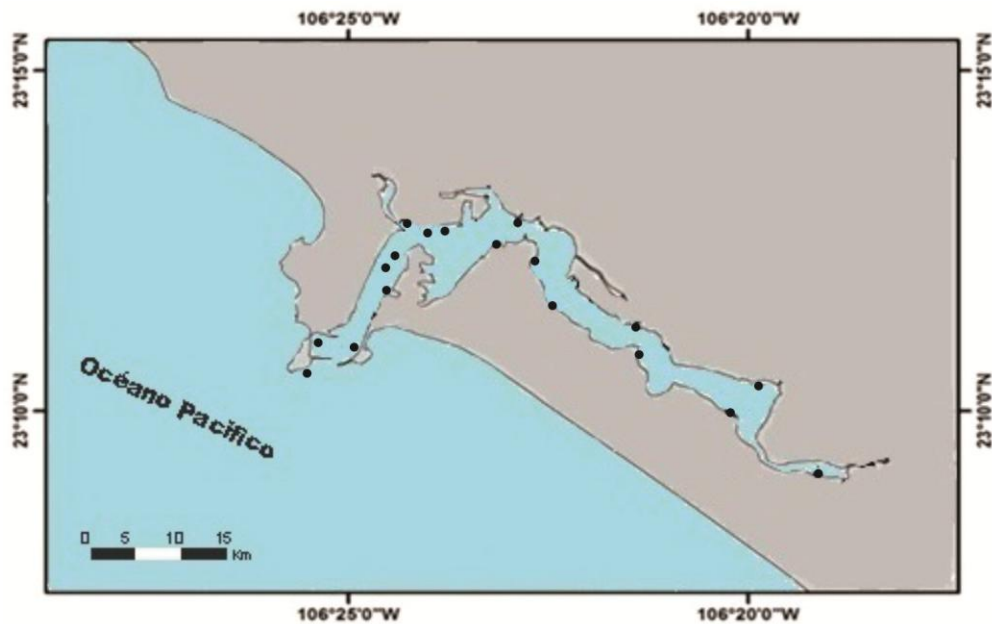


Figura 9. Sistema lagunar Urías. Los puntos negros indican sitios de muestreo. Se establecieron 20 estaciones.

5.4. Selección de los sitios de muestreo

Se realizaron dos muestreos intensivos; uno en época de secas 2008 que abarcó la costa peninsular sur del Golfo de California en la región tres (R3), y un segundo en época de secas 2009 tanto en la costa peninsular como continental del GC, tratando de cubrir la mayor parte de sitios dentro del GC de acuerdo a la accesibilidad donde se encontraron las macroalgas. Ambos muestreos se realizaron en época de secas debido a que se encuentra una mayor biodiversidad macroalgal (Rodríguez-González, 2010). Posteriormente, se realizó un muestreo de lluvias (2013) abarcando la parte continental de las tres regiones del GC. Se recolectaron muestras en 82

localidades con un total de 111 estaciones de muestreo lo largo de la costa peninsular y continental del GC (Figura 10). Asimismo, se realizaron dos muestreos en cinco lagunas costeras de Sinaloa durante épocas climáticas contrastantes (secas y lluvias, 2009) y muestreos mensuales durante un ciclo anual en el sistema lagunar Uriás, en Mazatlán, Sinaloa (2009-2010). Las macroalgas recolectadas en las costas peninsular y continental del GC se hicieron en el ambiente marino, mientras que en las lagunas costeras de Sinaloa del ambiente lagunar, aunque dentro de ellas algunos especímenes fueron recolectados en condiciones de influencia marina (boca del sistema).



Figura 10. Regiones ficoflorísticas del Golfo de California donde se muestran las localidades de muestreo (señalados con puntos negros en el mapa).

5.5. Medición de variables físicas y químicas

Las variables como temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y pH se midieron con una sonda YSI 6600V2. La presión de CO₂ fue calculada con el modelo CO₂TIC-calculator propuesto por Robbins *et al.* (2010) (basados en los datos de pH, salinidad, temperatura y alcalinidad). Para el análisis de estas variables se separaron los ambientes marino y lagunar-marino, el primero considerando los sitios estrictamente marinos y en el segundo las lagunas costeras por presentar condiciones desde salobres hasta hipersalinas.

5.6. Recolecta de muestras de macroalgas

Las macroalgas fueron recolectadas de forma manual directa desde la zona intermareal hasta donde fue posible en la zona submareal cuando los muestreos coincidieron con la bajamar. Las macroalgas fueron lavadas en los sitios de muestreo para eliminar sedimentos y todo tipo de epibiontes. Posteriormente, etiquetadas con la información correspondiente al sitio de recolecta, se guardaron en bolsas de plástico y se almacenaron en hieleras, manteniéndolas frescas con bolsas de gel congelado. Adicionalmente, se preservó una muestra de cada especie de macroalga en una solución de formol al 4% preparada con agua de mar para su determinación taxonómica, que se realizó con apoyo de claves dicotómicas y monografías para estas costas (Dawson, 1949, 1954, 1956, 1961, 1962, 1963; Setchell y Gardner, 1920, 1924; Abbott y Hollenberg 1976; Ochoa Izaguirre *et al.*, 2007; Norris, 2010). Para ello se utilizó un microscopio compuesto y se hicieron cortes transversales y longitudinales del talo para conocer las características internas.

5.7. Preparación de las muestras para análisis isotópico

En el laboratorio, se separaron las macroalgas por especie, se lavaron con agua de mar y se eliminaron restos de material extraño incluyendo sedimentos, epibiontes y epífitas, y se enjuagaron con agua milliQ. Cada muestra (5-6 especímenes) se colocó en bolsas con sus

etiquetas respectivas y se congelaron. Después de congeladas las muestras, se procedió al secado mediante el proceso de liofilización (Labconco/ Freezone) por tres días, que consiste en eliminar por sublimación el agua de la muestra congelada en condiciones de vacío (≤ 40 mm Hg) y a bajas temperaturas ($\leq -38^{\circ}\text{C}$). Finalmente, se molieron utilizando un mortero de porcelana previamente lavado con HCl 2M. Las muestras de macroalgas molidas se guardaron en viales de vidrio, debidamente etiquetados y de cerrado hermético, se colocaron en una cámara de vapor de HCl por cuatro horas a temperatura ambiente para eliminar carbonatos, y luego fueron secadas en una estufa a 60°C por 6 horas. Se tomaron submuestras de 5 mg de cada especie de macroalga las cuales se empacaron en viales de 5x9 mm y se colocaron en charolas debidamente etiquetadas, quedando listas para su análisis isotópico.

5.8. Análisis de isótopos estables

A las muestras de macroalgas se les determinó el contenido de C, mediante un analizador elemental Carlo Erba acoplado a un espectrómetro de masas Finnigan Delta S (McClelland y Valiela, 1998). Las proporciones isotópicas se determinaron en un analizador de isótopos estables Europa Scientific (ANCA-NT 20-20) con un módulo de preparación líquido/sólido (PDZ, Europa, Crewz, UK). Las muestras fueron analizadas en el laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de California en Davis, Ca. En el laboratorio se emplearon diferentes materiales de referencia certificados y estándares internos para controlar la calidad de los resultados (<http://stableisotopefacility.ucdavis.edu/13cand15n.html>).

5.9. Análisis estadístico

Los análisis florísticos fueron realizados con el programa PRIMER v6 (Clarke y Gorley, 2006). Para evaluar la similitud/disimilitud en la composición de las comunidades de macroalgas entre regiones ficoflorísticas (región norte, centro y sur), épocas climáticas (secas y lluvias) y del

ambiente marino y lagunar costero del GC, se aplicaron las técnicas multivariadas de escalamiento multidimensional no paramétrico (nMDS) basado en presencia/ausencia previo a la aplicación del índice de similitud de Bray-Curtis (Bray y Curtis, 1957). En este análisis se eliminaron todas las especies y sitios donde el número de especies fue menor a tres. Para comparar la composición específica entre los grupos se aplicó ANOSIM (Análisis de similitud) bajo la hipótesis nula de que no hay diferencias significativas en la composición de especies entre grupos. La contribución de las especies a la similitud y/o diferenciación entre grupos se analizó por medio del porcentaje de similitud (SIMPER) de una vía, utilizando "región, época y ambiente costero" como factor).

Además se realizaron pruebas de normalidad y de homogeneidad de varianza a los datos de isótopos de carbono en las muestras de macroalgas. Para probar diferencias se aplicaron análisis de varianza (ANOVA) una vía con pruebas confirmativas de Kruskal Wallis y Dunn cuando fue necesario (Zar, 1999). Se hicieron comparaciones de las variables ambientales entre regiones, épocas climáticas, ambientes y hábitats mediante análisis de varianza de una vía (ANOVA). y del $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas por taxas, géneros y especies. Se evaluó la variabilidad de $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas entre individuos de la misma especie (intraespecífica) y entre las especies de macroalgas (interespecífica) considerando las diferentes regiones, épocas climáticas, ambientes y hábitats. Se realizaron análisis de regresión lineal entre $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas con respecto a cada una de las variables ambientales estudiadas. Mediante un análisis factorial de tres vías se obtuvo un modelo de ajuste para estimar la influencia de los factores ambientales categorizadas en hábitat y época climática y de la especie sobre la composición isotópica de C en macroalgas. El modelo fue basado en la inclusión de los efectos principales de cada factor y sus interacciones. Se utilizaron los paquetes estadísticos Excel 2007, Sigma Plot 11, Statistica 7 y JMP 11.

6. Resultados

6.1. Florística del Golfo de California

En este estudio se recolectaron un total de 1,726 especímenes de macroalgas que incluyeron ambientes marinos y lagunares del GC. El número de especímenes quedó representado por 185 especies correspondientes a 68 géneros, de las cuales 9 especies son endémicas del Golfo de California (Anexo 3). A la División Chlorophyta le correspondieron 10 géneros y 44 especies, a la Rhodophyta 44 géneros y 100 especies y a la Phaeophyta 14 géneros y 41 especies (Figura 11). Los géneros con mayor presencia por cada grupo taxonómico fueron; *Ulva* (30%), *Sargassum* (29%) y *Gracilaria* (14%).

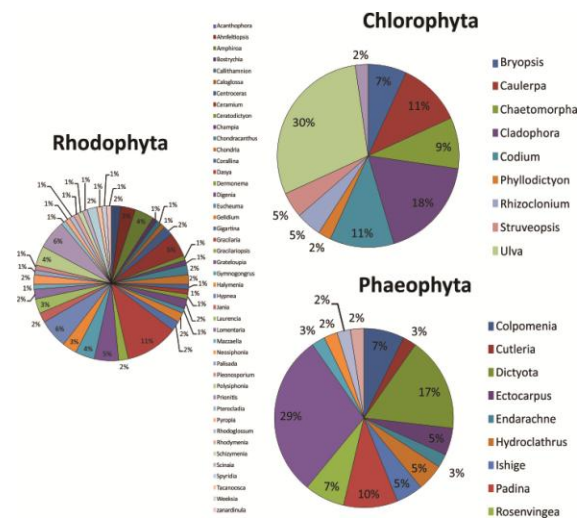


Figura 11. Distribución de géneros en porcentaje por grupos taxonómicos.

La proporción de especies por costas y regiones ficoflorísticas fue Rhodophyta>Chlorophyta>Phaeophyta (Figura 12). En la costa peninsular se recolectaron 434 especímenes pertenecientes a 106 especies, mientras que en la costa continental 387 especímenes que representaron a 86 especies (Figura 12). De acuerdo a los ambientes donde se recolectaron

las macroalgas, se encontró la mayor riqueza florística en el ambiente marino de la región norte con 112 especies seguida de la región centro con 102 especies y la más baja en la región sur con 97 spp. de ésta última, 58 especies fueron recolectadas en el ambiente lagunar.

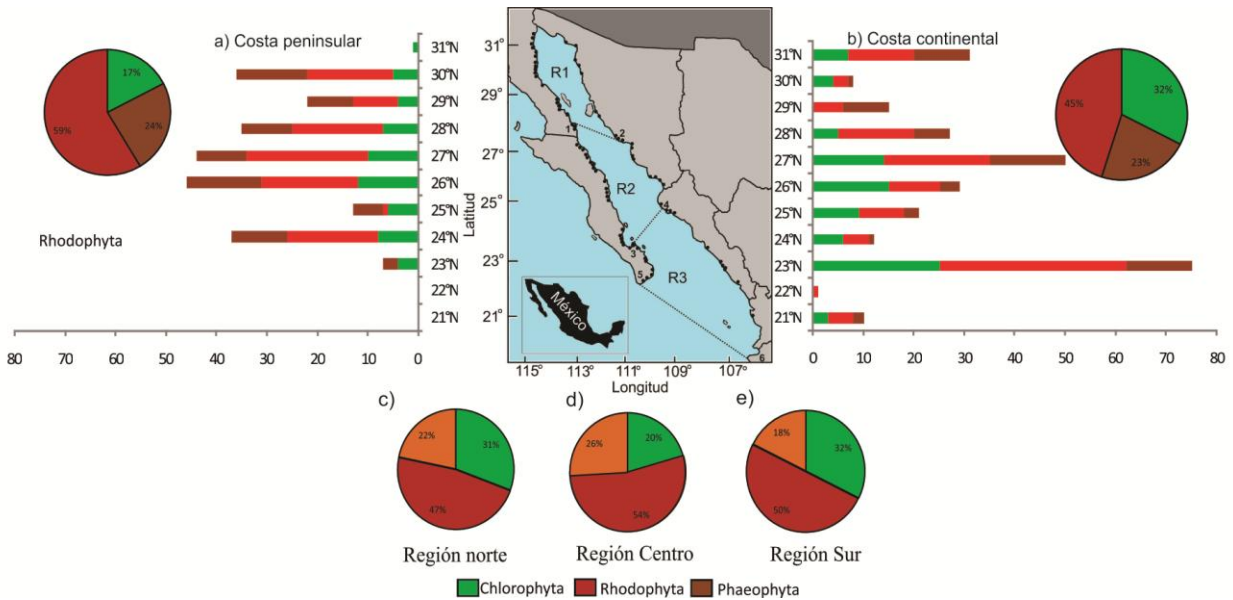


Figura 12. Distribución y porcentaje de las especies de macroalgas marinas de la costa peninsular (margen izquierdo) y costa continental (margen derecho) a lo largo del gradiente latitudinal del Golfo de California.

El análisis de ordenación nMDS basado en la matriz de Bray Curtis mostró que la composición de las especies entre sitios, agrupados por regiones ficoflorísticas, épocas climáticas y ambiente costero fue heterogénea en los tres casos y no mostró diferencias claras (Figura 13). El valor de stress asociado con la gráfica de nMDS fue de 0.18, en cada comparación, lo que indica que esta solución final fue útil para explicar estas asociaciones (Clarke y Warwick 1994). No se observaron diferencias significativas entre las regiones comparadas (ANOSIM, valor global $r=0.14$, $r=0.11$, $r=0.07$, $p=0.1$, $p=0.3$, $p=0.5$ respectivamente) (Tabla 1), tampoco entre épocas

climáticas ni entre ambiente costero (valor global de $r=0.599$ y $r=0.129$, $p=95.7$ y $p=1.16$; Tabla 2).

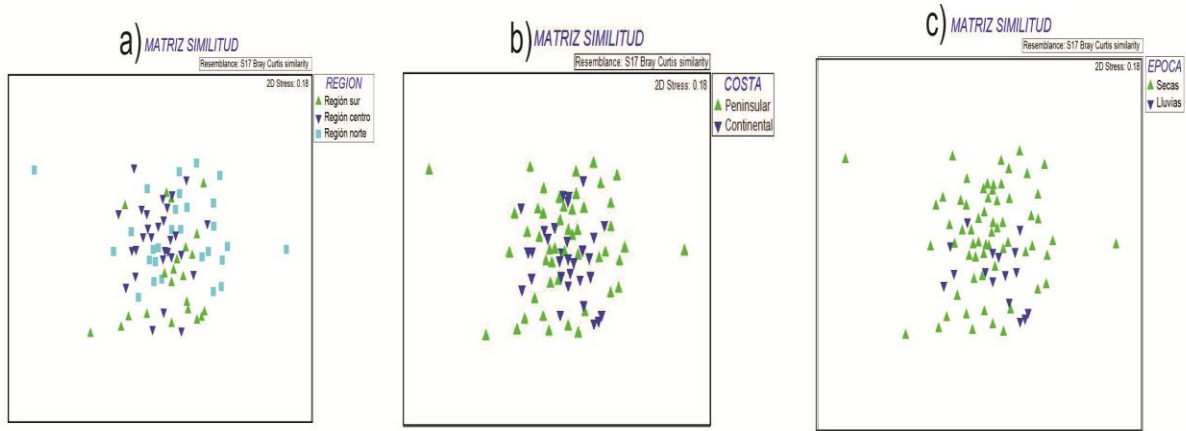


Figura 13. Análisis de ordenación nMDS de la composición específica de especies de macroalgas por sitios para: a) regiones ficoflorísticas, b) costas, c) época climática.

Tabla 1. Comparación de pares de regiones ficoflorísticas del GC (Análisis de similitud, ANOSIM). El valor de r refleja el grado de separación de los grupos comparados en base a su composición de especies: si r tiene un valor cercano a 1 los grupos son diferentes, mientras que si r tiene un valor cercano a 0 los grupos son similares.

Pairwise Tests		
Grupos	Valor de r Global	Nivel de significancia %
Región sur y Región centro	0.142	0.1
Región sur y Región norte	0.116	0.3
Región centro y Región norte	0.074	0.5

Tabla 2. Comparación de épocas y costas del GC (Análisis de similitud, ANOSIM).

Pairwise Tests		
Grupos	Valor de r Global	Nivel de significancia %
Lluvias y Secas	0.599	95.7
Costa peninsular y continental	0.124	1.16

Los resultados obtenidos con el análisis de similitud (SIMPER) para determinar la contribución de las especies en las agrupaciones, mostraron que diferentes especies de macroalgas contribuyeron de manera más significativa tanto a la similitud dentro de cada grupo como en la disimilitud entre ellos. Las especies de mayor contribución a la similitud entre las regiones ficoflorísticas (Anexo 4) fueron *Colpomenia tuberculata*, *Ulva lactuca*, *Sargassum sinicola*, *Ulva acanthophora* y *Sargassum* sp. que juntas contribuyeron con un 62% en la región centro, esta mismas especies junto con *Padina* sp. y *Dictyota* sp. contribuyeron con el 61 % en la región norte, mientras que en la región sur las especies con mayor contribución (60.3%) fueron *Colpomenia tuberculata*, *Padina durvillaei*, *Chaetomorpha antennina* y *Caulerpa sertularioides*. En las agrupaciones por costas (Anexo 5) de nuevo *C. tuberculata*, *Sargassum* sp., *P. durvillaei*, *Padina* sp., *Dictyota* sp. y *Sargassum johnstonii* aportaron el 61% de la contribución, mientras que en la costa continental el número de redujo a cinco especies (cuatro cafés y una verde) con un 65%. En tanto en época de secas para la costa continental sólo dos especies contribuyeron con el 70% de la similitud (*Ulva intestinalis* y *Colpomenia* sp.), en cambio en lluvias el número de especies fue de siete y apenas alcanzaron el 63.5% de la similitud (Anexo 6). La contribución a la disimilitud entre regiones, costas y épocas fue >60% aportado por 33 especies, 21 spp. y 16 spp. respectivamente y correspondieron a los tres grupos taxonómicos entre las que destacaron *C. tuberculata* y *Sargassum* spp.

Debido a que en el sistema lagunar Urías se definieron tres ambientes basados en la salinidad (lagunar, lagunar marino y marino), también se aplicaron las técnicas multivariadas para comparar las especies entre estos ambientes y épocas climáticas, así como probar las diferencias entre sí.

El análisis de ordenación nMDS mostró que la composición de las especies agrupadas por ambientes, mostró una ligera tendencia a separar los ambientes (Figura 14). El valor de estrés asociado con la gráfica de nMDS fue de 0.30 (un valor de stress >0.30 indica una ordenación arbitraria). No se observaron diferencias significativas entre los tres ambientes comparados (L, L-M y M, ANOSIM, valor global $r=0.111$, $r=0.546$, $r=0.199$, $p=0.3$, $p=0.1$, $p=0.1$ respectivamente) (Tabla 3), tampoco entre épocas climáticas (valor global de $r=0.018$ y $p=14.2$; Tabla 4).

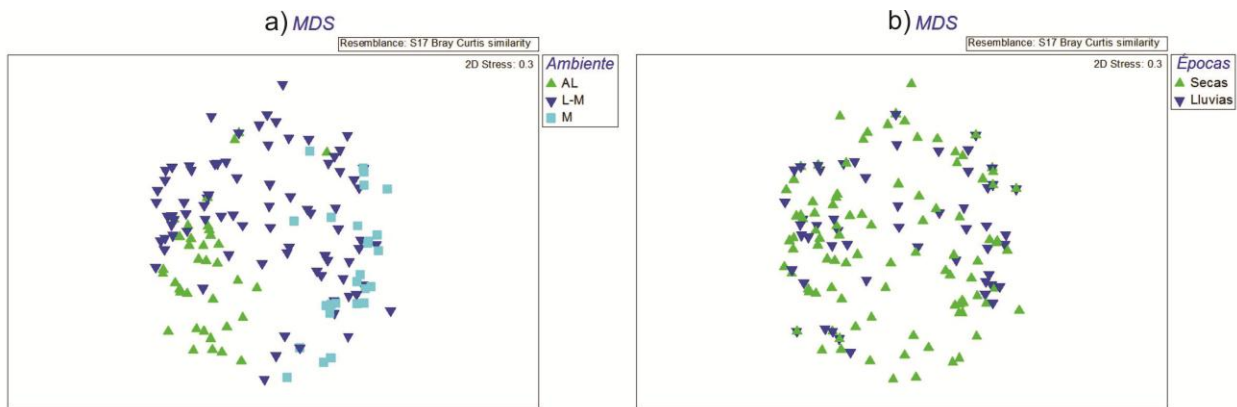


Figura 14. Análisis de ordenación nMDS de la composición específica de especies de macroalgas por sitios para: a) ambientes y b) época climática.

El índice de similitud de Bray Curtis para todos los ambientes entre épocas climáticas mostró un porcentaje de similitud de 60% con la mayor contribución de siete especies de las cuales *Ulva lobata*, *Gracilaria vermiculophylla* y *Grateloupia filicina* aportaron mayor porcentaje (45%). Asimismo, diez especies aportaron la mayor disimilitud, en ambos casos pertenecieron a los tres grupos taxonómicos con dominancia de las algas verdes (Anexo 7). La similitud entre los

ambientes fue mayor al registrado para las épocas climáticas entre 61 y 74% aportado por nueve especies, y con un menor porcentaje de disimilitud (<63%) aportado por 13 especies (Anexo 8).

Tabla 3. Comparación de ambientes en el sistema lagunar Urías (Análisis de similitud, ANOSIM).

Pairwise Tests		
Grupos	Valor de r Global	Nivel de significancia %
Lagunar y Lagunar Marino	0.111	0.3
Lagunar marino y Marino	0.546	0.1
Lagunar y Marino	0.199	0.1

Tabla 4. Comparación de pares por épocas climáticas en el sistema lagunar Urias (Análisis de similitud, ANOSIM).

Pairwise Tests		
Grupos	Valor de r Global	Nivel de significancia %
Lluvias y Secas	0.018	14.2

6.2. Caracterización física y química del Golfo de California

A continuación se describen las condiciones ambientales registradas en el Golfo de California en abril de 2009 (época de secas) que cubrió la mayor parte del GC, y en octubre de 2013 (lluvias) en la parte continental (ambos muestreos del ambiente marino), así como las condiciones ambientales de las lagunas estudiadas (ambiente lagunar). También se presenta la variación mensual por un ciclo anual de estas variables en el sistema lagunar Urías donde por la intensidad

de los muestreos se analizaron detalladamente. En general, las variables ambientales registraron un comportamiento en respuesta a la latitud, época de muestreo y el tipo de ambiente.

6.2.1. Temperatura

6.2.1.1. Costas peninsular y continental (ambiente marino)

En general, la temperatura en época de secas registró un valor mínimo de 15.8 °C en la costa peninsular R1 (San Francisquito, B.C.N.), y máximo de 29.2 °C en la costa continental R3 (Mazatlán, Sin.), en cambio en época de lluvias cuando sólo se recolectó en la costa continental, la variación fue de 24.1°C (Bahía Lobos, Son.) a 30.9 °C (Mazatlán, Sin.). El análisis por regiones en época de secas promedió 22.0±2.4 °C en la región norte (R1), seguido de la región centro (R2) 22.5±2.6 °C y región sur con 25.9±2.68 °C. El análisis estadístico mostró que la temperatura en la región sur fue significativamente mayor ($p < 0.001$) a la región centro y norte (Anexo 9). De acuerdo a la latitud y separando las dos costas por época climática (Figura 15), se observó una tendencia a disminuir en función de la latitud en ambas épocas climáticas y costas (época de secas: costa peninsular: $Y = 0.28x + 14.06$; $r^2 = 0.060$, $n = 34$; costa continental; $Y = -1.12x + 55.07$; $r^2 = 0.49$, $n = 19$; época de lluvias, costa continental: $Y = -0.65x + 44.08$, $r^2 = 0.63$, $n = 16$).

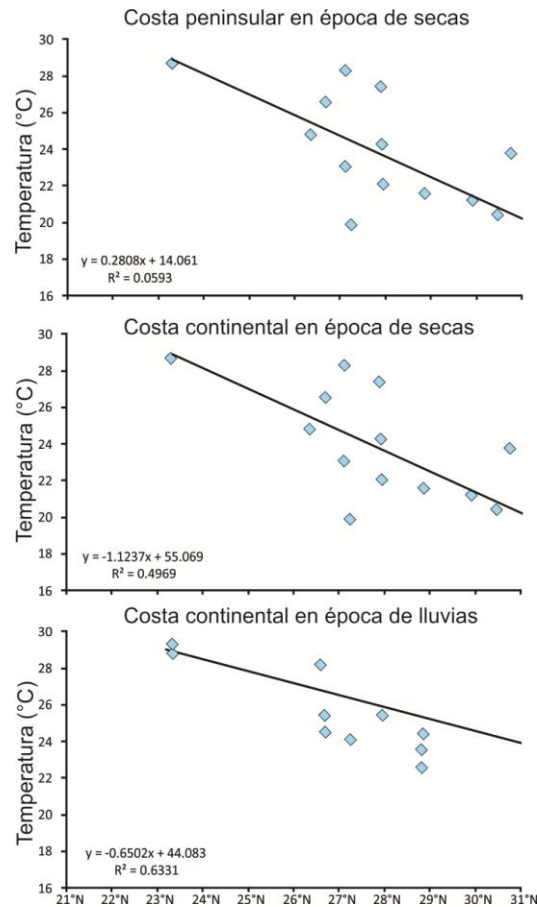


Figura 15. Valores de temperatura (°C) registrados en las localidades de muestreo a lo largo del Golfo de California en el año 2009.

6.2.1.2. Lagunas costeras (ambiente lagunar)

Por la intensidad de los muestreos en la laguna Urías, se analizaron detalladamente las variables ambientales con el fin de conocer su variación mensual a lo largo de un ciclo anual. La variación de temperatura en las lagunas costeras en época de secas osciló de 24.66 ± 0.98 °C en Ohuira-Topolobampo a 31.36 ± 2.14 °C en Urías, esta misma laguna obtuvo el máximo valor en lluvias con 31.77 ± 1.54 °C y el mínimo de 24.46 ± 1.76 °C se registró en Altata Ensenada del Pabellón

(Tabla 5). Se presentaron diferencias significativas en Ohuira-Topolobampo-Santa María entre épocas ($p < 0.005$; Anexo 10).

Tabla 5. Valores promedios de temperatura en diferentes ecosistemas costeros de Sinaloa en épocas de secas y lluvias.

	Temperatura (°C)	
	Secas	Lluvias
Ohuira- Topolobampo-Santa María	24.66±0.98 ^a	29.47±0.41 ^b
Santa María La Reforma	26.92±1.69 ^a	27.31±0.44 ^a
Navachiste-San Ignacio-Macapule	25.46±1.30 ^a	27.85±2.32 ^a
Altata-Ensenada del Pabellón	26.83±1.44 ^a	24.46±1.76 ^a
Urías	31.36±2.14 ^a	31.77±1.54 ^a

a<b

6.2.1.3. Sistema lagunar Urías (ambiente lagunar)

La variación mensual de temperatura en Urías (Figura 16) osciló de 21.5 °C en época de secas (febrero, 2010) a máxima de 33.7°C en época de lluvias (julio, 2009). Se observaron diferencias entre sitios de muestreo de 8 a 10°C en época de secas y de 3 a 4°C en época de lluvias, lo cual se relaciona con las variaciones locales de los sitios de muestreo (e.g. profundidad, área de manglar).

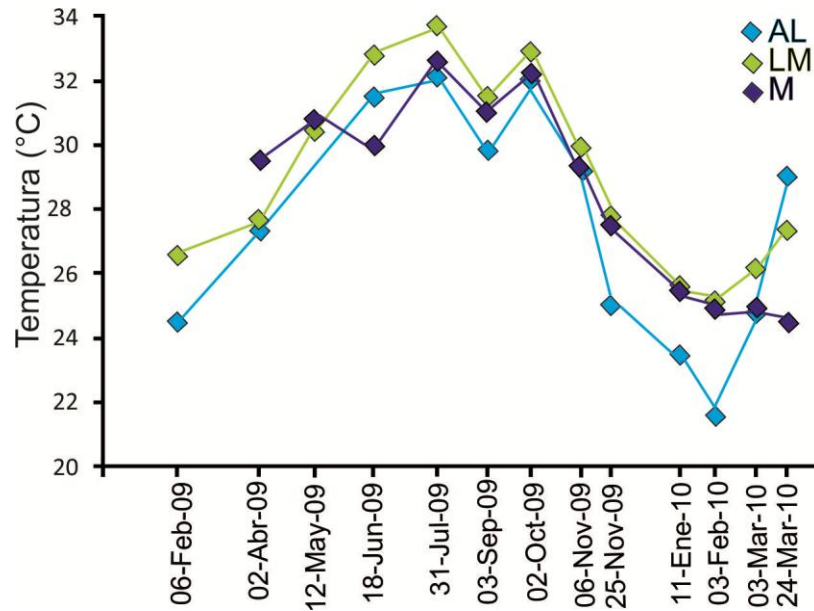


Figura 16. Variación promedio mensual de la temperatura (°C) en el sistema lagunar Uruías durante un ciclo de muestreo 2009-2010.

6.2.2. Salinidad

6.2.2.1. Costas peninsular y continental (ambiente marino)

La variación de la salinidad fue 30 ups (Mazatlán, Sin.) y la mayor de 39 ups (Pto. Peñasco, Son.), sin embargo en la mayor parte de los sitios se mantuvo entre 34 y 38 ups dependiendo de la época climática (Figura 17). La costa peninsular en la época de secas presentó valores más constantes en función de la latitud ($y=0.05x+33.11$, $r^2=0.001$, $n=19$). En cambio en la costa continental se observó una tendencia a incrementarse con el aumento de la latitud en ambas épocas climáticas ($y=0.33x+27.31$, $r^2=0.012$, $n=34$, en secas y ($y=0.49x+22.32$, $r^2=0.53$, $n=16$ en lluvias). Esta variabilidad de la salinidad en función de la latitud en ambos litorales pudo estar influenciada por condiciones específicas de los sitios de muestreo. Altos niveles de salinidad se observaron en sitios muy someros expuestos a alta evaporación o en pozas de mareas.

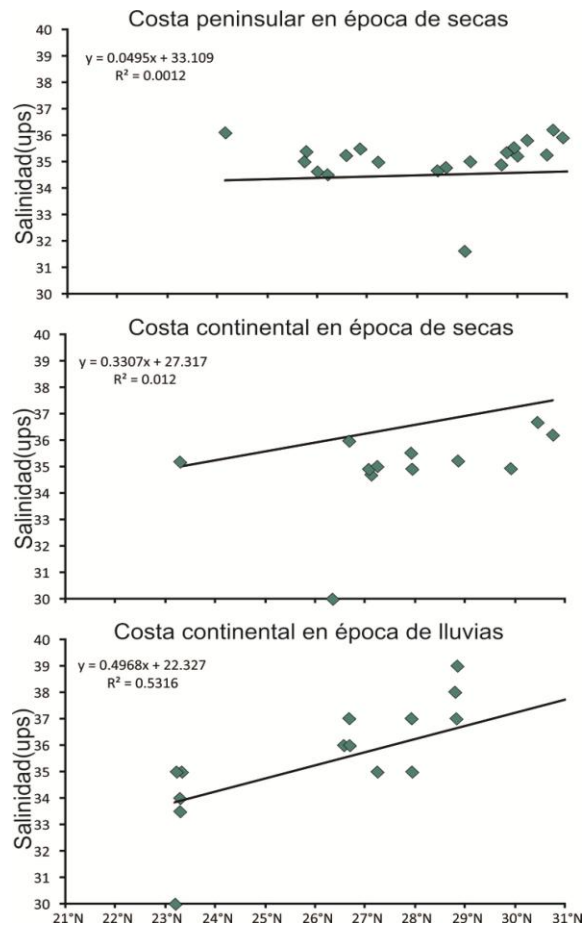


Figura 17. Valores de salinidad registrados en las localidades del ambiente marino peninsular y continental a lo largo del Golfo de California en el año 2009.

6.2.2.2. Lagunas costeras(ambiente lagunar)

La variación de la salinidad (Tabla 6) por épocas climáticas mostró que en la época de secas los valores más bajos se registraron en Ohuira-Topolobampo con 31.8 ± 7.29 y más altos en Santa María La Reforma con 37.71 ± 2.49 ups. En época de lluvias los valores mínimos también fueron registrados en Ohuira-Topolobampo (33.32 ± 1.18 ups) y los máximos en Altata-Ensenada del Pabellón (36.93 ± 0.51 ups). No se presentaron diferencias significativas entre lagunas ($p=0.146$, Anexo, 11).

Tabla 6. Valores promedios de salinidad en diferentes ecosistemas costeros de Sinaloa en épocas de secas y lluvias.

	Salinidad (ups)	
	Secas	Lluvias
Ohuira- Topolobampo-Santa María	31.8±7.29 ^a	33.32±1.18 ^a
Santa María La Reforma	37.71±2.49 ^a	34.58±1.20 ^a
Navachiste-San Ignacio-Macapule	36.60±2.79 ^a	35.96±0.92 ^a
Altata-Ensenada del Pabellón	36.16±1.25 ^a	36.93±0.51 ^a
Urías	36.94±2.40 ^a	34.30±0.79 ^a

a<b

6.2.2.3. Sistema lagunar Urías

La variación mensual de salinidad en Urías (Figura 18) varió de 25.26 ups en febrero de 2010 (secas) a máximos de 40.8 ups en junio de 2009 (lluvias). Esta disminución de salinidad en el mes de febrero coincidió con una lluvia anómala el día del muestreo. Las variaciones locales de salinidad entre los diferentes ambientes que caracterizan a este sistema están influenciadas por condiciones locales que prevalecen a lo largo del sistema.

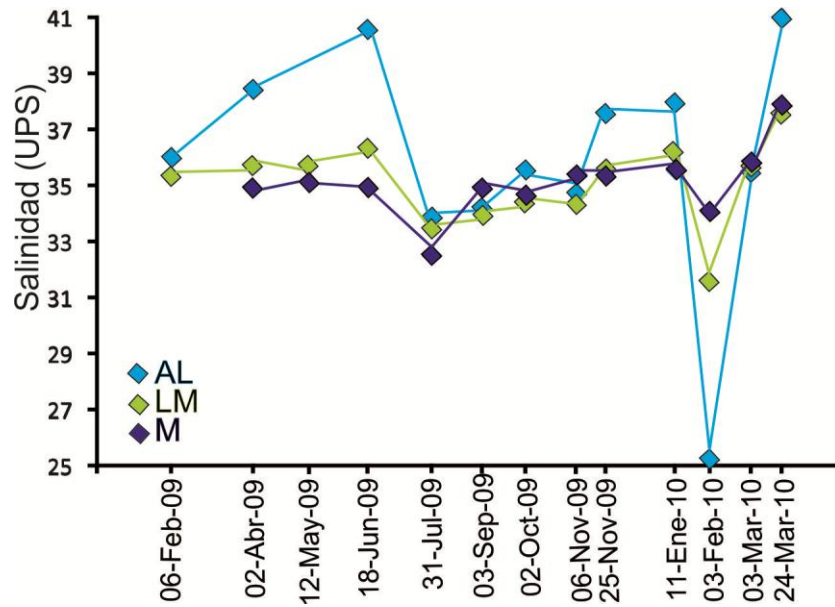


Figura 18. Variación mensual promedio de la salinidad (ups) en el sistema lagunar Urías durante un ciclo de muestreo 2009-2010.

6.2.3. pH

6.2.3.1. Costas peninsular y continental (ambiente marino)

En general, el valor mínimo fue de 7.2 registrado en la región norte (El Huerfanito, B.C) y el máximo de 9.2 en la región sur (Mazatlán, Sin.) (Figura 19). La mayor variabilidad se registró en la región norte donde osciló de 7.2 (El Huerfanito, B.C) a 8.96 (Playa Alfonsina, B.C), mientras la menor fue en la región sur de 8.3 (Playa El Tesoro, B.C.S) a 9.2 (El Faro, Mazatlán, Sin). El análisis por época climática en cada costa (Figura 19) y en función de la latitud mostró una tendencia a disminuir en la costa peninsular en época de secas ($Y=-0.054x+9.7836$, $r^2=0.0551$, $n=34$), y en la costa continental en época de lluvias ($Y=-0.06x+9.93$, $r^2=0.35$, $n=19$). En tanto que en la costa continental en época de secas no se observó una tendencia clara ($Y=0.008x+8.38$, $r^2=0.002$, $n=16$).

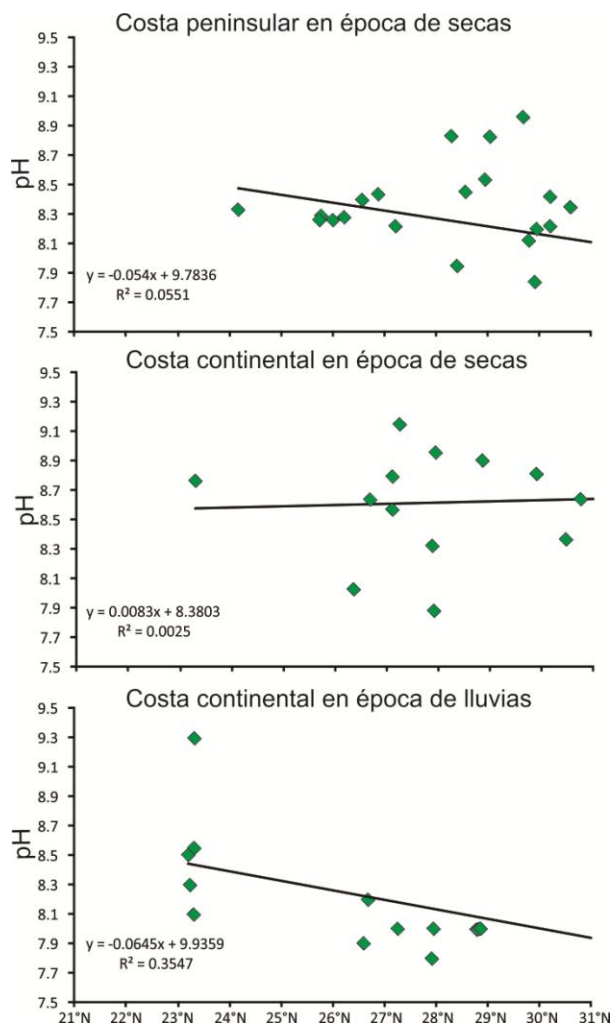


Figura 19. Valores de pH registrados en las localidades de muestreo a lo largo del Golfo de California en el año 2009.

6.2.3.2. Lagunas costeras

La variable de pH se analizó únicamente en la laguna Urías, por no contar con datos disponibles del resto de las lagunas.

6.2.3.3. Sistema lagunar Urías

En general, el pH en el sistema lagunar Urías (Figura 20) varió de 7.45 en febrero de 2009 a 8.3 en septiembre de 2009. Se observó una tendencia a incrementarse en los meses de secas de 2009 y posteriormente a bajar hacia los meses de lluvias con excepción del mes de septiembre donde los valores se elevaron. En cuanto a la variabilidad espacial del pH (Figura 21), se observó una ligera tendencia a incrementar los valores ($Y=0.011x+7.72$, $r^2=0.086$, $n=126$) de la cabecera hacia la boca del sistema en la época de secas, en cambio en la época de lluvias no se observó una tendencia clara.

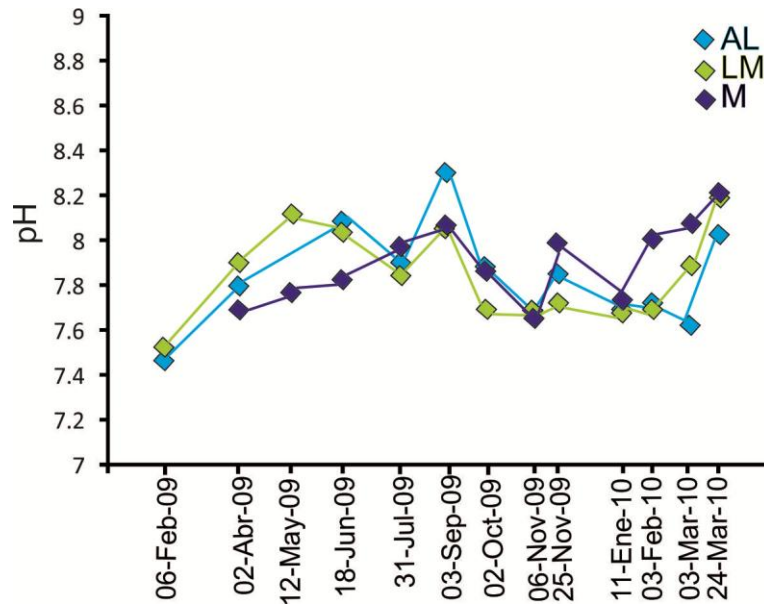


Figura 20. Variación mensual promedio del pH en el sistema lagunar Urías durante un ciclo de muestreo 2009-2010.

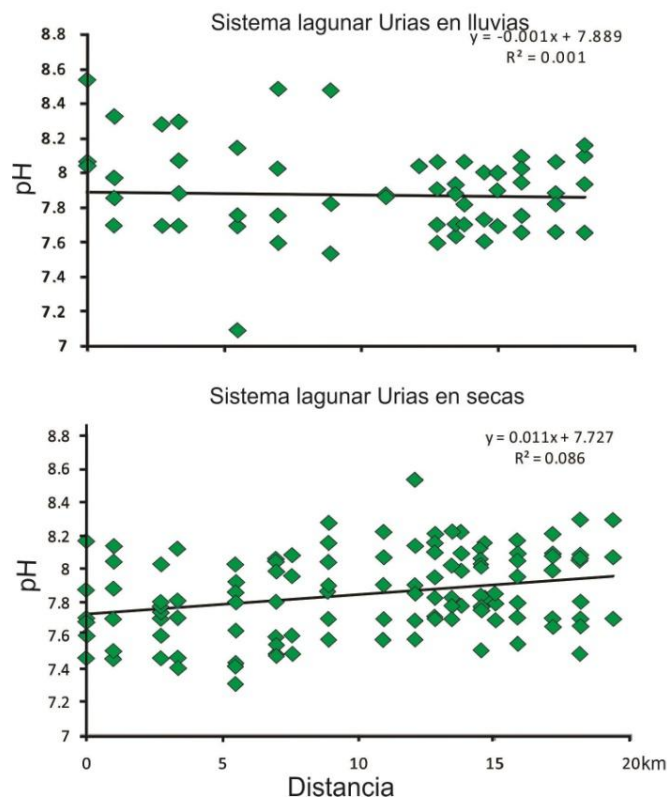


Figura 21. Variación espacial del pH en el sistema lagunar Uriás durante un ciclo de muestreo 2009-2010. Distancia en km desde la cabeza del sistema hacia la boca.

6.2.4. CO₂ disuelto (mg L⁻¹)

6.2.4.1. Costas peninsular y continental (ambiente marino)

Las concentraciones de CO₂ disuelto se mantuvieron en el rango 0-1 mg L⁻¹ a lo largo del Golfo de California, con excepción de las localidades El Huerfanito, Santa María y Punta Estrella en la región norte donde alcanzaron valores entre 3-5 mg L⁻¹ (datos excluidos en la gráfica). Estos máximos coinciden con valores bajos de pH registrados en estas localidades en la región norte de la costa peninsular. Al graficar la variación del CO₂ disuelto en función de la latitud (Figura 22), se observó que en época de secas ambas costas tuvieron un comportamiento contrario, en la costa continental la tendencia fue a disminuir con el aumento de la latitud ($Y = -0.008x + 0.38$, $r^2 = 0.007$,

n=34) mientras que en la costa peninsular se observó una tendencia a incrementarse ($Y=0.20x+5.14$, $r^2=0.10$, $n=19$), pero a pesar de esta tendencia la mayoría de los datos registrados quedaron por debajo de 0.4 mg L^{-1} . En tanto que en esta última costa pero en lluvias la tendencia a incrementarse con la latitud fue más clara ($Y=0.04x-0.78$, $r^2=0.36$, $n=16$).

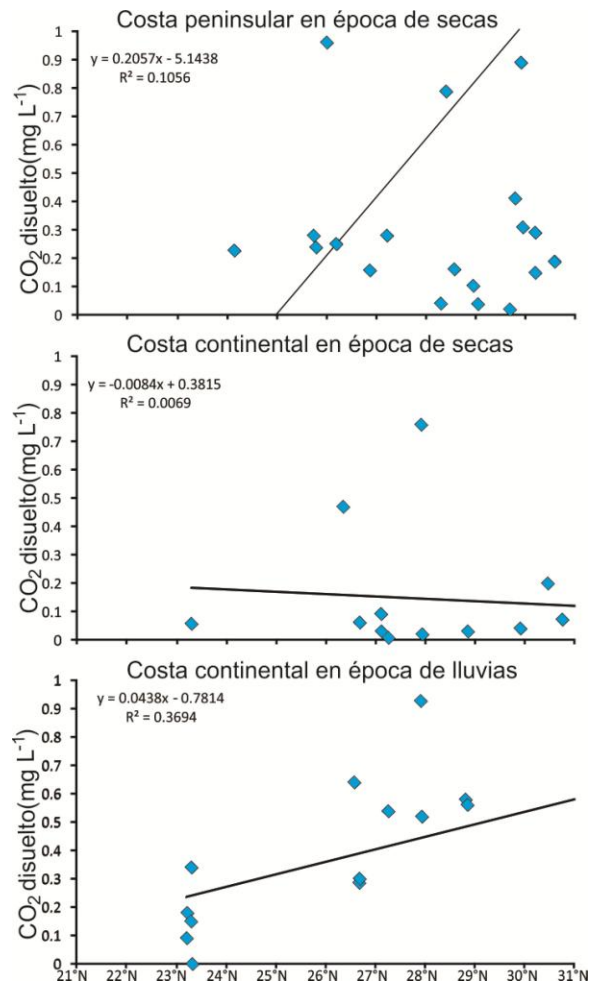


Figura 22. Valores de CO₂ disuelto calculado para las localidades de muestreo a lo largo de la costa peninsular y continental del Golfo de California en el año 2009.

6.2.4.2. Lagunas costeras

Dado que no se realizó la medición del pH dentro de las lagunas costeras, tampoco fue posible estimar la variación CO_2 disuelto en estos ambientes.

6.2.4.3. Sistema lagunar Urías

Las concentraciones de CO_2 disuelto presentaron un rango entre 0 a 2.5 mg L^{-1} para los tres ambientes. El ambiente lagunar presentó las mayores concentraciones en el mes de febrero con valores cercanos a 2.5 mg L^{-1} , seguido del ambiente lagunar-marino con valores de 1.7 mg L^{-1} , sin embargo, en el resto de los muestreos los valores oscilaron entre 0.25 y 1.2 mg L^{-1} (Figura 23).

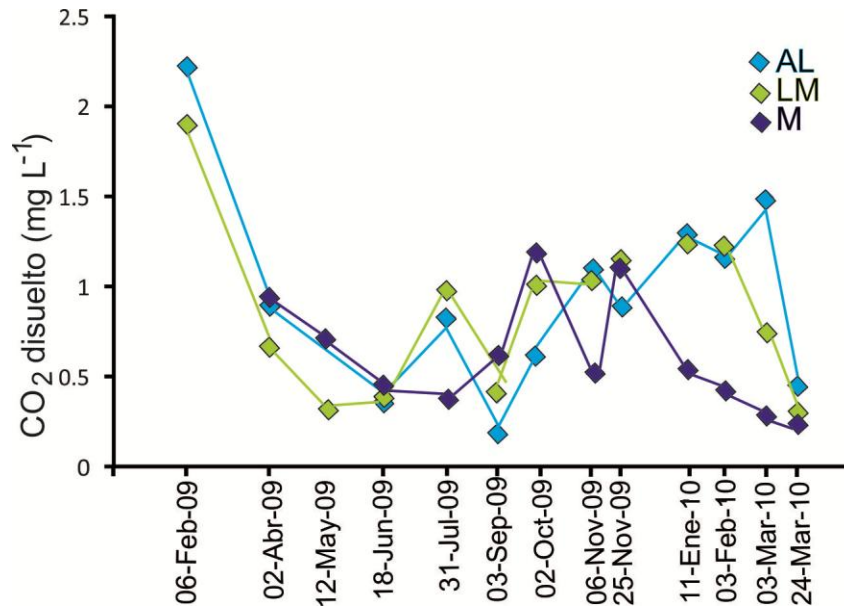


Figura 23. Variación mensual promedio del CO_2 disuelto en el sistema lagunar Urías durante un ciclo de muestreo 2009-2010.

En la Figura 24 se observa la variación espacial de la concentración de CO_2 disuelto en el sistema lagunar Urías. En la época de lluvias los valores quedaron en el rango 0 a 1.5 mg L^{-1} , sin

una tendencia clara, sin embargo los valores se mantuvieron más o menos constantes a lo largo del sistema, mientras que en la época de secas las concentraciones estuvieron en el rango 0 a 3.5 mg L⁻¹, con una tendencia disminuir hacia la boca del sistema. Los valores mayores a 2 mg L⁻¹ fueron medidos en la cabecera del sistema.

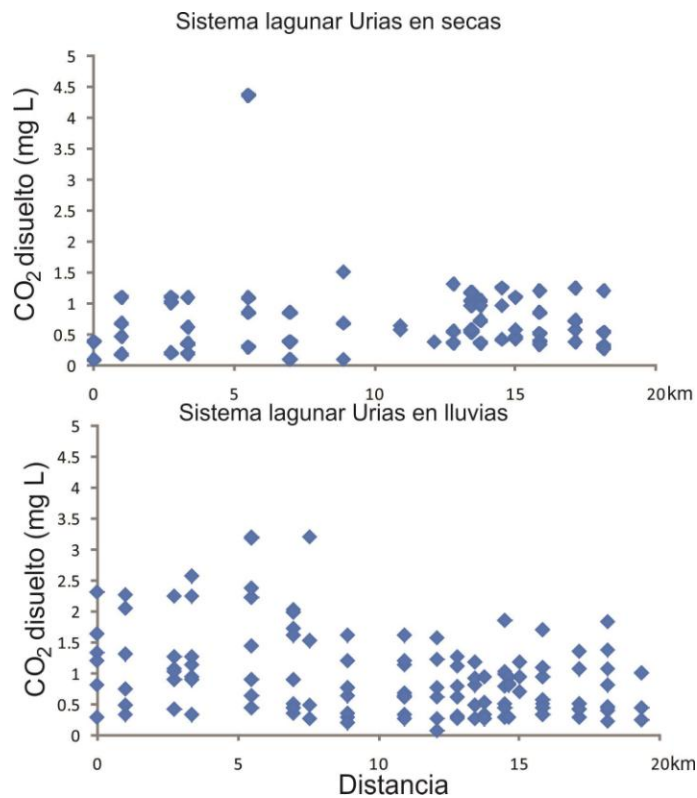


Figura 24. Variación espacial del CO₂ disuelto (mg L⁻¹) en el sistema lagunar Urías durante un ciclo de muestreo 2009-2010. Distancia en km desde la cabecera del sistema hacia la boca.

6.3. Contenido de carbono en macroalgas

En general, el contenido de carbono (% peso seco) de las macroalgas registró una alta variabilidad (10 a 50%), siendo ligeramente mayor en la costa continental (Figura 25). De acuerdo a la latitud, la menor variabilidad se registró en la latitud 23° de la costa peninsular con menos del 25%, mientras que en esta misma latitud pero en la costa continental los valores estuvieron por debajo de 50%. Esta diferencia se relaciona con el mayor número de especímenes

recolectados en el sistema lagunar Urías ubicado en la costa continental. De acuerdo con las regiones, la macroalgas de la región norte obtuvieron el mayor valor ($25.72 \pm 8.16\%$), y el menor en la región centro ($22.34 \pm 6.46\%$). Mientras que en los grupos taxonómicos, Chlorophyta obtuvo $31.18 \pm 5.87\%$, seguido de Rhodophyta $26.90 \pm 6.0\%$ y Phaeophyta $25.23 \pm 8.33\%$. Los valores promedio extremos se obtuvieron para las Rhodophyta *Gelidium* sp. con $34.22 \pm 4.91\%$, y el mínimo fue para la especie *Ahnfeltiopsis* sp. con $11.53 \pm 12.83\%$, ambas especies fueron recolectadas en la región norte (Anexo 12).

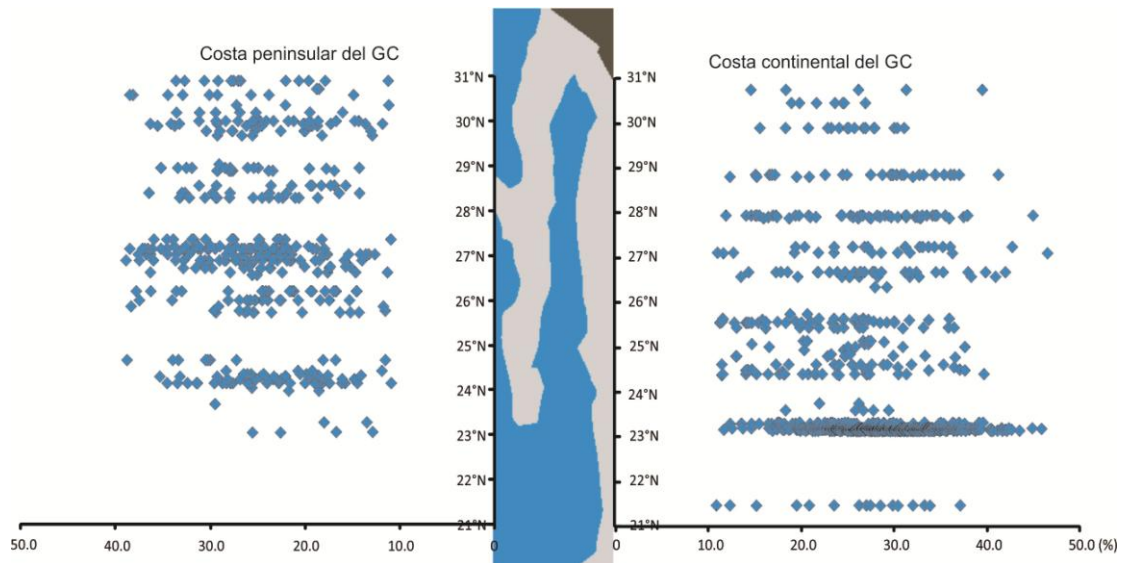


Figura 25. Contenido de carbono (%) en macroalgas del Golfo de California en las diferentes costas (peninsular y continental).

6.4. Análisis general de $\delta^{13}\text{C}$ de macroalgas recolectadas a lo largo del Golfo de California

En general, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas recolectadas en el GC en este estudio, variaron de -34.61‰ a -2.19‰ , estos valores correspondieron a *Schizymenia pacifica* (Rhodophyta) y *Colpomenia tuberculata* (Phaeophyta), respectivamente. El valor promedio mínimo por especie correspondió a *Schizymenia pacifica* ($-33.79 \pm 1.16\text{‰}$) y el máximo para *Amphiroa* sp.

(-6.47±1.10‰). De acuerdo a los grupos taxonómicos, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de la división Chlorophyta variaron de -33.68‰ a -4.05‰ (-16.80±4.96‰), para Phaeophyta de -32.28‰ a -2.19‰ (-13.14±4.81‰) y para Rhodophyta de -34.61‰ y -4.55‰ (-18.59±5.42‰) (Tabla 7). El análisis estadístico mostró diferencias significativas entre los tres grupos taxonómicos ($p < 0.005$).

Tabla 7. Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ por grupo taxonómico de macroalgas recolectadas en este estudio

Grupos Taxonómicos		$\delta^{13}\text{C}$ (‰)		
División	N	Promedio±ds	C.V. (%)	Mediana
Chlorophyta	681	-16.80±4.96 ^b	30.5	-15.983
Rhodophyta	709	-18.56±5.42 ^a	29.97	-17.322
Phaeophyta	336	-13.01±4.81 ^c	37.32	-12.983

a<b<c.

Con el fin de reducir la variabilidad en la señal $\delta^{13}\text{C}$ de las macroalgas recolectadas en sitios con condiciones ambientales contrastantes como las que presentan las lagunas costeras (e.j. variaciones de salinidad, temperatura y pH), se analizaron por separado las macroalgas registradas en el ambiente marino de ambas costas (peninsular y continental, latitud 21°N a 31°N) y del ambiente lagunar que correspondió a las lagunas costeras ubicadas en la costa continental (latitud 23°N a 26 °N).

6.5. Análisis del $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas del ambiente marino y su variación latitudinal

El rango de variabilidad de la señal $\delta^{13}\text{C}$ de las macroalgas del ambiente marino fue amplio (-34.61‰ a -2.19‰), el mayor porcentaje de macroalgas registró valores por encima de -20‰ en ambas costas y únicamente algunos especímenes de algas rojas (e.g. *Gigartina* sp., *Schizymenia pacífica* y *Halymenia* sp.) registraron valores $\delta^{13}\text{C} < 30$ ‰. En primer término se analizó la

variabilidad latitudinal basada en regiones ficoflorísticas que de acuerdo a Espinoza-Avalos, (1994), la flora del GC ha sido agrupada en tres regiones que coinciden con las características oceanográficas descritas para el GC (Roden y Groves, 1959). En la Tabla 8 se muestra que las señales $\delta^{13}\text{C}$ por regiones no mostraron un patrón latitudinal para Chlorophyta y Rhodophyta, pero sí para Phaeophyta con un aumento de norte a sur, además, se observó que las señales $\delta^{13}\text{C}$ fueron más altas para Chlorophyta ($-12.83\pm 3.03\text{‰}$) en la región norte, y para Rhodophyta ($-13.46\pm 3.36\text{‰}$) y Phaeophyta ($-11.50\pm 4.07\text{‰}$) en la región sur. El análisis estadístico entre taxas mostró diferencias significativas ($p < 0.001$) entre las regiones ficoflorísticas. Por ejemplo, Rhodophyta fue significativamente menor al resto de los taxas en la región norte, mientras que Phaeophyta fue mayor en la región central ($p < 0.001$, Anova de dos vías) (Tabla 8, Anexo 12).

Tabla 8. Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) por grupo taxonómico de macroalgas marinas a través de las regiones ficoflorísticas recolectadas en este estudio.

Región	n	Chlorophyta	n	Rhodophyta	n	Phaeophyta
Norte	51	$-12.83\pm 3.03^{c,d}$	115	$-14.71\pm 4.46^{a,b}$	104	$-13.23\pm 3.12^{c,d}$
Central	100	$-15.07\pm 2.41^{a,b,c}$	113	-16.15 ± 4.08^a	128	-12.47 ± 4.0^d
Sur	63	$-14.91\pm 3.32^{a,b,c}$	75	$-13.46\pm 3.36^{b,c,d}$	58	-11.50 ± 4.07^d
Global	214	-14.51 ± 2.96^d	303	-14.94 ± 4.18^d	290	-12.52 ± 0.02^a

Diferentes letras indican diferencias significativas $a < b < c < d$.

En el caso del ambiente marino se analizaron por separado los grupos taxonómicos por divisiones y géneros, en este último taxón se consideraron los géneros más representativas a lo largo del GC, debido a la dificultad de comparar a nivel de especie la flora de las tres regiones ficoflorísticas. Finalmente, se compararon estas señales con las de otras macroalgas de otras latitudes del mundo.

6.5.1. División Chlorophyta

La variabilidad de la señal isotópica de carbono en las algas verdes analizadas en ambas costas del GC fue alta ($\approx 20\%$), con valores de -25.92% a -6.60% (Figura 26). En la costa peninsular la variación fue de -19.56% a -7.10% . Los especímenes con un $\delta^{13}\text{C} > -10\%$ se encontraron a partir de la latitud 27°N hacia el norte, en cambio en la costa continental, la variación fue ligeramente menor de -25.92% a -7.10% , con valores $\delta^{13}\text{C} > -10\%$ en la latitud 23°N y 28°N , sin ninguna tendencia.

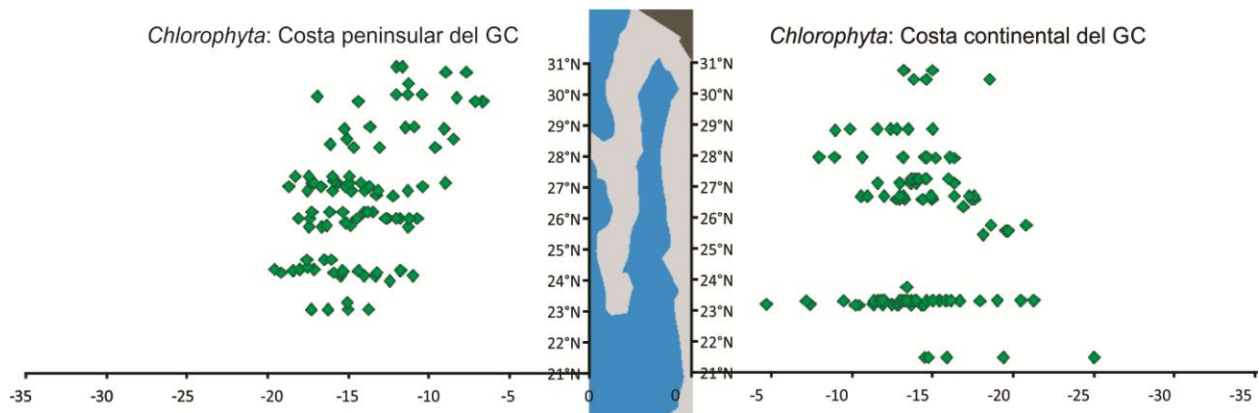


Figura 26. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) del taxón Chlorophyta por costas recolectadas en el ambiente marino a lo largo del Golfo de California

Para probar diferencias significativas en la señal $\delta^{13}\text{C}$ latitudinalmente, fue necesario agrupar la señal isotópica de los especímenes a nivel de cada latitud juntando los valores de ambas costas para aumentar el número de observaciones. La Figura 27 muestra los valores promedio $\delta^{13}\text{C}$ para Chlorophyta, la menor señal ($-18.43 \pm 5.02\%$) se encontró en la latitud 21°N , mientras que la mayor ($-12.39 \pm 3.77\%$) correspondió a la latitud 30°N . No se observó ningún patrón en función del aumento de la latitud a lo largo del GC, aunque sí se registraron algunas diferencias significativas de las señales isotópicas entre latitudes. Por ejemplo; la latitud 21°N fue significativamente menor a las latitudes 29° , 30° y 31°N , mientras que la latitud 25°N fue significativamente mayor que las latitudes 23° , 26° , 28° , 29° , 30° y 31°N (Anova de una vía, $p < 0.001$) (Anexo 14).

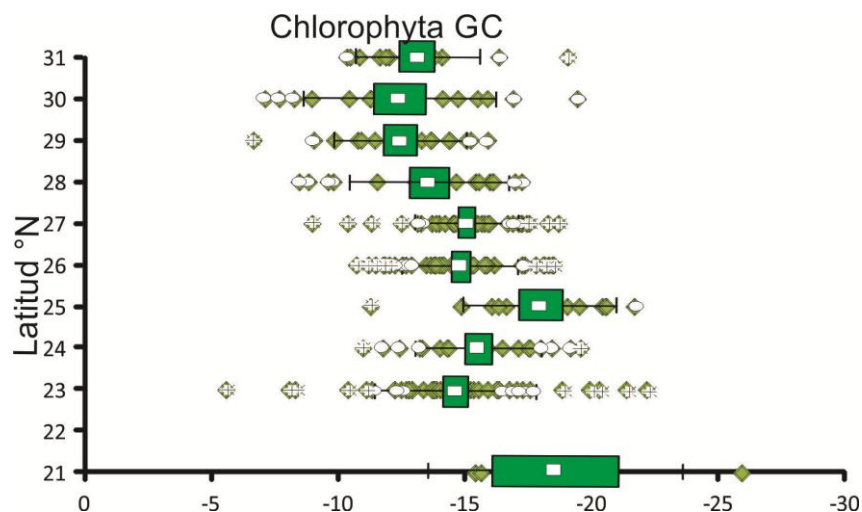


Figura 27. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) del taxon Chlorophyta recolectadas a lo largo del GC en el ambiente marino. El cuadro indica el valor promedio para cada latitud $^\circ\text{N}$.

Finalmente se analizó la variabilidad isotópica latitudinal en el género *Ulva* que fue el más representativo de este grupo con 10 especies y se compararon solamente las que se recolectaron

en la época de secas en el ambiente marino. Las especies recolectadas en la costa peninsular registraron una menor variabilidad en su señal isotópica (-19.56‰ a -7.10‰) con respecto a la costa continental (25.92‰ a -6.60‰). Sin embargo, de acuerdo al gradiente latitudinal no se observó una tendencia clara, ya que al comparar cada latitud por costa se observaron diferencias debido a que en algunos sitios el número de especímenes recolectados fue bajo (Figura 28), por lo cual se agruparon las señales de cada latitud incluyendo las dos costas.

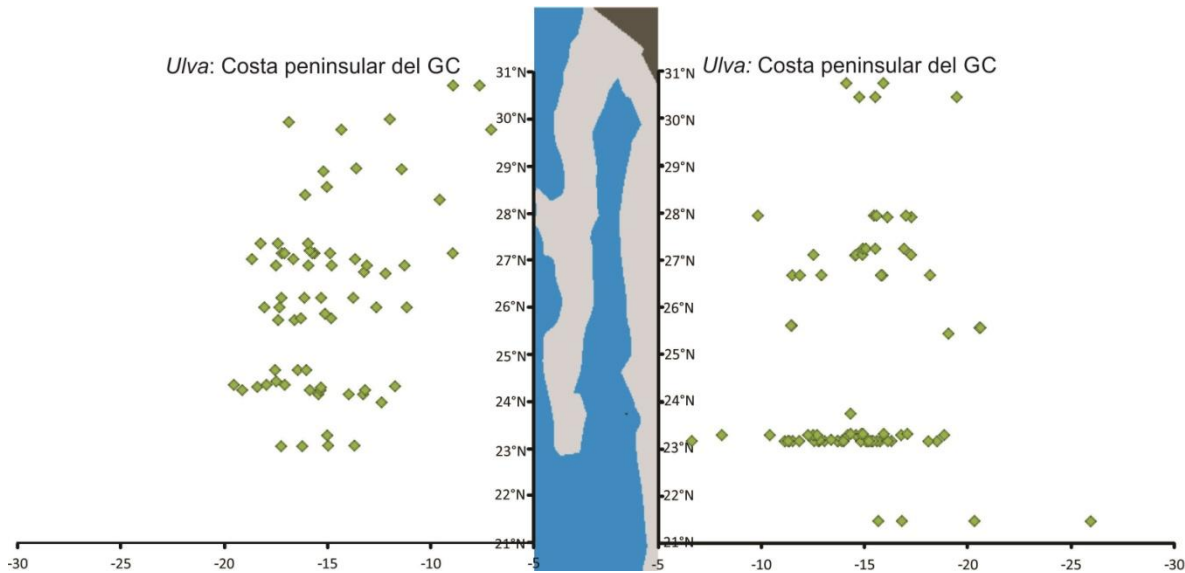


Figura 28. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) del género *Ulva* recolectadas a lo largo del GC en época de secas en ambiente marino.

Una vez agrupadas las señales $\delta^{13}\text{C}$ de los especímenes de las dos costas por cada latitud, se compararon entre latitudes. La Figura 29 muestra el $\delta^{13}\text{C}$ promedio para cada latitud, el máximo se encontró en la latitud 29°N ($-12.35 \pm 3.25\text{‰}$), mientras que el mínimo se registró en la latitud 21°N ($-19.65 \pm 4.62\text{‰}$), siendo esta última significativamente mayor que 23°, 26°, 29°, 30°N (Anova una vía, $p < 0.001$). Asimismo la latitud 29°N fue significativamente mayor que la latitud 25°N (Anexo 15).

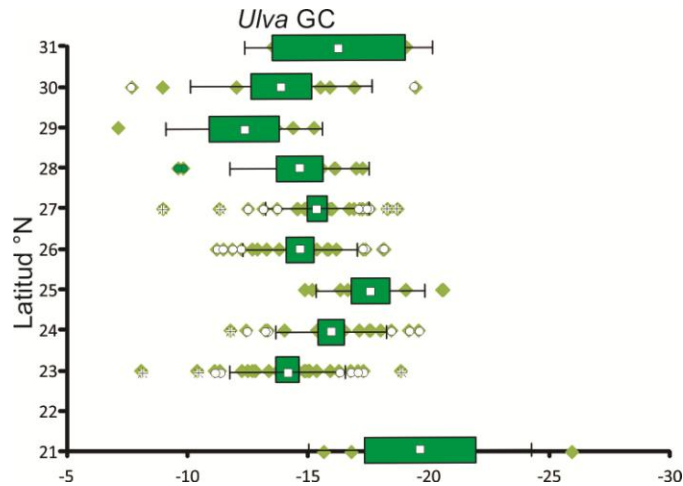


Figura 29. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) del género *Ulva*:(a) recolectadas a lo largo del GC en época de secas en ambiente marino. El cuadro indica el valor promedio para cada latitud °N.

6.5.2. División Rhodophyta

La señal isotópica $\delta^{13}\text{C}$ de las algas rojas registró una alta variabilidad ($\approx 30\%$) en el rango -34.61‰ a -5.65‰ (Figura 30), registrados en la costa peninsular. Sin embargo, a pesar de que en la costa peninsular se alcanzaron los valores más negativos, la mayoría de los especímenes aquí recolectados registraron valores entre -20‰ y -10‰, al igual que en la costa continental donde la variabilidad fue menor (-26.16‰ a -6.38‰). Tampoco en este grupo taxonómico se observó una tendencia clara en el cambio de señal con respecto a la latitud, por lo que se agruparon las señales $\delta^{13}\text{C}$ de cada latitud incluyendo las dos costas, como lo muestra la Figura 31 donde se aprecia que el mayor promedio se encontró en la latitud 23°N ($-12.75 \pm 3.30\%$), y el menor en la latitud 25°N ($-20.47 \pm 5.74\%$). La latitud 28°N presentó la mayor variabilidad con valores en el rango -35‰ a 5‰. Se registraron diferencias significativas entre la latitud 25°N con 21°, 23°, 24° y 29°N ($p < 0.001$) (Anexo 16).

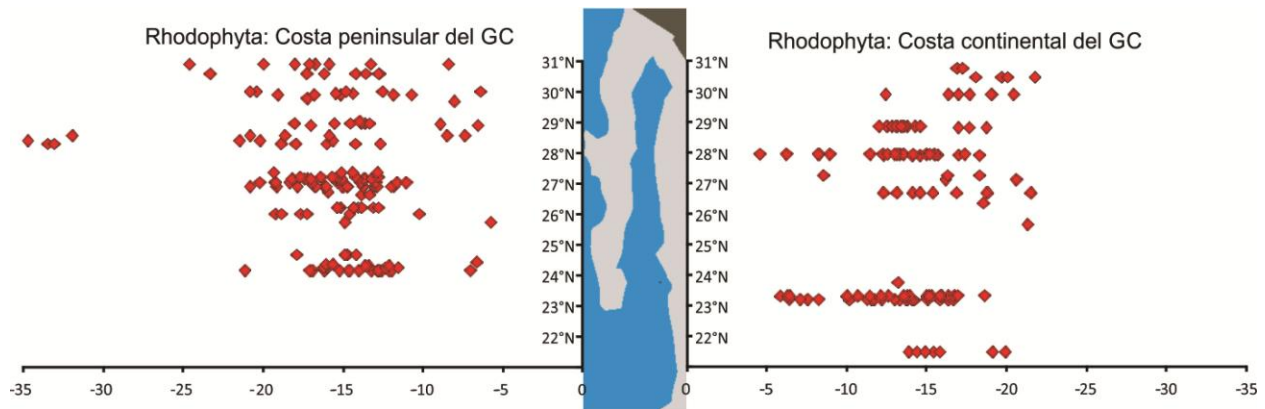


Figura 30. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) del taxon Rhodophyta recolectadas a lo largo del GC en época de secas en ambiente marino.

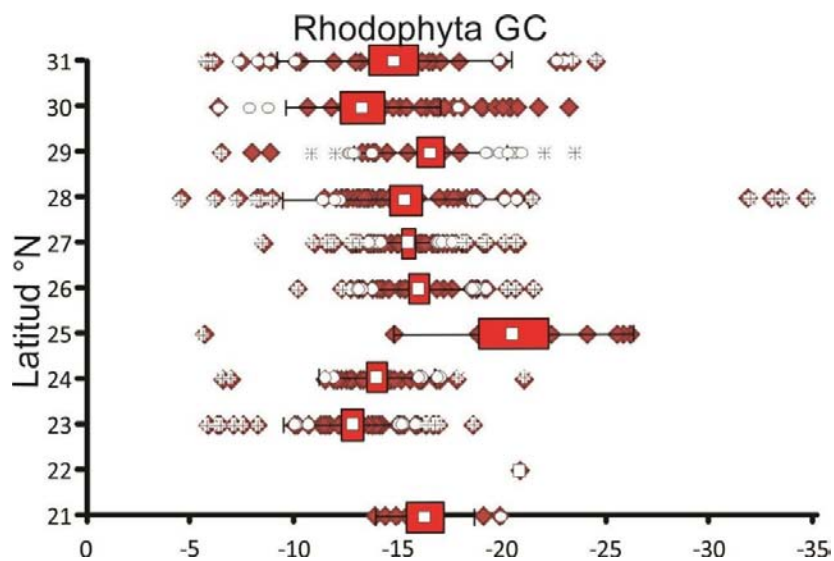


Figura 31. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) del taxon Rhodophyta recolectadas a lo largo del GC en el ambiente marino. El cuadro indica el valor promedio para cada latitud °N.

El género representativo fue *Gracilaria* con ocho especies distribuidas desde las latitudes 21°N hasta 30°N (Figura 32). Se analizó la variabilidad latitudinal y se observó que en especímenes de la costa peninsular la señal $\delta^{13}\text{C}$ varió de -23.3‰ a -8.81‰ mientras que en la costa continental

el rango fue ligeramente menor, variando de -26.76‰ a -12.22‰. No se observó una tendencia clara en la variación de la señal isotópica en función de la latitud, por lo cual se agruparon las señales en cada latitud de ambas costas (Figura 33) y se compararon estadísticamente.

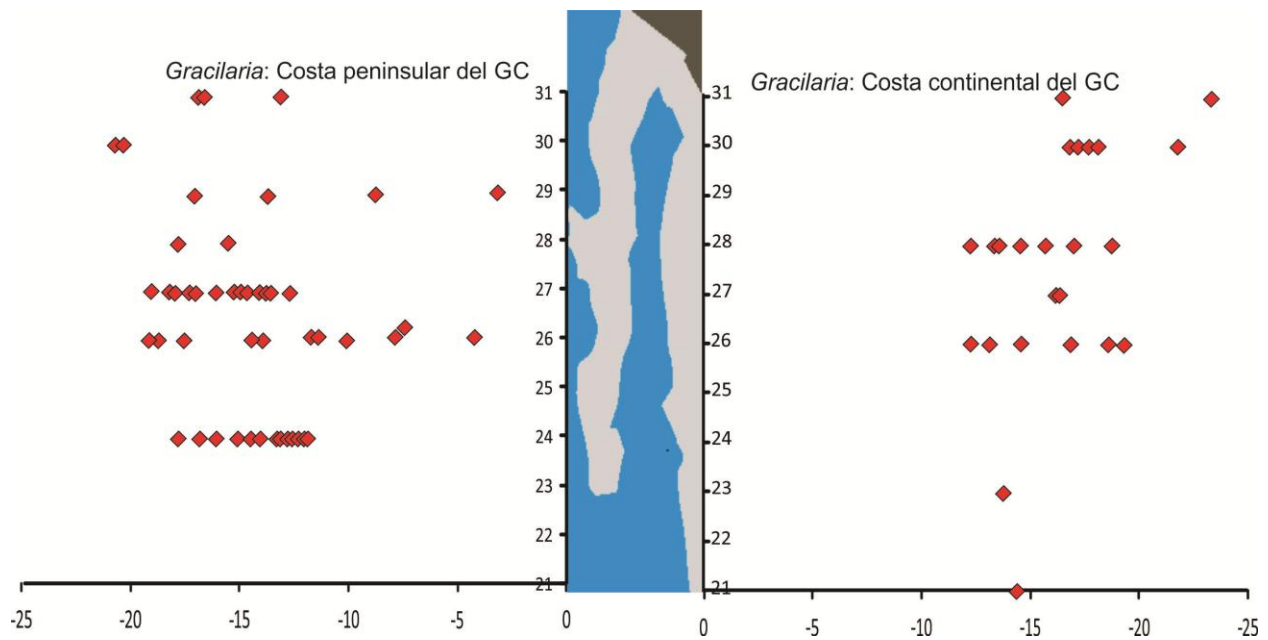


Figura 32. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) del taxon Rhodophyta recolectadas a lo largo del GC en el ambiente marino. El cuadro indica el valor promedio para cada latitud °N.

Los promedios máximo y mínimo se encontraron en la latitud 29°N (-13.24±4.18‰) y 30°N (-18.93±1.94‰), respectivamente. El comparativo estadístico (Anova, una vía) mostró que especímenes de la latitud 30°N fueron significativamente menores a los de la latitud 24°N y 27°N ($p=0.003$) (Anexo 17).

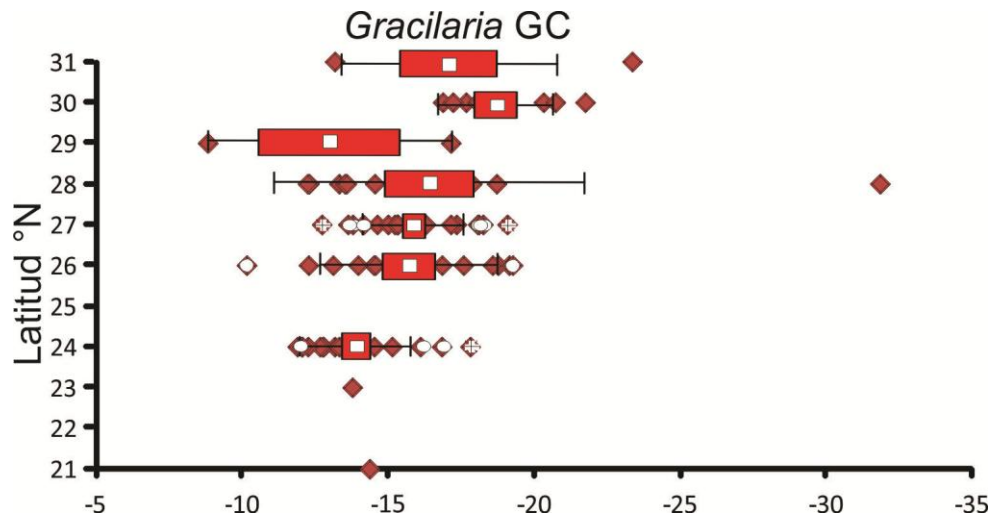


Figura 33. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) del género *Gracilaria* recolectadas a lo largo del GC en ambiente marino. El cuadro indica el valor promedio para cada latitud °N.

6.5.3. División Phaeophyta

Las señales isotópicas de las algas cafés registraron también una alta variabilidad, similar a la encontrada en las algas verdes ($\approx 19\%$) con valores entre -21.50% y -2.19% y registrados en especímenes del ambiente marino de la costa peninsular (Figura 34). En la costa continental el rango de variación fue de -15.02% a -5.92% . Al igual que en algas verdes y rojas en este grupo taxonómico tampoco se observó un patrón latitudinal en las señales $\delta^{13}\text{C}$ a pesar de que el número de especímenes fue mayor en la costa peninsular. Para analizar más detalladamente esta variabilidad se agruparon las señales isotópicas por cada latitud.

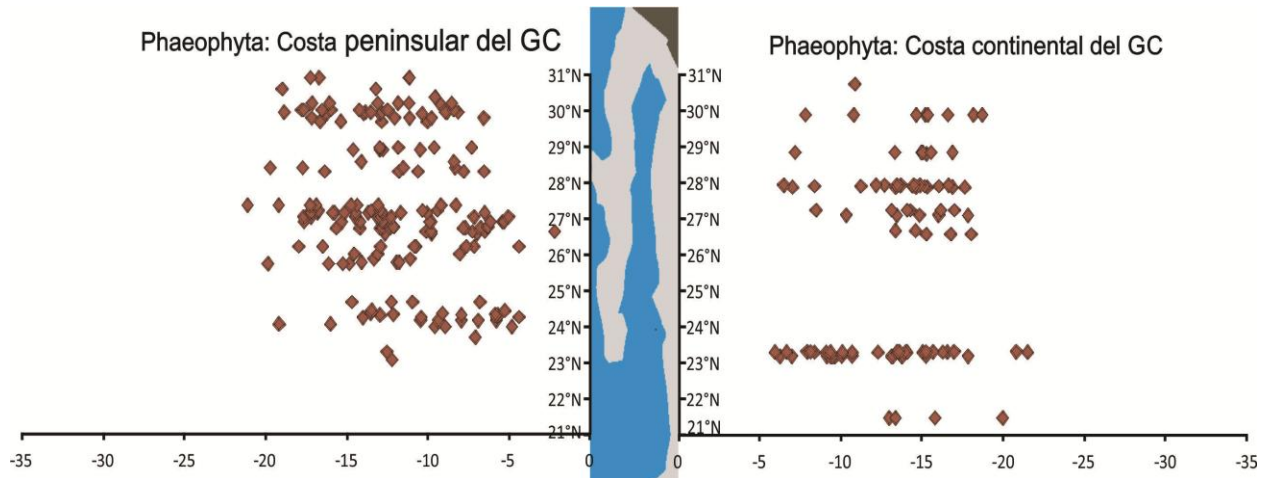


Figura 34. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) del taxon Phaeophyta por costas recolectadas a lo largo del GC en época de secas en ambiente marino.

Una vez agrupadas las señales en cada latitud incluidas las dos costas (Figura 35), se observó que la latitud 21°N presentó el menor promedio con $-15.53 \pm 3.21\%$ mientras que la latitud 23°N presentó el mayor con $-9.78 \pm 3.84\%$, siendo este último significativamente mayor que las latitudes 21°N, 23°N y 25°N (Anova de una vía, $p=0.030$) (Anexo 18).

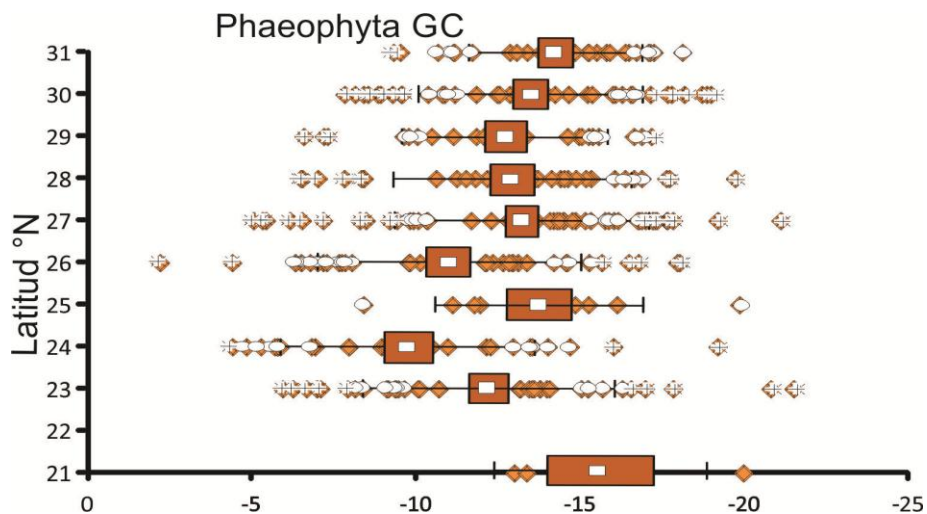


Figura 35. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) del taxon Phaeophyta recolectadas a lo largo del GC en ambiente marino. El cuadro indica el valor promedio para cada latitud °N

En el grupo Phaeophyta, se registraron dos géneros representativos, *Colpomenia* y *Sargassum* recolectados en la época de secas en el ambiente marino desde la latitud 23°a 30°N y 23°a 31°N, respectivamente (Figura 36). El género *Colpomenia* estuvo representando por cuatro especies (*C. ramosa*, *C. tuberculata*, *C. sinuosa* y *Colpomenia* sp.). La variación de la señal isotópica $\delta^{13}\text{C}$ en especímenes de *Colpomenia* recolectados en la costa peninsular varió de -19.18‰ a -2.19‰, mientras que en la costa continental la variación fue menor de -15.02‰ a -5.92‰. Es probable que esta baja variabilidad en las señales registradas en esta costa se relacione con el número reducido de especímenes recolectados como se muestra en la Figura 37 entre las latitudes 23°-26°N donde se observa ausencia de especímenes.

El género *Sargassum* quedó representado por ocho especies que mostraron una variabilidad menor a *Colpomenia* (13‰) en el rango -21.10‰ a -7.94‰ en la costa peninsular, mientras que en la costa continental la variabilidad fue muy similar ($\approx 9\%$) entre ambos géneros, pero con valores más negativos en especímenes de *Sargassum* (-18.70‰ a -9.51‰). Al igual que *Colpomenia* se registró ausencia de especímenes de *Sargassum* entre las latitudes 24° y 26°N de la costa continental. Este hallazgo es de esperarse debido a que este género ha sido escasamente reportado para la parte sur de la costa continental del Golfo de California y su mayor abundancia ha sido registrada para la costa peninsular (Suárez del Castillo *et al.*, 2013).

