



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
Instituto de Ecología
Ecología

Demografía de 3 poblaciones de *Caulerpa paspaloides* var. *wudermanni* en la zona costera de Campeche.

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA:
Biol. Sergio Armando Fuentes Agueda**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS