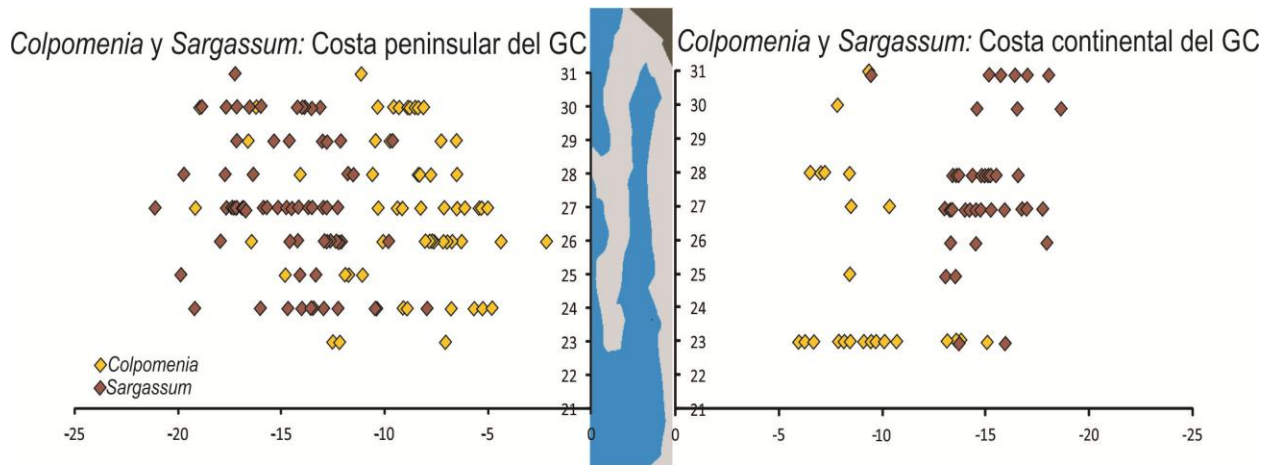


Figura 36. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) de los géneros *Colpomenia* y *Sargassum* por costas recolectadas a lo largo del GC en ambiente marino.

Al agrupar las señales isotópicas de los especímenes recolectados por cada latitud, se observó que la señal $\delta^{13}\text{C}$ por latitud para los especímenes del género *Colpomenia* mostraron el mayor promedio en la latitud 23°N ($-7.29 \pm 2.18\text{‰}$) y el menor a los 24°N ($-11.61 \pm 2.30\text{‰}$), en tanto que en *Sargassum* el mayor promedio se registró en la latitud 24°N con $-13.44 \pm 3.02\text{‰}$, y el menor en la latitud 30°N ($-15.75 \pm 2.00\text{‰}$) (Figura 37). El análisis estadístico mostró diferencias significativas entre los especímenes de *Colpomenia* de la latitud 25°N con 24° y 26°N (Anova de una vía, $p=0.021$) (Anexo 18), y sin diferencias significativas entre las latitudes para el género *Sargassum* (Anova de una vía, $p=0.087$) (Anexo 19).

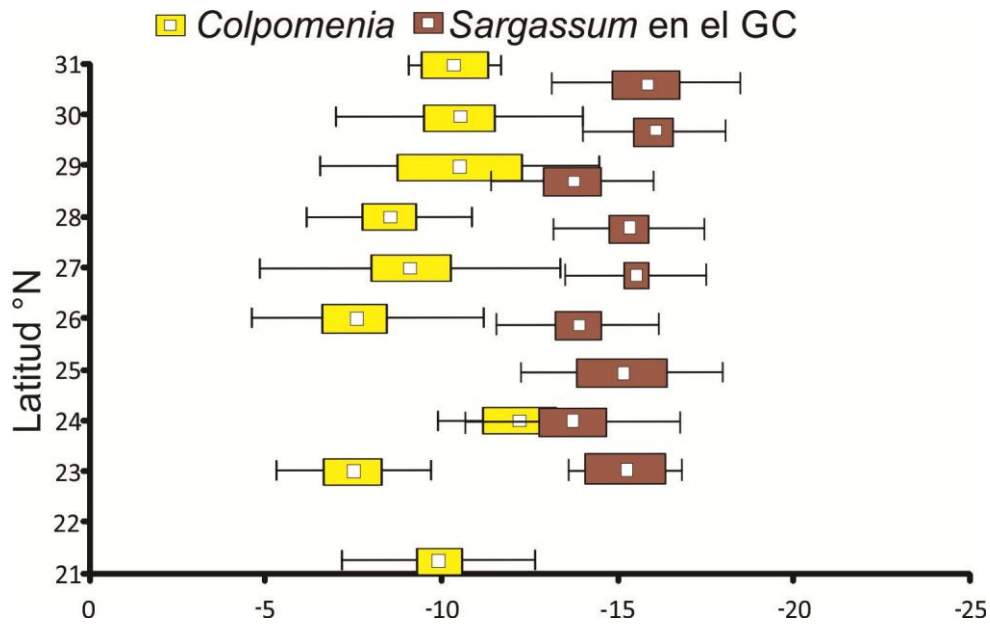


Figura 37. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) de los géneros *Colpomenia* y *Sargassum* recolectadas a lo largo del GC en ambiente marino. El cuadro indica el valor promedio para cada latitud °N.

6.5.4. Comparación de las señales $\delta^{13}\text{C}$ entre grupos taxonómicos de macroalgas del Golfo de California con otras latitudes del mundo

En la Figura 38 se muestra un análisis comparativo entre los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ entre las macroalgas distribuidas en el Golfo de California y las de de otras regiones del mundo. Para ello, se consideraron todas las especies que se han analizado en ambos hemisferios, y aunque la distribución de las especies encontradas en el Golfo de California se distribuyen de la latitud 21°N a 31°N, es de esperarse una alta variabilidad en función del decremento de la temperatura que tiene un efecto sobre la difusión del CO_2 y en consecuencia se esperarían valores más negativos a altas latitudes de ambos hemisferios.

En este sentido, se observó una alta variabilidad ($\approx 29\%$) en algas de la división Chlorophyta de -33% a -2.47% entre las especies de los dos hemisferios. El mayor promedio se registró en la latitud 29°N con $-12.00 \pm 3.07\%$, mientras que el menor en el hemisferio sur en la latitud 31°S ($-28.80 \pm 2.48\%$). Las señales $\delta^{13}\text{C}$ de macroalgas del hemisferio norte (38°N a 58°N) variaron de -29.7% a -5.57% (promedio $-18.31 \pm 0.76\%$ a $-13.90 \pm 2.27\%$ respectivamente), mientras que las del hemisferio sur variaron de -33% a -2.47% (promedio -28.80% a $-15.17 \pm 3.01\%$, respectivamente), quedando más empobrecidas en su señal a las registradas en este estudio con una variación de -25.92% a -6.60% (promedio $-17.78 \pm 3.06\%$ a $-12.0 \pm 3.07\%$ respectivamente). Se compararon estadísticamente las señales entre las diferentes latitudes y se observaron algunas diferencias significativas. Por ejemplo, la latitud 38°N fue significativamente menor a la latitud 29°N , 30°N , y 31°N ($p < 0.005$), así como la latitud 25°N fue significativamente menor que 23°N , 26°N y 27°N (Anexo 20).

En cuanto a la variabilidad de los especímenes de la división Rhodophyta el rango de variación fue de -38% a -5% ($\approx 33\%$ de variabilidad), el valor promedio máximo se registró en el hemisferio norte (33°N) con $-17.41 \pm 9.48\%$ y el mínimo en el hemisferio sur (64°S) con $-28.70 \pm 6.41\%$. En el hemisferio norte las señales promedio variaron de $-25.18 \pm 7.38\%$ a $-17.41 \pm 9.48\%$, en tanto en el sur la variación fue de $-28.70 \pm 6.41\%$ a $21.17 \pm 7.21\%$, quedando estos valores más empobrecidos que los del hemisferio norte pero aún más que los registrados en este estudio ($-20.47 \pm 5.74\%$ a $-13.91 \pm 2.77\%$). El análisis estadístico mostró que los especímenes de las latitudes 52°N y 62°N fueron significativamente menores a los de las latitudes 23°N , 24°N , 26°N , 27°N , 28°N , 29°N y 31°N ($p < 0.050$). En general los valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ más negativos se encontraron en macroalgas del hemisferio sur y en las latitudes superiores del hemisferio norte (Figura 38, Anexo 21).

Por otro lado, en las macroalgas de la división Phaeophyta, la señal varió de -28.91‰ a 2.19‰ (26.7‰ de variabilidad), el valor promedio máximo se registró en el hemisferio norte (38°N) con $-8.44 \pm 1.47\%$ y el mínimo en el hemisferio sur (62° S) con $-21.62 \pm 6.37\%$. En el hemisferio norte las señales promedio variaron de $-18.71 \pm 2.42\%$ a $-8.44 \pm 1.47\%$, en tanto en el sur la variación fue de -21.62 ± 6.37 a $-13.50 \pm 3.20\%$, quedando estos valores más empobrecidos que los del H. norte pero aún más que los registrados en este estudio ($-14.26 \pm 2.64\%$ a $-9.78 \pm 3.84\%$). El análisis estadístico sí mostró diferencias significativas entre latitudes (Anova de una vía, $p < 0.05$). Por ejemplo, el $\delta^{13}\text{C}$ de especímenes de la latitud 38°N fueron significativamente menores a los de latitudes más altas del hemisferio norte (43°N, 50°N, 56°N y 57°N), así como de la latitud 46°S significativamente menor a latitudes 62°S y 64°S (Figura 38, Anexo 22).

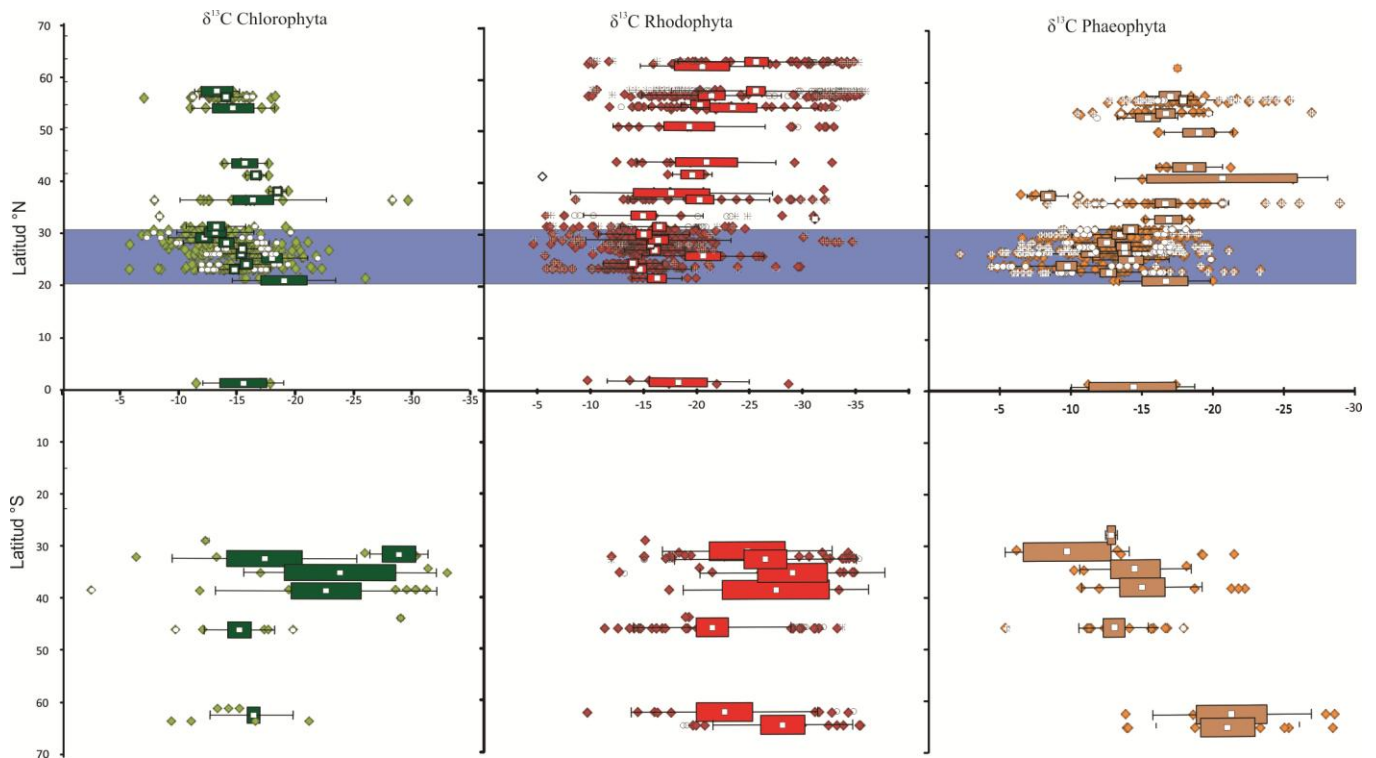


Figura 38. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ de Chlorophyta, Rhodophyta y Phaeophyta con otras regiones del mundo. El color azul indica la señal $\delta^{13}\text{C}$ de las macroalgas de este estudio. El

cuadro indica el valor promedio para cada latitud °N. Los valores $\delta^{13}\text{C}$ de otras latitudes fueron tomados de: Fry *et al.*, 1984; Fisher y Wiencker, 1992; Dunton, 2001; Wang y Yee, 2001; Raven *et al.*, 2002, Kevekordes, 2006; Mercado *et al.*, 2009, Carvalho y Eyre, 2011; Marconi *et al.*, 2011.

6.6. Variación del $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas en los diferentes hábitats del ambiente marino

Para probar diferencias entre el $\delta^{13}\text{C}$ de las macroalgas con respecto al hábitat donde fueron recolectadas se clasificaron en tres grupos; aquellas macroalgas que se encontraban en el intermareal y que en alguna hora del día quedaban eventualmente expuestas a la atmósfera por las variaciones diurnas de pleamar y bajamar (descritas como eventualmente expuestas), un segundo grupo aquellas macroalgas que se encontraban sobre pozas de marea, y un tercer grupo aquellas macroalgas que se encontraron completamente sumergidas.

De manera general se compararon todos los especímenes recolectados en este estudio en el ambiente marino, se observó una alta variabilidad entre las señales de las macroalgas sumergidas (-34.61‰ a -6.06‰) y en las eventualmente expuestas (-25.92‰ a -2.19‰) (Figura 39). Las sumergidas registraron la señal promedio más baja (-15.27±3.63‰), mientras que las de pozas de marea la mayor (-12.72±3.41‰). El hábitat de macroalgas sumergidas fue significativamente menor que el hábitat de eventualmente expuestas y pozas de marea ($p < 0.001$) (Anexo 23).

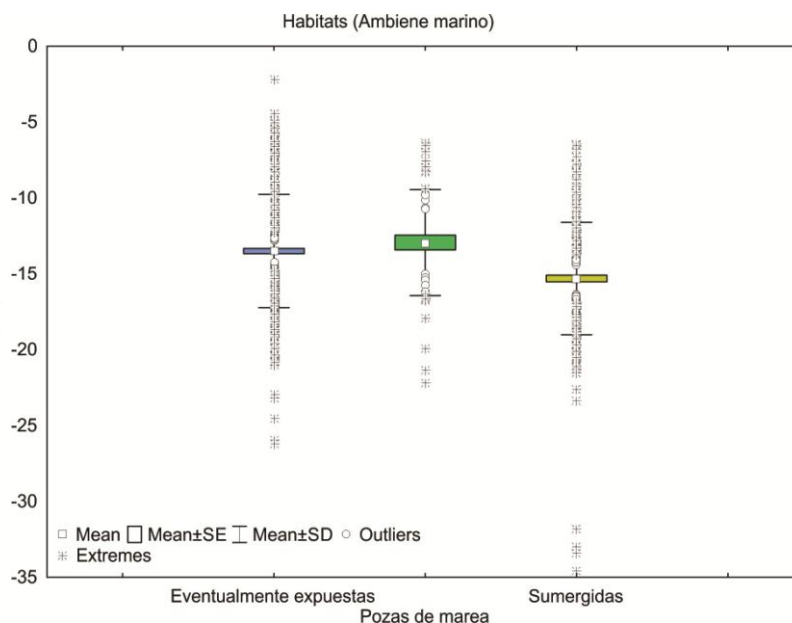


Figura 39. Comparativo entre macroalgas recolectadas en el ambiente marino en diferentes hábitats (eventualmente expuestas, pozas de marea y sumergidas).

6.6.1. Variación interespecifica del $\delta^{13}\text{C}$ en los géneros más representativos del GC (*Ulva*, *Gracilaria*, *Colpomenia* y *Sargassum*)

Se realizaron comparaciones entre los cuatro géneros más abundantes y sus respectivas especies recolectados en diferentes hábitats de las regiones ficoflorísticas. Los géneros *Gracilaria* y *Sargassum* predominaron en hábitats sumergidos, mientras que los géneros *Colpomenia* y *Ulva* en el hábitat eventualmente expuesto. El análisis comparativo (Anova de dos vías) del $\delta^{13}\text{C}$ de las 29 especies reveló que no hubo diferencias significativas ($p > 0.05$) entre la misma especie colectada en las diferentes regiones ficoflorísticas y sus correspondientes hábitats (Tabla 8). Cuando se compararon las especies de los diferentes géneros entre sí, las especies de *Colpomenia* fueron significativamente mayor a las demás especies en todas las regiones y hábitats ($p < 0.001$). La mayor señal se encontró en *C. tuberculata* en la región centro en el

hábitat sumergidas ($-7.89 \pm 1.6\%$), mientras que la menor se encontró en *Gracilaria* sp₁. en la región norte en el hábitat sumergidas ($-19.60 \pm 8.26\%$).

Cuando agrupamos los géneros, se observó para *Gracilaria* un decremento en la señal $\delta^{13}\text{C}$ en el ambiente sumergido de la región sur ($-13.69 \pm 1.6\%$) hacia la región norte ($-17.58 \pm 5.1\%$).

Tabla 9. Variación interespecifica de los géneros de macroalgas más representativos (e.j. *Colpomenia*, *Gracilaria*, *Sargassum*, y *Ulva*) del GC de acuerdo a su hábitat. Ee= Eventualmente expuestas, S= Sumergidas

Géneros/Especies	Región norte		Región centro		Región sur	
	Ee	S	Ee	S	Ee	S
Colpomenia	$-10.10 \pm 3.2(23)^d$		$-8.82 \pm 3.7(35)^d$	$-7.89 \pm 1.6(5)^d$	$-9.46 \pm 2.8(21)^d$	
<i>C. ramosa</i>			$-10.01 \pm 3.1(2)$		$-11.35 \pm 3.4(2)$	
<i>C. sinuosa</i>	$-10.34 \pm 5.0(4)^{e,d}$		$-11.13 \pm 1.4(2)$			
<i>Colpomenia</i> sp.	$-11.57 \pm 4.1(5)^d$		$-6.94 \pm 2.1(2)$		$-12.21 \pm 2.5(4)^{c,d}$	
<i>C. tuberculata</i>	$-9.53 \pm 2.6(16)^d$		$-8.71 \pm 3.9(29)^d$	$-7.89 \pm 1.6(5)^d$	$-8.47 \pm 2.4(15)^d$	
Gracilaria	$-13.40 \pm 1.5(2)$	$-17.58 \pm 5.1(17)^{a,b}$	$-15.72 \pm 3.4(6)^b$	$-15.87 \pm 1.9(31)^b$		$-13.69 \pm 1.6(12)^b$
<i>G. crispata</i>			$-11.72 \pm 2.2(2)$	$-16.41 \pm 2.0(5)^b$		
<i>G. pacifica</i>		$-16.84 \pm 0.37(3)^{a,b}$		$-16.10 \pm 2.4(3)^b$		
<i>Gracilaria</i> sp.1	$-14.53(2)$	$-19.60 \pm 8.26(4)^{a,b}$	$-16.61 \pm 0.4(2)$	$-15.03 \pm 2.2(8)^{b,c}$		$-14.16 \pm 2.7(2)$
<i>Gracilaria</i> sp.2	$-12.28(1)$		$-15.48 \pm 4.5(2)$	$-12.26(1)$		
<i>G. subsecundata</i>		$-16.73 \pm 5.05(2)$		$-16.24 \pm 2.1(5)^{a,b}$		$-12.77(1)$
<i>G. tepocensis</i>		$-17.00(1)$				$-14.14 \pm 1.3(2)$
<i>G. textorii</i>				$-16.08 \pm 1.7(3)^b$		$-14.35(1)$
<i>G. turgida</i>		$-15.84 \pm 4.2(3)^{a,b,c}$	$-12.04(1)$	$-17.13(1)$		
<i>G. vermiculophylla</i>		$-17.98 \pm 6.5(4)^{a,b}$	$-19.25(1)$	$-16.44 \pm 1.4(5)^b$		$-13.43 \pm 1.9(6)^c$
Sargassum	$-14.34 \pm 1.2(2)$	$-14.88 \pm 2.3(33)^b$	$-15.24(1)$	$-14.84 \pm 2.2(57)^b$		$-11.80 \pm 3.3(3)$

<i>S. herporhizum</i>		-13.90±2.08(4) ^c		-13.31±1.0(3) ^c		
<i>S. horridum</i>		-14.22±5.6(14) ^{b,c}		-16.01±3.1(5) ^b		
<i>S. johnstonii</i>		-15.43±1.60(6) ^{b,c}		-15.61±3.3(3) ^b		
<i>S. lapazeanum</i>		-13.70(1)		-14.62±1.7(6) ^{b,c}		
<i>S. sinicola</i>		-15.53±2.35(6) ^c		15.00±2.4(23) ^c		
<i>Sargassum sp.</i>	-14.34±1.2(2)	-14.43±2.80(9) ^c	-15.24(1)	-14.51±2.0(17) ^c		-11.80±3.3(3) ^{cd}
<i>Ulva</i>	-14.23±3.2(21)	-13.38±5.07(2)	-15.38±2.4(59)	-15.83(1)	-15.19±3.2(36)	-15.89(1)
<i>U. acanthophora</i>	-14.31±2.0(5) ^{b,c}		-16.13±1.5(17) ^b		-16.25±1.1(3) ^b	
<i>U. clathrata</i>	-16.65±0.8(2) ^b		-16.24±2.3(6) ^b			
<i>U. compressa</i>	-17.23±2.5(2) ^{a,b}		-18.45±3.0(2) ^{a,b}			
<i>U. flexuosa</i>			-15.93±1.8(6) ^b		-16.10±4.8(7) ^b	
<i>U. intestinalis</i>	-8.95(1)	-16.97(2)	-14.40±1.7(6) ^c	-15.83(1)	-16.75±2.0(6) ^b	-15.89(1)
<i>U. lactuca</i>	-12.46±3.2(6) ^{b,c}		-14.52±3.1(16) ^c		-14.18±3.3(7) ^{b,c}	
<i>U. linza</i>	-15.74±2.6(4) ^b		-17.22(1)		-13.21(1)	
<i>U. lobata</i>			-13.18±1.8(5) ^c			
<i>U. prolifera</i>	-15.50(1)		-13.60±1.9(2)			
<i>Ulva sp.</i>	-7.10(1)		-13.37±0.3(3) ^c		-15.21±3.3(7) ^{b,c}	

Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.005$, $a > b > c$

6.7. Variación climática del $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas del ambiente marino

En este ambiente sólo se compararon especímenes recolectados en épocas de secas y lluvias en la costa continental, debido a que en la costa peninsular el muestreo se hizo solo en secas. En secas se observó una alta variabilidad -34.61‰ a -2.19‰ (-14.5±3.37‰,) mientras en lluvias fue de -20.41 a -4.55‰ (-14.02±4.05‰) (Anexo 24). Se compararon las señales $\delta^{13}\text{C}$ de siete géneros que fueron recolectados en ambas épocas (*Cladophora*, *Chaetomorpha*, *Gracilaria*, *Hypnea*, *Padina*, *Sargassum* y *Ulva*), únicamente el género *Chaetomorpha* presentó diferencias

significativas entre las dos épocas ($p=0.004$), también se hicieron comparaciones en las especies *P. durvillaei* y *C. linum* recolectadas en los mismos sitios en ambas épocas y se observó que sus señales fueron ligeramente más bajas en época de secas.

6.8. Análisis de $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas del ambiente lagunar y su variación latitudinal

En el ambiente lagunar se recolectaron más del 50% del total de especímenes de este estudio, de los cuales un 20% correspondió a las latitudes 24 a 26°N de dos épocas climáticas (secas y lluvias) y el resto en la latitud 23° (laguna Urías, con colectas mensuales por un ciclo anual). La variación latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ no mostró un patrón claro como se observa en la Figura 40. Los especímenes de la latitud 23°N registraron la más alta variabilidad -34.44‰ (*Bostrychia radicans*) a -4.01‰ (*Ulva expansa*) lo cual se relaciona con el mayor número de especímenes recolectados en este sitio como resultado de la intensidad del muestreo. Además en esta latitud las algas verdes obtuvieron las señales más altas. Sin embargo, en las latitudes del centro (lagunas AEP y SMR) donde la flora fue similar en un 60% (Figura 40), la señal $\delta^{13}\text{C}$ del mayor número de especímenes registró valores entre -25 a -15‰, mientras que en los especímenes de la latitud 25°N (Ohuira) los especímenes del grupo Phaeophyta registraron las señales más altas y las de grupo Phaeophyta las más bajas, el rango de variabilidad fue más similar a la latitud 24° (Altata Ensenada del Pabellón) a pesar de que la similitud florística entre estas dos latitudes fue menor a 30%.

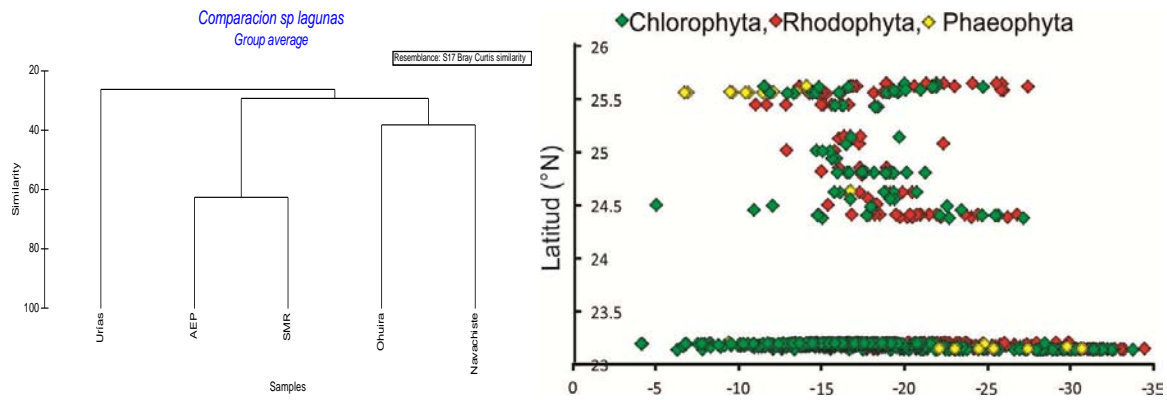


Figura 40. Dendrograma y distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ de macroalgas de los tres taxas en las lagunas costeras de Sinaloa.

6.9. Variación climática del $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas del ambiente lagunar

Se analizaron por separado los tres grupos taxonómicos de macroalgas por épocas climáticas (Figura 41). Los especímenes de Chlorophyta variaron de -32.38‰ a -8.18‰ en época de lluvias y de 33.68‰ a -4.05‰ en la de época de secas. En cambio en Rhodophyta y Phaeophyta se observó una variabilidad muy similar entre ambas épocas climáticas (de -34.40‰ a -9.45‰) a pesar del reducido número especímenes de feofitas.

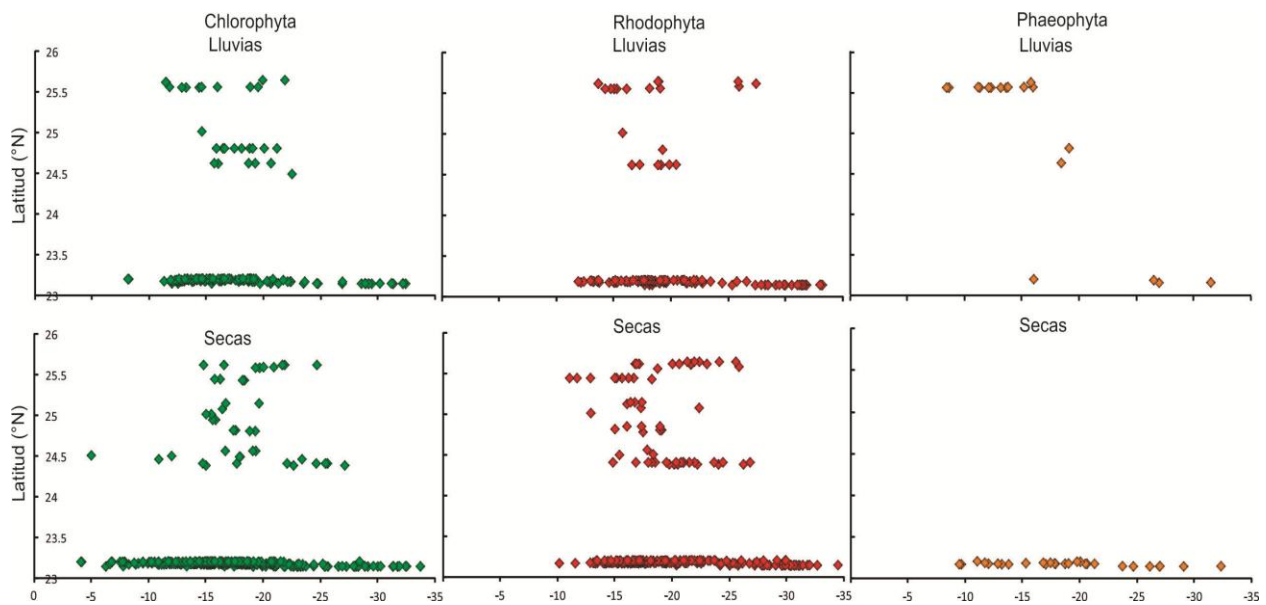


Figura 41. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) de Chlorophyta, Rhodophyta y Phaeophyta en las lagunas costeras en las diferentes épocas climáticas.

Se analizaron latitudinalmente y entre épocas climáticas los dos géneros representativos, *Ulva* y *Gracilaria*. El género *Ulva* (Figura 42a) se encontró distribuido en todas las lagunas estudiadas en la época de lluvias pero con diferencias en sus señales $\delta^{13}\text{C}$ de -22.45‰ a -11.40‰ en las lagunas del norte y de -26.83‰ a -8.10‰ en Urías, probablemente debido al muestreo con mayor intensidad en este sitio. En época de secas su distribución se redujo a dos lagunas (Urías y Altata-Ensenada del Pabellón), con señales de -25.60‰ a -4.05‰. Contrariamente el género *Gracilaria* (Figura 42b) se limitó a dos lagunas costeras en la época de lluvias y en todas las lagunas en la época de secas con una señal isotópica de -31.77‰ a -13.35‰.

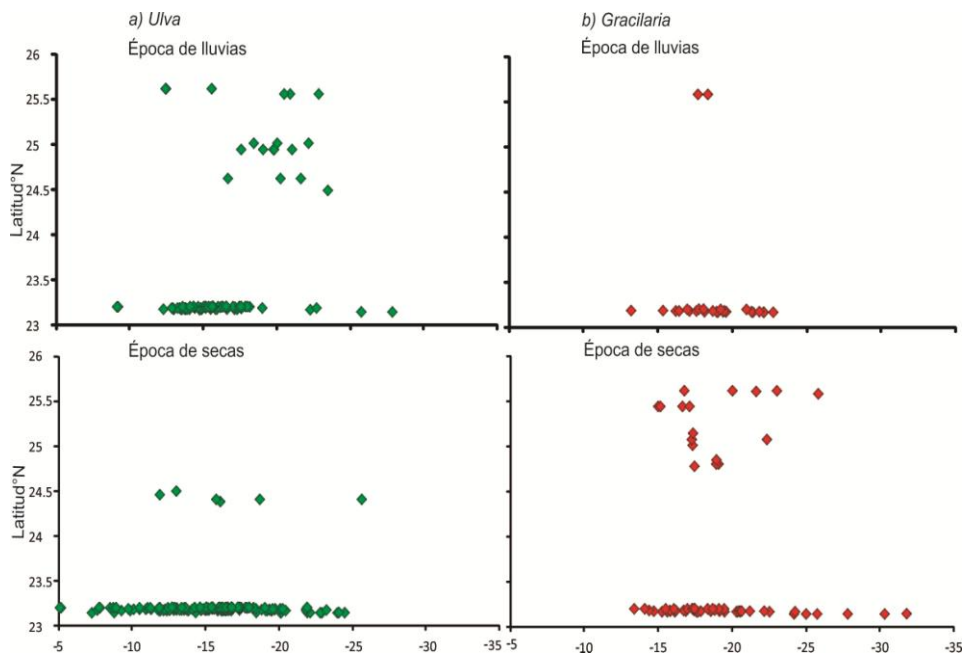


Figura 42. Distribución latitudinal del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) de los géneros en las lagunas costeras en las diferentes épocas: a) *Ulva* y b) *Gracilaria*.

Se hicieron comparaciones estadísticas entre estos dos géneros por épocas climáticas en aquellas lagunas donde el número de especímenes fue suficiente para el análisis (Tabla 10). En el género *Gracilaria* la señal varió de $-19.91 \pm 3.13\%$ a $-15.95 \pm 1.06\%$ en la época de secas, sin diferencias significativas entre lagunas (Anova de una vía, $p=0.126$), mientras que en época de lluvias los especímenes de Ohuira fueron significativamente menores a los de Urías (Anova de una vía, $p=0.015$).

Tabla 10. Comparación estadística (Anova de dos vías) entre géneros de macroalgas recolectadas en diferentes lagunas costeras de Sinaloa en dos épocas climáticas (LL=lluvias, Sc= secas).

Época de Secas					
Género/Lagunas	O.T.N.	N.S.M.	S.M.LR	A.E.P	Urias
<i>Gracilaria</i>	-19.91±3.13 (3) ^a	-15.95±1.06 (4) ^a	-18.89±1.90 (9) ^a		-19.32±4.12 (48) ^a
<i>Ulva</i>	-	-	-	-15.79±4.96 (6) ^b	-14.44±4.34 (103) ^b
Época de lluvia					
<i>Gracilaria</i>	-13.61±3.13 (3) ^b	-	-	-	-20.81±4.53 (34) ^a
<i>Ulva</i>	-12.46±1.80 (3) ^c	-	-18.85±1.26 (6) ^a	-	-14.77±2.69 (42) ^c

Diferentes letras indican diferencias significativas a<b<c. OTN= Ohuira-Topolobampo-Santa-María, NSM= Navachiste-Santa María, SMLR= Santa Maria La Reforma, AEP=Altata-Ensenada-del-Pabellón.

También se compararon estadísticamente las señales $\delta^{13}\text{C}$ entre especímenes de aquellos géneros y especies que estuvieron presentes en todas las lagunas en las dos épocas climáticas. En total se compararon siete géneros (*Bryopsis*, *Caulerpa*, *Chaetomorpha*, *Cladophora*, *Gracilaria*, *Polysiphonia*, y *Ulva*) y no se encontraron diferencias significativas entre épocas ($p < 0.005$) (Anexo 25). Posteriormente se compararon ocho especies y solo se encontraron diferencias significativas en *G. vermiculophylla* ($p=0.026$), *C. lepieurii* ($p=0.017$), *G. filicina* ($p=0.034$).

6.10. Variación $\delta^{13}\text{C}$ de macroalgas en diferentes ambientes.

Debido a las fluctuaciones de salinidad que se registran en las lagunas costeras, se determinaron tres ambientes: salobre o lagunar (<30 ups), lagunar-marino ($30-34$ ups), y marino (35 ± 1 ups). A continuación se presentan los resultados de la comparación que se hizo entre especímenes del mismo género y/o especie que fueron recolectados en los diferentes ambientes del sistema lagunar Urías (latitud 23°N).

6.10.1. $\delta^{13}\text{C}$ en el género *Ulva*

El género *Ulva* mostró una tendencia a incrementar su señal del ambiente lagunar ($-17.40\pm 5.12\text{‰}$) hacia el ambiente lagunar marino donde registró el mayor promedio ($-14.09\pm 3.87\text{‰}$). El análisis estadístico mostró que el $\delta^{13}\text{C}$ de las macroalgas del ambiente lagunar fue significativamente menor al ambiente marino y lagunar-marino ($p=0.005$) (Figura 43, Anexo 26).

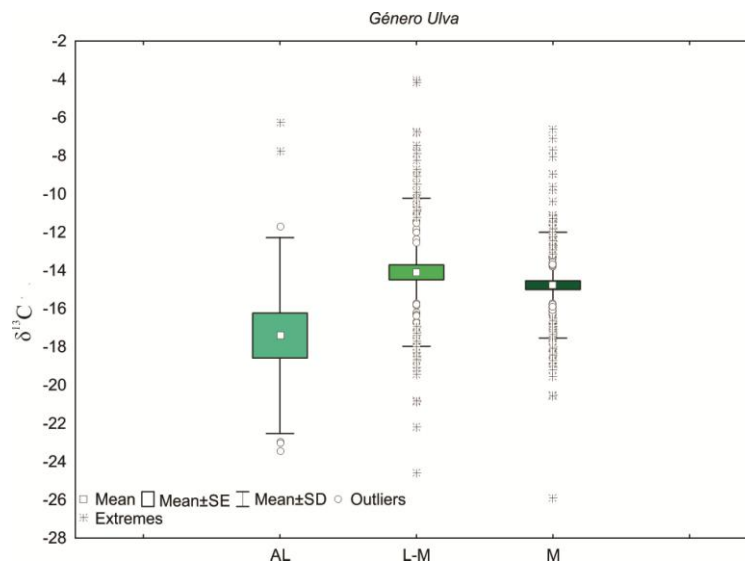


Figura 43. Variación del $\delta^{13}\text{C}$ del género *Ulva* recolectadas en diferentes ambientes: ambiente marino, ambiente lagunar-marino y ambiente lagunar.

Se analizó la variación interespecífica del género *Ulva* (*U. lactuca*, *U. lobata*, *U. intestinalis* y *U. flexuosa*) en los especímenes recolectados en la época de secas en la laguna Urías entre los diferentes ambientes (Figura 44). Se observó que los especímenes de *U. lactuca* obtuvieron señales ligeramente menores hacia el ambiente marino, contrariamente *U. lobata* las registró hacia el ambiente lagunar. Esta última tendencia se observó en *U. flexuosa*. Otra especie que se encontró distribuida en los tres ambientes fue *U. intestinalis* que mostró una tendencia clara a aumentar su señal del ambiente lagunar hacia el marino pero con señales muy bajas que variaron desde -23‰ a -9‰. Las especies *U. lobata* ($p=0.023$) y *U. intestinalis* ($p=0.001$) si presentaron diferencias significativas entre ambientes (Anexo 27).

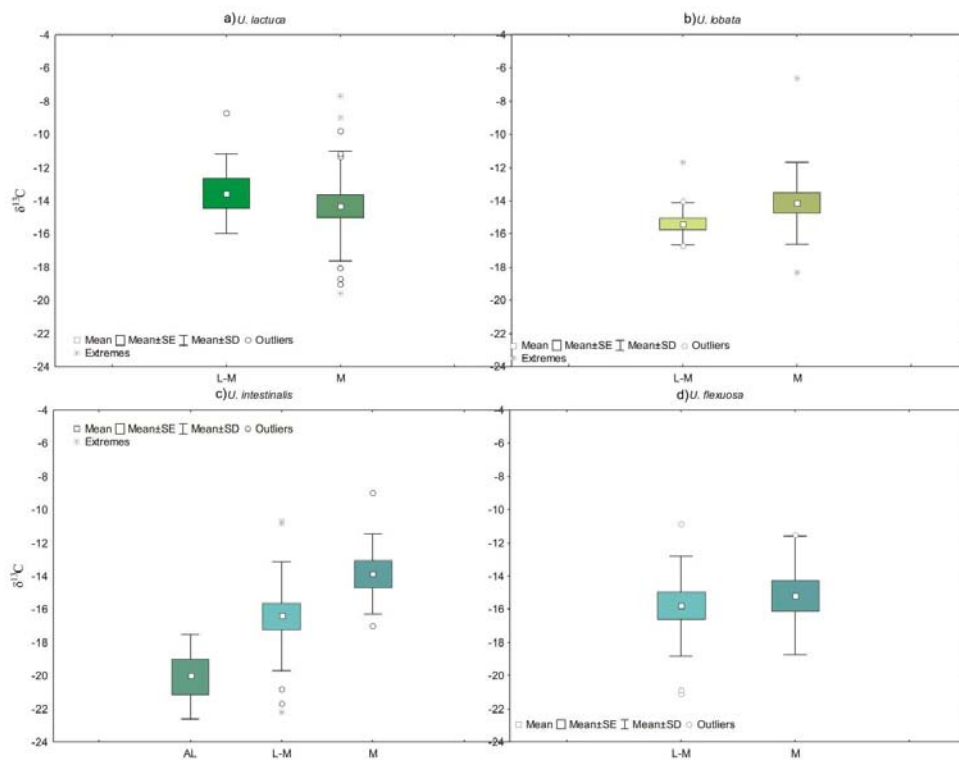


Figura 44. Variación del $\delta^{13}\text{C}$ en especies de *Ulva* recolectadas en época de secas en ambientes lagunar, ambiente lagunar-marino y marino del GC. a) *Ulva lactuca*; b) *U. lobata*, c) *U. intestinalis*, y d) *U. flexuosa*.

6.10.2. $\delta^{13}\text{C}$ en el género *Colpomenia*

El género *Colpomenia* (Figura 45a) mostró una tendencia a incrementar su señal del ambiente lagunar-marino ($-9.31 \pm 3.28\text{‰}$) al marino ($-10.76 \pm 3.28\text{‰}$), pero con señales promedio más altas que las registradas en *Ulva* spp. sin diferencias significativas entre ambientes (Anova de una vía, $p > 0.05$) (Anexo 28).

6.10.3. $\delta^{13}\text{C}$ en el género *Gracilaria*

Los especímenes del género *Gracilaria* registraron valores de $\delta^{13}\text{C}$ menos negativos en el ambiente marino ($-15.72 \pm 3.32\text{‰}$) y más negativos en el ambiente lagunar ($-26.10 \pm 4.78\text{‰}$) (Figura 45b). Se observaron diferencias significativas entre los tres ambientes (Anexo 29).

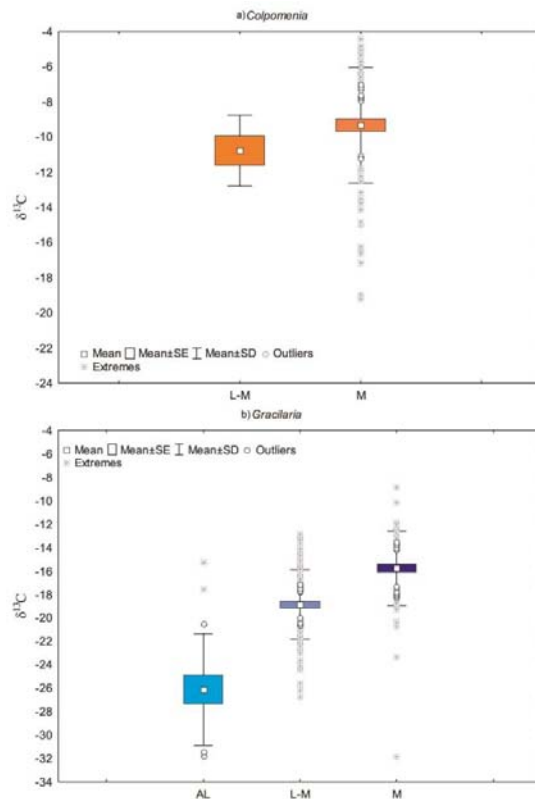


Figura 45. Variación del $\delta^{13}\text{C}$ de los especímenes recolectados en diferentes ambientes de a) *Colpomenia* y b) *Gracilaria*.

6.11. Correlación de variables ambientales vs $\delta^{13}\text{C}$ de macroalgas

Se realizó un análisis de correlación para determinar el grado de influencia de las variables ambientales sobre la señal $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas, y se encontraron correlaciones bajas pero significativas en tres de las cinco variables estudiadas (pH, T°C y CO_2 disuelto) (Tabla 11). El análisis global de la señal $\delta^{13}\text{C}$ de todas las macroalgas mostró una correlación significativa baja con el pH ($r=0.30$), y similar con el CO_2 y la temperatura ($r=0.18$). Con la salinidad y alcalinidad no se encontró una asociación significativa.

Tabla 11. Correlación general del $\delta^{13}\text{C}$ vs los parámetros ambientales.

Relación	r	Razón F	Prob>F
pH $\delta^{13}\text{C} = -49.43 + 4.05 \cdot \text{pH}$	0.30	150.0633	<0.001*
Temperatura $\delta^{13}\text{C} = -10.17 - 0.24 \cdot \text{Temperatura (}^\circ\text{C)}$	0.18	49.4993	<0.001*
CO_2 Disuelto $\delta^{13}\text{C} = -15.63 - 1.30 \cdot \text{CO}_2 \text{ disuelto (mg . L)}$	0.18	47.8102	<0.001*

*Solo se muestran las variables que fueron significativas

Posteriormente, se analizó por separado la influencia de cada variable a la señal $\delta^{13}\text{C}$ de las macroalgas por grupo taxonómico (división, género y especie), ambientes, épocas climáticas, y hábitat.

El pH mostró correlaciones bajas pero significativas a nivel de grupos taxonómicos las cuales fueron aumentando conforme el rango taxonómico fue más específico (Tabla 12). Por ejemplo, se encontró correlación con las divisiones Rhodophyta ($r=0.32$) y Chlorophyta ($r=0.20$), al

comparar géneros, las correlaciones más altas fueron similares con *Polysiphonia* y *Spyridia* ($r=0.44$), mientras que a nivel de especie se pudo explicar mejor la influencia de esta variable sobre *Hypnea spinella* ($r=0.63$), y *Spyridia filamentosa* ($r=0.53$). La temperatura mostró menor influencia que el pH por división siendo para Phaeophyta ($r=0.24$) y Rhodophyta ($r=0.17$), por géneros fue mayor para *Dictyota* ($r=0.52$) y *Polysiphonia* ($r=0.35$), al igual que con el pH, la correlación fue más significativa con las especies *D. dichotoma* ($r=0.55$), y *P. pacifica* ($r=0.44$). El CO₂ mostró correlaciones con Rhodophyta ($r=0.22$) y Chlorophyta ($r=0.12$), mientras que a nivel de género la más alta fue con *Gracilaria* ($r=0.40$) y no encontró asociación significativa con las especies.

Tabla 12. Análisis de correlación del $\delta^{13}\text{C}$ vs pH, temperatura ($T^{\circ}\text{C}$) y CO_2 disuelto, por división, género y especies de macroalgas.

Taxones		r	Razón F	Prob>F
Chlorophyta	$\delta^{13}\text{C} = -38.57 + 2.75*\text{pH}$	0.20	27.33	<.0001*
	$\delta^{13}\text{C} = -15.79 - 0.81*\text{CO}_2$	0.12	8.3011	0.0041*
Rhodophyta	$\delta^{13}\text{C} = -56.12 + 4.71*\text{pH}$	0.32	72.37	<.0001*
	$\delta^{13}\text{C} = -16.80 - 1.77*\text{CO}_2$	0.22	30.1666	<0.001*
	$\delta^{13}\text{C} = -11.9 - 0.23*T(^{\circ}\text{C})$	0.17	18.0195	<.0001*
Phaeophyta	$\delta^{13}\text{C} = -5.80 - 0.31*T(^{\circ}\text{C})$	0.24	16.4632	<.0001*
	$\delta^{13}\text{C} = -12.97 - 0.79*\text{CO}_2$	0.15	6.2364	0.0131*
Géneros				
<i>Chaetomorpha</i>	$\delta^{13}\text{C} = -36.23 + 2.48*\text{pH}$	0.39	5.24	0.0298*
<i>Gracilaria</i>	$\delta^{13}\text{C} = -45.31 + 3.37*\text{pH}$	0.32	17.88	<.0001*
	$\delta^{13}\text{C} = -11.9 - 0.23*T(^{\circ}\text{C})$	0.25	11.43	0.0009*
	$\delta^{13}\text{C} = -17.37 - 0.89*\text{CO}_2$	0.19	5.4314	0.0211*
<i>Polysiphonia</i>	$\delta^{13}\text{C} = -84.52 + 7.75*\text{pH}$	0.44	11.19	0.00016*
	$\delta^{13}\text{C} = -10.2 - 0.04*T(^{\circ}\text{C})$	0.35	6.5853	0.0136*
	$\delta^{13}\text{C} = -18.89 - 5.58*\text{CO}_2$	0.40	8.6265	0.0052*
<i>Spyridia</i>	$\delta^{13}\text{C} = -47.13 + 3.74*\text{pH}$	0.44	4.54	0.0562*
<i>Dictyota</i>	$\delta^{13}\text{C} = 2.70 - 0.83*T(^{\circ}\text{C})$	0.52	12.1953	0.0014*
<i>Padina</i>	$\delta^{13}\text{C} = -7.8 - 0.18*T(^{\circ}\text{C})$	0.32	5.1313	0.0284*
<i>Ulva</i>	$\delta^{13}\text{C} = -15.02 + 0.87*\text{CO}_2$	0.17	8.6982	0.0034*

Especies				
<i>G. vermiculophyla</i>	$\delta^{13}\text{C} = -43.05 + 2.99 * \text{pH}$	0.21	5.77	0.0179*
<i>Hypnea spinella</i>	$\delta^{13}\text{C} = -49.45 + 4.00 * \text{pH}$	0.63	5.91	0.0379*
<i>P. pacifica</i>	$\delta^{13}\text{C} = -95.00 + 9.11 * \text{pH}$	0.47	5.45	0.0306*
	$\delta^{13}\text{C} = -3.17 - 0.70 * \text{T}(\text{°C})$	0.44	4.5823	0.0455*
<i>S. filamentosa</i>	$\delta^{13}\text{C} = -53.94 + 4.62 * \text{pH}$	0.53	5.34	0.0365*
<i>Grateloupia filicina</i>	$\delta^{13}\text{C} = -11.3 - 0.17 * \text{T}(\text{°C})$	0.30	6.6015	0.0125*
<i>D. dichotoma</i>	$\delta^{13}\text{C} = 5.81 - 0.99 * \text{T}(\text{°C})$	0.55	8.1131	0.0103*

Cuando estas mismas variables (pH, temperatura y CO₂ disuelto) se compararon con las señales de $\delta^{13}\text{C}$ obtenidas por ambientes, épocas climáticas y hábitat, se encontraron correlaciones con baja significancia en todos los casos (Tabla 13). El pH mostró una correlación baja con las señales del ambiente lagunar marino ($r=0.11$) al igual que el CO₂ ($r=0.14$). Sin embargo, cuando se compararon estas variables con las señales $\delta^{13}\text{C}$ por épocas climáticas se encontró una mayor correlación del pH con la época de lluvias ($r=0.35$) y contrariamente el CO₂ la obtuvo con la época de secas ($r=0.20$). La asociación de la temperatura sólo fue significativa con la época de lluvias ($r=0.32$). En cuanto al hábitat donde se encontraron las macroalgas la mayor influencia de las tres variables fue con las señales $\delta^{13}\text{C}$ de macroalgas del hábitat sumergido; pH (0.36), CO₂ ($r=0.19$) y temperatura ($r=0.26$).

6.11.1. Modelo factorial variables ambientales vs el $\delta^{13}\text{C}$ de macroalgas

Se realizó un análisis factorial para determinar el efecto del pH, temperatura y salinidad sobre la señal del $\delta^{13}\text{C}$ de macroalgas en un modelo factorial completo. El efecto combinado de las tres variables fue significativo, sin embargo, mostró un valor bajo de $r=0.32$, $p=0.001$ (Tabla 14). Además se probó el modelo factorial completo para las especies y solo en la especie *U. lobata* se observó una correlación significativa más alta con $r=0.58$, $p<0.001$ (Tabla 15).

Tabla 13. Análisis de correlación del $\delta^{13}\text{C}$ vs pH, temperatura ($T^{\circ}\text{C}$) y CO_2 disuelto, por ambiente, época climática y hábitat donde se encontraron las macroalgas.

Ambiente		r	Razón F	Prob>F
Lagunar-marino	$\delta^{13}\text{C} = -32.23 + 1.86 * \text{pH}$	0.11	5.69	0.0174*
	$\delta^{13}\text{C} = -16.67 - 1.81 * \text{CO}_2$	0.14	8.6625	0.0034*
Época				
Lluvias	$\delta^{13}\text{C} = -35.51 + 2.281 * \text{pH}$	0.11	4.83	0.0285*
	$\delta^{13}\text{C} = -0.45 - 0.57 * T(^{\circ}\text{C})$	0.32	42.0911	<.0001*
	$\delta^{13}\text{C} = -16.64 - 1.03 * \text{CO}_2$	0.11	4.7723	0.0296*
Secas	$\delta^{13}\text{C} = -50.82 + 4.23 * \text{pH}$	0.35	148.73	<.001*
	$\delta^{13}\text{C} = -15.29 - 1.37 * \text{CO}_2$	0.20	45.7930	<.0001*
	$\delta^{13}\text{C} = -12.41 - 0.15 * T(^{\circ}\text{C})$	0.10	12.1089	0.0005*
Hábitat				
Eventualmente expuesta	$\delta^{13}\text{C} = -34.08 + 2.40 * \text{pH}$	0.21	27.64	<.0001*
	$\delta^{13}\text{C} = -9.47 - 0.19 * T(^{\circ}\text{C})$	0.16	16.6474	<.001*
	$\delta^{13}\text{C} = -14.02 - 0.80 * \text{CO}_2$	0.12	9.1868	0.0025*
Sumergidas	$\delta^{13}\text{C} = -57.29 + 4.81 * \text{pH}$	0.36	115.54	<.0001*
	$\delta^{13}\text{C} = -8.93 - 0.36 * T(^{\circ}\text{C})$	0.26	61.6590	<.001*
	$\delta^{13}\text{C} = -17.40 - 1.35 * \text{CO}_2$	0.19	28.7079	<.0001*

Tabla 14. Modelo factorial completo $\delta^{13}\text{C}$ de todos los especímenes vs variables ambientales

Término	r		Razón F	Prob>F
pH, Temperatura y Salinidad	0.32		54.5961	<.0001*
Término		Estimación	Razón t	Prob> F
Ajuste del modelo		-44.53	-12.55	<.0001*
pH		3.66	10.69	<.0001*
Temperatura (°C)		-0.15	-4.40	<.0001*
Salinidad		0.06	1.48	0.1379

Tabla 15. Modelo factorial completo $\delta^{13}\text{C}$ por especies vs variables ambientales.

<i>Ulva lobata</i>				
Término	r		Razón F	Prob>F
pH, Temperatura y CO ₂ disuelto	0.58		10.3291	<.0001
Término		Estimación	Razón t	Prob> F
Ajuste del modelo		-57.13	-6.16	<.0001
Constante del modelo				
pH		4.37	4.29	<.0001
Temperatura (°C)		0.17	2.6	0.0117
CO ₂ disuelto (mg/L)		4.27	5.11	<.0001

*Solo se muestran las correlaciones que fueron significativas.

7. Discusión

7.1. Florística del Golfo de California

El número de especies recolectadas en este estudio (185) representó solo el 27.50% de las 669 especies reportadas para el Golfo de California (Pedroche y Senties, 2003), incluyendo seis especies endémicas (Espinoza-Avalos, 1993). Este porcentaje es bajo, a pesar de haber realizado el muestreo más intenso en época de invierno-primavera cuando las macroalgas alcanzan su máximo desarrollo (Wynne y Norris, 1978; Sánchez-Rodríguez, 1996). El bajo número de especies encontradas en este estudio puede atribuirse a que no se realizó buceo asistido para recolectar la zona submareal, la mayoría de las macroalgas se recolectaron de la zona intermareal bajo un régimen de bajamar. Además únicamente se muestreó en la zona costera, sin incluir las islas del Golfo de California. De acuerdo con Enríquez-Andrade *et al.* (2005) la mayor diversidad submarina del Golfo de California está en sus fondos rocosos, a menos de 50 metros de profundidad, principalmente alrededor de las islas. Por otro lado, Álvarez-Borrego *et al.* (1978) y Álvarez-Borrego (1983) describieron a la isla Ángel de la Guarda como una de las áreas macroalgales más productivas del GC. Finalmente, la falta de muestreos de la flora en la época de verano, también pudo influir en la baja diversidad macroalgal encontrada (<30% del total de especies reportadas). A pesar del relativo bajo porcentaje de especies recolectadas, consideramos que nuestro muestreo fue representativo para el cumplimiento de los objetivos planteados en este trabajo. Además, se recolectaron un alto número de especímenes de las especies que han sido descritas como las más comunes del GC (*Ulva* spp., *C. tuberculata*, *P. durvillei* y *S. sinicola*, en las diferentes regiones y costas (Wynne y Norris, 1976). Asimismo Sánchez-Rodríguez (1996) señala que los florecimientos de especies como *Sargassum sinicola* (formadoras de blooms y/o bosques), pueden provocar una disminución del número de especies en dichas épocas ya que

pueden desplazar a las algas de menor tamaño por efecto de sombreado y competencia por sustrato, principalmente en la costa peninsular. Esta especie ha sido considerada la más común dentro del GC, cuyas estrategias de reproducción les permiten dominar sobre otras especies y persistir por mayor tiempo (McCourt, 1984).

La variación en la riqueza de especies de los diferentes sitios de muestreo a lo largo del GC, puede explicarse a partir de la heterogeneidad ambiental que lo caracteriza (Alvarez Borrego, *et al.*, 1978; Cruz Ayala *et al.*, 1998). Estudios previos (Alvarez Borrego, *et al.* 1978; Mateo Cid *et al.*, 1993, 2000, 2006), han demostrado que las condiciones climáticas del GC son muy variables e inciden directamente en la variación estacional de las macroalgas. Estos patrones estacionales ya han sido descritos por otros autores, y han sido caracterizados por una amplia variación de especies de macroalgas (Litter y Litter 1981; Espinoza-Avalos, 1993; Mateo-Cid *et al.*, 1993; Aguilar-Rosas *et al.*, 2000). También se ha observado que las comunidades de macroalgas dominadas por especies anuales son más dinámicas o estacionalmente inestables que las especies perennes (Litter y Litter, 1981; Mathieson, 1989; Mateo Cid *et al.*, 2006). Factores ambientales como la temperatura y la luz determinan la distribución latitudinal de las algas marinas y por tanto su distribución geográfica, e influyen en la composición, variación y periodicidad de las poblaciones de algas de la zona litoral e infralitoral (Santelices, 1977). Asimismo, regulan los cambios fenológicos de crecimiento y reproducción (Nuñez-López y Casas Valdéz, 1997). La correlación inversa entre la temperatura y la diversidad de especies del GC han sido considerados un patrón común (Aguilar-Rosas *et al.*, 2000). Un gran número de especies estacionales son observadas en el GC debido a los patrones estacionales de especies. Por ejemplo, en la parte norte del GC, se ha detectado una gran variedad de algas oportunistas con estructuras simples que aparecen en una o dos estaciones climáticas y desaparecen (Litter y Litter, 1984). Asimismo,

la región norte del GC se caracteriza por una extrema variación de la temperatura del agua que va de 5° en invierno a 29°C en verano (Álvarez-Borrego, 1983), y una amplia zona intermareal con diferentes tipos de sustratos (rocosos, arenosos) que se manifiesta en un desarrollo distintivo de su flora (Norris, 1975). Sin embargo, la mayoría de la flora peninsular de la parte norte del golfo (>80%) corresponde a flora típica de la parte central del GC (Aguilar-Rosas *et al.*, 2000). Por otro lado, las algas de la región sur de la parte peninsular tienen una afinidad tropical con algas de la parte central y sur del GC y su mayor diversidad la alcanzan en primavera (Mateo Cid *et al.*, 2000). El mayor número de especies registradas en este estudio correspondió al taxón Rhodophyta, patrón que ya ha sido descrito con anterioridad para esta región (Sánchez-Rodríguez *et al.*, 1989; Mateo-Cid y Mendoza-Gonzales, 1994b; Riosmena-Rodríguez *et al.*, 2005; Mateo-Cid *et al.*, 2006; Paul-Chávez y Riosmena-Rodríguez, 2006), así como para otros sitios del mundo (Cole y Sheath, 1990; Wong *et al.*, 2012). Esta dominancia se relaciona con el gran número de estrategias reproductivas que presentan en comparación con otros taxones (Kraft, 1981). Por otro lado el bajo número de especies de Phaeophyta en este estudio se debe a la baja afinidad que tienen a climas tropicales (Raven *et al.*, 2002a).

A pesar de no encontrar un patrón en la distribución por regiones, sí se presentó un patrón en la distribución entre costas (continental y peninsular) y entre épocas climáticas en la costa continental. El patrón encontrado entre costas coincide con Enríquez-Andrade *et al.* (2005) que encontró mayor diversidad de macroalgas en las costas de la Península de Baja California, la cual puede deberse a que en la costa peninsular de la región norte y centro son áreas de influencia de surgencias que traen consigo un aporte de nutrientes y aguas frías (Dawson, 1951), favoreciendo el desarrollo de especies de macroalgas con afinidad a clima templado. Sin embargo, en la región central predominan especies de macroalgas con afinidad tanto tropical como templada debido a

que representa una “zona de transición”. En este estudio el 40% de las especies de la región central se encontraron en la región norte y el 37% en la región sur. En la costa continental el patrón encontrado en la distribución de especies entre épocas climáticas posiblemente esté relacionado a cambios estacionales seguidos de florecimientos algales temporales. Finalmente, la distribución discontinua de las macroalgas a lo largo del GC (Dawson,1960), es considerada como característicos del GC, debido a los cambios climáticos ó sistemas de dispersión, así como la falta de sustratos duros en algunos sitios (Vazquez-Borja, 1999; Norris, 1975). Los resultados de la distribución de las macroalgas a lo largo del Golfo en este estudio, mostraron un patrón heterogéneo, que puede estar relacionado con la gran diversidad de hábitats que incluyen zonas intermareales rocosas amplias, protegidas, expuestas, pozas de marea y áreas arenosas que permiten el desarrollo de una flora marina distintiva, así como la falta de sustratos duros en algunos sitios (Vazquez-Borja, 1999; Norris, 1975). En este estudio se identificaron algunas especies de macroalgas con afinidad templada como: *Ulva expansa* y *Sargassum sinicola*, y otras con afinidad tropical como: *Caulerpa sertularioides* y *Padina durvillaei* (Riosmena-Rodriguez *et al.*, 2005).

Por otro lado, la ficoflora de los ambientes lagunares registrada en este estudio, coincide con los registros previos de otros autores para estas mismas lagunas (Ochoa-Izaguirre, 1999; Ochoa-Izaguirre *et al.*, 2002; 2007; Piñon-Gimate, 2008; Piñon-Gimate *et al.*, 2008; 2009; 2012; Teichberg *et al.*, 2010), así como para otras lagunas costeras de otras partes del mundo (Valiela *et al.* 1997; Lotze y Schramm, 2000; McGlathery, 2001; Lapointe y Bedford, 2007; Águila-Ramírez *et al.*, 2003).

7.2. Caracterización física y química del Golfo de California

La gran cantidad de estudios oceanográficos, de circulación, geofísicos, de surgencias, biológicos y físico-químicos han logrado caracterizar al Golfo de California (Sverdrup, 1941; Roden y Groves, 1959; Lavín y Organista, 1988; Ripa, 1997; Beier, 1997 y Beier y Ripa, 1998). Entre sus características oceanográficas más notables están los marcados cambios estacionales en la circulación, la gran variabilidad de los parámetros hidrográficos en la frecuencia semianual, anual e interanual, por ejemplo de temperatura superficial, y la enorme diferencia del nivel del mar entre una costa y otra.

7.2.1. Temperatura

Las variaciones de temperatura superficial del agua registradas en este estudio responden en primer término a las variaciones climáticas estacionales, con temperaturas más bajas en invierno y más altas en verano, con marcadas diferencias a lo largo del GC y de una línea de costa a otra (Sverdrup, 1941; Robles y Marinone, 1987; Soto-Mardones *et al.*, 1999; Marinone y Lavin, 2003). La región centro y norte se caracterizan por presentar menores temperaturas que la región sur casi todo el año, excepto en verano, siendo la región sur en promedio 3°C más cálida que la región norte, con marcadas diferencias en las temperaturas extremas entre regiones, principalmente entre región norte y sur (Soto-Mardones *et al.*, 1999). Autores como Lavín y Organista (1988) y Paden, *et al.*, (1991) sugieren que la temperatura está determinada por flujos estacionales de calor y humedad, con presencia de fuertes mezclas por marea y mezclas convectivas (en invierno), así como por efecto del viento el cual tiene un carácter estacional (el viento sopla del noroeste durante el invierno con rapidez de 8 a 12 m s⁻¹). Este mismo comportamiento se observó en las lagunas costeras de la región sur (R3) pero con un rango más estrecho en sus valores dado que las temperaturas de la región sur son más elevadas en

comparación a las regiones centro y norte. En los sistemas lagunares se registraron variaciones a lo largo de estos sistemas que responden a condiciones más locales como pueden ser la geomorfología de estas lagunas, la amplitud de marea y zonas de manglar.

7.2.2. Salinidad

En cuanto a la salinidad en el ambiente marino a lo largo del GC se mantuvo constante con excepción de cuatro sitios que presentaron valores extremos mínimos y máximos. Tales diferencias han sido señaladas por Lavín y Organista (1988) y Paden *et al.* (1991) quienes sugieren que también la salinidad está influenciada por flujos estacionales de calor y humedad, con presencia de fuertes mezclas por marea y mezclas convectivas. Sin embargo, en nuestro estudio no se encontró ningún patrón regional ni estacional bien definido, sino que la salinidad en la parte continental se mantuvo constante en las dos épocas (lluvias y secas). La salinidad máxima se encontró en la región norte, que según Sverdrup (1941) se caracteriza por tener las mayores salinidades superficiales. En los sistemas lagunares, como es de esperarse, las fluctuaciones de salinidad fueron más amplias debido a que estos sistemas reciben aportes de agua dulce en época de lluvias o bien están más expuestos a la evaporación lo que provoca una disminución o un aumento en esta variable.

7.2.3. pH

El pH es un parámetro con variaciones diurnas y temporales en función de los procesos biológicos de fotosíntesis, respiración y fotorespiración, así como fenómenos físicos como la aeración y precipitación y disolución de minerales como CaCO_3 y otros minerales (Stumm y Morgan, 1970). En el medio marino el pH varía entre 8.1-8.2, sin embargo, las mediciones que se hicieron en este estudio en la región marina registraron fluctuaciones entre 7.9 y 8.4. Por otro

lado, en las pozas de mareas localizadas en las regiones marinas donde el intercambio de agua es menor y quedan aisladas, esta variable registró fluctuaciones entre 7.2 a 9.3, con cambios dependiendo de la hora de medición. Este aumento de pH en estos sitios modifica las especies de carbono inorgánico disponible, por ejemplo, cuando hay reducción del pH resultan incrementos en el CO₂ disuelto, un ligero incremento del HCO₃⁻ y un decremento de CO₃⁻ (Feely *et al.*, 2004).

7.2.4. CO₂ disuelto

La irradiancia superficial y la temperatura son aproximadamente los mismos en las lagunas y en las zonas marinas, dentro de una región geográfica restringida. Sin embargo, la concentración de Ci varía ampliamente entre sistemas con geología diferente en la zona de captación (Sand-Jensen, 1989). En el ambiente marino la concentración de CO₂ disuelto varió de valores cercanos a cero hasta valores cercanos a 5 mg L⁻¹. Dichas variaciones se deben a cambios diurnos como a cambios temporales en la concentración de las diferentes especies de carbono (CO₂, HCO₃⁻, CO₃⁻) que es gobernado por procesos físicos (intercambio atmosférico), metabólicos (fotosíntesis, respiración y fotorrespiración) y fluctuaciones de la disolución de O₂ a un ritmo opuesto (Sand-Jensen, 1989; Robbins *et al.*, 2010).

7.3. Contenido de carbono en macroalgas

A pesar de la alta variabilidad del contenido de C en macroalgas del GC registradas en este estudio, no se observó ningún patrón entre grupos taxonómicos. Rupérez (2002) menciona que la composición química de las macroalgas, incluyendo el contenido de C (base estructural de proteínas, carbohidratos y lípidos), varía de acuerdo a la especie (características morfo-funcionales), madurez, época, hábitat y condiciones ambientales como temperatura del agua, salinidad, luz y concentración de nutrientes en el agua. Otros estudios han revelado que las variaciones estacionales en un mismo hábitat determinan las variaciones en la composición

química de diferentes de especies de macroalgas (McHugh, 2003; Sánchez-Machado *et al.*, 2004). El contenido de carbono (10-50 %C) registrado en este estudio para las macroalgas del GC quedaron dentro del rango obtenido en otros estudios (Duarte, 1992; Weykam *et al.*, 1996). Duarte (1992) analizó 46 especies de macroalgas de los tres grupos taxonómicos y encontró una variación de (8.9-48.4 %C) y señaló que las diferencias en el contenido de C entre especies de macroalgas reflejan las diferencias de carbono estructural y no de carbono asociado con procesos metabólicos. Por otro lado, Weykam *et al.* (1996) señalaron que la estructura del talo de las macroalgas influye sobre el contenido de carbono y que las especies foliosas tienen mayor contenido de carbono, en tanto que las de morfologías delicadas acumulan mayores cantidades de ciertos compuestos orgánicos (lípidos, hidratos de carbono y proteínas). En este estudio no se encontró ninguna relación entre el contenido de C y la morfología de las algas, las algas foliosas registraron valores de contenido de carbono de 11.5 a 41.6%, más bien se observó que los valores más altos del contenido de carbono indistintamente del grupo taxonómico se encontraron en la época de lluvias con valores de 11.5 a 45.80%. Por otro lado, Lapointe *et al.* (2005) mencionan que los altos contenidos de C en macroalgas resultan en la acumulación de productos fotosintéticos en ausencia de un rápido crecimiento por la limitación de nutrientes (N y P).

7.4. Análisis general de $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas recolectadas a lo largo del Golfo de California

Las macroalgas recolectadas en el Golfo de California en el ambiente marino como en el ambiente lagunar presentaron una alta variabilidad (32.4‰) en la señal isotópica de carbono, dicha variabilidad fue mayor a la registrada por otros autores en otras regiones del mundo (19.0‰ a 29.6‰) (Tabla 16). De acuerdo a los grupos taxonómicos la menor variabilidad fue para las macroalgas Phaeophyta. Las señales más empobrecidas fueron semejantes con

macroalgas de algunas regiones del mundo, mientras que las señales más enriquecidas (-2.19‰) se obtuvieron en este estudio. Al comparar las señales isotópicas de este estudio con las señales de las rutas metabólicas determinadas en las plantas terrestres, se observó que las señales de la macroalgas estuvieron más enriquecidas, lo cual indica que existe una menor discriminación en contra del ^{13}C en los ambientes acuáticos. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las macroalgas de este estudio pueden ser ubicadas dentro del rango de las tres rutas fotosintéticas determinadas para plantas terrestres. Sin embargo, la bioquímica de la fotosíntesis en las macroalgas las ubica en la ruta C3 basado en la cinética de ^{14}C inorgánico (Raven y Hurd, 2012). Aunque otros estudios (Reiskind *et al.*, 1988, Falkowsky y Raven, 2007) han sugerido la presencia de la ruta C4 en macroalgas.

7.5. Análisis de $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas del ambiente marino y su variación latitudinal

El CO_2 en el agua es parte del sistema carbonatos, y el carbono inorgánico esta potencialmente disponible como HCO_3^- , sus proporciones relativas dependerán del pH, salinidad y temperatura (Lobban y Harrison, 1994). La habilidad que tienen las macroalgas para utilizar el carbono inorgánico disuelto (Ci) para la fotosíntesis se ha relacionado con su taxonomía, hábitat y con la disponibilidad de Ci en el medio circundante. Se ha reconocido que el factor principal en la variabilidad del $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas es la taxonomía (Raven *et al.*, 2002b; Mercado *et al.*, 2009, Marconi *et al.* 2011).

Tabla 16. Comparación de la señal isotópica de macroalgas de este estudio con macroalgas marinas de otras regiones del mundo y plantas terrestres. ^aMaberly *et al.* (2002); ^bWang y Ye, (2007); ^cMercado *et al.*, (2009); ^dMarconi *et al.* (2011) y ^eBender, 1971 y Osmond, 1978.

Sitio	Rango general (‰)	Chlorophyta (‰)	Rhodophyta (‰)	Phaeophyta (‰)
G.C. (Marino)	-34.61 a -2.19‰	-25.92 a -7.11‰ (-14.54±3.03‰)	-34.61 a -5.65‰ (-15.85±4.32‰)	-21.50 a -2.19‰ (-12.13±3.76‰)
GC (Lagunar)	-34.44 a -8.60‰	-33.68 a -4.05 (-17.54±5.24‰)	-34.44 a -10.12 (-20.25±5.37‰)	-32.28 a -8.602 (-17.91±6.16‰)
Escocia (St Andrews) ^a	-34.7 a -8.8‰	-21.2 a - 8.8 (-15.74‰)	-34.7 a -11.0‰ (-22.94‰)	-20.8 a -10.5‰ (-17.09‰)
Taiwán (Islas Penghu) ^b	-29.5 a -10.5‰	-21.2 a -10.5‰ (-16.5‰)	-29.5 a -12.4‰ (-17.7‰)	-15.8 a -11.7‰ (-13.6‰)
España (Bahía de Cádiz) ^c	-33 a -6.8‰	-29.6 a -7‰ (-15.6‰)	-30.0 a -10.0‰ (-22.2‰)	-20.0 a -10.0‰ (-15.9‰)
*Diferentes regiones ^d	-35.33 a -5.61‰	-20.01 a -5.61‰ (-14.04±3.24‰)	-35.33 a -9.5‰ (-23.50‰)	-24.38 a -10.7‰ (-17.35±3.61‰)
Plantas terrestres	Rango general	Metabolismo C3	Metabolismo C4	Metabolismo CAM
Hojas de árboles y plantas ^e	-35 a -9‰	-35 a -20‰	-17 a -9‰	-22 a -10‰

*Diferentes áreas de estudio, incluyendo Indonesia (Islas Siladen), Italia (Mar Adriático e Ionio), Australia (Cottesloe Beach), Escocia (Broadford), Egipto (Ras Mohammed)^d.

En el ambiente marino el mayor porcentaje de macroalgas (83.7%) presentaron una señal isotópica de -30‰ a -10‰. Por otro lado, tres especímenes pertenecientes a tres especies *Gigartina* sp., *Schizymenia pacifica* y *Halymenia* sp., presentaron una señal isotópica menor a -30‰ que representa el 0.5% (uso de CO₂ por difusión), lo cual coincide con el resultado presentado por Murru y Sandgreen, (2004) para *Schizymenia pacifica* y para dos especies del género *Halymenia* (*H. schizymenioides* y *H. gardner*) donde describen a estas especies como usuarios de CO₂ disuelto. En el otro extremo un 1.7% de las especies presentaron una señal isotópica mayor a -10‰ (uso de HCO₃⁻ estricto probablemente mediante una β-carboxilación).

Las diferencias en la señal isotópica de las macroalgas encontradas entre divisiones a través de las regiones ficoflorísticas no mostraron un patrón definido para Rhodophyta y Chlorophyta, sin embargo se pudo observar que Phaeophyta mostró un aumento gradual en la señal de latitudes altas a bajas, además, obtuvo las señales más enriquecidas mientras que Rhodophyta las más empobrecidas. Una explicación de estos resultados se relaciona con las características morfológicas de las algas y el hábitat encontradas en este estudio lo que su vez podría estar relacionado con la disponibilidad y capacidad de absorción de luz (Enríquez *et al.*, 1994), la cual depende del contenido de pigmentos y grosor de la capa límite (esta última actúa como barrera durante la fijación de carbono), y por lo tanto afecta la señal isotópica de carbono como ya ha sido señalado anteriormente (Raven, 1981; Kirk, 1994; Enríquez y Rodríguez-Román, 2006). Tal es el caso de las algas café donde la mayoría de las especies recolectadas fueron de talos gruesos como las especies del género *Sargassum* que dominaron en este estudio. La señal más negativa en Rhodophyta se relaciona con el alto porcentaje de especies con una señal $\delta^{13}\text{C} < -30$, señal que de acuerdo con Maberly *et al.*, (1992) y Raven *et al.*, (2002a); es indicativa del uso de CO₂. Sin embargo, también se han encontrado especies con valores de $\delta^{13}\text{C}$ mayores

que -10‰ pertenecientes a este grupo, así como especies de Chlorophyta y Phaeophyta con valores menores a -30.0‰ (Dauby, 1989; Wiencke y Fischer, 1990; Ye *et al.*, 1991) lo que resulta en una alta variabilidad en cada división. La alta variabilidad encontrada podría ser un reflejo de la tasa fotosintética a la que la macroalga está sometida (i.e. altas tasas fotosintéticas existe menor discriminación isotópica) y se puede observar en especies como: *U. flexuosa* con una señal $\delta^{13}\text{C}$ de -25.92‰ a -10.37‰ en el ambiente marino y *Caulerpa sertularioides* con un rango $\delta^{13}\text{C}$ de -33.68‰ a -14.57‰, en el ambiente lagunar), así como a la diversidad de mecanismos de adquisición de carbono vía HCO_3^- y un porcentaje relativamente alto de β -carboxilación (fijación de CO_2 vía PEP en vez que RUBISCO; Beardall, 1989; Giordano *et al.*, 2005; Raven, 2010).

Se comparó la señal isotópica $\delta^{13}\text{C}$ de 31 especies recolectadas en el GC con las mismas especies recolectadas en otras regiones del mundo y en su mayoría presentaron una señal isotópica similar, sin embargo, algunos casos mostraron una notable desviación. El caso más evidente fue la señal $\delta^{13}\text{C}$ de *Grateloupia* sp. encontrada en este estudio (-16.36±4.38‰) que fue 13‰ más positivo en comparación al espécimen recolectado en la Península Antártica con una señal isotópica de -29.80‰ (Dunton, 2001). El $\delta^{13}\text{C}$ en especies como: *Cladophora* sp, *Codium* sp., *Ulva intestinalis*, *Ulva rigida*, *Ulva* sp., *Dictyota* sp., y *Rosinvignea intricata* obtuvieron señales isotópicas más enriquecidas comparadas con las de otras regiones del mundo (Figura 46).

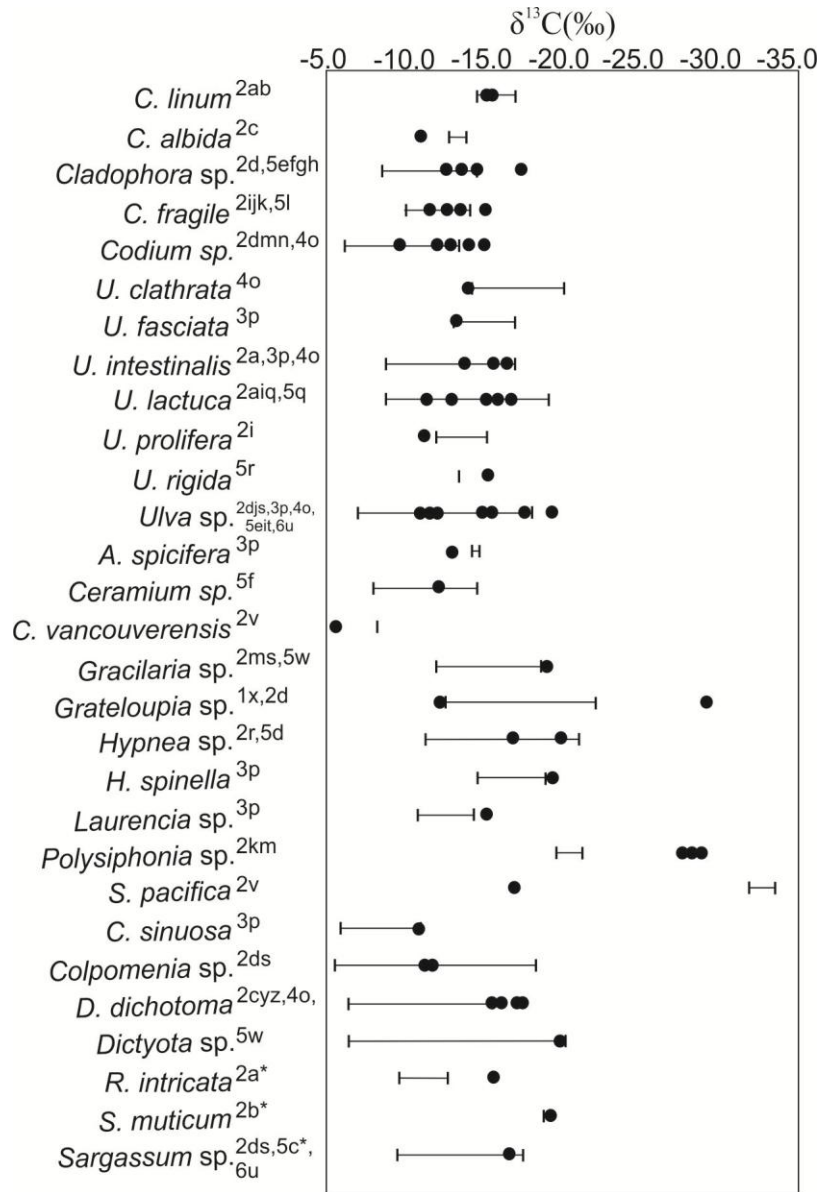


Figura 46. Comparación de la señal isotópica de carbono de especies presentadas en este estudio con las mismas especies colectadas en otras regiones del mundo (el punto negro indica el valor presentado por otros autores. ¹Dunton, 2001; ²Raven *et al.*, 2002; ³Wang y Ye, 2003; ⁴Mercado *et al.*, 2009; ⁵Marconi *et al.*, 2011; ⁶Carvalho y Eyre, 2011. ^aEden Estuary, Escocia,UK; ^bEast Haven, Escocia, UK; ^cFiley, England, UK; ^dGran Canaria, España; ^eBroughty Ferry, Escocia,UK; ^fAncona, Marche, Italia; ^gBroadford, Isle of Skye, Escocia, UK; ^hKingsbarns,

Escocia; ⁱBrighton Beach, South of Dunedin, Nueva Zelanda; ^jHelmsdale, Escocia, UK, ^kSt Andrews, Escocia, UK; ^lCottesloe Beach, Australia; ^mHampton Bay, Long Island, EEUU; ⁿFife Ness, Escocia, UK; ^oBahía Cádiz, España; ^pIslas Penghu, Taiwan; ^qInvergowrie Bay, Escocia, UK; ^rNumana, Marche, Italia; ^sSingapur; ^tBarwon Heads, Victoria, Australia; ^uShelly Beach in Ballina, Australia; ^vIsla Catalina, EEUU; ^wNumane, Italia; ^xIslas Anvers, Antártida; ^yWest Flower Garden, Golfo de México; ^zFinnoy, Noruega; ^{a*}Isle of man; ^{b*}Port Aransas, EEUU; ^{c*}Sharm el Sheikh, Egypto.

La diferencias en las señal isotópica de carbono de *Grateloupia* sp. y de *Schizimonia pacifica* probablemente están asociadas a que se recolectaron a diferentes profundidades. Se ha reconocido que la composición $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas tiende a “empobrecerse” conforme aumenta la profundidad (Wefer y Killingley, 1986; Raven, 1997; Raven *et al.*, 2002a,b) como resultado de una limitación de luz para la fotosíntesis.

Un segundo factor que afecta la disponibilidad de C_i en el medio y por lo tanto pudiera afectar la señal isotópica de las macroalgas es la temperatura (Anexo 30), siendo el CO_2 más soluble en aguas templadas que en aguas cálidas debido a que la difusión depende directamente de la temperatura (Zeebe y Wolf-Gladrow, 2001) (Anexo 31).

A pesar de que el efecto de la latitud en el $\delta^{13}\text{C}$ de organismos fotosintéticos marinos ha sido estudiado para fitoplancton (Rau *et al.*, 1982; Johnston y Kennedy 1998; Dunton, 2001) y para macroalgas (Raven *et al.* 2002a, Mercado *et al.*, 2009, Marconi *et al.*, 2011), y han encontrando un efecto significativo en el $\delta^{13}\text{C}$ en algunos géneros recolectados en diferentes zonas climáticas, no se ha observado una tendencia clara entre la señal $\delta^{13}\text{C}$ y el aumento o disminución de la

latitud, ni tampoco existen estudios sobre la relación de la latitud y el $\delta^{13}\text{C}$ en sistemas semi-cerrados como lo es el Golfo de California el cual cuenta con gradiente de 10°N .

De los cuatro géneros que se probaron a lo largo del GC (*Ulva*, *Gracilaria*, *Colpomenia* y *Sargassum*), los géneros *Colpomenia* y *Sargassum* presentan una señal isotópica muy similar a lo largo del GC y solo el alga roja *Gracilaria* mostró una señal isotópica promedio más negativa en las latitudes mayores (30° y 31°N). Resultado similar al encontrado por Raven *et al.* 2002a,b para los géneros *Ceramium* y *Laurencia* los cuales mostraron valores más negativos a altas latitudes. Por el contrario géneros como *Cladophora*, *Ulva* y *Plocamium*, a través de diferentes latitudes no presentaron diferencias significativas en el $\delta^{13}\text{C}$ (Marconi *et al.*, 2011), como los géneros *Ulva*, *Colpomenia* y *Sargassum*, en este estudio.

A nivel de división, Chlorophyta y Phaeophyta presentaron una rango de variación de 20‰ a lo largo del GC, mientras que Rhodophyta de casi 30‰. De acuerdo con Marconi *et al.* (2011) la señal isotópica de carbono presenta mayor variabilidad en ambientes fríos (-35.3‰ a -5.33‰) y ambientes mediterráneos (-32.71‰ a -6.71‰), que en ambientes tropicales donde el $\delta^{13}\text{C}$ presenta menor variación de -16.55‰ a -4.55‰. En este estudio las algas rojas del GC presentaron una rango similar al de ambientes fríos. No se presentó ningún patrón en la señal isotópica conforme el aumento o disminución de la latitud en el GC entre las divisiones, sin embargo las diferencias significativas entre latitudes pudieran estar relacionadas a otros factores como las diferencias en el número de observaciones para cada latitud, el hábitat o a una variabilidad intraespecífica o interespecífica (Mercado *et al.*, 2009).

Raven *et al.* (2002a) planteó la hipótesis de que la fracción de especies de Rhodophyta, con valores $\delta^{13}\text{C}$ inferiores a -30‰ debe ser menor en latitudes tropicales que en latitudes frías,

basándose en que la difusión del CO₂ se correlaciona negativamente con la temperatura. En la Tabla 17 se observa que en el GC el porcentaje de especies con valores de $\delta^{13}\text{C}$ menores que -30‰ fue de 1.25%, siendo más bajo que el encontrado en la literatura para zonas cálidas (27-33%), zonas frías (32-36%) y la estimada para las regiones polares (60%) (Raven *et al.*, 2002a). Sin embargo, el alto número de observaciones en este estudio en comparación con los otros, resultan en estas diferencias notables entre los porcentajes, incluso para algas de la misma zona.

Tabla 17. Porcentaje de especies de algas rojas con $\delta^{13}\text{C} < -30\text{‰}$ en diferentes regiones. Tomada y modificada de Raven *et al.*, (2002a)

Localidad	Clima	No. Especies de algas rojas en la zona	No. especies de algas rojas examinadas	de especies de $\delta^{13}\text{C} < -30\text{‰}$	de especies de $\delta^{13}\text{C} < -30\text{‰}$	Porcentaje de especies de $\delta^{13}\text{C} < -30\text{‰}$
Islas Anver, Antartida	Polar	25 ^a	10 ^{j, k}	6	60%	
Noruega	Frio	290 ^b	59 ^j	21	36%	
Nueva Zelanda	Frio	524 ^d	22 ^l	7	32%	
California	Frio	459 ^e	12 ^l	4	33%	
Australia	Cálido	115 ^f	30 ^m	8	27%	
Golfo de México	Cálido	800 ^g	6 ⁿ	2 ^l	33%	
Isla Lizarg, Gran barrera de Coral	Tropical	269 ^g /101 ^{h, c}	6 ^{o, p}	1	17%	
Golfo de California	Tropical	453 ⁱ	91	3	3.29%	

Las zonas climáticas están basadas en Lunning (1990). Referencia para el número de especies de algas rojas para cada zona: ^aBrouwer *et al.*, (1995); ^bParke y Dixon, (1976); ^cSouth y Titley,

(1986); ^dParsons, (1985); ^eAbbott y Hollenberg, (1976); ^fWomersley, (1981), (1984); ^gLittler y Littler, (2000); ^hPrice *et al.*, (1976); ⁱPedroche y Senties, (2003). Referencia de $\delta^{13}\text{C}$ macroalgas de cada zona: ^jMaberly *et al.*, 1992; ^kDunton, 2001, ^lRaven *et al.*, 2002b; ^mRaven *et al.*, 1990, ⁿRaven *et al.*, 1995.

7.6. Variación de $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas en los diferentes hábitats del ambiente marino

Algunos estudios señalan diferencias en la eficiencia del carbono inorgánico en macroalgas relacionada con el hábitat (Johnston *et al.*, 1992, Murru y Sandgreen, 2004; Mercado *et al.*, 2009; Marconi *et al.*, 2011). Los resultados en la comparación general muestran diferencias significativas entre el hábitat submareal con el hábitat intermareal, valores $\delta^{13}\text{C}$ más negativos en macroalgas de hábitats submareales (-34.61‰ a -6.11‰) que en el hábitat eventualmente expuesto (-25.92‰ a -2.19‰). Macroalgas del intermareal han sido relacionadas por ser eficientes usuarios de HCO_3^- así como usuarios de CO_2 atmosférico durante periodos de emersión (mientras están iluminadas y retengan la suficiente agua para metabolizarlo) y otras características como alto punto de compensación del pH (Maberly *et al.*, 1992; Mercado *et al.*, 1998; Snoeijs *et al.*, 2002; Murru y Sandgreen, 2004; Raven *et al.*, 2012). Si bien se ha comprobado que la fijación de CO_2 atmosférico induce una mayor señal de carbono en el tejido de la macroalga (Raven *et al.*, 2002b, 2012; Mercado *et al.*, 2009; Marconi *et al.*, 2011), este proceso pudiera ocurrir con mayor lentitud en el hábitat intermareal de las comunidades de GC, debido a que el coeficiente de difusión del CO_2 disminuye a altas temperaturas. La región norte está influenciada por desiertos adyacentes (Norris, 2010), con cambios temporales marcados en la temperatura de las aguas costeras (Marinone, 2003). Mientras que la región sur está influenciada por condiciones tropicales y subtropicales que conducen incluso a periodos de estrés

por desecación principalmente en verano. Por lo tanto, la fracción de CO₂ que pudiera beneficiar el δ¹³C de las especies del hábitat intermareal podría ser demasiado pequeña. En contraste, algas del submareal han sido consideradas como usuarios estrictos de CO₂, así como la predominancia de algas rojas en este hábitat que mayormente registran señales δ¹³C < -30‰, tal como los cuatro especímenes con una señal δ¹³C < -30‰ encontradas en este estudio y que pertenecen a este hábitat. Sin embargo, algunas especies de macroalgas que se recolectaron en el submareal superior (una profundidad no mayor a 2 metros) registraron valores δ¹³C > -10‰ en especímenes de las tres divisiones, lo que indica que también hay usuarios eficientes de HCO₃⁻ en este hábitat. Algunos estudios señalan limitación de la fotosíntesis en el ambiente submareal en función de la disponibilidad de luz y no por C_i, (Duarte, 1991; Maberly *et al.*, 1992, Abal *et al.*, 1994; Mercado *et al.*, 2001). Los hábitats intermareales se caracterizan por presentar alta irradiación (Lüning, 1990; Huovinen *et al.*, 2006) con la excepción de días nublados y en regiones polares, mientras que hábitats submareales se caracterizan por estar expuestos a variaciones en la cantidad de luz que reciben, debido a que la atenuación de luz incrementa con la profundidad y la calidad del agua, principalmente por incrementos de material particulado en suspensión, así como carga de nutrientes que son seguidas de bloom algales (Schubert *et al.*, 2001; Enríquez *et al.*, 2002; Ralph *et al.*, 2007). Bajo estas condiciones macroalgas intermareales son más productivas, presentan una mayor eficiencia en la absorción de luz, y presentan adaptaciones para disipar los excesos de energía (mecanismos de fotoprotección) obteniendo un mayor desempeño fotosintético (Schubert y García-Mendoza, 2008) y en consecuencia menor discriminación isotópica que se refleja en una mayor señal isotópica de C en comparación con macroalgas del submareal (Grice *et al.*, 1996). Estos resultados se observan en la Tabla 8 donde los géneros *Colpomenia*, *Gracilaria*, *Sargassum* y *Ulva* registraron la señales más altas en el

intermareal. A pesar de estas diferencias en las señales isotópicas registradas entre las macroalgas entre el intermareal y submareal, no se observaron diferencias significativas en estos hábitats, lo cual pudiera atribuirse a que no tuvieron limitación de luz, lo que representa una alta demanda de carbono.

7.6.1. Variabilidad interespecifica de $\delta^{13}\text{C}$ en los géneros más representativos del GC (*Ulva*, *Gracilaria*, *Colpomenia* y *Sargassum*)

La señal isotópica de carbono de cada especie refleja un aspecto fisiológico de la asimilación de carbono, indica también la presencia/ausencia de la actividad de los mecanismos de concentración de CO_2 en las algas, sin embargo no explica los mecanismos de transporte de C_i que pudieran estar utilizando, ni otros aspectos bioquímicos que pudieran estar involucrados (Giordano *et al.*, 2005).

El mayor número de estudios sobre las propiedades de asimilación de carbono se han realizado en especies del género *Ulva* (Beer y Björk, 1994; Larsson *et al.*, 1997; Zou y Gao, 2002; Björk *et al.*, 2004; Xu *et al.*, 2012). Estos organismos presentan una alta capacidad para utilizar HCO_3^- , sin embargo, parecen tener diferente grado de afinidad hacia el C_i entre las especies. Por ejemplo, los resultados de Dreschler y Beer, (1991) indican que *U. lactuca* es capaz de utilizar tanto CO_2 externo como HCO_3^- para la fotosíntesis, aunque no presenta actividad de la enzima anhidrasa carbónica externa (Giordano y Maberly, 1989). Esto hace probable que tome HCO_3^- por intercambios de OH^- , mecanismo descrito por Axelsson y Uusitalo (1988), el cual también se ha sugerido que haya sido desarrollado también por *U. fasciata* (Beer e Israel, 1990). Por otro lado, para *U. intestinalis* también se han descrito dos sistemas directos de utilización de HCO_3^- : el intercambio de aniones mediado por HCO_3^- , y el transporte de HCO_3^- vía aniones a través de la membrana plasmática por intercambio proteico. Este último sistema transporta el HCO_3^-

deshidratado dentro de la célula dando como resultado el CO₂ necesario para ser fijado por Rubisco, el OH⁻ remanente podría ser expulsado y alcalizando el medio. Adicionalmente se ha descrito el uso de HCO₃⁻ mediante anhidrasa carbónica (conduce señal más negativa que el transporte directo, Carvalho *et al.*, 2009) para *U. intestinalis* y *U. linza* (Kremer y Küppers, 1977; Börjk *et al.*, 1993) y ausencia de la actividad de esta enzima en *U. lactuca*, *U. compressa* y *U. rigida* (Giordano y Maberly, 1989; Axelson *et al.*, 1995; Mercado *et al.*, 1998; Zou y Gao, 2002).

En el caso del género *Gracilaria* el promedio general de δ¹³C de -18.41±4.23‰ registrado en las 9 especies recolectadas en el GC pudiera indicar que estas especies utilizan mecanismos de enriquecimiento de carbono en su actividad fotosintética, probablemente similar entre sí. Lignell y Petersen (1989), Hanglud *et al.* (1991) y Zou *et al.* (2004) describieron que las especies *G. subsecundata*, *G. tenuistipitata* y *G. lemaneiformis*, tienen la capacidad de utilizar HCO₃⁻ mediante un mecanismo extracelular de deshidratación (vía anhidrasa carbónica externa) para convertirlo a CO₂ (sustrato para Rubisco). En ambientes con bajo pH la forma de Ci que primariamente utilizan es CO₂ a través de la membrana plasmática, como ya han sido descritos para otras algas (Maberly, 1990, Enríquez-Rodríguez-Román, 2006). Por otro lado, Andría *et al.* (1999) describen que la respuesta fotosintética de *Gracilaria* sp. a diferentes concentraciones de Ci no sigue una curva de saturación simple y que los dos mecanismos de concentración de CO₂ descritos anteriormente operan simultáneamente. Asimismo describen que las curvas de P-C (fotosíntesis vs CO₂) muestran dos fases: una fase de alta afinidad que opera a bajas concentraciones de CO₂ con una capacidad máxima, y una fase de baja afinidad en los niveles más altos de CO₂. En este estudio se encontraron dos especímenes (*G. crispata* y *G. vermiculophylla*) con una señal superior a -10‰, y dado que las variables físicas y químicas en

los ambientes en los que se encontraron estos especímenes fueron similares ($\text{pH}=8.41\pm 0.14$, $\text{salinidad}=35\pm 1$ ups, y $\text{temperatura}= 20.9\pm 2.97^\circ\text{C}$) podemos suponer que diferencias en el ambiente lumínico o en los condicionantes morfo-funcionales de cada especie son los que determinan la fuente de carbono principal de la actividad fotosintética de cada especie, asimismo pudiera estar modulada por otros factores ambientales tales como el suministro de macro y micro-nutrientes y PAR (Giordano *et al.*, 2005).

Por otro lado, se analizaron dos géneros de algas cafées (*Colpomenia* y *Sargassum*) por encontrarse distribuidos a lo largo del GC. Las especies del género *Colpomenia* tienen una distribución cosmopolita en todos los océanos del mundo (Lee *et al.*, 2013) y se caracterizan por presentar dos tipos de morfología: I) *Colpomenia* "globosa" y II) *Colpomenia* de talo tubular o elongado. Los especímenes recolectados en el GC presentan una morfología "globosa" y presentaron una señal isotópica promedio superior a -10% . Estos resultados coinciden con valores registrados por Raven *et al.*, (1995; 2002b) y Mercado *et al.* (2009) con $\delta^{13}\text{C} > -10\%$ en particular para *C. peregrina*. Asimismo, Mercado *et al.* (1997) encontraron actividad de AC externa en *C. sinuosa*, la mayor actividad de este mecanismo resulta en valores más negativos en la señal de carbono que por transporte directo, y permite una baja sensibilidad a los cambios en el pH lo que evidencia la presencia de un mecanismo de enriquecimiento de carbono en el tejido para mantener la actividad fotosintética de Rubisco. Sin embargo, el bajo grado de discriminación en la señal isotópica de carbono en los especímenes de este género se asocian con la fijación de HCO_3^- por la enzima PEP o PC (reacciones de β -carboxilación, Falkowsky y Raven, 2007), mecanismo descrito para la especie *Udotea flabellum* (Reiskind *et al.*; 1988; Reiskind y Bowes, 1991; Giordano *et al.*, 2005).

Por otro lado, las seis especies del género *Sargassum* recolectadas del ambiente marino mostraron una señal isotópica promedio de $-14.73 \pm 2.35\text{‰}$, y de acuerdo con los análisis estadísticos no se encontraron diferencias significativas entre especies ($p=0.521$). Esto podría indicar que estas especies son capaces de utilizar HCO_3^- mediante un mecanismo similar entre ellas. Zou *et al.*, (2011) describen que la especie *S. henslowianum* tiene un mecanismo para utilizar HCO_3^- que involucra una deshidratación extracelular de éste, mediado por la anhidrasa carbónica externa formando así CO_2 para ser utilizado para la fotosíntesis (Axelsson *et al.*, 1995; Mercado y Niell, 1999; Zou *et al.*, 2003, 2004). Sin embargo, es difícil asumir que todas las especies de este género utilizan este mecanismo debido a que *Sargassum* es un género muy amplio (contiene 336 especies; www.algaebase.com) y tiene una distribución tanto en zonas costeras templadas como tropicales y subtropicales alrededor del mundo (Steneck *et al.*, 2002). Además de tener una morfología muy particular que les permite a algunas especies formar “bosques”. De acuerdo a su morfología poseen un disco adhesivo “madre” del cual se le forman ramas o ejes que dan lugar a frondas, sin embargo, cada parte se diferencian por tener diferentes propiedades fotosintéticas (Küppers y Kremer, 1978; Gao y Umezaki, 1988, 1989; Gao, 1991). Por ejemplo, especies como *S. horneri* (Gao, 1991) y *S. thunbergii* (Gao y Umezaki, 1989) tienen la mayor actividad fotosintética en las frondas, una actividad intermedia en ramas o ejes y menor en el disco adhesivo y laterales primarios. Sin embargo, no se pudo comprobar si estas diferencias se ven reflejadas en la señal isotópica de carbono particular de cada tejido debido a que durante la preparación de la muestra para el análisis isotópico se utilizó la planta completa. Las especies *S. sinicola*, *S. horridum* y *Sargassum* sp. mostraron la mayor variabilidad isotópica de 9‰ en las primeras dos especies y 10‰ en la última. Además dos especímenes de las

especies *S. camouii* y *S. horridum* así como tres especímenes de *Sargassum* sp. mostraron un $\delta^{13}\text{C} \geq -10\text{‰}$.

7.7. Variación climática del $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas del ambiente marino

El estudio sobre la señal isotópica de C en comunidades de macroalgas en función de su variación temporal se limitan a los realizados por Simenstad *et al.* (1993) que estudió tres especies formadoras de kelps (*Alaria fistulosa*, *Laminaria longipes* y *Laminaria dentigera*.) en diferentes islas del Ártico, encontrando diferencias temporales solo para *A. fistulosa* y espaciales en *A. fistulosa* y *L. dentigera*.

De acuerdo con Álvarez-Borrego (2007) el pH del agua de lluvia es de aproximadamente 5.7 la cual puede modificar el C_i de las aguas superficiales (a menor pH, mayor CO_2 disuelto).

En este estudio, solo el género *Chaetomorpha* del ambiente marino presentó diferencias significativas entre épocas. Esto indicaría una alta sensibilidad a los cambios por parte de este género, sin embargo, los valores de precipitación de la Comisión Nacional del Agua para los estados de Sonora y Sinaloa en la época de lluvias (Julio-Noviembre 2103) fueron 380.3 mm y 772.4 mm, respectivamente. Aparentemente esta tasa de precipitación no tiene influencia inmediata sobre las concentraciones de C_i en el ambiente marino. Por lo tanto, consideramos que tampoco tiene un efecto inmediato en la señal isotópica de carbono de las macroalgas. La baja precipitación, la alta tasa de evaporación, los altos porcentajes de retención por presas, aunado a las altas tasas de infiltración sobre todo en Sonora, reduce los aportes de agua dulce hacia el medio marino. Por lo tanto, su influencia sobre las condiciones de salinidad, disponibilidad de C_i y en los cambios isotópicos en las macroalgas no se ve reflejada.

7.8. Análisis de $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas del ambiente lagunar y variación latitudinal

En términos generales el rango de variabilidad del $\delta^{13}\text{C}$ de las macroalgas de las lagunas costeras fue ligeramente menor al encontrado en el ambiente marino. Asimismo tuvieron una similitud en el porcentaje de especímenes con una señal isotópica en los diferentes rangos establecidos por Maberly *et al.* (2002), 92% con una señal entre -30‰ y -10‰, un 3% con una señal $>-10‰$ y un porcentaje 5% con una señal $<-30‰$. Sin embargo, el número de especies que se encuentran en este último rango es mayor al encontrado en el ambiente marino, y está constituido en su mayor parte ($>60\%$) por algas rojas, seguido por un 30% para algas verdes y $<5\%$ de algas cafés. Asimismo la mayoría de macroalgas que estuvieron en el rango $<-30‰$ pertenecen al hábitat sumergido y con distribución hacia el ambiente lagunar, lo que indica que este grupo de especies son estrictamente dependientes del CO_2 disuelto. Estos especímenes se recolectaron en zonas alrededor de los bosques de manglar que se caracterizan por ser sitios sin o con poca influencia del oleaje, hipoxia y/o alta concentración de CO_2 (ambiente de alta respiración) y por ser ambientes sombreados (baja disponibilidad de luz) (Flores-Verdugo *et al.*, 2007; Díaz-Gaxiola, 2011), y por las condiciones ambientales que presentan estos sitios, las macroalgas no requieren activar los mecanismos de concentración de carbono.

Si bien anteriormente se relacionó el incremento de la latitud (de zonas tropicales a zonas frías) con valores más negativos para algas rojas del ambiente marino, no se encontró ningún patrón en la señal $\delta^{13}\text{C}$ de los géneros representativos *Ulva* y *Gracilaria* que pudiera relacionarse con la latitud. A pesar de presentarse diferencias significativas entre los sistemas lagunares ubicados al norte y sur (diferencia de 2°N), éstos podrían estar relacionados a las disponibilidad de luz en particular de cada sitio y no a la latitud como un efecto en la señal de carbono, así como a la diferencia en el número de observaciones entre sistemas lagunares. En las tres divisiones el

número de especímenes fue superior en la latitud 23°N (sistema lagunar Urías, mayor intensidad en el muestreo) y es donde se observó la mayor variabilidad.

7.9. Variación climática de $\delta^{13}\text{C}$ de macroalgas del ambiente lagunal

En las lagunas costeras, tres especies presentaron diferencias significativas entre épocas climáticas (*Gracilaria vermiculophylla*, *Caloglossa leprieurii* y *Grateloupia filicina*), con un promedio más negativo en época de lluvias para las últimas dos, y siendo *C. leprieurii* la que obtuvo el menor promedio. En general, nuestros resultados indican que es bajo el número de especies que fueron sensibles a los cambios temporales para los dos ambientes y de acuerdo con Simenstad *et al.* (1993), este resultado podría relacionarse con factores como la condición de los especímenes (juveniles o adultos, estadio reproductivo) para cada sitio y lo cual pudiera afectar el metabolismo y el almacenamiento de los componentes bioquímicos que componen la señal $\delta^{13}\text{C}$ a diferentes escalas de tiempo. Por otra parte, Menéndez *et al.* (2001) señalaron variaciones en los requerimientos de carbono en una misma especie a través de las temporadas de crecimiento y con la edad del organismos (Prints y Elzenga, 1989).

7.10. Análisis interespecífico de $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas de un ambiente lagunar

En general los géneros y especies de los tres taxones que se probaron mostraron un comportamiento similar en su señal isotópica, promedios menores en el ambiente lagunar, seguido del ambiente lagunar-marino y el promedio máximo en el ambiente marino, salvo en dos especies del género *Ulva* (*U. lactuca* y *U. flexuosa*) donde presentaron un promedio similar en los dos ambientes en los que se recolectó, lo que pudiera estar asociado con la actividad anhidrasa carbónica y su función reguladora del pH interno celular y por lo tanto presentar una

menor sensibilidad a los cambios de pH en el medio circundante. El pH en los ambientes lagunares (7-8.5 unidades) presenta mayores variaciones que en el agua de mar (pH=8-8.2), por consiguiente presentan una alta variabilidad espacial como temporal de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ en las concentraciones de sus aguas (Raven *et al.*, 1982; Keeley, 1999) y debido a estas variaciones en el Ci. Raven y Farquhar (1990) y Raven (1997) sugieren que organismos de ambientes de agua dulce presentan menores limitaciones por CO_2 en su actividad fotosintética y presentan mayor variación de la señal isotópica que los organismos constantemente limitados que dependen de la actividad constante de mecanismos de concentración de carbono como lo son las macroalgas marinas, que se desarrollan en hábitats con alta salinidad y alcalinidad, un pH alto y estable (Loban y Harrison, 1994). De acuerdo con Sand-Jensen y Gordon (1984) la afinidad por HCO_3^- es mayor en especies marinas que en especies de agua dulce, mientras que la afinidad por el CO_2 es similar en especies marinas y dulces. A nivel experimental Kübler *et al.* (1999) comprobó que la especie *Lomentaria articulata* sometida a diferentes concentraciones de CO_2 mostró valores más negativos en su señal isotópica de carbono a mayores concentraciones de CO_2 . Lo que indica que no es necesaria la actividad de mecanismos de concentración de carbono debido a que los requerimientos de carbono para la fotosíntesis fueron cubiertos a la concentración de CO_2 a la que la alga fue sometida. Por otro lado, las mismas tasas de crecimiento de las macroalgas se ven favorecidas con el incremento de $[\text{CO}_2]$ (Gao *et al.*, 1993; Negoro *et al.*, 1991; 1993), lo cual también pudiera tener algún efecto en la señal del $\delta^{13}\text{C}$.

7.11. Correlación de variables ambientales vs $\delta^{13}\text{C}$ de macroalgas

Las variables que han sido señaladas por otros autores como causantes de las variaciones en la señal isotópica de las macroalgas son el pH, T°C, salinidad y CO_2 disuelto (Wiencke y Fischer,

1990; Fischer y Wiencke, 1992; Maberly, 1990; Kübler *et al.*, 1999; Murray y Sandgren, 2004), las cuales en este estudio mostraron una correlación significativa pero baja con excepción de la salinidad. El pH mostró la más alta correlación, siendo la mayor para la Rhodophyta *Hypnea spinella* ($r=0.63$). Estudios sobre el efecto de pH en la asimilación de carbono de las macroalgas, indican que altos valores de pH (>9) limitan la disponibilidad del CO_2 y HCO_3^- y por lo tanto puede reducir la fotosíntesis y el crecimiento de las macroalgas por dicha limitación de C (Björk *et al.*, 2004; Murru y Sandgren; 2004). Otros autores señalan el alto punto de compensación del pH como un indicador del uso eficiente de HCO_3^- (Maberly, 1990; Middelboe y Hansen, 2007).

Para en el caso de la temperatura la mayor correlación se encontró en la Phaeophyta *Dictyota dichotoma* con $r=0.55$. Se reconoce el efecto de la temperatura en la difusión del CO_2 en el agua con la correlación negativa de mayor temperatura, menor difusión de CO_2 (Zeebe y Wolf-Gladrow, 2001). Además algunos estudios señalan un efecto en las reacciones enzimáticas con el aumento de la temperatura (Sackett *et al.*, 1965). Por otro lado Wiencke y Fischer, (1990) encontraron una variación en la señal isotópica de C de $\approx 3\%$ en experimentos de macroalgas incubadas a diferentes temperaturas (de 0°C a 20°C). La baja correlación encontrada en la señal isotópica de C analizadas no muestra una relación clara entre la temperatura y discriminación isotópica de C durante su fijación, como se esperaría, ya que mayores temperaturas implican mayores tasas fotosintéticas y mayores tasas fotosintéticas conducen a una disminución en la discriminación de carbono (Carvalho *et al.*, 2010). De acuerdo con las concentraciones de CO_2 disuelto, se encontró la mayor correlación en la Rhodophyta *Polysiphonia* ($r=0.40$). Altas concentraciones de CO_2 disuelto se relacionan con una señal isotópica más negativa así como por la ausencia de actividad de los mecanismos de concentración de carbono (Marconi *et al.*, 2005).

Estas variables por sí solas resultan insuficientes para explicar la alta variabilidad encontrada y algunos autores señalan otras variables a considerar para la interpretación de la señal $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas como el metabolismo del alga, la capa limítrofe, la hidrodinámica y la luz (Maberly *et al.*, 1992; Raven *et al.*, 2002b, Murru y Sandgreen, 2004; Enríquez y Rodríguez-Román, 2006; Marconi *et al.*, 2011). La luz es considerado uno de los factores más importantes en el proceso fotosintético, y se relaciona directamente con la productividad de la macroalga (Dennison *et al.*, 1993). Esto implica que a mayor disponibilidad de luz (por debajo de la tasa de saturación) hay una mayor demanda de carbono y menor discriminación de la señal.

Estudios en *Halimeda incrassata* (Wefer y Killingley, 1986), en macroalgas laminares (Wiencke y Fischer, 1990) y en los pastos marinos *Posidonia oceanica* (Cooper y DeNiro, 1989) y *Thalassia testudinum* (Durako y Hall, 1992) entre el $\delta^{13}\text{C}$ y la relación con la luz, señalan un efecto entre la intensidad de la luz y la fraccionación isotópica. Menor fraccionación isotópica a mayor intensidad debido a que altas tasas fotosintéticas se alcanzan a alta intensidad de luz e implican una mayor demanda de C (Raven *et al.*, 1982; Farquhar, 1983).

Además la relación entre el uso y la adquisición de carbono ha sido estudiado en términos de costo-beneficio (Beardall, 1991; Kübler y Raven, 1994) y se ha concluido que una planta que utiliza CO_2 por difusión tiene un costo menor en término de fotones que una planta que utiliza algún mecanismo de HCO_3^- . Sin embargo, cuando la concentración de CO_2 en el agua de mar es baja, el costo de fotones por fijación de cada molécula de CO_2 podría ser mayor en los organismos con la entrada de CO_2 por difusión debido a que las concentraciones de equilibrio del aire de O_2 y CO_2 darían lugar una actividad de fotorespiración significativa (Raven, 1984; Kerby y Raven, 1985; Beardall, 1989).

8. Conclusiones

- En este estudio se recolectaron 1726 especímenes de macroalgas de los ambientes marino y lagunar del GC que representaron 185 especies de las divisiones Chlorophyta (44 spp.), Rhodophyta (100 spp.) y Phaeophyta (41 spp.). La proporción de especies por costas y regiones ficoflorísticas fue Rhodophyta>Chlorophyta>Phaeophyta. Se observó que la composición de las especies entre sitios, agrupados por regiones ficoflorísticas, épocas climáticas y ambientes fue heterogénea en los tres casos y no mostró diferencias claras.
- El bajo porcentaje de especies recolectadas en este trabajo (27% del total reportadas para el GC) es atribuido a las escasas colectas en la zona submareal y la exclusión de las islas del GC. Sin embargo, el muestreo fue representativo para el cumplimiento de los objetivos planteados en este trabajo.
- Las condiciones ambientales (temperatura, salinidad y pH) registradas en el Golfo de California durante este estudio, corresponden a variaciones climáticas estacionales ya descritas para este sitio, las cuales son influenciadas por la circulación atmosférica y su configuración geográfica, así como el aislamiento orográfico que determina un clima más continental que oceánico y provoca fuertes gradientes de temperatura. Esta heterogeneidad ambiental incide en la variación estacional de las comunidades de macroalgas a lo largo del GC. Asimismo, las variaciones de CO₂ disuelto parecen estar mayormente influenciadas por procesos físicos (intercambio atmosférico), metabólicos (fotosíntesis, respiración y fotorrespiración) que modifican la concentración de las diferentes especies de carbono.

- El contenido de carbono (% peso seco) de las macroalgas registró una alta variabilidad (10 a 50% de peso seco), quedando dentro del rango de los valores registrados en otros estudios. La proporción por División fue: Chlorophyta>Rhodophyta>Phaeophyta, y por región fue: norte>sur>centro. Los valores más altos se registraron en época de lluvias indistintamente del grupo taxonómico. Estas variaciones del contenido de carbono podrían estar influenciadas por las condiciones ambientales del hábitat de las macroalgas que pueden modificar su bioquímica.
- El $\delta^{13}\text{C}$ de las macroalgas de este estudio registraron una amplia variabilidad de -34.61‰ a -2.19‰. Las señales $\delta^{13}\text{C}$ por regiones no mostraron un patrón latitudinal para los grupos taxonómicos. El análisis estadístico entre taxas mostró diferencias significativas ($p<0.001$) entre las regiones ficoflorísticas.
- La variabilidad del $\delta^{13}\text{C}$ entre macroalgas del ambiente marino y lagunar fue muy similar, sin embargo, el porcentaje de especímenes (5.5%) con $\delta^{13}\text{C}<-30\text{‰}$ fue mayor en el ambiente lagunar con respecto al marino (0.50%). Contrariamente el 15.8% de los especímenes con una señal $\delta^{13}\text{C}>-10\text{‰}$ fue registrada en el ambiente marino y apenas alcanzaron el 3% en el ambiente lagunar. Estos resultados indican que señales menores a -30‰ se presentan en macroalgas dependientes del CO_2 disuelto y señales $\delta^{13}\text{C}>-10\text{‰}$ en macroalgas dependientes de HCO_3^- , probablemente por que siguen una reacción de β -carboxilación. Estos resultados permiten validar la primera hipótesis.
- Las señales $\delta^{13}\text{C}$ de las macroalgas comparadas latitudinalmente no mostraron patrones definidos, únicamente en el grupo Phaeophyta con una tendencia a disminuir con la latitud, tal como se vio reflejado en los géneros *Colpomenia* y *Sargassum* que fueron los más representativos de este grupo. En Rhodophyta se observó esta tendencia solo en las

latitudes 29°N y 30°N. Por el contrario, macroalgas de la división Chlorophyta en particular *Ulva* sus señales enriquecidas se registraron en altas latitudes. Estos resultados sugieren que la temperatura no es un factor aislado que influye en la discriminación isotópica de C y que más bien son otros factores como la disponibilidad de luz y C_i , así como características morfológicas de las algas y su hábitat. Estos resultados invalidan la hipótesis 2.

- Aunque se esperaban menores señales de $\delta^{13}C$ en macroalgas en época de lluvias, los resultados no mostraron diferencias significativas en las diferentes épocas climáticas ni en el medio marino ni en el lagunar. Excepciones fueron observadas con una Chlorophyta (*Chaetomorpha*) que sí presentó diferencias significativas entre épocas climáticas en el medio marino, sin embargo, las especies *G. vermiculophylla*, *G. filicina* y *C. leprieurii* del ambiente lagunar registraron valores más negativos en época de lluvias y contrariamente el género *Gracilaria* en secas.
- En este trabajo se consideraron que los especímenes en diferentes hábitats, por ejemplo en el submareal (sumergidas) o intermareal (eventualmente expuestas), presentarían diferente composición isotópica de carbono. Los resultados indican que las macroalgas del hábitat sumergidos presentaron $\delta^{13}C$ menores que en el intermareal (eventualmente expuestas y pozas de marea). Estas diferencias se relacionan con la eficiencia del uso de HCO_3^- y CO_2 atmosférico en algas intermareales, en cambio en el hábitat submareal las señales estuvieron más empobrecidas y correspondieron a algas rojas que utilizan CO_2 disuelto.

- La comparación entre especies de un género entre regiones ficoflorísticas y su correspondiente hábitat no mostraron diferencias significativas. En cambio al comparar especies de diferentes géneros entre sí, se encontraron diferencias significativas. Esto podría indicar que entre habitats no hubo limitación de luz para la fotosíntesis y que las macroalgas pudieron estar a tasa fotosintética similar. Por otro lado, las similitudes entre las mismas especies de un género podrían estar relacionadas con los mecanismos de concentración de carbono.
- En este estudio se observó que algunas de las especies de macroalgas mejor representadas (e.g. *C. tuberculata* y *S. sinicola*) compartiendo el mismo hábitat presentaron diferencias en su composición isotópica de carbono. Estas variaciones podrían ser explicadas por sus diferencias morfológicas y su capacidad de absorción de luz.
- En este estudio se pretendió evaluar el efecto que las diferentes variables ambientales medidas y determinadas tienen sobre la señal isotópica registrada en las macroalgas. Los análisis de correlación de los valores $\delta^{13}\text{C}$ de macroalgas en función del pH, T, S y CO_2 disuelto, mostraron correlaciones no significativas para la mayoría de las variables, excepto pH que obtuvo una correlación baja pero significativa ($r=0.30$, $p<0.001$). Para algunas especies se observó una mayor asociación entre el $\delta^{13}\text{C}$ y el pH (e.g. *Hypnea spinella*, $r=0.63$ y *Spiridia filamentosa*, $r=0.53$), lo cual sugiere que esta variable tuvo mayor influencia en la señal isotópica de las macroalgas. Al realizarse un análisis factorial de tres vías se observó que las variables pH, temperatura y salinidad disuelto explicaron solo el 32% de la variabilidad del $\delta^{13}\text{C}$ en las macroalgas en su conjunto. Al analizar el efecto en las especies, se observó que la variabilidad del $\delta^{13}\text{C}$ explicó un 58% para la especie *Ulva lobata*. Esto indica que el resto de la variabilidad no explicada en este

análisis es atribuible a otros factores (e.g. cantidad de luz) que no fueron considerados en este estudio.

- A pesar del elevado número de especímenes estudiados en este trabajo, solo el 20% de la variabilidad isotópica del C en las macroalgas puede ser explicado en función de los criterios de Maberly et al., (1992) y Raven *et al.*, (2002) citados con anterioridad. La mayor variabilidad no puede ser explicada, sino que resulta evidente que es la fisiología fotosintética y las características particulares de cada especie relacionadas con el metabolismo del carbono (e.g. requerimientos de C y tasas de semi-saturación de CO₂) las determinan la señal isotópica.
- Finalmente, el uso de las herramientas isotópicas por si solas, resultan de poca ayuda para entender los complejos procesos fotosintéticos de las macroalgas en el medio natural, es necesario combinar con otras técnicas de estudio (e.g. fluorescencia de la clorofila a) (Enríquez y Borowitzka, 2010; explican a detalle el uso en estudios de macroalgas y pastos marinos) y sobretodo con la realización de estudios bajo condiciones controladas.

9. Literatura citada

- Abal, E.G., Loneragan, N.R., Bowen, P., Perry, C.J., Udy, J.W. y Dennison, W.C. 1994. Physiological and morphological responses of the seagrass *Zostera capricorni*. Aschers to light intensity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 178:113-129.
- Abbot, I. y Hollenberg, G. 1976. *Marine algae of California*. Standford University Press, Standford CA. 827 pp.
- Abelsos, P.H. y Hoering, T. C. 1961. Carbon isotope fractionation in formation of amino acids by photosynthetic organisms. *Proceedings of the Washington Academy of Science*. 47:623-632.
- Águila-Ramírez, R., M. Casas-Valdez, S. Ortega-García, R.A. Núñez-López y M.B. Cruz-Ayala. 2003. Spatial and seasonal variation of macroalgal biomass in Laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, Mexico. *Hydrobiologia*. 501:207-214.
- Aguilar-Rosas, L.E. y Aguilar-Rosas, R. 1993. Ficogeografía de las algas pardas (Phaeophyta) de la Península de Baja California, México. En: S.I. Salazar Vallejo y N.E. Gonzalez (Eds). *Biodiversidad marina y costera de México*. CONABIO Y CIQRO. 865 pp.
- Aguilar-Rosas, L.E, Aguilar-Rosas, R., Méndoz-González y Mateo-Cid, L.E. 2000. Marine algae from the north coast of Baja California, México. *Botanica Marina*. 43:127-139.
- Álvarez-Borrego, S. 1983. Gulf of California. En: *Estuaries and Enclosed Seas*. Edited by B. H. Ketchum, Elsevier, New York. 427-449 pp.
- Álvarez-Borrego, S. 2007. Principios generales del Ciclo del carbono en el océano. En: *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*. Eds. Hernández de la Torre B. y Gaxiola Castro G. 508 pp.
- Álvarez-Borrego, S., J. A. Rivera, G. Gaxiola-Castro, M. J. Acosta-Ruiz, y R. A. Schwartzlose. 1978. Nutrientes en el Golfo de California. *Ciencias Marinas*. 5:53-71.
- Andría, J. R., Pérez-Lloréns, J. L. y Vergara, J. J. 1999. Mechanisms of inorganic carbon acquisition in *Gracilaria gaditana* nom. prov. (Rhodophyta). *Planta*. 208:564-73.
- Arias-Aréchiga, J.P. 1998. Regionalización del Golfo de California: una propuesta a partir de concentración de pigmentos fotosintéticos (CZCS). Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 57pp.
- Axelsson, L., y Uusitalo, J. 1988. Carbon acquisition strategies of marine macroalgae I. Utilization of proton exchange visualized during photosynthesis in a closed system. *Marine Biology*. 97:295-300.
- Axelsson, L., Ryberg, H. y Beer, S. 1995. Two modes of bicarbonate utilization in the marine green macroalga *Ulva lactuca*. *Plant Cell Environment*. 18:439-45.

- Beardall, J. 1989. Photosynthesis and photorespiration in marine phytoplankton. *Aquatic Botany*. 34:105-130.
- Beardall, J. 1991. Effects of photon flux density on the "CO₂ concentrating mechanism" of the cyanobacterium *Anabaena variabilis*. *Journal of Plankton Research*. 13(Suppl):133-141.
- Beer, S., e Israel, A. 1990. Photosynthesis of *Ulva fasciata* IV. pH, carbonic anhydrase and inorganic carbon conversions in the unstirred layer. *Plant Cell Environment* 13:555-560.
- Beer, S. y Björk, M. 1994. Photosynthetic properties of protoplast, as compared with thalli, of *Ulva fasciata* (Chlorophyta). *Journal of Phycology*. 30:633-637.
- Beier, E. 1997. A numerical of the annual variability in the Gulf of California. *Journal of Physical Oceanography*. 27: 615-632.
- Beier, E. y Ripa, P. 1998. Seasonal gyres in the northern Gulf of California. *Journal of Physical Oceanography*. 29:305-311.
- Bender, M.M. 1971. Variations in the ¹³C/¹²C ratios of plants in relation to the pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation. *Phytochemistry*. 10:1239-1244.
- Benedict, C.R., Wong, W.W.L. y Wong, J.H.H. 1980. Fractionation of the stable isotopes of carbon by seagrasses. *Plant Physiology*. 65:512-517.
- Benson, A.A. 2002. Following the path of carbon in photosynthesis: a personal story. *Photosynthesis Research*. 73:29-49.
- Berg, I. A. 2011. Ecological aspects of the distribution of different autotrophic CO₂ fixation pathways. *Applied and Environmental Microbiology*. 77(6):1925-1936.
- Björk, M., Axelsson, L., y Beer, S. 2004. Why is *Ulva intestinalis* the only macroalga inhabiting isolated rockpools along the Swedish Atlantic coast. *Marine Ecology Progress Serie*. 284:109-116.
- Björk, M., Haglund, K., Ramazanov, Z., Garcia-Reina, G., y Pedersén, M. 1992. Inorganic carbon assimilation in the green seaweed *Ulva rigida* C. Ag. (Chlorophyta). *Planta*. 187:152-156.
- Björk, M., Haglund, K., Ramazanov, Z. y Pedersén, M., 1993. Inducible mechanism for HCO₃⁻ utilization and repression of photorespiration in protoplast and thalli of three species of *Ulva* (Chlorophyta). *Journal of Phycology*. 29:166-173.
- Borowitzka, M.A. 1981. Photosynthesis and calcification in the articulated *coralline* red algae *Amphiroa anceps* and *A. foliacea*. *Marine Biology*. 62:17-23.
- Bray, J. R. y Curtis, J. T. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monograph*, 27:325-349.

- Brouwer, P.E.M., Geilen, E.F.M., Gremmen, N.J.M. y Vanlent, F. 1995. Biomass, cover and zonation pattern of sublittoral macroalgae at Signy Island, South Orkney Islands, Antarctica. *Botanica Marina*, 38:259-270.
- Calvin, M. 1956. The photosynthetic carbon cycle. *Journal of the Chemical Society*. 1895-1915.
- Carvalho, M.C., Hayashizaki, K. y Ogawa, H. 2009. Short-term measurement of carbon stable isotope discrimination in photosynthesis and respiration by aquatic macrophytes, with marine macroalgal examples. *Journal of Phycology*. 45:761-770.
- Carvalho, M.C., Hayashizaki, K. y Ogawa, H. 2010. Temperature effect on carbon isotopic discrimination by *Undaria pinnatifida* (Phaeophyta) in a closed experimental system. *Journal of Phycology*. 46:1180-1186.
- Carvalho, M.C. y Eyre, B.D. 2011. Carbon stable isotope discrimination during respiration in three seaweed species. *Marine Ecology Progress Series*. 437:41-49.
- Cifuentes-Lemus, J.L. y Gaxiola-López, J. 2003. Biodiversidad de los invertebrados marinos de Sinaloa. Eds Atlas de Sinaloa, vol. XX. Colegio de Ciencias de Sinaloa, México. 141-163 pp.
- Clarke, K. R. y Gorley, R. N. 2006. *PRIMER v6: User manual/Tutorial*. PRIMER-E Ltd. Plymouth Marine Laboratory, U. K. 190 pp.
- Clarke, K.R. y Warwick, R.M. 1994. *Change in Marine Communities*. Plymouth Marine Laboratory, 144 pp.
- Craig, H. 1953. The geochemistry of the stable carbon isotopes. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 3:53-92.
- Craig, H. 1957. Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochimica et cosmochimica Acta*. V.12:133-149.
- Cruz-Ayala, M.B., Casas-Valdez, M.M y Ortega-García, S. 1998. Temporal and spatial variation of frondose benthic seaweeds in La Paz Bay, B.C.S., México. *Botanica Marina*. 41:191-198.
- Cock, J.M., Coelho, S.M., Brownlee, C. y Taylor, A.R. 2010. The *Ectocarpus* genome sequence: insights into brown algal biology and the evolutionary diversity of the eukaryotes. *New Phytologist*. 188:1-4.
- Cole, K.M. y Sheath, R.G. 1990. *Biology of Red Algae*. Cambridge University Press, U.S.A. 517P.
- Cooper, L.W. y DeNiro, M.J. 1989. Stable carbon isotope variability in the seagrass *Posidonia oceanica*: evidence for light intensity effects. *Marine Ecology Progress Series*. 50:225-229.

- Dauby, P. 1989. The stable carbon isotope ratios in benthic food webs of the Gulf of Calvi, Corsica. *Continental Shelf Research*. 9:181-195.
- Dawson, E.Y. 1944. The marine algae of the Gulf of California. *Allan Hancock Pacific Expedition* 3(10):[i-v+] 189-453.
- Dawson, E.Y. 1949. Resultados preliminares de un reconocimiento de las algas marías de la costa pacífica de México. *Revista de la sociedad mexicana de historia natural* 9:215-255.
- Dawson E. Y. 1951. A further study of upwelling and associated vegetation along. pacific Baja California, Mexico. *Journal of Marine Research*. 10:39-58.
- Dawson, E.Y. 1954. Marine red algae of Pacific México. Part 2. *Cryptonemiales* (cont.). *Allan Hancock Pacific Expeditions* 17(2):241-397.
- Dawson, E.Y. 1956. How to know the seaweeds. Dubuque, Iowa, USA. W.M.C. Brown. Co. Publishers. 197 pp.
- Dawson, E.Y. 1960. Symposium: The biogeography of Baja California and adjacent seas. Part II. Marine Biotas. A review of the ecology, distribution and affinities of the benthic flora. *Systematic Zoology*. 9:93-100.
- Dawson, E.Y. 1961. Marine red algae of Pacific México. Part 4. *Gigartinales*. *Pacific Naturalist*. 2:191-343.
- Dawson, E.Y. 1962. Marine red algae of Pacific México. Part 7. *Ceramiales*: *Ceramiciaceae*, *Delesseriaceae*. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 26(1):1-207.
- Dawson, E.Y. 1963. Marine red algae of Pacific México. Part 8. *Ceramiales*: *Dasyaceae*, *Rhodomelaceae*. *Nova Hedwigia*. 5:437-476.
- Dawson, E.Y. 1966. Marine algae in the vicinity of Puerto Peñasco, Sonora, México. *Gulf of California. Field Guide Ser. 1*. Universidad Arizona Press, Tucson: 57 pp.
- Dennison, W.J., Orth, R.J., Moore, K.A., Stevenson, J.C., Carter, V., Kollar, S., Bergstrom, P.W. y Batiuk, A. 1993. Assessing water quality with submerged aquatic vegetation. *BioScience* 43(2):86-94.
- Díaz-Gaxiola, J.M. 2011. Una revisión sobre los manglares: características, problemáticas y su marco jurídico. Importancia de los manglares, el daño de los efectos antropogénicos y su marco jurídico: caso sistema lagunar Topolobampo. *Ra Ximhai*.7:3.
- Dixon, G. K., Patel, B.N. y Merret, M. 1987. Role of intracellular carbonic anhydrase in inorganic carbon assimilation by *Phorfyridium purpureum*. *Planta* 178:443-449.

- Drechsler, Z. y Beer, S. 1991. Utilization of inorganic by *Ulva lactuca*. Plant physiology. 97:1733-1743.
- Duarte, C.M., 1991. Seagrass depth limited. Aquatic Botany. 40:363-377.
- Duarte, C.M. 1992. Nutrient concentration of aquatic plants: patterns across species. Limnology and Oceanography. 37(4):882-889.
- Dunton, K.H. 2001. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ measurements of Antarctic peninsula fauna: trophic relationships and assimilation of benthic seaweeds. American Zoologist. 41:99-112.
- Durako, M.J. y Hall, M.O. 1992. Effects of light on the stable carbon isotope composition of the seagrass *Thalassia testudinum*. Marine Ecology Progress Series 86:99-101.
- Elzenga, J.T.M, Prins, H.B.A y, Stefels, J. 2000. The role of extra-cellular carbonic anhydrase activity in inorganic carbon utilization of *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae): a comparison with other marine algae using the isotopic disequilibrium technique. Limnology & Oceanography. 45:372-380.
- Ellis, R.J. 1979. The most abundant protein in the world. Trends in biochemical sciences. 4:241-244.
- Enríquez, S., Agustí, S. y Duarte, C.M. 1994. Light absorption by marine macrophytes. Oecologia 98:121-129.
- Enríquez, S. y Borowitzka, 2010. The use of the fluorescence signal in studies of seagrasses and macroalgae. En: Suggett, David J., Borowitzka, Michael, Prášil, Ondrej (Eds.). Chlorophyll a Fluorescence in Aquatic Sciences: Methods and Applications. Springer Netherlands. 326 pp.
- Enríquez, S. y Rodríguez-Roman, A. 2006. Effect of water flow on the photosynthesis of three marine macrophytes from a fringing-reef lagoon. Marine Ecology Progress Series. 323:119-132.
- Enríquez, S., Merino, M. e Iglesias-Prieto, R. 2002. Variations in the photosynthetic performance along the leaves of the tropical seagrass *Thalassia testudinum*. Marine Biology. 140:891-900.
- Enríquez-Andrade, R., G. Anaya-Reyna, J. C. Barrera-Guevara, M. A. Carvajal-Moreno, M. E. Martínez-Delgado, J. Vaca-Rodríguez, y Valdés-Casillas C. 2005. An analysis of critical areas for biodiversity conservation in the Gulf of California region. Ocean & Coastal Management. 48:31-50.
- Espejel, I. 2006. Regionalización. En: Ordenamiento Ecológico Marino del Golfo de California (OEMGC) 130-152 pp.

- Espejel, I. y Bermúdez, R. 2009. Regionalizaciones Biogeográficas Marinas. Propuesta metodológica para la regionalización de los mares mexicanos. En: Ordenamiento ecológico marino. Visión integrada de la regionalización. 145-207pp.
- Espinoza-Álvarez, J. 1993. Macroalgas marinas del Golfo de California. En: SI Salazar- Vallejo, NE González (eds.), Biodiversidad marina y costera de México. CONABIO- CIQRO, México. 328-357.
- Falkowsky, P.G. y Raven, J.A. 2007. Aquatic photosynthesis. Second edition. Princeton, NJ. 502pp.
- Farquhar, G.D. 1983. On the nature of carbon isotope discrimination in C4 species. Australian Journal Plant Physiology. 10:205-26.
- Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R. y Hubick, K.T. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. Annual Review Of Plant Physiology And Plant Molecular Biology Plant Molecular Biology 40:503-537.
- Feely, R. A., Sabine, C. L., Lee, K., Berelson, W., Kleypas, J. A., Fabry, V. J. y Millero, F. J. 2004. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. Science 305:362-6.
- Fischer, G. y Wiencke, C. 1992. Stable carbon isotope composition, depth distribution and fate of macroalgae from the Antarctic Peninsula region. Polar Biology. 12:341-348.
- Flores- Verdugo, F., Moreno-Casasola, P., Agraz-Hernández C.M. , López-Rosa, H., Benitez-Pardo, D. y Travieso-Bello, A.C. 1995. La topografía y el hidroperíodo: dos factores que condicionan la restauración de los humedales costeros. Boletín de la sociedad Botánica de México. 80:33-47.
- France, R. 1995. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. Marine Ecology Progress Series 124:307-312.
- Fry, B. 2006. Stable isotope ecology. Springer, New York. 320 pp.
- Fry, B. y Sherr, E.B. 1984. $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. Contributions in Marine Science. 27:13-47.
- Fry, B. y Wainright, S.W. 1991. Diatom sources of ^{13}C -rich carbon in marine food webs. Marine Ecology Progress Series. 76:149-157.
- Gao, K. 1991. Comparative photosynthetic capacities of different parts of *Sargassum horneri* (Phaeophyta). Journal of Phycology. 39:245-252.
- Gao, K. y McKinley, K.R. 1994. Use of macroalgae for marine biomass production and CO₂ remediation: a review. Journal of Applied Phycology 6:45-60.

- Gao, K. y Umezaki, I. 1988. Comparative photosynthetic capacities of the leaves of upper and lower parts of *Sargassum* plants. *Botany Marine*. 31:231-236.
- Gao, K. y Umezaki, I. 1989. Comparative photosynthetic capacities of different parts of *Sargassum thunbergii*. *Journal of Phycology*. 37:7-16.
- Gao, K., Aruga, Y., Asada, K., Ishihara, T., Akano, T. y Kiyohara, M. 1993. Calcification in the articulated coralline alga *Corallina pilulifera*, with special reference to the effect of elevated CO₂ concentration. *Marine Biology*. 117:129-132.
- Geider, R.J., De Lucia, E.H., Falkowski, P.G., Finzi, A.C., Grime, P.C., Grace, J., Kana, T.M., La Roche, J., Long, S.P., Osborne, B.A., Platt, T., Prentice, I.C., Raven, J.A., Schlesinger, W.H., Smetacek, V., Stuart, V., Sathyendranath, S., Thomas, R.J., Vogelmann, T.C., Williams, P. y Woodward, F.I. 2001. Primary productivity of planet earth: biological determinants and physical constraints in terrestrial and aquatic habitats. *Global Change Biology*. 7:849-882.
- Giordano, M., Beardall, J. y Raven, J.A. 2005. CO₂ concentrating mechanisms in algae: mechanisms, environmental modulation and evolution. *Annual Review of Plant Biology*. 66:99-131.
- Giordano, M. y Maberly, S.C. 1989. Distribution of carbonic anhydrase in British marine macroalgae. *Oecologia*. 81:534-539.
- Gravot, A., Dittami, S.M., Rousvoal, S., Lugan, R., Eggert, A., Collén, J., Boyen, C., Bouchereau, A., y Tonon, T. 2010. Diurnal oscillations of metabolite abundances gene analysis provide new insights into central metabolic processes of the brown alga *Ectocarpus siliculosus*. *New Phytologist*. 188:98-110.
- Griffiths, R. C. 1968. Physical, chemical and biological oceanography of the entrance to the Gulf of California, spring of 1960. Washington: U.S. Dept. of the Interior, Bureau of Commercial Fisheries. 47pp.
- Grice, A. M., Loneragan, N.R. y Dennison, W. C. 1996. Light intensity and the interactions between physiology, morphology and stable isotope ratios in five species of seagrass. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 195:91-110.
- Goldman, J.C. 1999. Inorganic carbon availability and the growth of large marine diatoms. *Marine Ecology Progress Series*. 180:81-91.
- Guerrero-Ruiz, M., Urban-Ramírez, J., Rojas-Bracho, L. 2006. Las ballenas del Golfo de California. Secretaría de Medio Ambiente y Ecología. Instituto de Ecología. México, D.F. 524 pp.

- Haglund, K., Björk, M., Ramazanov, Z., Garcia-Reyna, G. y Pedersen, M. 1991. The role of carbonic anhydrase in photosynthesis and inorganic-carbon, assimilation in the red algae *Gracilaria tenuistipitata*. *Planta*. 187:275-281.
- Hecky, R. E., y Hesslein, R. H.. 1995. Contribution of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis. *Journal of the North American Benthological Society* 14: 631–653.
- Hendrickx, M.E., Brusca, R.C. y Ramírez-Resendiz, G. 2002. Biodiversity of macrocrustaceans in the Gulf of California. In; Hendrickx, M.E., (Ed.), *Contributions to the study of East Pacific Crustaceans*. UNAM, Mexico, 349-369 pp.
- Hobson, L.A., Hanson, C.E., y Holeton, C. 2001. An ecological basis for extracellular carbonic anhydrase in marine unicellular algae. *Journal of Phycology*. 37:717-723.
- Huovinen, P., Matos, J., Sousa-Pinto, I. y Figueroa, F. 2006. The role of nitrogen in photoprotection against high irradiance in the Mediterranean red alga *Grateloupia lanceola*. *Aquatic Botany*. 84:208-316
- INEGI. 1999. Instituto Nacional de estadística, geografía e informática. Información estadística de los Estados Unidos Mexicanos. Disponible en: <<http://www.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/default.aspx>> Consultado [10 de noviembre de 2012].
- INEGI. 2000. Diccionario de Datos Climáticos Escala 1:250,000 y 1:1'000,000 (Vectorial). Base de Datos Geográficos. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- Johansson, G., y Snoejis, P. 2002. Macroalgal photosynthetic responses to light in relation to thallus morphology and depth zonation. *Marine Ecology Progress Series*. 244:63-72.
- Johnston, A.M., Maberly, S.C. y Raven, J.A. 1992. The acquisition of inorganic carbon by four red macroalgae. *Oecologia*. 92:317-326.
- Johnston, A. M. y Kennedy, H. 1998. Carbon stable isotope fractionation in marine systems: open ocean studies and laboratory studies. En: Robinson, D., Van Gardingen, P. & Griffiths, H. [Eds.] *Stable Isotopes. Integration of Biological, Ecological and Geochemical Processes*. BIOS Scientific Publishers, Oxford, UK, 239-56 pp.
- Karekar, M.D. y Joshi, G.V. 1973. Photosynthetic carbon metabolism in marine algae. *Botany Marine*. 16:216-220.
- Keeley, J. E. 1998. C4 photosynthetic modifications in the evolutionary transition from land to water in aquatic grasses. *Oecologia*, 116:85-97.

- Keeley, J.E. 1999. Photosynthetic pathway diversity in a seasonal pool community. *Functional Ecology*. 13:106-118.
- Kendall, C. y Caldwell, E.U. 1998. Fundamentals of isotope geochemistry. En: *Isotope tracers in catchment hydrology*. (Kendall, C. y McDonnell, J.J., Eds), Elsevier Science, Amsterdam. 51-86 pp.
- Kerby, N.W. y Raven, J.A. 1985. Transport and fixation of inorganic carbon by marine algae. *Advances in Botanic Research*. 11:71-123.
- Kirk, J.T.O. 1994. *Light and Photosynthesis in aquatic ecosystems*, second ed. University of Cambridge Press, Cambridge, UK, England, 509 pp.
- Koch, M., Bowes, G., Ross, C. y Zhang, X.H. 2012. Climate change and ocean acidification effects on seagrasses and marine macroalgae. *Global Change Biology*. 19:103-132.
- Kraft G. T. 1981. Rhodophyta: morphology and classification. En: *The Biology of Seaweeds*, eds. C. S. Lobban y M. J. Wynne, Oxford: Blackwell Scientific. 6-51 pp.
- Kremer, P.K. y Kippers, U. 1977. Carboxylating enzymes and pathway of photosynthetic carbon assimilation in different marine algae – evidence for the C4 – Pathway? *Planta*. 13:191-196.
- Kübler, J.E. y Raven, J.A. 1994. Consequences of light limitation for inorganic carbon acquisition in three rhodophytes. *Marine Ecology Progress Series* 110: 203-209.
- Kübler, J., Johnston, E., Andrew, M. y Raven, J.A. 1999. The effects of reduced and elevated CO₂ and O₂ on the seaweed *Lomentaria articulata*. *Plant, Cell and environment*. 22:1303-1310.
- Lajtha, K. y Michener, R.H. 1994. *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Blackwell Scientific Publishing, Oxford. 316 pp.
- Lapointe, B.E. y Bedford, B.J. 2007. Drift rhodophyte blooms emerge in Lee County, Florida, USA: evidence of escalating coastal eutrophication. *Harmful Algae* 6:421-437.
- Lapointe, B.E., Barile, P.J. Littler, M.M., Littler, D. S., Bedford, B.R. y Gasque, C. 2005. Macroalgal blooms on southeast Florida coral reefs I. Nutrient stoichiometry of the invasive green alga *Codium isthmocladum* in the wider Caribbean indicates nutrient enrichment. *Harmful algae*. 4:1092-1105.
- Lankford, R.R. 1977. Coastal lagoons of Mexico: Their origin and classification. En M. Wiley (ed.) *Estuarine Processes*. Academic, New York. 182-215 pp

- Larsson, C., Axelsson, L., Ryberg, H. y Beer, S. 1997. Photosynthetic carbon utilization by *Enteromorpha intestinalis* (Chlorophyta) from a Swedish rockpool. *European Journal of Phycology*. 32:49-54.
- Lavin, M. F. y S. Organista. 1988. The surface heat flux in the northern Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*. 93:1433-1445.
- Lee, K.M., Boo, S.M., Kain, J.M. y Sherwood, A.R. 2013. Cryptic diversity and biogeography of the widespread brown alga *Colpomenia sinuosa* (Ectocarpales , Phaeophyceae). *Botanica marina*. 56(1):15-25.
- Lignell, A., y Pedersen, M. 1989. Effects of pH and inorganic carbon concentration on growth of *Gracilaria secundata*. *British Phycological Journal* 24:83-89.
- Littler, M.M y Littler, D.S. 1981. Intertidal macrophyte communities from Pacific Baja California and the upper Gulf of California: relatively constant vs. environmentally fluctuating systems. *Marine Ecology Progress Series*. 4:145-158.
- Littler, M.M y Littler, D.S. 1984. Relationships between macroalgae functional groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 74:13-34.
- Littler, D.S. y Littler, M.M. 2000. *Caribbean Reef Plants*. OffShore Graphics, Inc., Washington, D.C., 542pp.
- Lobban, C.S. y Harrison, P.J. 1994. *Seaweed ecology and physiology*. Cambridge University Press. Cambridge. 366 pp.
- Lotze, H.K. y W. Schramm. 2000. Ecophysiological traits explain species dominance patterns in macroalgal blooms. *Journal of Phycology*. 36:287-295.
- Lüning, K. 1990. *Seaweeds. Their environment, biogeography, and ecophysiology*. Wiley-Interscience Pub. New York. 527 pp.
- Lucas, W. J. 1983. Photosynthetic assimilation of exogenous HCO_3^- by aquatic plants. *Annual Review of Plant Physiology*. 34:71-104.
- Maberly, S. C. 1990. Exogenous sources of inorganic carbon for photosynthesis by marine macroalgae. *Journal of Phycology* 26:439-449.
- Maberly, S.C., Raven, J.A. y Johnston, A.M. 1992. Discrimination between ^{12}C and ^{13}C by marine plants. *Oecologia* 91:481-492.

- Madsen, T.V., Maberly, S.C. y Bowes, G. 1996. Photosynthetic acclimation of submersed angiosperms to CO₂ and HCO₃⁻. *Aquatic Botany*. 53:15-30.
- Marconi, M., Giordano, M. y Raven, J.A. 2011. Impact of taxonomy, geography and depth on δ¹³C and δ¹⁵N variation in a large collection of macroalgae. *Journal of Phycology*. 47:1023-1035.
- Marinone, S.G., 2003. A three dimensional model of the mean and seasonal circulation of the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*. 108(C10)3325.
- Marinone, S.G., y Lavín, M.F. 2003. Residual flow and mixing in the large islands regions of the central Gulf of California. En: OU Velasco Fuentes, J Sheinbaum, J.L. Ochoa de la Torre (eds.), *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics*. Kluwer Academic Publishers, Amsterdam. 213-236pp.
- Mathieson, A.C. 1989. Phenological patterns of northern New England seaweeds. *Botanica Marina*. 32:419-438.
- Mateo-Cid, L. E., Sánchez-Rodríguez, I, y Rodríguez-Montesinos y Casas-Valez, M.M. 1993. Estudio florístico de las algas marinas bentónicas de Bahía Concepción, B.C.S., México. *Ciencias Marinas*. 19(1):41-60.
- Mateo-Cid, L. E. y Mendoza-González, A. C. 1994a. Algas marinas bentónicas de Todos Santos, Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana*. 29:31-47.
- Mateo-Cid, L. E. y Mendoza-González, A. C. 1994b. Estudio florístico de las algas bentónicas de Bahía Asunción, Baja California Sur, México. *Ciencias marinas*. 20(1):41-64.
- Mateo-Cid, L.E., Mendoza-González, Galicia-García, C. y Huerta-Muzquiz, 2000. Contribución al estudio de las algas marinas bentónicas de Punta Arena y Cabo Pulmo, Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana*. 53:55-73.
- Mateo-Cid, L.E., Mendoza-González, A.C., Aguilar-Rosas, R. E. y Aguilar-Rosas, L. 2006. Algas marinas bentónicas de Puerto Peñasco, Sonora, México. *Hidrobiológica*. 16(3):45-65.
- McCourt, R.M. 1984. Seasonal patterns of abundance, distributions, and phenology in relation to growth strategies of three *Sargassum* species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 74:141-156.
- McClelland, J.W. y Valiella, I. 1998. Linking nitrogen in estuarine producers to land derived sources. *Limnology and Oceanography*. 43:577-585.
- McGlathery, K.J. 2001. Macroalgal blooms contribute to the decline of seagrass in nutrient-enriched coastal waters. *J. Phycol.* 37:453-456.

- McHugh, D. J. 2003. A guide to the seaweed industry. FAO Fisheries Technical Paper, No. 441. Rome, FAO. 105 pp.
- Méndez-Ramos, C. 2011. Regionalización del Golfo de California con base en el ciclo anual de la concentración de clorofila-a. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México. México, D.F. 89 pp.
- Menéndez, M, Martinez, M. y Comin, F.A. 2001. A comparative study of the effect of pH and inorganic carbon resources on the photosynthesis of three floating macroalgae species of a Mediterranean coastal lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 256:123-36.
- Mercado, J. M. y Niell, F.X. 1999. Carbonic anhydrase activity and use of HCO_3^- in *Bostrychia scorpioides* (Ceramiales, Rhodophyceae). *European Journal of Phycology*. 34:13-9.
- Mercado, J. M., Niell, F. X. y Figueroa, F. L. 1997. Regulation of the mechanism for HCO_3^- use by the inorganic carbon level in *Porphyra leucosticta* Thur. in Le Jollis (Rhodophyta). *Planta*. 201:319-325.
- Mercado, J. M., Gordillo, F. J. L., Figueroa, F. L. y Niell, F. X. 1998. External carbonic anhydrase and affinity for inorganic carbon in intertidal macroalgae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 221:209-220.
- Mercado, J.M., Niell, F.X., y Gil-Rodríguez, M.C. 2001. Photosynthesis maybe limited by light, not in-organic carbon availability, in three intertidal Gelidiales species. *New Phytologist* 149:431-439.
- Mercado, J.M., De los Santos, C.B., Pérez-Lloréns, J.L. y Vergara, J.J. 2009. Carbon isotopic fractionation in macroalgae from Cadiz Bay (Southern Spain): comparison with other biogeographic regions. *Estuarine Coastal Shelf Science*. 85:449-458.
- Middelboe, A.L. y Hansen, P.J. 2007. Direct effects of pH and inorganic carbon on macroalgal photosynthesis and growth. *Marine Biology Research*. 3:134.144.
- Millero, F.J. 2006. *Chemical Oceanography*. (3rd ed.). CRC Press, Boca Raton. 496 pp.
- Morel, F.M.M., Cox, E.H., Kraepiel, A.M.L., Lane, T.W., Milligan, A.J., Schaperdoth, Reinfelder, J.R. y Tortell, P.D. 2002. Acquisition of inorganic carbon by the marine diatom *Thalassiosira weissflogii*. *Functional Plant Biology*. 29:301-308.
- Murru, M. y Sandgren, C.D. 2004. Habitat matters for inorganic carbon acquisition in 38 species of red macroalgae (Rhodophyta) from Puget Sound, Washington, USA. *Journal of Phycology*. 40:837-845.

- Negoro, M., Shioji, N., Miyamoto, K. y Miura, Y. 1991. Growth of microalgae in high CO₂ gas and effects of SO_x and NO_x. *Applied Biochemistry and Biotechnology*. 28:877–886.
- Negoro, M., Hamasaki, A., Ikuta Y., Makita T., Hirayama K. y Suzuki, S. 1993. Carbon dioxide fixation by microalgal photosynthesis using actual flue gas discharged from a boiler. *Applied Biochemistry and Biotechnology* 39:643-653.
- Nier, A.O. 1950. A Redetermination of the relative abundances of the isotopes of carbon, nitrogen, oxygen, argon, and potassium. *Physical Reviews*. 77:789.
- Nier, A.O. y Gulbransen, E.A. 1939. Variations in the relative abundance of the carbon isotopes. *Journal of American Chemistry Society*. 61:697-698.
- Norris, J.N. 1972. Marine Algae from the 1969 Cruise of Makrele to the Northern Part of the Gulf of California. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 32:1-30.
- Norris, J.N. 1975. The Marine Algae of the Northern Gulf of California. Ph. D. Dissertation, Univ. of California, Santa Barbara, USA. XX, 575 pp.
- Norris, J.N. 1976. Reseña Histórica de las Exploraciones Marinas Botánicas en el Golfo de California. in B. Braniff C. and R. S. Felger, Editors, Sonora: Antropología del Desierto. México, D.F.: Instituto Nacional de Antropología e Historia. (Colección Científica Diversa. 27:79-84.
- Norris, J.N. 2010. Marine algae of the northern Gulf of California: Chlorophyta and Phaeophyceae. Series: Smithsonian contributions to Botany. No. 94.
- Nuñez-Lopez, R.A. y Casas-Valdez, M.M. 1997. Variación estacional de la biomasa y talla de *Sargassum* spp. (Sargassaceae, Phaeophyta) en bahía Concepción, B.C.S., México. *Hidrobiológica*. 7:19-28.
- Ochoa-Izaguirre, M.J. 1999. Composición y distribución de macroalgas en el sistema lagunar de Urías (Mazatlán, Sinaloa, México): variación estacional de la biomasa en relación con la disponibilidad de nutrientes y algunos factores ambientales. Tesis de maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. Mazatlán, Sinaloa, México. 99 pp.
- Ochoa-Izaguirre, M.J., J.L. Carballo y F. Páez-Osuna. 2002. Qualitative changes in macroalgal assemblages under two contrasting climatic conditions in a subtropical estuary. *Botanica Marina*. 45:130-138.
- Ochoa-Izaguirre, M.J., Aguilar-Rosas, R. y Aguilar-Rosas, L.E. 2007. Catálogo de Macroalgas de las lagunas costeras de Sinaloa. Serie Lagunas Costeras. Páez-Osuna, F. (Ed.). UNAM, ICMYL, México, 117 pp.

- O'leary, M.H. 1988. Carbon isotopes in photosynthesis. *Bioscience*. 38:328-336.
- Ortiz, J.; Romero, N.; Robert, P.; Araya, J.; Lopez-Hernández, J.; Bozzo, C.E.; Navarrete, C.E.; Osorio, A. and Rios, A. 2006. Dietary fiber, amino acid, fatty acid and tocopherol contents of the edible macroalgae *Ulva lactuca* and *Durvillaea antarctica*. *Food Chemistry*. 99: 98-104.
- Osmond, C.B. 1978. Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Annual Review of Plant Physiology*. 29:379-414.
- Osmond, C. B., Valaane, N., Haslam, S. M., Uotila, P., y Roksandic, Z. 1981. Comparisons of $\delta^{13}\text{C}$ values in leaves of aquatic macrophytes from different habitats in Britain and Finland: some implications for photosynthetic processes in aquatic plants. *Oecologia (Bed.)* 50(1):17-24.
- Paden, C.A.,M.R. Abbott, y C.D.Winant. 1991. Tidal and atmospheric forcing of the upper ocean in the Gulf of California, 1, Sea surface temperature variability. *Journal of Geophysical Research*. 96:18-337.
- Páez-Osuna, F., Ramírez-Reséndiz, G., Ruíz-Fernández, A.C. y Soto-Jiménez, M.F., 2007. La Contaminación por Nitrógeno y Fósforo en Sinaloa: Flujos, Fuentes, Efectos y Opciones de Manejo. In: Páez-Osuna, F. (Ed.), Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, El Colegio de Sinaloa, México, 304 pp.
- Patil, B.A., y Joshi, G.V. 1970. Photosynthetic studies in *Ulva lactuca*. *Botanica Marina* 13:111-115.
- Park, R., y Epstein, S. 1960. Carbon isotope fractionation during photosynthesis, *Geochemical and Cosmochimical Acta*. 21:110-126.
- Parke, M. y Dixon, P.S. 1976. Check-list of British marine algae. Third revision. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 56:527-594.
- Parsons, M.J. 1985. New Zealand seaweed flora and its relationships. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 19:131-138.
- Paul-Chávez, L. y Riosmena-Rodríguez, R. 2006. Macroalgas asociadas a manglares en Bahía de la Paz, Baja California Sur, México. *Revista Investigaciones Marinas*. 27(2):165-168.
- Pedroche, F.F. y Senties, A.G. 2003. Ficología marina mexicana. Diversidad y Problemática actual Mexican marine phycology . Diversity and problems. *Hidrobiológica*. 13(1):23-32.
- Piñón-Gimate, A., E. Serviere-Zaragoza, M.J. Ochoa-Izaguirre y F. Páez-Osuna. 2008. Species composition and seasonal changes in macroalgal blooms in lagoons along the southeastern Gulf of California. *Bot. Mar.* 51:112-123.

- Piñón-Gimate, A. 2008. Caracterización de florecimientos macroalgales de lagunas costeras de Sinaloa y su relación con factores fisicoquímicos. Tesis doctoral. Posgrado ICMYL, UNAM, Mazatlán, Sinaloa, México. 169 pp.
- Piñón-Gimate, A., M.F. Soto-Jiménez, M.J. Ochoa-Izaguirre, E. García-Pagés y F. Páez-Osuna. 2009. Macroalgae blooms and $\delta^{15}\text{N}$ in subtropical coastal lagoons from the Southeastern Gulf of California: discrimination among agricultural, shrimp farm and sewage effluents. *Marine Pollution Bulletin* 58:1144-1151.
- Piñón-Gimate, A., F. Páez-Osuna; E. Serviere-Zaragoza y M. Casa-Valdez. 2012. Macroalgal blooms in coastal lagoons of the Gulf of California eco-region: a summary of current knowledge. *Botanica Marina*. 55:129-142.
- Price, I.R., Larkum, A.W.D. y Bailey, A. 1976. Checklist of marine benthic plants collected in the Lizard Island area. *Australian Journal of Plant Physiology*. 3:3-8.
- Prins, H. B. A. y Elzenga, J. T. M. 1989. Bicarbonate utilization: function and mechanisms. *Aquatic Botany*. 34:59-83.
- Ralph, P. J., Durako, M. J., Enríquez, S., Collier, C. J. y Doblin, M. A. 2007. Impact of light limitation on seagrasses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 350:176-193.
- Rau, G.H., Sweeney, R.E. y Kaplan, I.R. 1982. Plankton $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio changes with latitude: differences between northern and southern oceans. *Deep-Sea Research*. 29:1035-1039.
- Rau, G. H., Takahashi, T., Des Marais, D. J., Repete, D. J. y Martin, J. H. 1992. The relationship between $\delta^{13}\text{C}$ of organic matter and $[\text{CO}_2]_{\text{(aqu)}}$ in ocean surface water: data from a JGOFS site in the northeast Atlantic Ocean and a model. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 56:1413-1419.
- Raven, J.A. 1981. Nutritional strategies of submerged benthic plants: the acquisition of C, N and P by rhizophytes and haptophytes. *New Phytologist*. 88:1-30.
- Raven, J. A. 1984. Energetics and transport in aquatic plants. *MBL Lectures in Biology*, Vol. 4. A. R. Liss and Co., New York. 587 pp.
- Raven, J.A., 1997. Inorganic carbon acquisition by marine autotrophs. *Advances in Botany Research*. 27: 85-209.
- Raven, J.A. 2010. Inorganic carbon acquisition by eukaryotic algae: four current questions. *Photosynthesis Research*. 26:123-134.
- Raven, J. A. y Farquhar, G. D. 1990. The influence of N metabolism and organic acid synthesis in the natural abundance of C isotopes in plants. *New Phytologist*. 116:505-529.

- Raven, J.A. y Hurd, C.L. 2012. Ecophysiology of photo-synthesis in macroalgae. *Photosynthesis Research*. 113:105-125.
- Raven, J.A., Beardall, J. y Giordano, M. 2014. Energy cost of carbon dioxide mechanisms in aquatic organisms. *Photosynthesis research*.
- Raven, J.A., Ball L.A., Beardall, J., Giordano, M. y Maberly, S.C. 2005. Algae lacking CO₂ concentrating mechanisms. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 83:879-990.
- Raven, J.A., Beardall, J. y Griffiths, H. 1982. Inorganic C-sources for *Lemanea*, *Cladophora*, and *Ranunculus* in a fastflowing stream: measurements of gas exchange and of carbon isotope ratio and their ecological implications. *Oecologia* 53:68-78.
- Raven, J.A., Johnston, A.M. y MacFarlane, J.J. 1990. Carbon metabolism. En: Cole KM, Sheath RG, editors. *Biology of the red algae*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 171-202.
- Raven, J.A., Johnston, A.M., Newman, J.R. y Scrimgeour, C.M. 1994. Inorganic carbon acquisition by aquatic photolithotrophs of the Dighty Burn, Angus, UK: uses and limitations of natural abundance measurements of carbon isotopes. *New Phytologist*. 127:271-286.
- Raven, J.A., Walker, D.I., Johnston, A.M., Handley, L.L. y Kübler, J.E. 1995. Implications of ¹³C natural abundance measurements for photosynthetic performance by marine macrophytes in their natural environment. *Marine Ecology Progress Series*. 123:193-205.
- Raven, J.A., Johnston, A.M., Saville, P.J. y McInroy, S.G. 2000. Carbon isotope ratios of photolithotrophs from Allt meal nan Damh, a burn at Ardeonaig, Perthshire, and their ecophysiological significance. *Botanical Journal of Scotland*. 52:1-15.
- Raven, J.A., Johnston, A.M., Kübler, J.E., Korb, R., McInroy, S.G., Handley, L.L., Scrimgeour, C.M., Walker, D.I., Beardall, J., Clayton, M.N., Vanderklift, M., Fredriksen, S. y Dunton, K.H. 2002a. Seaweeds in cold seas: evolution and carbon acquisition. *Annals of Botany*. 90:525-536
- Raven, J.A., Johnston, A.M., Kübler, J. E., Korb, R., McInroy, S. G., Handley, L. L., Scrimgeour, C. M., Walker, D.I., Beardall J., Vanderklift M, Fredriksen S, y Dunton, K.H. 2002b. Mechanistic interpretation of carbon isotope discrimination by marine macroalgae and seagrasses. *Functional Plant Biology*. 29:335-78.
- Raven, J.A. y Lucas, J. 1985. Energy costs of carbon acquisition. En: W. J. Lucas and J. A. Berry [eds.]. *Inorganic carbon uptake by aquatic photosynthetic organisms*. Waverly. 305-325pp.

- Raz-Guzmán, A.M. y De la Lanza-Espino, G. 1991. Evaluation of photosynthetic pathways of vegetation, and of sources of sedimentary organic matter through $\delta^{13}\text{C}$ in Términos lagoon, Campeche México. *Anales Instituto de Biología. UNAM Serie Botánica*. 62:39-63.
- Rees, T.A.V. 1984. Sodium dependent photosynthetic oxygen evolution in a marine diatom. *Journal of Experimental Botany*. 35:332-337.
- Reiskind, J.B. y Bowes, G. 1991. The role of phosphoenolpyruvate carboxykinase in a marine macroalga with C4-like photosynthetic characteristics. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 88:2883-2887.
- Reiskind, J.B., Seamon, P.T. y Bowes, G. 1988. Alternative methods of photosynthetic carbon assimilation in marine macroalgae. *Plant Physiology*. 87: 686-692.
- Reinfelder, J.R., Kraepiel A.M.L., Morel F.M.M. 2000. Unicellular C4 photosynthesis in a marine diatom. *Nature*. 407:996-999.
- Reinfelder, J.R., Milligan, A.J., y Morel, F.M. 2004. The role of the C4 pathway in carbon accumulation and fixation in a marine diatom. *Plant Physiology*. 135:2106-2111.
- Ripa, P. 1997. Towards a physical explanation of the seasonal dynamics and thermodynamics of the Gulf of California. *Journal of Physical Oceanography*. 27:597-614.
- Robbins, L.L, Hansen, M.E., Kleypas, J.A. y Meylan, S.C. 2010. A user friendly seawater carbon calculator for windows, mac OS X, and iOS (iphone): U.S. Geological Survey Open-file Report 2010-1280, 17pp.
- Roberts, K., Granum, E., Leegood, R.C. y Raven, J.A. 2007. C3 and C4 pathways of photosynthetic carbon assimilation in marine diatoms are under genetic, not environmental, control. *Plant Physiology*. 145:230-235.
- Robles, J.M. y Marinone, S.C. 1987. Seasonal and interannual thermohaline variability in the Guaymas basin of the Gulf of California. *Continental Shelf Research*. 7:715-733.
- Roden, G. I. y Groves, G. W. 1959. Recent oceanographic investigations in the Gulf of California, *Journal of Marine Research*. 18(1):10-35.
- Roden, G.I. 1964. Oceanographic aspects of Gulf of California. From: T.H. Van Andel and G.G. Shor (Eds.) *Marine geology of the Gulf of California*. AAPG Memoir. 3:30-58.
- Roden, G. I. 1972. Thermohaline structure and baroclinic flow across the Gulf of California entrance and in the Revilla Gigedo Islands región. *Journal of Physical Oceanography*. 2:1777-1803.

- Rodríguez-Gonzales, F.J. 2010. Estado del conocimiento de la flora de macroalgas del Golfo de California. Ensayo. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. 124pp.
- Ruperez, P. 2002. Mineral content of edible marine seaweeds. *Food Chemistry*. 79(1):23-26.
- Ryther, J. H. 1956. The Sargasso Sea. *Scientific America*. 194(1):98-104.
- Sackett, W.M., Eckelmann, W.R., Bender, M.L. y Be, A.W. 1965. Temperature dependence of carbon isotope composition in marine plankton and sediments. *Science*. 148:235-237.
- Sánchez-Machado, D.I., Lopez-Cervantes, J., Lopez-Hernandez, J., y Paseiro-Losada, P. 2004. Fatty acids, total lipid, protein and ash contents of processed edible seaweeds. *Food Chemical*. 85(3):439-444.
- Sánchez-Rodríguez, I. 1996. Fenología de *Sargassum sinicola* Setchell y Gardner en Bahía Magdalena, B. C. S. México. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN, La Paz, B.C.S., México. 84pp.
- Sánchez-Rodríguez, I., Fajardo-León, M.C. y Oliveiro-Pantoja, C. 1989. Estudio florístico estacional de las algas en Bahía Magdalena, B.C.S., México. *Inv. Mar. CICIMAR*, Vol. 4 No. 1.
- Sand-Jensen, K. 1989. Environmental variables and their effect on photosynthesis of aquatic plant communities. *Aquatic Botany*. 34:5-25.
- Sand-Jensen, K. y Gordon, D. 1984. Differential ability of marine and freshwater macrophytes to utilize HCO_3^- and CO_2 . *Marine Biology*. 80:247-253.
- Santamaría-Del-Ángel, E., Álvarez-Borrego, S. y Muller-Karger, F.E. 1994. Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *Journal of Geophysical Research*. 99(4):7411-7421.
- Santelices, B. 1977. Ecología de las algas marinas bentónicas. Universidad Católica de Chile. Santiago de Chile. 384 pp.
- Schubert, N. y García-Mendoza, E. 2008. Photoinhibition in red algal species with different carotenoid profiles. *Phycological Society of America*. 44:1437-1446.
- Schubert, H., Sagert, S. y Forster, R. M. 2001. Evaluation of the different levels of variability in the underwater light field of a shallow estuary. *Helgol. Marine Research*. 55:12-22.
- Setchell, W. y Gardner, N. 1920. The marine algae of the Pacific Coast of North America. Part II Chlorophyceae, University of California. *Publications in Botany*. 8:139-374.
- Setchell, W. y Gardner, N. 1924. Expedition of the California Academy of Sciences to the Gulf of California in 1921. The marine algae proc. California. Academy. Sciences. (Serie IV). 12(29):695-949.

- Simenstad, C.A., Duggins, D.O. y, Quay, P.D. 1993. High turnover of inorganic carbon in kelp habitats as a cause of $\delta^{13}\text{C}$ variability in marine food webs. *Marine Biology*. 116:147-160.
- Snoeijs, P., Klennel, M., Choo, K., Comhaire, I., Ray, S. y Pedersén, M. 2002. Strategies for carbon acquisition in the red marine macroalga *Coccolytus truncatus* from the Baltic Sea. *Marine. Biology*. 140:435-44.
- South, G.R., Titley, I., 1986. A checklist and distributional index of the benthic marine algae of the North Atlantic Ocean. *Nordic Journal of Botany*. 8(5): 556.
- Soto-Madornes.S., Marinone, S. G. y Parés, A. 1999. Time and spatial variability of sea surface temperature in the Gulf of California. *Ciencias Marinas*. 25(1):1-30.
- Steneck, R.S., Graham, M.H., Bourque, B.J., Corbett, D., Earlandson, J.M. .Estes, J.A. y Tegner, M.J. 2002. Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. *Environmental Conservation*. 29: 436-459.
- Stephenson, R.L., Tan F.C. y Man. K.H. 1986. Use of stable carbon isotope ratios to compare plant material and potential consumers in seagrass bed and kelp bed in Nova Scotia, Canada. *Marine Ecology Progress Series*. 30:1-7.
- Stevenson, M. R. 1970. On the physical and biological oceanography near the entrance of the Gulf of California, October 1966-August 1967. *Bulletin Inter-American Tropical Tuna Commission*. 14(3):389-504.
- Stevenson, M. R., Bothwell M. L. y Lower, R.L. 1996. Algal ecology. Freshwater benthic ecosystems. Academic Press, San Diego. 753 pp.
- Stumm, W. y Morgan, J.J. 1970. Aquatic chemistry. An introduction emphasizing chemical equilibria in natural waters. New York. Wiley. Intersciencie. 117 pp.
- Suárez-Castillo, A.N., Riosmena-Rodríguez, M., Rojo-Amaya, J., Torre-Cosío, R., Rioja-Nieto, A., Hudson Weaver, T., Pfister, G., Hernández-Carmona, G., Hinojosa-Arango, O., Aburto Oropeza y Figueroa Cárdenas, A.L. 2013. Bosques de algas pardas en el golfo de California: Sargassum, un hábitat esencial. *CONABIO. Biodiversitas* 108:12-16.
- Surif, M.B. y Raven, J.A. 1989. Exogenous inorganic carbon sources for photosynthesis in seawater by members of the Fucales and the Laminariales (Phaeophyta): ecological and taxonomic implications. *Oecologia*. 78:97-105.
- Surif, B.M., y Raven, J.A. 1990. Photosynthetic gas exchange under emersed conditions in eulittoral and normally submersed members of the Fucales and the Laminariales: interpretation in relation to C isotope ratio and N and water use efficiency. *Oecologia*. 82:68-80.

- Sverdrup, H.U. 1941. The Gulf of California: preliminary discussion on the cruise of the E.W. Scripps in February and March 1939. 6th Pacific Science Congress Proceedings. 3:161-166.
- Teichberg, M., S.E. Fox, Y.S. Olsen, I. Valiela, P. Martinetto, O.Iribarne, E.Y. Muto, M.A.V. Petti, T.N. Corbisier, M. Soto-Jiménez, F. P á ez-Osuna, P. Castro, H. Freitas, A. Zitelli, M. Cardinaletti and D. Tagliapietra. 2010. Eutrophication and macroalgal blooms in temperate and tropical coastal waters: nutrient enrichment experiments with *Ulva* spp. *Global Change Biology*. 16:2624-2637.
- Thompson, D.A. y Lehner, C.E. 1976. Resilience of a rocky intertidal fish community in a physically unstable environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 22:1-29.
- Trimborn, S., Wolf-Gladrow, D., Richter, K-U, y Rost, B. 2009. The effect of pCO₂ on carbon acquisition and intracellular assimilation in four marine diatoms. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology*. 376:26-36.
- Valiela, I., J. McClelland, J. Hauxwell, P.J. Behr, D. Hersh y K. Foreman. 1997. Macroalgal blooms in shallow estuaries: controls and ecophysiological and ecosystem consequences. *Limnology and Oceanography*. 42:1105-1118.
- Vázquez-Borja, R. 1999. Análisis comparativo de la ficoflora de Baja California Sur. Tesis de maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 75pp.
- Velázquez-Ochoa, R. 2012. Isótopos estables de carbono en macroalgas del sistema lagunar Urías, Mazatlán, Sinaloa, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Sinaloa. Facultad de Ciencias del Mar. 58 pp.
- Wang, W.L. y Yeh, H.W. 2003. $\delta^{13}\text{C}$ values of marine macroalgae from Taiwán. *Botanical Bulletin. Academia Sinica* 44:107-112.
- Wefer, G. y Killingley, J. S. 1986. Carbon isotopes in organic matter from a benthic alga *Halimeda incrassata* (Bermuda): effect of light intensity. *Chemical Geology (Isotope Geoscience Section)* 59:321-326.
- Weyman, G.I., Gomez, I. Wiencke, C., Iken, K. y Kbsen, H. 1996. Photosynthetic characteristics and C:N ratios of macroalgae from King George Island (Antarctica). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, Biology and Ecology*. 204:1-22.
- Whelan, T. 1976 Enzymatic isotope fractionation in photosynthesis. In CR Benedict, ed, Proc Symp Tulane Univ, New Orleans, La. 22-38 pp.
- Whelan, T., Sackett, W.M. y Benedict, C. R. 1973. Enzymatic fractionation of carbon isotopes by phosphoenolpyruvate carboxylase from C₄ plants. *Plant Physiology*. 51:1051-105.

- Wickman, F. 1952. Variations in the relative abundance of the carbon isotopes in plants. *Geochimical and Cosmochimica Acta*. 2:243-254.
- Wiencke, C. 1990. Seasonality of brown macroalgae from Antarctica a long-term culture study under fluctuating Antarctic daylengths. *Polar Biology*. 10:589-600.
- Wiencke, C. y Fischer, G. 1990. Growth and stable carbon isotope composition of cold-water macroalgae in relation to light and temperature. *Marine. Ecology. Progress. Series*. 65:283-292.
- Wong, S. C., Muta Hara, Z., Japar Sidik, B y Bin Arshad, A. 2012. Comparison of seaweed of the two rocky shores in Sarawak, Malaysia. *Coastal Marine Science*. 35(1):78-84.
- Womersley, H. B. S., 1981. Biogeography of Australasian marine macroalgae. In: *Marine botany*. Ed. by M. N. Clayton & R. J. King. Longman Cheshire, Melbourne. 292-307.
- Womersley, H.B.S. 1948. The marine algae of Kangaroo Island. II. The Pennington Bay region. *Transactions of the Royal Society of South Australia*. 72:143-167.
- WWF. 2006. Estableciendo prioridades de conservación en islas del Golfo de California: Un ejercicio con criterios múltiples (Reporte integrado por J.A. Rodríguez Valencia, D. Crespo Camacho y M.A. Cisneros-Mata). 31 pp.
- Wynne, M.J. y Norris, J.N. 1978. The genus *Colpomenia* derbes *et* solier (Phaeophyta) in the Gulf of California. *Smithsonian Contributions to Botany*. 35: 1-18.
- Xu, J., Fan, X., Zhang, X., Xu, D., Mou, S., Shaona, C., Zhou, Z., Jinlai, M., y Naihao, Y. 2012. Evidence of coexistence of C₃ and C₄ photosynthetic pathways in a green-tide-forming alga, *Ulva prolifera*. *PLoS ONE* 7(5).
- Ye, L.X., Ritz, D.W., Fenton, G.E. y Lewis, M.E. 1991. Tracing the influence on sediments of organic waste from a salmonid farm using stable isotope analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 145:161-174.
- Zamora-Arroyo, F., Egido-Villareal, J., Albar-Reynoso, M.P., Villalba-Loera, A. y Rodríguez, G. 2000. Programa Piloto de Monitoreo Ecológico de Bahía Santa María La Reforma. Centro de Conservación para el Aprovechamiento de los Recursos Naturales (CECARENA). Conservación Internacional de México (CIMEX), Universidad Autónoma de Sinaloa. Documento Inédito.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, N.J. 663pp.
- Zeebe, R. E. y Wolf-Gladrow, D. 2001. *CO₂ in Seawater: Equilibrium, Kinetics, Isotopes*. Elsevier, Amsterdam, 346 pp.
- Zertuche-González, J.A., Ballesteros-Grijalva, G. y García-Leé, M.G. 1996. Variación estacional de Biomasa de *Chondracanthus canaliculatus* (Rhodophyta, Gigarnales) asociada con factores

ambientales, a través de un análisis de componentes principales. *Ciencias Marinas*. 22(4):459-467.

Zou, D.H. y Gao, K.S. 2002. Photosynthetic responses to inorganic carbon in *Ulva lactuca* under aquatic and aerial states. *Acta Botanica Sinica*. 44:1291-1296.

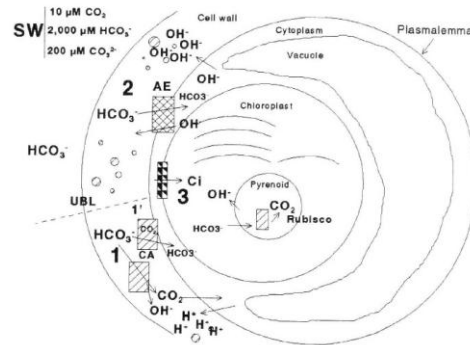
Zou D H, Gao K S, y Xia J. 2003. Photosynthetic utilization of inorganic carbon in the economic brown alga, *Hizikia fusiforme* (Sargassaceae) from the South China Sea. *Journal of Phycology*. 36:1095-1100.

Zou, D., Xia, J., y Yang, Y. 2004. Photosynthetic use of exogenous inorganic carbon in the agarophyte *Gracilaria lemaneiformis* (Rhodophyta). *Aquaculture*. 237:421-31.

Zou, D., Gao, K. y Chen, W. 2011. Photosynthetic carbon acquisition in *Sargassum henslowianum* (Fucales, Phaeophyta), with special reference to the comparison between the vegetative and reproductive tissues. *Photosynthesis Research*. 107:159-168.

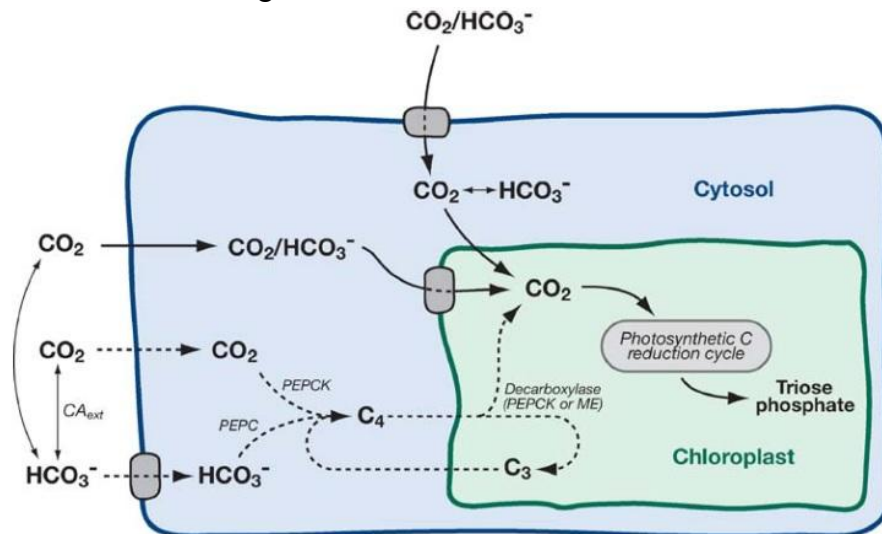
10. Anexos

Anexo 1. Modelo funcional de adquisición de carbono propuesto para *Ulva* sp. Tomado de Beer (1996).



Conversión de HCO_3^- por deshidratación a CO_2 catalizado por la enzima anhidrasa carbonica_{ext} hacia la pared celular (Björk *et al.*, 1992). 2) Sistema AE (sistema de intercambio aniónico, del inglés, ("anion exchanger system"), el cual consiste en la asimilación de HCO_3^- a través de una proteína intercambiadora de iones localizada en la membrana plasmática. Se ha sugerido que este transporte pudiera ser un péptido similar al encontrado en las células rojas de la sangre (Drechsler y Beer, 1991).

Anexo 2. Modelo esquemático de transporte de Cl y los procesos de acumulación de CO_2 en células de algas eucariotas. Tomado de Marconi *et al.* (2005).



El modelo incorpora las posibilidades para el transporte de Cl en el plasmalema y/o los cloroplastos, así como el modelo de incorporación de Cl del metabolismo tipo C_4 . El CO_2 atraviesa la membrana plasmática por difusión, donde el transporte activo (mostrado en el cuadro

sombreado) puede ser CO₂ ó HCO₃⁻. También se muestra el rol de la anhidrasa carbónica como transportador de HCO₃⁻.

Anexo 3. Taxonómico de macroalgas recolectadas en el Golfo de California. * Indica especies endémicas de acuerdo con (Espinoza-Alvarez, 1993).

División/ Clase	Orden	Familia	Especie	Autor
Chlorophyta				
Ulvophyceae	<i>Bryopsidales</i>	<i>Bryopsidaceae</i>	<i>Bryopsis corticulans</i>	Setchell
			<i>B. pennatula</i>	J. Agardh
			<i>Bryopsis</i> sp.	
		<i>Caulerpaceae</i>	<i>Caulerpa cupressoides</i>	(Vahl) C. Agardh
			<i>C. mexicana</i>	Sonder ex Kützing
			<i>C. peltata</i>	J.V. Lamououx
			<i>C. sertularioides</i>	(S.G. Gmelin) Howe
			<i>Caulerpa</i> sp.	
		<i>Codiaceae</i>	<i>Codium amplivesiculatum</i> *	Setchell & N.L. Gardner
			<i>C. brandegeei</i>	Setchell & N.L. Gardner
			<i>C. fragile</i>	Setchell & N.L. Gardner
			<i>C. simulans</i>	Setchell & N.L. Gardner
	<i>Cladophorales</i>	<i>Cladophoraceae</i>	<i>Chaetomorpha antennina</i>	(Bory de Saint- Vincent) Kützing
			<i>C. linum</i>	(O.F. Müller) Kützing
			<i>Chaetomorpha</i> sp.	
			<i>Cladophora albida</i>	(Nees) Kützing
			<i>C. columbiana</i>	F.S. Collins
			<i>C. microcladioides</i>	F.S. Collins
			<i>Cladophora</i> sp.	
		<i>Booleaceae</i>	<i>Cladophoropsis</i> sp.	
		<i>Cladophoraceae</i>	<i>Rhizoclonium riparium</i>	F.S. Collins
			<i>Rhizoclonium</i> sp.	
		<i>Boodleaceae</i>	<i>Phyllocladon robustum</i>	Setchell & N.L. Gardner)
				Rhyne & H. Robinson
			<i>Struveopsis</i> sp.1	
		<i>Valoniaceae</i>	<i>Valoniopsis pachynema</i>	(G. Martens) Børgesen
	<i>Ulvales</i>	<i>Ulvaceae</i>	<i>Ulva acantophora</i>	(Kützing) Hayden, Blomster, Maggs, P.C. Silva, Stanhope & J.R. Waaland
			<i>U. clathrata</i>	(Roth) C. Agardh
			<i>U. compressa</i>	Linnaeus
			<i>U. expansa</i>	(Setchell) Setchell y

			<i>U. flexuosa</i>	L.N. Gardner
			<i>U. intestinalis</i>	Wulfen
			<i>U. lactuca</i>	Linnaeus
			<i>U. linza</i>	Linnaeus
			<i>U. lobata</i>	(Kützing) Harvey
			<i>U. prolifera</i>	O.F.Müller
			<i>U. rigida</i>	C.Agardh
			<i>Ulva</i> sp.	
			<i>U. stenophylla</i>	Setchell & N.L.Gardner
Phaeophyta				
<i>Phaeophyceae</i>	<i>Tilopteridales</i>	<i>Cutleriaceae</i>	<i>Cutleria hancockii</i> *	E.Y.Dawson
	<i>Dictyotales</i>	<i>Dictyotaceae</i>	<i>Dictyota conrescens</i>	W.R.Taylor
			<i>D. dichotoma</i>	(Hudson) J.V. Lamouroux
			<i>D. implexa</i>	(Desfontaines)
			<i>D. flabellata</i>	(F.S.Collins)
				Setchell & N.L.Gardner
			<i>Dictyota</i> sp.	
			<i>Dictyota coriacea</i>	Holmes) I.K.Wang, H.-S.Kim & W.J.Lee
			<i>Spatoglossum howellii</i>	Setchell & N.L.Gardner
			<i>Padina conrescens</i>	Thivy in W.R. Taylor
			<i>P. crispata</i>	Thivy in W.R. Taylor
			<i>P. durvillaei</i>	Bory Saint-Vincent
			<i>Padina</i> sp.	
			<i>Spatoglossum howellii</i>	Setchell & N.L.Gardner
			<i>Taonia lennebackerae</i>	Farlow ex J.Agardh
			<i>Zonaria</i> sp.	
	<i>Ectocarpales</i>	<i>Scytosiphonaceae</i>	<i>Colpomenia ramosa</i>	W.R. Taylor
			<i>Colpomenia</i> sp.	
			<i>C. tuberculata</i>	De A. Saunders
		<i>Ectocarpaceae</i>	<i>Ectocarpus simulans</i>	Setchell y N.L Gardner
			<i>Ectocarpus</i> sp.	
			<i>Endarachne</i> sp.	
			<i>Hydroclathrus clathratus</i>	(C.Agardh) M.A.Howe
			<i>Hydroclathrus</i> sp.	
			<i>Rosenvingea intricata</i>	(J.Agardh) Børgesen
			<i>Rosenvingea</i> sp.	
	<i>Ishigeales</i>	<i>Ishigeaceae</i>	<i>Ishige foliacea</i>	Okamura
	<i>Fucales</i>	<i>Sargassaceae</i>	<i>Sargassum brandegeei</i>	Setchell & N.L.Gardner
			<i>Sargassum sinicola</i> subsp. <i>camouii</i>	E.Y.Dawson
			<i>S. herphorizum</i> *	Setchell et Gardner

			<i>S. horridum</i>	Setchell & N.L.Gardner
			<i>S. johnstonii</i> *	Setchell & N.L.Gardner
			<i>S. lapazeanum</i>	Setchell & N.L.Gardner
			<i>S. liebmannii</i>	J.Agardh
			<i>S. muticum</i>	(Yendo) Fensholt
			<i>S. sinicola</i>	Setchell & N.L.Gardner
			<i>Sargassum</i> sp.	
	<i>Sphacelariales</i>	<i>Sphacelariaceae</i>	<i>Sphacelaria californica</i>	Setchell & N.L.Gardner
Rhodophyta				
<i>Bangiophyceae</i>	<i>Bangiales</i>	<i>Bangiaceae</i>	<i>Pyropia thuretii</i>	(Setchell & E.Y.Dawson) J.E.Sutherland, L.E.Aguilar Rosas & R. Aguilar Rosas
Florideophycidae	<i>Ceramiales</i>	<i>Callithamniaceae</i> <i>Ceramiaceae</i>	<i>Callithamnion</i> <i>Centroceras clavulatum</i>	(C.Agardh) Montagne
			<i>Centroceras</i> sp.	
			<i>Ceramium affine</i>	Setchell y N.L.Gardner
			<i>C. equisetoides</i>	E.Y. Dawson
			<i>Ceramium macilentum</i>	J.Agardh
			<i>C. sinicola</i>	Setchell y Gardner
			<i>Ceramium</i> sp.	(S.G.Gmelin) Montagne in Barker-Webb & Berthelot
		<i>Dasyaceae</i> <i>Rhodomelaceae</i>	<i>Dasya baillouviana</i>	
			<i>Acanthophora</i> sp.	
			<i>Acanthophora spicifera</i>	(M.Vahl) Børgesen
			<i>Bostrychia radicans</i>	(Montagne) Montagne
			<i>Caloglossa lepriurii</i>	(Montagne) G. Martens
			<i>Chondria acrorhizophora</i>	Setchell &N.L.Gardner
			<i>Chondria californica</i>	(Collins) Kylin
			<i>Digenea simplex</i>	(Wulfen) C. Agardh
			<i>Digenea</i> sp.	
			<i>Laurencia pacifica</i>	Kylin
			<i>L. papillosa</i> *	(C.Agardh)
			<i>Laurencia</i> sp.	
			<i>Neosiphonia johnstonii</i>	(Setchel & N.L.Gardner) J.N.Norris
			<i>Palisada paniculata</i>	Kützing) J.N.Norris
			<i>P. mollis</i>	J.D. Hooker y Harvey
			<i>P. nathaniellii</i>	
			<i>P. pacifica</i>	Hollenberg
			<i>Neosiphonia paniculata</i>	(Montagne)

			J.N.Norris
	<i>Spyridiaceae</i>	<i>Polysiphonia</i> sp. <i>Spyridia filamentosa</i>	(Wulfen) Harvey
Corallinales	<i>Corallinaceae</i>	<i>Spyridia</i> sp. <i>Amphiroa beauvoisii</i> <i>A. misakiensis</i> <i>Amphiroa</i> sp. <i>Corallina vancouverensis</i> <i>Jania</i> sp.1	J.V.Lamouroux Yendo Yendo
<i>Gelidiales</i>	<i>Gelidiaceae</i>	<i>Gelidium sclerophyllum</i> <i>Gelidium</i> sp. <i>G. versicolor</i> <i>Pterocliadiella</i> sp. <i>Grateloupia doryphora</i>	W.R. Taylor (Montagne) M.A.Howe
<i>Halymeniales</i>	<i>Halymeniaceae</i>	<i>G. filicina</i> <i>G. howeii</i> <i>Grateloupia</i> sp. <i>G. versicolor</i>	(J.V. Lamouroux) C. Agardh Setchell y Gardner (J. Agardh) J. Agardh
<i>Gigartinales</i>	<i>Dumontiaceae</i>	<i>Weeksia coccinea</i>	(Harvey) S.C.Lindstrom
	<i>Gigartinaceae</i>	<i>Chondracanthus squarulosus</i> * <i>Gigartina</i> sp. <i>Chondracanthus tepidus</i> <i>Rhodoglossum</i> sp <i>Mazzaella leptorhynchos</i>	(Setchell & N.L.Gardner) Hughey, P.C.Silva & Hommersand Hollenberg) Guiry (J.Agardh) Leister
<i>Gracilariales</i>	<i>Gracilariaceae</i>	<i>Gracilaria crispata</i> <i>G. marcialana</i> * <i>G. pacifica</i> <i>Gracilaria</i> sp.1 <i>G.spinigera</i> * <i>G. subsecundata</i> * <i>G. tepocensis</i> <i>G. textorii</i> <i>G. textorii</i> var. <i>textorii</i> <i>G. turgida</i> <i>G. vermiculophylla</i> <i>Gracilariopsis longissima</i>	 Setchell & N.L.Gardner <i>E.Y.Dawson</i> <i>E.Y.Dawson</i> (Suringar) De Toni (Suringar) De Toni <i>E.Y.Dawson</i> (Ohmi) Papenfuss (S.G.Gmelin) M.Steentoft, L.M.Irvine & W.F.Farnham (Bory de Saint- Vincent) <i>E.Y.Dawson</i> , Acleto & Foldvik Setchell y Gardner J. Agardh
	<i>Cystocloniaceae</i>	<i>H. johnstonii</i> <i>H. pannosa</i> <i>Hypnea</i> sp.1	

		<i>Hypnea spinella</i>	(C.Agardh) Kützing
		<i>Hypnea valentiae</i>	(Turner) Montagne
	<i>Phylloporaceae</i>	<i>Ahnfeltiopsis leptophylla</i>	(J. Agardh) P.C. Silva y DeCew
		<i>Ahnfeltiopsis</i> sp.	
		<i>Gymnogongrus</i>	E.Y.Dawson
		<i>guadalupensis</i>	
	<i>Solieriaceae</i>	<i>Gymnogongrus</i> sp.	
		<i>Eucheuma</i> sp.	
		<i>Tacanoosca uncinata</i>	(Setchell & N.L.Gardner) J.N.Norris, P.W.Gabrielson & D.P.Cheney
<i>Halymeniales</i>	<i>Halymeniaceae</i>	<i>Grateloupia versicolor</i>	
		<i>Halymenia actinophysa</i>	M.A.Howe
		<i>Halymenia megaspora</i>	E.y. Dawson
		<i>Halymenia</i> sp.	
		<i>Prionitis abbreviata</i>	Setchell & N.L.Gardner
		<i>Prionitis abbreviata</i> var.	(E.Y.Dawson)
		<i>guaymanensis</i>	E.Y.Dawson
		<i>Prionitis</i> sp.	
<i>Nemaliales</i>	<i>Scinaiaceae</i>	<i>Scinaia johnstoniae</i>	Setchell
<i>Nemastomatales</i>	<i>Schizymeniaceae</i>	<i>Schizymenia pacifica</i>	(Kylin) Kylin
<i>Rhodymeniales</i>	<i>Champiaceae</i>	<i>Champia</i> sp.	
	<i>Rhodymeniaceae</i>	<i>Rhodymenia</i> sp.	
	<i>Lomentariaceae</i>	<i>Lomentaria hakodatensis</i>	Yendo
<i>Halymeniales</i>	<i>Halymeniaceae</i>	<i>Zanardinula</i> sp.	
			E.Y.Dawson)
		<i>Prionitis abbreviata</i> var.	E.Y.Dawson
		<i>guaymasensis</i>	

Anexo 4. Análisis SIMPER de similitud y disimilitud (Contribución en % de especie) por regiones ficoflorísticas del GC.

Similitud						
Especies	Región norte		Región centro		Región sur	
	Contrib%	Cum.%	Contrib%	Cum.%	Contrib%	Cum.%
<i>Colpomenia tuberculata</i>	28.03	28.03	25.7	25.7	21.98	21.98
<i>Ulva lactuca</i>	0	28.03	14.03	39.73	0	0
<i>Sargassum sinicola</i>	0	28.03	13.76	53.5	0	0
<i>Ulva acanthophora</i>	0	28.03	8.83	62.33	0	0
<i>Sargassum sp.</i>	13.4	41.42	0	62.33	0	0
<i>Padina durvillaei</i>	7.86	49.29	0	62.33	24.22	46.20
<i>Padina sp.</i>	6.31	55.6	0	62.33	0	0
<i>Dictyota sp.</i>	5.85	61.46	0	62.33	0	0
<i>Chaetomorpha antennina</i>	0	61.46	0	62.33	8.2	54.40
<i>Caulerpa sertularioides</i>	0	61.46	0	62.33	5.89	60.29

Análisis de dos vías. Remembranza S17 Bray Curtis similarity Se eliminaron las de baja contribución hasta el 60%. Promedio de similaridad 13.35

Disimilitud						
Especies	Región norte y región centro		Región norte y región sur		Región sur y región centro	
	Contrib%	Cum%	Contrib%	Cum%	Contrib%	Cum%
<i>Colpomenia tuberculata</i>	5.47	5.47	5.28	5.28	5.4	5.4
<i>Padina durvillaei</i>	4.05	9.52	4.49	9.77	5.06	10.46
<i>Ulva lactuca</i>	2.9	12.42	2.32	12.09	4.34	14.81
<i>Sargassum sinicola</i>	4.17	16.59	1.76	13.85	4.26	19.07
<i>Ulva acanthophora</i>	3.58	20.17	0	13.85	3.91	22.97
<i>Sargassum sp.</i>	4.79	24.96	3.71	19.86	3.55	26.53

<i>Sargassum johnstonii</i>	3.5	28.46	2.3	19.86	0	26.53
<i>Sargassum herporizum</i>	3.07	31.53	0	19.86	0	26.53
<i>Sargassum horridum</i>	2.63	34.16	0	19.86	0	26.53
<i>Ulva intestinalis</i>	0	34.16	0	19.86	3.17	29.7
<i>Ulva flexuosa</i>	0	34.16	1.81	21.67	3.15	32.85
<i>Chaetomorpha antennina</i>	0	34.16	0	21.67	2.98	35.83
<i>Ulva clathrata</i>	0	34.16	3.83	25.5	2.91	38.74
<i>Spyridia filamentosa</i>	2.42	36.58	3.16	28.66	2.62	41.36
<i>Ulva sp.</i>	0	36.58	0	28.66	2.19	43.55
<i>Gracilaria vermiculophylla</i>	2.58	39.16	4.53	33.19	2.17	45.71
<i>Gracilaria sp.</i>	3.13	42.29	2.18	35.37	2.13	47.84
<i>Gracilaria turgida</i>	0	42.29	1.86	37.23	0	47.84
<i>Gracilaria pacifica</i>	2.07	44.36	0	37.23	0	47.84
<i>Caulerpa sertularioides</i>	0	44.36	6.55	43.78	1.96	49.8
<i>Hypnea spinella</i>	0	44.36	3.74	47.52	1.95	51.75
<i>Hypnea sp.</i>	1.84	46.2	0	47.52	0	51.75
<i>Codium amplivesiculatum</i>	0	46.2	0	47.52	1.89	53.64
<i>Hypnea valentiae</i>	0	46.2	4.89	52.41	1.74	55.38
<i>Laurencia sp</i>	1.79	47.99	0	52.41	0	55.38
<i>Ahnfeltiopsis leptophylla</i>	0	47.99	0	52.41	1.7	57.09
<i>Colpomenia sp.</i>	0	47.99	0	52.41	1.57	58.65
<i>Colpomenia ramosa</i>	1.9	49.89	0	52.41	0	58.65
<i>Cladophora sp.</i>	1.87	51.76	0	52.41	0	58.65
<i>Padina sp.</i>	2.63	54.39	3.62	56.03	1.53	60.18
<i>Dictyota sp.</i>	2.52	56.91	2.5	58.53	0	60.18

<i>Polysiphonia mollis</i>	2.27	59.18	0	58.53	0	60.18
<i>Zonaria</i> sp.	1.91	61.09	0	58.53	0	60.18

Análisis de dos vías. Remembranza S17 Bray Curtis similitud Se eliminaron las de baja contribución hasta el 60%. Promedio de disimilitud: 85.02

Anexo 5. Análisis SIMPER de similitud y disimilitud (Contribución en % de especie) por costas del GC.

Similitud				
Costa peninsular	Costa peninsular		Costa continental	
Especies	Contrib%	Cum.%	Contrib%	Cum.%
<i>Colpomenia tuberculata</i>	28.34	28.34	22.35	22.35
<i>Sargassum</i> sp.	12.07	40.41	0	22.35
<i>Padina durvillaei</i>	7.28	47.69	15.18	37.54
<i>Padina</i> sp.	4.79	52.48	0	37.54
<i>Dictyota</i> sp.	4.44	56.92	0	37.54
<i>Sargassum johnstonii</i>	4.18	61.1	0	37.54
<i>Ulva lactuca</i>	0	61.1	12.97	50.5
<i>Sargassum sinicola</i>	0	61.1	8.07	58.58
<i>Ulva acanthophora</i>	0	61.1	6.39	64.96

Análisis de dos vías. Remembranza S17 Bray Curtis similarity. Se eliminaron las de baja contribución hasta el 60%. Promedio de similitud 14.15, 21.34.

Disimilitud		
Costa peninsular y costa continental		
Especies	Contrib%	Cum.%
<i>Colpomenia tuberculata</i>	5.7	5.7
<i>Padina durvillaei</i>	4.79	10.49
<i>Ulva lactuca</i>	4.78	15.27
<i>Ulva acanthophora</i>	3.88	19.15
<i>Sargassum</i> sp.	3.64	22.79
<i>Gracilaria vermiculophylla</i>	3.32	26.11
<i>Ulva intestinalis</i>	3.28	29.38
<i>Sargassum sinicola</i>	3.19	32.58
<i>Ulva flexuosa</i>	3.15	35.73
<i>Ulva clathrata</i>	3.11	38.84
<i>Spyridia filamentosa</i>	3.03	41.87
<i>Caulerpa sertularioides</i>	2.78	44.66
<i>Gracilaria</i> sp.	2.23	46.89

<i>Hypnea valentiae</i>	2	48.89
<i>Codium amplivesiculatum</i>	1.9	50.79
<i>Hypnea spinella</i>	1.84	52.63
<i>Ulva</i> sp.	1.84	54.47
<i>Chaetomorpha antennina</i>	1.63	56.11
<i>Sargassum horridum</i>	1.61	57.72
<i>Ahnfeltiopsis leptophylla</i>	1.54	59.25
<i>Hydroclathrus clathratus</i>	1.44	60.7

Análisis de dos vías. Remembranza S17 Bray Curtis similarity. Se eliminaron las de baja contribución hasta el 60%. Promedio de disimilitud: 85.02

Anexo 6. Análisis SIMPER de similitud y disimilitud (Contribución en % de especie) por épocas climáticas en la costa continental.

Similitud				
Especies	Época de Secas		Época de Lluvias	
	Contrib%	Cum.%	Contrib%	Cum.%
<i>Ulva intestinalis</i>	51.8	51.8	0	0
<i>Colpomenia</i> sp.	15.16	66.96	0	0
<i>Amphiroa</i> sp.	0	66.96	17.16	17.16
<i>Gracilaria</i> sp.	0	66.96	11.57	28.72
<i>Caulerpa sertularioides</i>	0	66.96	10.36	39.08
<i>Cladophora</i> sp.	0	66.96	8.76	47.85
<i>Gracilaria turgida</i>	0	66.96	6.09	53.93
<i>Rhizoclonium</i> sp.	0	66.96	5.5	59.43
<i>Padina</i> sp.	0	66.96	4.12	63.55

Análisis de una vía. Remembranza S17 Bray Curtis similarity. Se eliminaron las de baja contribución hasta: 60.00%. Promedio de similitud: 10.07.

Disimilitud		
Especies	Época de Secas y Lluvias	
	Contrib%	Cum.%
<i>Ulva intestinalis</i>	8.81	8.81
<i>Gracilaria turgida</i>	6.1	14.91
<i>Colpomenia</i> sp.	4.89	19.81
<i>Caulerpa sertularioides</i>	4.68	24.49
<i>Amphiroa</i> sp.	4.26	28.75
<i>Gracilaria</i> sp.	3.49	32.24
<i>Ahnfeltiopsis leptophylla</i>	3.33	35.57

<i>Cladophora</i> sp.	3.16	38.72
<i>Hypnea</i> sp.	3.13	41.85
<i>Ulva flexuosa</i>	3.0	44.85
<i>Hypnea spinella</i>	2.93	47.78
<i>Padina durvillaei</i>	2.87	50.65
<i>Rhizoclonium</i> sp.	2.71	53.36
<i>Grateloupia filicina</i>	2.41	55.77
<i>Colpomenia ramosa</i>	2.28	58.05
<i>Chaetomorpha anteninna</i>	2.25	60.3

Análisis de dos vías. Remembranza S17 Bray Curtis similarity. Se eliminaron las de baja contribución hasta: 60.00%. Promedio de similitud: 94.69.

Anexo 7. Análisis SIMPER de similitud y disimilitud (contribución en % de especie) por épocas climáticas en el sistema lagunar Urias.

Similitud					
Secas		Secas		Lluvias	
		Contrib%	Cum.%	Contrib%	Cum.%
Especies					
<i>Ulva lobata</i>		15.77	15.77	15.27	15.27
<i>Caulerpa sertularioides</i>		13.36	28.93	8.09	23.36
<i>Gracilaria vermiculophylla</i>		9.18	38.11	13.01	36.37
<i>Grateloupia filicina</i>		8.76	46.46	16.58	52.95
<i>Ulva expansa</i>		7.93	54.79	0	52.95
<i>Ulva intestinalis</i>		7.11	61.9	0	52.95
<i>Bryopsis corticulans</i>		0	61.9	7.94	60.91

Análisis de dos vías. Remembranza S17 Bray Curtis similarity. Se eliminaron las de baja contribución hasta el 60%. Promedio de similitud: 38.73 y 49.19.

Disimilitud			
Especies		Lluvias y Secas	
		Contrib%	Cum.%
<i>Grateloupia filicina</i>		9.58	9.58
<i>Ulva lobata</i>		8.33	17.91
<i>Caulerpa sertularioides</i>		7.61	25.52
<i>Ulva expansa</i>		6.51	32.03
<i>Gracilaria vermiculophylla</i>		6.43	38.47
<i>Ulva flexuosa</i>		5.66	44.13
<i>Ulva intestinalis</i>		5.28	49.41
<i>Bryopsis pennatula</i>		3.98	53.38
<i>Ceramium sinicola</i>		3.83	57.21
<i>Bryopsis corticulans</i>		3.72	60.93

Análisis de dos vías. Remembranza S17 Bray Curtis Similarity. Se eliminaron las de baja contribución hasta el 60%. Promedio de similitud: 58.56.

Anexo 8. Análisis SIMPER de similitud y disimilitud (contribución en % de especies) por ambientes (ambiente lagunar, lagunar-marino y marino) en el sistema lagunar Urias.

Similitud						
Ambiente lagunar	Ambiente lagunar		Lagunar marino		Marino	
Especies	Contrib%	Cum.%	Contrib%	Cum.%	Contrib%	Cum.%
<i>Caulerpa sertularioides</i>	18.69	18.69	15.33	15.33	0	0
<i>Bostrychia radicans</i>	15.59	34.27	0	15.33	0	0
<i>Caloglossa leprieurii</i>	14.7	48.97	0	15.33	0	0
<i>Gracilaria vermiculophylla</i>	9.45	58.42	17.48	32.81	0	0
<i>Cladophora columbiana</i>	9.44	67.85	0	32.81	0	0
<i>Ulva expansa</i>	0	67.85	11.95	44.76	0	0
<i>Ulva intestinalis</i>	0	67.85	9.75	54.51	0	0
<i>Ulva lobata</i>	0	67.85	0	54.51	46.65	46.65
<i>Grateloupia filicina</i>	0	67.85	6.51	61.02	27.75	74.39

Análisis de dos vías. Remembranza S17 Bray Curtis similarity. Se eliminaron las de baja contribución hasta el 60%. Promedio de similitud: 45.76, 43.4 y 33.32.

Disimilitud						
	Ambiente lagunar y lagunar marino		Ambiente lagunar y marino		Lagunar marino y Marino	
Especies	Contrib%	Cum.%	Contrib%	Cum.%	Contrib%	Cum.%
<i>Gracilaria vermiculophylla</i>	10.47	10.47	5.27	5.27	11.58	11.58
<i>Caulerpa sertularioides</i>	9.61	20.08	9.79	15.06	10.82	22.4
<i>Ulva expansa</i>	8.24	28.32	4.13	19.19	9.9	32.3
<i>Bostrychia radicans</i>	6.08	34.4	8.7	27.89	0	32.6
<i>Grateloupia filicina</i>	5.65	40.05	8.94	36.83	7.25	39.55
<i>Ulva intestinalis</i>	5.39	45.45	0	36.83	7.15	46.7
<i>Caloglossa leprieurii</i>	4.51	49.96	6.51	43.34	0	46.7
<i>Ulva lobata</i>	4.41	54.38	11.00	53.34	6.41	53.11
<i>Ulva flexuosa</i>	3.58	57.96	0	53.34	3.92	57.03
<i>Rhizoclonium riparium</i>	3.49	61.45	4.89	58.23	0	57.03
<i>Cladophora columbiana</i>	0	61.45	4.81	63.04	0	57.03
<i>Bryopsis corticulans</i>	0	61.45	0	63.04	3.42	60.45

Análisis de dos vías. Remembranza S17 Bray Curtis Disimilarity. Se eliminaron las de baja contribución hasta el 60%. Promedio de similitud: 73.45, 94.76 y 82.04.

Anexo 9. Comparación de temperatura (°C) por regiones ficoflorísticas en época de secas.

Región	N	Promedio±D.S.	C.V	Mediana	25%	75%
Región norte	26	22.47±2.42 ^a	10.780388	22.8	21.21	24.4
Región centro	23	22.51±2.76 ^a	12.2990139	22.71	21.18	24.26
Región sur	15	27.51±2.95 ^b	10.7453032	28.76	27.6	29.45

Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.005$, $a > b > c$

Anexo 10. Comparación de temperatura (°C) por épocas en las lagunas costeras.

Hábitat	N	Promedio±D.S.	C.V	Mediana	25%	75%
O-T-SM - Secas	5	24.4±0.89 ^a	3.66	25	23.75	25
O-T-SM - lluvias	5	29.5±0.57 ^b	1.95	29.5	29	30
Navachiste- Secas	5	25.46±1.30 ^{ab}	5.13	25	24.75	26.225
Navachiste- lluvias	4	27.85±2.32 ^b	8.16	27	26.2	29.5
SMR-Secas	7	26.92±1.69 ^b	6.29	27.5	26	28
SMR-Lluvias	6	27.31±0.44 ^b	1.62	27.2	27.1	27.5
AEP - Secas	3	26.83±1.44 ^b	5.37	26	26	27.875
AEP - lluvias	3	24.46±1.76 ^{ab}	7.20	24.7	23.125	25.75

Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.005$, $a > b > c$

Anexo 11. Comparación de salinidad por épocas en las lagunas costeras.

Hábitat	N	Promedio±D.S.	C.V	Mediana	25%	75%
O-T-SM - Secas	6	32.66±6.86 ^a	21.00	35	33	37
O-T-SM - lluvias	5	33.60±1.34 ^a	3.99	33	32.75	35
Navachiste- Secas	5	36.6±2.80 ^a	7.63	38	35	38.25
Navachiste- lluvias	5	35.25±0.95 ^a	2.71	35.5	34.5	36
SMR-Secas	7	37.71±2.49 ^a	6.62	38	36.5	39.75
SMR-Lluvias	7	34.50±1.37 ^a	3.99	35	34	35
AEP - Secas	3	36.00±1.0 ^a	2.77	36	35.25	36.75
AEP - lluvias	3	36.33±0.57 ^a	1.58	36	36	36.75

Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.005$, $a > b > c$

Anexo 12. Señal isotópica promedio y contenido de carbono de las macroalgas recolectadas en este estudio. Se señala su hábitat, época y región de colecta. * Indica especies endémicas de acuerdo con (Espinoza-Álvarez, 1993). Sc= Época de secas, Ll= Época de lluvia. R1= Región norte, R2= Región centro, R3=Región sur.

Especies	Contenido de carbono		Ambiente	Época	Región
	Media ±S.D. (n)	Media ±S.D. (n) ‰			
Chlorophyta					
<i>Bryopsis corticulans</i>	33.29±4.02(23)	-5.76±3.5(23)	L, LM	Sc, Ll	R3
<i>Bryopsis pennatula</i>	32.1±4.22(25)	-21.7±5.5(25)	L, LM, M	Sc, Ll	R3
<i>Bryopsis</i> sp.	31.81±3.22(2)	-15.32±0.81(2)	M	Ll	R2,R3
<i>Caulerpa cupressoides</i>	32.84(1)	-16.33(1)	M	Sc	R3
<i>Caulerpa mexicana</i>	39.06(1)	-19.91(1)	M	Sc	R3
<i>Caulerpa peltata</i>	26.56±11.72(3)	-10.73±4.50(3)	M	Ll	R3
<i>Caulerpa sertularioides</i>	30.59±6.20(120)	-22.83±5(120)	L, LM, M	Sc, Ll	R3
<i>Caulerpa</i> sp.	9.61±7.03(2)	-16.03±15.6(2)	LM	Sc	R3
<i>Chaetomorpha antennina</i>	27.140±7.69(18)	-14.92±1.60(18)	LM, M	Sc, Ll	R3
<i>Chaetomorpha linum</i>	23.20±7.96(9)	-17.82±5.73(9)	L, LM, M	Sc, Ll	R3
<i>Chaetomorpha</i> sp.	28.55±4.11(3)	-13.73±1.16(3)	M	Sc, Ll	R2, R3
<i>Chaetomorpha</i> sp.2	8.99(1)	-17.24(1)	M	Ll	R2
<i>Cladophora albida</i>	22.21±7.69(10)	-19.45±6.1(10)	L, LM, M	Sc, Ll	R1,R2, R3
<i>Cladophora columbiana</i>	23.3±6.42(18)	-19.24±3.3(18)	L, LM,M	Sc,Ll	R1, R3
<i>Cladophora microcladioides</i>	29.52±4.26(6)	-18.62±3.66(6)	LM, M	Sc, Ll	R3
<i>Cladophora</i> sp.	26.56±11.47(7)	-14.84±2.64(7)	M	Sc, Ll	R2, R3
<i>Cladophora</i> sp.2	25.07(1)	-15.30 (1)	M	Ll	R1
<i>Cladophora</i> sp.3	28.15(1)	-14.15 (1)	M	Ll	R1
<i>Cladophora</i> sp.4	19.78±9.00(2)	-14.83±1.04(2)	M	Ll	R1
<i>Cladophorosis</i> sp.	32.43(1)		M	Ll	R3
<i>Codium amplivesiculatum</i>	21.45±5.95(12)	-4.23±2.41(12)	LM, M	Sc,Ll	R1, R2
<i>Codium brandegeei</i>	25.29±4.23(7)	-11.82±1.24(7)	M	Sc	R1, R2
<i>Codium fragile</i>	24.23±3.45(4)	-13.36±1.95(4)	M	Sc	R1, R2

<i>Codium simulans</i> *	24.02±9.00 (11)	-11.82±2.2(11)	LM, M	Sc, Ll	R1, R2, R3
<i>Codium</i> Sp.	24.54±3.5(5)	-11.60±3.01(5)	M	Sc,Ll	R1, R2, R3
<i>Phyllocladon</i> <i>robustum</i>	26.52±4.73(2)	-13.05±2.00(2)	M	Sc	R1, R2
<i>Rhizoclonium</i> <i>riparium</i>	29.43±4.69(19)	-20.11±2.2(17)	L, LM	Sc,Ll	R2, R3
<i>Rhizoclonium</i> sp.	21.40±10.35(4)	-13.72±2.75(4)	M	Ll	R1, R2
<i>Struveopsis</i> sp.	24.30±89.22(4)	-10.61±1.49(4)	M	Ll	R1
<i>Struveopsis</i> sp. 2	34.55(1)	-10.46(1)	M	Ll	R1
<i>Ulva acanthophora</i>	20.60±4.19(25)	-15.78±1.7(25)	M	Sc	R1, R2, R3
<i>Ulva clathrata</i>	21.66±6.26(14)	-15.65±2.3(14)	LM, M,	Sc, Ll	R2, R3
<i>Ulva compressa</i>	19.03±6.57(8)	-18.68±2.16(8)	L,M, M	Sc, Ll	R1, R2, R3
<i>Ulva expansa</i>	25.84±4.03(51)	-11.62±4.1(51)	LM, M	Sc, Ll	R3
<i>Ulva flexuosa</i> .	25.67±5.68(47)	-15.1±2.8(47)	LM, M	Sc, Ll	R2, R3
<i>Ulva Intestinalis</i>	25.96±6.275(64)	-16.66±3.5(64)	AL, LM, M	Sc, Ll	R2, R3
<i>Ulva lactuca</i> Linnaeus	21.63±6.02(60)	-16.66±3.5(60)	LM, M	Sc, Ll	R1, R2, R3
<i>Ulva linza</i>	18.31±3.35(6)	-15.48±2.23(6)	LM, M	Sc, Ll	R1, R2
<i>Ulva lobata</i>	27.55±3.70 (64)	-12.42±1.9(60)	LM, M	Sc, Ll	R3
<i>Ulva prolifera</i>	16.85±10.74(4)	-14.24±1.76(4)	LM, M	Sc, Ll	R1, R2
<i>Ulva rigida</i>	36.78(1)	-13.69(1)	LM, M	Sc, Ll	R2
<i>Ulva</i> sp.	25.45±3.81(12)	-13.98±3.8(12)	LM, M	Sc, Ll	R1, R2, R3
<i>Ulva stenophylla</i>	20.77(1)	-17.36(1)	M	Sc	R2
<i>Valoniopsis</i> <i>pachynema</i>	22.40(1)	-11.87(1)	M	Sc	R1
Rhodophyta					
<i>Acanthophora</i> sp.	21.08±18.49(2)	-16.31±0.55(2)	M	Sc	R1, R2
<i>Acanthophora</i> <i>spicifera</i>	16.18(1)	-14.55(1)	M	Sc	R3
<i>Ahnfeltiopsis</i> <i>leptophylla</i>	29.55±4.28	-15.75±3.5(18)	LM, M	Sc	R1, R3 R2, R3
<i>Ahnfeltiopsis</i> sp.	11.53±12.83	-15.93± 2.6(3)	M	Ll	R1, R2,
<i>Ahnfeltiopsis</i> sp.2	29.59	-16.96(1)	M	LL	R2
<i>Amphiroa</i> <i>beauvoisii</i>	15.36±5.54(2)	-8.66±0.36(2)	M	Sc	R1
<i>Amphiroa</i> <i>misalkiensis</i>	10.14(1)	-7.516(1)	M	Sc	R1, R3

<i>Amphiroa</i> sp.	27.97±97.71	-6.47± 1.10(9)	M	Sc, LI	R1, R2, R3
<i>Amphiroa</i> sp.2	33.37±8.65	-8.01±2.10(3)	M	LI	R1, R3
<i>Amphiroa</i> sp.3	24.26(1)	-6.40(1)	M	LI	R3
<i>Bostrychia radicans</i>	27.16±4.73(31)	-29.56±2.3(31)	L, LM	Sc, LI	R3
<i>Callithamnion</i> sp.	23.70±2.71(3)	-10.41±1.42(3)	LM	Sc	R3
<i>Caloglossa leprieurii</i>	30.44±3.20(25)	-28.72±2.7(25)	L,LM	Sc, LI	R3
<i>Centroceras clavulatum</i>	32.68±2.00(2)	-15.26±1.97(2)	M	Sc	R3
<i>Centroceras</i> sp.	21.32±19.25(2)	-15.25±1.9(2)	M	LI	R3
<i>Ceramium affine</i>	27.83(1)	-23.30(1)	LM	LI	R3
<i>Ceramium equisetoides</i>	22.77(1)	-20.11(1)	LM	LI	R3
<i>Ceramium macilentum</i>	24.83±4.45(13)	-20.41±1.1(13)	LM, M	Sc, LI	R3
<i>Ceramium sinicola</i>	24.12±2.43(16)	-20.53±3.7(16)	LM, M	Sc, LI	R3
<i>Ceramium</i> sp.	24.35±101.76(5)	-12.54± 2.7(5)	M	LL	R1, R2
<i>Ceratodictyon tenue</i>	21.95±9.37(3)	-14.24±1.43(3)	M	LI	R3
<i>Champia</i> sp.	84.66(1)	-14.91(1)	M	Sc	R2
<i>Chondracanthus squarrulosus.</i>	20.69(1)	-12.57(1)	M	Sc	R3
<i>Chondracanthus tepidus</i>	20.98(1)	-17.58(1)	M	Sc	R3
<i>Chondria acrorhizophora</i>	17.02(1)	-14.21(1)	M	Sc	R2
<i>Chondria californica</i>	25.53(1)	-18.77(1)	M	Sc	R2
<i>Corallina vancouverensis</i>	11.27(1)	-8.30(1)	M	Sc	R1
<i>Dasya baillouviana</i>	17.93±5.24(2)	-18.08±2.87(2)	M	Sc	R2, R3
<i>Dermonema</i> sp.	28.22(1)	-15.84(1)	M	LI	
<i>Digenia simplex</i>	22.83(1)	-11.531(1)	M	Sc	R2
<i>Digenia</i> sp.	18.23±4.21(2)	-15.882±1.1(2)	M	Sc	R2
<i>Eucheuma</i> sp.	17.85±1.26(2)	-17.95±1.45(2)	M	Sc	R1
<i>Tacanoosca uncinata</i>	19.87± (3)	-17.89±2.44(3)	M	Sc	R1
<i>Gelidium sclerophyllum</i>	33.77±1.97(3)	-15.21±3.14(3)	LM, M	Sc	R1, R3
<i>Gelidium</i> sp.	34.21±4.91(4)	-14.34± 2.03(4)	M	Sc, LI	R1, R2, R3
<i>Gigartina</i> sp.	28.69±4.87(7)	-15.56±2.64(7)	M	Sc	R3
<i>Gracilaria crispata</i>	24.74±8.65(8)	-15.21±2.95(8)	LM, M	Sc	R2

<i>Gracilaria marcialana*</i>	22.09(1)	-16.63(1)	M	Sc	R1
<i>Gracilaria pacifica</i>	28.54±4.06(6)	-16.48±1.63(6)	M	Sc	R1, R2
<i>Gracilaria sp.</i>	28.90±5.93(12)	-16.22±3.32(12)	M	Sc	R1, R2
<i>Gracilaria spinigera*</i>	32.38±3.01(2)	-14.94±3.84(2)	M	Sc	R1
<i>Gracilaria subsecundata</i>	32.92±2.54(8)	-15.93±2.82(8)	M	Sc	R3
<i>Gracilaria tepocensis</i>	26.53±3.95(3)	-15.096±1.9(3)	M	Sc	R1, R3
<i>Gracilaria textorii</i>	29.29±6.03(6)	-16.20±2.62(6)	M	Sc	R2, R3
<i>Gracilaria textorii</i> <i>var. Textorii</i>	37.04(1)	-15.10±0.16(1)	M	Sc	R2, R3
<i>Gracilaria turgida</i>	26.41±6.53(6)	-15.34±3.55(6)	M	Sc	R1, R2
<i>Gracilaria vermiculophylla</i>	26.71±5.82(147)	-19.34±4.4(147)	M	Sc	R1, R2, R3
<i>Gracilariopsis longissima</i>	29.58±4.44(2)	-16.82±1.80(2)	M	Sc	R1, R2
<i>Gracilariopsis lemaneiformis.</i>	26.54(1)	-15.97(1)	M	Sc	R2
<i>Grateloupia doryphora</i>	34.77±3.08(2)	-13.56±0.61(2)	M	Sc	R2
<i>Grateloupia filicina</i>	28.78±3.09(69)	-16.4±1.78(69)	M	Sc	R3
<i>Grateloupia Howei</i>	32.37±1.78(15)	-14.71±1.4(15)	M	Sc	R3
<i>Grateloupia versicolor</i>	32.02±4.30(15)	-13.95±1.8(15)	M	Sc	R3
<i>Grateloupia sp.</i>	32.83±2.91(4)	-16.36±4.38(4)	M	Sc	R1
<i>Gymnogongrus guadalupensis.</i>	29.31(1)	-13.14(1)	M	Sc	R1, R2
<i>Gymnogongrus sp.</i>	26.81±7.25(13)	-14.78±3.7(13)	M	Sc	R1, R2, R3
<i>Gymnogongrus sp.2</i>	16.75(1)	-12.80(1)			
<i>Gymnogongrus sp.</i>	41.15(1)	-13.06(1)			
<i>Halymenia actinophysa.</i>	27.59(1)	-24.51(1)	M	Sc	R1,
<i>Halymenia megaspora</i>	30.76±1.78(2)	-28.45(2)	M	Sc	R1
<i>Halymenia sp.</i>	26.96±3.36(2)	-23.75±13.6(2)			R2, R3
<i>Hypnea johnstonii</i>	23.68±6.07(6)	-11.52±3.26(6)	M	Sc	R2, R3
<i>Hypnea pannosa</i>	25.687±4.98(7)	-12.74±4.1(7)	M	Sc, L1	R2, R3
<i>Hypnea sp.</i>	23.87±10.0(17)	16.77±3.59(17)	M	Sc, L1	R1,R2, R3
<i>Hypnea sp.2</i>	15.55(1)	-14.11(1)	M	L1	R1
<i>Hypnea spinella</i>	28.59±3.89(15)	-17.12±2.0(15)	M	Sc	R2,R3
<i>Hypnea valentidae</i>	19.05±6.10(11)	-17.12±2.0(12)	M	Sc, L1	R1,R2,

					R3
<i>Jania</i> sp.	25.20±11.62(2)	-14.11(2)	M	Ll	R1
<i>Jania</i> sp.2	69.82(1)	-10.08(1)	M	Ll	R1
<i>Laurencia pacifica</i>			M	Sc	R1,R2,
	32.01±73.77(8)	-14.10±1.50(8)			R3
<i>Palisada paniculata</i>	21.82(1)	-12.43(1)	M	Sc	R1
<i>Laurencia papillosa</i>	20.06±6.40(4)	-15.23±5.45(4)	M	Sc	R3
*					
<i>Laurencia</i> sp.	31.08±8.84(8)	-12.99±1.49(8)	M	Sc	R3
<i>Lomentaria hakodatensis</i>	32.29(1)	-12.84(1)	M	Sc	R3
<i>Lomentaria</i> sp.	31.23(1)	-15.77(1)	M	Sc	R1
<i>Mazzaella leptorhynchos</i>	27.85(1)	-19.88(1)	M	Sc	R1
<i>Neosiphonia johnstonii</i>	27.94±4.62(14)	-23.02±7.0(14)	M	Sc	R1, R2, R3
<i>Neosiphonia paniculata</i>	15.96±2.44(2)	-17.82±1.29(2)	M	Sc	R2
<i>Plenosporium</i> sp.	24.75(1)	-20.38(1)	M	Sc	R3
<i>Polysiphonia mollis</i>	24.69±7.44(12)	-20.85±3.2(12)	M	Sc	R1, R2, R3
<i>Polysiphonia pacifica</i>	27.93±4.97(21)	-22.79±5.7(21)	M	Sc	R2, R3
<i>Polysiphonia</i> sp.	28.46±2.68(4)	-21.85±1.9(4)	M	Sc	R1,R2
<i>Prionitis abbreviata</i>	32.89±4.93(1)	-8.46(1)	M	Sc	R1
<i>Prionitis abbreviata</i> var. <i>guaymanensis</i> .	36.93(1)	-13.43(1)	M	Sc	R1
<i>Prionitis</i> sp.	33.84±2.05(2)	-14.36±1.25(2)	M	SC	R1
<i>Prionitis</i> sp.2	20.78±5.08(2)	-13.78±1.13(2)	M	SC	R1
<i>Pterocladia</i> sp.	30.15(1)	-13.49(1)	M	SC	R1
<i>Pyropia thuretii</i>	33.05(1)	-20.10(1)	M	Sc	R1
<i>Rhodoglossum</i> sp.	31.31±7.78(3)	-16.12±1.05(3)	M	Sc	R1,R2
<i>Rhodymenia</i> sp	25.74±1.23(2)	-18.69±2.44(2)	M	Sc	R1
<i>Schizymenia pacifica</i>	10.38±8.59(2)	33.79±1.16(2)	M	Sc	R2
<i>Spyridia</i> sp.	25.56±9.80(5)	-17.06±1.20(5)	M	SC	R2
<i>Scinaia johnstoniae</i> *	25.01(1)	-19.00(1)	M	Sc	R1
<i>Spyridia filamentosa</i> .	20.80±7.14(31)	-16.73±3.9(31)	M	Sc	R1,R2, R3
<i>Weeksia coccinea</i> .	29.12(1)	-13.88(1)	M	Sc	R1
<i>Prionitis abbreviata</i> var. <i>guaymasensis</i> (E.Y.Dawson)	34.33(1)	-11.43(1)	M	Ss	R1
<i>Zanardinula</i> sp.	19.67(1)	-13.35	M	Sc	R1

Phaeophyta					
<i>Colpomenia ramosa</i>	20.21±8.59(14)	-11.10±2.66	M	Sc	R1,R2, R3
<i>Colpomenia</i> sp.	19.85±7.32(11)	-10.96±3.6(11)	M	Sc LI	R2,R3
<i>C. tuberculata</i>	20.54±7.09(70)	-8.81±3.1(70)	M	Sc	R1,R2, R3
	15.45(1)	-14.64(1)	M	Sc	R1
<i>Cutleria hancockii</i>					
<i>Dictyota</i>	22.74(1)	-16.54(1)	M	Sc	R3
<i>concrescens</i>					
<i>D. coriacea</i>	23.13(1)	-18.16(1)	M	Sc	R1,
<i>D. dichotoma</i>	27.00±7.84(25)	-21.41±6.0(25)	M	Sc, LI	R1,R2, R3
<i>D. flabellata</i>	32.76(1)	-16.70(1)	M	Sc	R1
<i>D. implexa</i>	30.08±8.97(2)	-17.32±0.64(2)	M	Sc	R1
<i>Dictyota</i> sp.1	27.56±7.93(9)	-14.55±9.71(9)	M	Sc, LI	R1,R2, R3
<i>Dictyota</i> sp.2	38.86(1)	-12.85(1)	M	Sc	R2
<i>Ectocarpus</i>	30.13±9.56(1)	-17.73±0.92(4)	M	Sc	R1
<i>simulans</i>					
<i>Ectocarpus</i> sp.	30.66±2.40(5)	-15.41±1.87(5)	M	Sc	R1
<i>Endarachne</i> sp.	26.08±10.47(2)	-12.18±0.50(2)	M	Sc	R1
<i>Hydroclathrus</i>	21.40±7.78(6)	-7.39±4.12(6)	M	Sc	R1,R2
<i>clathratus</i>					
<i>Hydroclathrus</i> sp.	22.47(1)	-7.27(1)	M	Sc	R1,R2
<i>Ishige foliacea</i>	16.49(1)	-13.32(1)	M	Sc	R2
<i>Ishige sinicola</i>	29.93±7.07(2)	-12.17±0.13(2)	M	Sc	R1,
<i>Padina concrescens</i>	25.68(1)	-11.67(1)	M	Sc	R1
<i>P. crispata</i>	30.80±6.13(2)	-11.26±1.70(2)	M	Sc	R2,R3
<i>P. durvillaei</i>	23.30±7.94(42)	-13.02±2.4(42)	M	Sc	R2,R3
<i>Padina</i> sp.	29.48±10.51(15)	-11.10±1.5(15)	M	Sc	R3
<i>Rosenvingea</i>	25.81±9.78(2)	-11.36±2.45(2)	M	Sc	R3
<i>intricata</i>					
<i>Rosenvingea</i> sp.	21.35±6.48(2)	-16.01±0.04(2)	M	Sc	R3
<i>Sargassum</i>	29.46(1)	-16.36(1)	M	Sc	R1
<i>brandegeei</i>					
<i>S. herporhisum</i>	28.96±2.72(7)	-13.65±1.63(7)	M	Sc	R1,R2
<i>S. horridun</i>	27.58±6.36(12)	-15.52±2.4(12)	M	Sc	R1, R2
<i>S. johnstonii</i>	26.92±3.07(10)	-15.40±2.0(10)	M	Sc	R1
<i>S. lapazeanum</i>	30.55±3.92(7)	-14.49±1.59(7)	M	Sc	R2

<i>S. liebmannii</i>	28.09(1)	-13.77(1)	M	Sc	R3
<i>S. muticum</i>	6.71(1)	-19.18(1)	M	Sc	R2
<i>S. sinicola</i>	27.77±8.98(32)	-15.02±2.3(32)	M	Sc	R2
<i>Sargassum sinicola</i> <i>subsp. camouii.</i>	31.28±2.33(2)	-12.66±3.11(2)	M	Sc	R1
<i>Sargassum sp.1</i>	29.25±7.45(30)	-14.30±2.4(30)	M	Sc	R3
<i>Sargassum sp.2</i>	30.49(1)	-16.47	M	Sc	R1
<i>Sargassum sp. 3</i>	30.11(1)	-15.26	M	Sc	R1
<i>Spatoglossum</i> <i>howellii</i>	37.86±2.31(2)	-18.23±3.62(2)			R2
<i>Sphacelaria</i> <i>californica</i>	32.53(1)	-10.86(1)	M	Sc	R1
<i>Taonia</i> <i>lennebackerae</i>	9.74(1)	-15.35	M	Sc	R1
<i>Zonaria sp.</i>	21.81±10.40(5)	-16.00±1.30(5)	M	Sc	R1

Anexo 13. Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ entre taxones en las tres regiones ficoflorísticas del GC.

Región norte						
Taxon	n	Promedio±D.S.	C.V	Mediana	25%	75%
Chlorophyta	38	-13.08±2.90 ^a	22.11	-13.40	-15.0	-11.24
Rhodophyta	77	-16.19±4.20 ^b	25.95	-16.13	-18.64	-13.47
Phaeophyta	69	-13.60±3.16 ^a	23.22	-13.87	-16.04	-11.16
Región Centro						
Chlorophyta	88	-15.24±2.58 ^b	16.95	-15.09	-17.10	-13.71
Rhodophyta	103	-16.14±4.15 ^b	25.73	-15.30	-17.71	-13.75
Phaeophyta	158	-11.47±4.04 ^a	35.27	-11.78	-14.55	-7.93
Región sur						
Chlorophyta	44	-14.80±3.37 ^b	22.81	-14.42	-16.29	-12.79
Rhodophyta	56	-13.71±3.13 ^b	22.85	-13.76	-15.60	-12.13
Phaeophyta	30	-12.20±3.72 ^a	30.54	-13.07	-14.00	-9.38
Global						
Chlorophyta	214	-14.51±2.96 ^d	20.83	-14.63	-16.30	-12.71
Rhodophyta	303	-14.94±4.18 ^d	28.55	-14.91	-17.13	-12.86
Phaeophyta	290	-12.52±0.02 ^a	30.00	-12.98	-15.26	-9.57

Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.005$, $a > b > c$

Anexo 14. Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ del taxon Chlorophyta recolectado en el GC.

Latitud	n	Promedio \pm D.S.	C.V.	Mediana	25%	75%
21°N	5	-18.80 \pm 4.43 ^b	23.56	-16.77	-21.70	-15.578
23°N	57	-14.55 \pm 3.10 ^a	21.33	-14.29	-16.30	-12.789
24°N	20	-15.59 \pm 2.45 ^a	15.73	-15.67	-17.54	-13.654
25°N	12	-17.78 \pm 3.06 ^b	17.25	-18.22	-20.47	-15.735
26°N	40	-15.17 \pm 2.79 ^a	18.39	-14.84	-17.30	-13.071
27°N	40	-15.29 \pm 2.23 ^a	14.61	-14.97	-16.78	-14.538
28°N	32	-13.90 \pm 3.86 ^a	26.52	-14.74	-16.11	-10.697
29°N	17	-12.00 \pm 3.07 ^a	25.62	-12.45	-14.36	-9.652
30°N	12	-12.94 \pm 3.29 ^a	25.47	-13.05	-15.10	-10.838
31°N	12	-13.00 \pm 2.54 ^a	19.58	-12.32	-13.69	-11.234

Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.005$, $a > b > c$

Anexo 15. Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ del género *Ulva* recolectado en las latitudes del GC.

Latitud	n	Promedio \pm D.S.	C.V.	Mediana	25%	75%
21°N	4	-19.65 \pm 4.62 ^b	23.52	-18.534	-23.106	-16.206
23°N	25	-14.10 \pm 2.40 ^a	17.01	-14.292	-15.474	-12.623
24°N	18	-15.92 \pm 2.29 ^{ab}	14.41	-15.971	-17.566	-14.003
25°N	8	-17.56 \pm 2.25 ^b	12.86	-17.022	-19.784	-15.735
26°N	17	-14.64 \pm 2.37 ^a	16.22	-15.337	-16.427	-12.556
27°N	27	-15.37 \pm 2.14 ^a	13.95	-15.658	-17.057	-14.626
28°N	9	-14.64 \pm 2.89 ^a	19.73	-15.544	-16.328	-13.746
29°N	5	-12.35 \pm 3.25 ^a	26.30	-13.638	-14.576	-10.359
30°N	9	-13.90 \pm 3.76 ^a	27.10	-14.715	-16.136	-11.247
31°N	2	-16.29 \pm 3.90 ^{ab}	23.93	-16.293	-19.05	-13.536

Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.005$, $a > b > c$

Anexo 16. Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ del taxon Rhodophyta recolectado en diferentes latitudes del GC.

Latitud	n	Promedio \pm D.S.	C.V.	Mediana	25%	75%
21°N	7	-16.17 \pm 2.35 ^a	14.56	-15.40	-18.26	-14.48
23°N	63	-14.60 \pm 4.82 ^a	33.04	-14.06	-16.45	-12.11
24°N	33	-13.91 \pm 2.77 ^a	19.93	-13.91	-15.95	-12.61
25°N	12	-20.47 \pm 5.74 ^b	28.04	-21.59	-24.80	-18.86
26°N	31	-15.95 \pm 2.85 ^a	17.87	-15.26	-18.70	-13.80
27°N	58	-15.49 \pm 2.53 ^{ab}	16.33	-15.30	-17.13	-13.66
28°N	51	-16.23 \pm 6.81 ^{ab}	42.00	-15.45	-18.71	-12.54
29°N	32	-14.87 \pm 4.27 ^{ab}	28.75	-13.75	-17.04	-13.09
30°N	32	-16.31 \pm 3.65 ^{ab}	22.43	-16.78	-19.02	-13.80
31°N	23	-14.80 \pm 5.61 ^{ab}	37.96	-16.09	-17.68	-10.11

Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.005$, $a > b > c$

Anexo 17. Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ del género *Gracilaria* recolectado en diferentes latitudes del GC.

Latitud	n	Promedio \pm D.S.	C.V.	Mediana	25%	75%
21°N	1	-14.35	-	-	-	-
23°N	1	-13.76	-	-	-	-
24°N	15	-13.81 \pm 1.87 ^a	-13.56	-25.56	-33.38	-18.84
26°N	12	-15.72 \pm 3.04 ^{ab}	-19.37	-30.02	-33.71	-17.39
27°N	20	-15.87 \pm 1.71 ^a	-10.80	-33.39	-34.347	-22.545
28°N	12	-16.33 \pm 5.31 ^{ab}	-32.55	-30.45	-32.58	-20.633
29°N	3	-13.24 \pm 4.18 ^{ab}	-31.63	-19.01	-29.28	-15.21
30°N	7	-18.93 \pm 1.94 ^b	-10.26	-20.86	-31.333	-16.063
31°N	5	-17.32 \pm 3.70 ^{ab}	-21.40	-31.05	-33.7	-20.7

Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.005$, $a > b > c$

Anexo 18. Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ del taxon Phaeophyta recolectado en diferentes latitudes del GC.

Latitud	N	Promedio \pm D.S.	C.V.	Mediana	25%	75%
21°N	4	-15.53 \pm 3.21 ^{ab}	20.67	-14.58	-17.88	-13.17
23°N	47	-12.68 \pm 4.09 ^{ab}	32.25	-13.142	-15.18	-9.40
24°N	27	-9.78 \pm 3.84 ^a	39.27	-9.356	-12.77	-6.09
25°N	9	-14.25 \pm 2.70 ^{ab}	18.96	-14.1	-15.46	-11.89
26°N	38	-11.46 \pm 4.03 ^{ab}	35.15	-12.231	-14.60	-7.72
27°N	65	-13.76 \pm 3.8 ^a	27.72	-14.47	-16.76	-11.34
28°N	49	-13.81 \pm 3.59 ^{ab}	26.02	-14.117	-16.70	-11.44
29°N	24	-12.59 \pm 3.09 ^{ab}	24.55	-12.912	-15.14	-10.25
30°N	40	-13.38 \pm 3.37 ^b	25.20	-13.358	-16.16	-10.57
31°N	23	-14.26 \pm 2.64 ^{ab}	18.56	-15.23	-16.44	-11.99

Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.005$, $a > b > c$

Anexo 19. Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ de los géneros *Colpomenia* y *Sargassum* recolectado en diferentes latitudes del GC.

<i>Colpomenia</i>						
Latitud	N	Promedio±D.S.	C.V.	Mediana	25%	75%
21°N	19	-9.92±2.75 ^a	27.72	-9.455	-12.46	-7.963
23°N	7	-7.30±2.18 ^a	29.99	-6.808	-9.06	-5.372
24°N	5	-11.61±2.30 ^b	19.80	-11.767	-12.666	-10.427
26°N	13	-7.53±3.28 ^a	43.56	-7.164	-7.883	-6.317
27°N	14	-9.14±4.25 ^a	46.48	-8.373	-10.321	-6.154
28°N	10	-8.48±2.31 ^a	27.33	-8.067	-8.406	-7.005
29°N	5	-10.15±3.97 ^{ab}	39.16	-9.768	-12.012	-7.12
30°N	12	-10.38±3.50 ^{ab}	33.68	-9.095	-9.964	-8.463
31°N	2	-10.23±1.31 ^{ab}	12.84	-10.237	-11.167	-9.307
<i>Sargassum</i>						
Latitud	N	Promedio±D.S.	C.V.	Mediana	25%	75%
21°N	2	-14.90±1.57 ^a	10.60	-14.89	-16.006	-13.775
23°N	10	-13.45±3.02 ^a	22.46	-13.498	-14.684	-12.257
24°N	5	-14.80±2.84 ^a	19.22	-13.606	-15.537	-13.275
26°N	13	-13.64±2.29 ^a	16.81	-12.915	-14.567	-12.28
27°N	33	-15.23±1.98 ^a	13.02	-14.848	-16.868	-13.484
28°N	15	-14.98±2.12 ^a	14.17	-15.043	-16.161	-13.654
29°N	8	-13.45±2.27 ^a	16.91	-12.974	-14.992	-12.459
30°N	13	-15.75±2.0 ^a	12.64	-16.061	-17.267	-13.942
31°N	8	-15.58±2.65 ^a	17.01	-16.133	-17.157	-15.245

Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.005$, $a > b > c$

Anexo 20. Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ del taxon Chlorophyta recolectado en diferentes latitudes del mundo, incluyendo el GC.

Latitud	N	Promedio±D.S.	C.V.	Mediana	25%	75%
1°N	3	-15.31±3.47 ^a	22.67	-16.88	-17.51	-12.718
21°N	5	-18.80±4.43 ^a	23.56	-16.77	-21.70	-15.578
23°N	57	-14.55±3.10 ^a	21.33	-14.29	-16.30	-12.789
24°N	20	-15.59±2.45 ^a	15.73	-15.67	-17.54	-13.654
25°N	12	-17.78±3.06 ^{ab}	17.25	-18.22	-20.47	-15.735
26°N	40	-15.17±2.79 ^a	18.39	-14.84	-17.30	-13.071
27°N	40	-15.29±2.23 ^a	14.61	-14.97	-16.78	-14.538
28°N	32	-13.90±3.86 ^a	26.52	-14.74	-16.11	-10.697
29°N	17	-12.00±3.07 ^a	25.62	-12.45	-14.36	-9.652
30°N	12	-12.94±3.29 ^a	25.47	-13.05	-15.10	-10.838
31°N	12	-13.00±2.54 ^a	19.58	-12.32	-13.69	-11.234
36°N	13	-16.22±6.28 ^a	38.72	-15.60	-16.96	-12.273
38°N	4	-18.31±0.76 ^b	4.19	-18.15	-18.93	-17.69
41°N	4	-16.45±0.90 ^a	5.46	-16.27	-17.18	-15.725
43°N	3	-15.50±1.93 ^a	12.46	-15.20	-16.977	-14.105

54°N	4	-14.51±3.56 ^a	24.53	-14.56	-17.53	-11.49
56°N	30	-13.90±2.27 ^a	16.33	-14.17	-15.54	-12.47
31°S	3	-28.80±2.48 ^c	8.64	-30.12	-30.278	-26.97
32°S	6	-17.25±7.91 ^{ab}	45.88	-16.91	-20.01	-13.21
35°S	3	-23.77±8.27 ^{bc}	34.79	-21.35	-30.073	-18.073
38°S	10	-22.58±9.49 ^{bc}	42.05	-25.125	-30.25	-19.4
46°S	9	-15.17±3.01 ^a	19.86	-15.46	-17.388	-13.915
62°S	3	-16.39±0.94 ^a	5.73	-16.4	-17.098	-15.688
64°S	4	-16.67±5.38 ^a	32.26	-15.95	-21	-12.35

Diferentes letras indican diferencias significativas, $p < 0.005$, $a > b > c$

Anexo 21. Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ del taxon Rhodophyta recolectado en diferentes latitudes del mundo, incluyendo el GC.

Latitud	N	Promedio±D.S.	C.V.	Mediana	25%	75%
1°N	6	-17.75±6.67 ^a	37.56	-16.40	-21.84	-13.64
21°N	7	-16.17±2.35 ^a	14.56	-15.40	-18.26	-14.48
23°N	63	-14.60±4.82 ^a	33.04	-14.06	-16.45	-12.11
24°N	33	-13.91±2.77 ^a	19.93	-13.91	-15.95	-12.61
25°N	12	-20.47±5.74 ^{ab}	28.04	-21.59	-24.80	-18.86
26°N	31	-15.95±2.85 ^a	17.87	-15.26	-18.70	-13.80
27°N	58	-15.49±2.53 ^a	16.33	-15.30	-17.13	-13.66
28°N	51	-16.23±6.81 ^a	42.00	-15.45	-18.71	-12.54
29°N	32	-14.87±4.27 ^a	28.75	-13.75	-17.04	-13.09
30°N	32	-16.31±3.65 ^a	22.43	-16.78	-19.02	-13.80
31°N	23	-14.80±5.61 ^a	37.96	-16.09	-17.68	-10.11
33°N	7	-17.41±9.48 ^a	54.48	-15.95	-25.61	-9.42
36°N	25	-20.12±6.55 ^{ab}	32.55	-19.01	-25.59	-15.06
38°N	5	-20.66±6.52 ^{ab}	31.54	-17.49	-23.41	-17.05
41°N	3	-19.32±1.85 ^b	9.60	-20.00	-20.55	-17.91
43°N	9	-19.01±7.14 ^{ab}	37.55	-17.14	-21.82	-14.14
50°N	13	-23.14±7.96 ^{ab}	34.40	-19.41	-31.63	-15.92
53°N	4	-20.03±1.81 ^b	9.062	-20.42	-21.32	-18.75
54°N	27	-21.09±6.54 ^{ab}	31.05	-18.54	-26.88	-15.93
56°N	83	-25.07±7.88 ^{abc}	31.46	-24.25	-32.92	-18.07
57°N	4	-18.66±5.48 ^a	29.355	-20.97	-21.93	-15.40
62°N	45	-25.18±7.38 ^{bc}	29.32	-27.43	-31.86	-19.50
31°S	6	-25.96±7.85 ^{bc}	30.24	-25.56	-33.38	-18.84
32°S	18	-26.13±8.33 ^{bc}	31.90	-30.02	-33.71	-17.39
35°S	7	-28.07±8.48 ^c	30.22	-33.39	-34.347	-22.545
38°S	3	-27.03±8.49 ^c	31.43	-30.45	-32.58	-20.633
46°S	24	-21.17±7.21 ^{ab}	34.08	-19.01	-29.28	-15.21
62°S	11	-22.28±8.54 ^{bc}	38.34	-20.86	-31.333	-16.063
64°S	10	-28.70±6.41 ^c	22.34	-31.05	-33.7	-20.7

Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.005$, $a > b > c$

Anexo 22. Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ del taxon Phaeophyta recolectado en diferentes latitudes del mundo, incluyendo el GC.

Latitud	N	Promedio±D.S.	C.V.	Mediana	25%	75%
21°N	4	-15.53±3.21 ^b	20.67	-14.58	-17.88	-13.17
23°N	47	-12.68±4.09 ^b	32.25	-13.142	-15.18	-9.40
24°N	27	-9.78±3.84 ^a	39.27	-9.356	-12.77	-6.09
25°N	9	-14.25±2.70 ^b	18.96	-14.1	-15.46	-11.89
26°N	38	-11.46±4.03 ^b	35.15	-12.231	-14.60	-7.72
27°N	65	-13.76±3.81 ^b	27.72	-14.47	-16.76	-11.34
28°N	49	-13.81±3.59 ^b	26.02	-14.117	-16.70	-11.44
29°N	24	-12.59±3.09 ^b	24.55	-12.912	-15.14	-10.25
30°N	40	-13.38±3.37 ^b	25.20	-13.358	-16.16	-10.57
31°N	23	-14.26±2.64 ^b	18.56	-15.23	-16.44	-11.99
33°N	3	-17.11±1.66 ^b	9.74	-17.76	-18.21	-15.85
36°N	36	-16.61±4.49 ^b	27.02	-15.935	-18.91	-13.61
38°N	8	-8.44±1.47 ^a	17.45	-8.285	-9.58	-7.38
43°N	4	-17.73±2.34 ^b	13.19	-16.74	-19.01	-16.46
50°N	5	-18.71±2.42 ^c	12.96	-19.88	-20.33	-16.16
53°N	6	-14.25±2.14 ^b	15.01	-14.535	-16.18	-13.37
54°N	22	-16.64±3.30 ^b	19.83	-16.225	-18.56	-15.15
56°N	67	-17.78±2.60 ^b	14.60	-17.69	-18.75	-15.922
57°N	5	-17.35±1.66 ^b	9.60	-17.15	-18.69	-16.25
32°S	5	-16.82±4.50 ^b	26.74	-19.17	-19.808	-12.803
38°S	7	-17.28±4.86 ^b	28.14	-18.67	-21.635	-12.578
46°S	14	-13.50±3.20 ^b	23.71	-13.735	-15.79	-11.4
62°S	5	-21.62±6.37 ^c	29.47	-19.32	-28.055	-17.383
64°S	7	-21.23±5.75 ^c	27.11	-23.3	-25.225	-15.175

Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.005$, $a > b > c$

Anexo 23. Macroalgas en general en el ambiente marino en época de secas.

Hábitat	N	Promedio±D.S.	C.V.	Mediana	25%	75%
Eventualmente expuestas	337	-12.94±3.62 ^a	27.98	-13.652	-15.34	-10.578
Pozas de marea	169	-14.42±3.69 ^a	25.59	-14.083	-16.662	-11.968
Sumergidas	282	-15.30±3.70 ^b	24.21	-15.162	-17.127	-13.306

Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.005$, $a > b > c$

Anexo 24. Comparación estadística entre géneros y especies de macroalgas recolectadas en diferentes épocas climáticas del ambiente marino en la costa continental del GC. (Ll=Lluvias, Sc= Secas).

Género	n	Promedio±D.S.	C.V	Mediana	25%	75%
<i>Cladophora Ll</i>	4	-13.47±1.42 ^a	10.54	-13.13	-14.515	-12.43
<i>Cladophora Sc</i>	6	-15.59±5.25 ^a	33.72	-13.981	-21.361	-13.772
<i>Chaetomorpha Ll</i>	8	-15.96±1.70 ^a	10.63	-15.91	-17.40	-14.49
<i>Chaetomorpha Sc</i>	6	-14.00±1.43 ^b	10.24	-13.78	-14.02	-12.90
<i>Gracilaria Ll</i>	9	-14.61±2.23 ^a	15.27	-14.53	-15.83	-12.90
<i>Gracilaria Sc</i>	10	-16.44±3.15 ^a	19.16	-16.64	-17.20	-13.50
<i>Padina Ll</i>	11	-13.35±2.23 ^a	16.74	-13.05	-13.84	-11.81
<i>Padina Sc</i>	7	-11.71±2.35 ^a	20.14	-10.69	-13.94	-9.56
<i>Hypnea Ll</i>	5	-14.19±1.41 ^a	9.94	-14.11	-15.17	-13.45
<i>Hypnea Sc</i>	10	-12.53±3.15 ^a	25.12	-13.64	-14.95	-11.41
Especies	N	Promedio±D.S.	C.V	Mediana	25%	75%
<i>P. durvillei Ll</i>	6	-14.34±2.64 ^a	18.43	-13.70	-16.97	-13.17
<i>P. durvillei Sc</i>	5	-12.51±2.34 ^a	18.75	-13.58	-14.2	-10.36
<i>C. linun Ll</i>	4	-14.97±1.15 ^a	7.73	-14.95	-15.91	-14.04
<i>C. linun Sc</i>	4	-13.60±0.54 ^a	4.03	-13.78	-13.90	-13.28

Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.005$, $a > b > c$

Anexo 25. Comparación estadística entre géneros y especies de macroalgas recolectadas en diferentes épocas climáticas en las lagunas costeras de Sinaloa (LL=lluvias, Sc= secas).

Género	n	Promedio±D.S.	C.V	Mediana	25%	75%
<i>Bryopsis</i> Ll	20	-19.74±4.76 ^a	24.10	-18.643	-18.998	-17.30
<i>Bryopsis</i> Sc	28	-20.38±4.78 ^a	23.47	-18.146	-22.61	-17.53
<i>Chaetomorpha</i> Ll	4	-18.64±2.77 ^a	14.85	-18.64	-18.99	-17.30
<i>Chaetomorpha</i> Sc	9	-15.80±4.72 ^a	29.91	-18.14	-22.61	-17.53
<i>Cladophora</i> Ll	8	-19.29±3.18 ^a	16.52	-18.62	-21.312	-17.21
<i>Cladophora</i> Sc	21	-19.66±4.58 ^a	23.31	-18.578	-20.67	-17.76
<i>Gracilaria</i> Ll	36	-20.41±4.71 ^a	23.07	-19.264	-22.073	-17.60
<i>Gracilaria</i> Sc	64	-19.08±3.76 ^a	19.74	-18.081	-20.5	-16.71
<i>Polysiphonia</i> Ll	11	-25.11±4.46 ^a	17.77	-22.669	-28.943	-21.70
<i>Polysiphonia</i> Sc	23	-24.02±4.37 ^a	18.22	-22.176	-28.556	-21.10
<i>Ulva</i> Ll	53	-14.86±2.96 ^a	19.93	-14.54	-16.63	-12.76
<i>Ulva</i> Sc	109	-14.51±4.36 ^a	30.04	-14.90	-17.27	-11.36
Especies	n	Promedio±D.S.	C.V	Mediana	25%	75%
<i>C. lepriurii</i> LL	10	-30.18±2.21 ^b	7.33	-30.747	-31.698	-29.41
<i>C. lepriurii</i> Sc	15	-27.65±2.53 ^a	9.15	-27.901	-30.166	-25.54
<i>C. sertularioides</i> Ll	13	-19.50±3.72 ^a	19.10	-20.26	-22.305	-15.95
<i>C. sertularioides</i> Sc	105	-19.76±4.02 ^a	20.34	-19.278	-21.666	-16.69
<i>G. filicina</i> Ll	25	-17.03±2.17 ^b	2.171	-17.421	-18.289	-15.20
<i>G. filicina</i> Sc	38	-15.97±1.32 ^a	1.322	-16.01	-16.696	-15.15

<i>G.vermiculophyla</i> Ll	9	-17.13±2.52 ^a	14.75	-18.092	-18.854	-14.43
<i>G.vermiculophyla</i> Sc	40	-19.88±3.37 ^b	16.98	-19.857	-22.249	-17.27
<i>U. expansa</i> Ll	8	-11.62±2.24 ^a	19.34	-12.17	-13.36	-10.06
<i>U. expansa</i> Sc	42	-11.62±4.40 ^a	38.42	-11.06	-13.293	-8.24
<i>U. intestinalis</i> Ll	13	-15.81±3.23 ^a	20.43	-15.54	-17.01	-14.01
<i>U. intestinalis</i> Sc	30	-17.40±3.24 ^a	18.62	-17.41	-19.08	-15.20
<i>U. lactuca</i> Ll	6	-19.03±1.33 ^a	6.98	-18.87	-19.88	-18.04
<i>U. lactuca</i> Sc	6	-15.80±4.63 ^a	31.25	-14.83	-17.66	-11.97
<i>S. filamentosa</i> Ll	5	-17.83±1.76 ^a	9.86	-19.025	-19.125	-16.00
<i>S. filamentosa</i> Sc	12	-17.43±2.51 ^a	14.42	-17.255	-19.218	-15.81

Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.005$, $a > b > c$

Anexo 26. Variación del $\delta^{13}\text{C}$ en el género *Ulva* en diferentes ambientes.

Ambientes	n	Promedio±D.S.	C.V.	Mediana	25%	75%
Lagunar	21	-18.20±5.48 ^b	-30.15	-19.11	-22.14	-14.17
Lagunar-marino	160	-14.57±3.68 ^a	-25.25	-14.80	-16.70	-12.33
Marino	165	-14.69±2.66 ^a	-18.16	-14.89	-16.11	-12.99

Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.005$, $a > b > c$

Anexo 27. Variación del $\delta^{13}\text{C}$ entre especies del género *Ulva* en diferentes ambientes.

<i>U. lactuca</i>						
Ambiente	N	Promedio±D.S.	C.V.	Mediana	25%	75%
<i>L-M</i>	7	-13.56±2.40 ^a	-17.63	-14.53	-14.67	-12.77
<i>M</i>	22	-14.31±3.33 ^a	-23.28	-15.05	-16.62	-11.76
<i>U. lobata</i>						
Ambiente	N	Promedio±D.S.	C.V.	Mediana	25%	75%
<i>L-M</i>	15	-15.40±1.27 ^b	-8.24	-15.78	-16.28	-15.00
<i>M</i>	17	-14.14±2.45 ^a	-17.38	-14.85	-15.32	-13.43
<i>U. intestinalis</i>						
Ambiente	N	Promedio±D.S.	C.V.	Mediana	25%	75%
<i>AL</i>	6	-20.04±2.56 ^c	-12.76	-19.101	-23.045	-18.158

<i>L-M</i>	18	-16.43±3.30 ^b	-20.05	-15.901	-18.662	-14.855
<i>M</i>	10	-13.88±2.44 ^a	-17.57	-14.591	-15.895	-12.2

U. flexuosa

Ambiente	n	Promedio±D.S.	C.V.	Mediana	25%	75%
<i>L-M</i>	13	-15.80±3.01 ^a	3.013	-14.636	-17.841	-14.087
<i>M</i>	15	-15.18±3.58 ^a	3.581	-14.081	-16.729	-12.743

Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.005$, $a > b > c$

Anexo 28. Comparación estadística entre *Colpomenia* colectada en época de secas en dos ambientes diferentes.

Especie	N	Promedio±D.S.	C.V	Mediana	25%	75%
<i>Colpomenia</i>						
LM	7	-10.76±2.01 ^a	2.015	-11.084	-11.681	-8.602
<i>Colpomenia</i>						
M	89	-9.31±3.28 ^a	3.28	-8.834	-10.427	-7.065

Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.005$, $a > b > c$

Anexo 29. Comparación estadística entre especies del género *Gracilaria* colectada en época de secas en diferentes ambientes.

Especie	N	Promedio±D.S.	C.V	Mediana	25%	75%
<i>Gracilaria</i>						
AL	16	-26.10±4.78 ^c	18.34	-27.55	-29.49	-24.57
<i>Gracilaria</i>						
LM	115	-18.84±2.97 ^b	15.78	-18.65	-20.87	-16.93
<i>Gracilaria</i>						
M	64	-15.72±3.32 ^a	21.16	-15.31	-17.26	-13.55

Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.005$, $a > b > c$

Anexo 30. valor de α' (fraccionamiento de equilibrio) para los procesos parciales implicados en la solubilidad de oxígeno y carbono y en la asimilación de carbono inorgánico en materia orgánica de fitoplancton y macroalgas marinas. Tomado de Falkowsky y Raven, (2007)

Proceso	α'	Temperatura
$\text{CO}_2 (\text{Aq}) + \text{H}_2\text{O} \leftrightarrow \text{HCO}_3^- + \text{H}^+$	1.00900	25°C
$\text{CO}_2 (\text{Aq}) + \text{H}_2\text{O} \leftrightarrow \text{HCO}_3^- + \text{H}^+$	1.01070	10°C
$\text{CO}_2 (\text{Aq}) + \text{RH} \leftrightarrow \text{RCO}_2^- + \text{H}^+$	1.00300	25°C
$\text{CO}_2 (\text{g}) \leftrightarrow \text{CO}_2 (\text{aq})$	0.99894	25°C
$\text{CO}_2 (\text{g}) \leftrightarrow \text{CO}_2 (\text{aq})$	0.99887	10°C
$\text{O}_2 (\text{g}) \leftrightarrow \text{O}_2 (\text{aq})$	1.00073	2°C

Anexo 31. Efecto de la temperatura en el sistema carbonatos en agua de mar. Tomado de Zeebe y Wolfe-Gladrow, (2001).

	25°C	5°C
CO ₂	10.2	19.3
HCO ₃ ⁻	1732	1964
CO ₂ ⁻	234	118
pH	8.23	8.11

Concentración de los componentes del sistema carbonatos y pH a 25°C y 5°C en agua de mar (35 ups) y una alcalinidad de 2.2 mol . m⁻³ en equilibrio atmosférico con CO₂ gaseoso de 360μ mol⁻¹ a presión de 101.3 kPa.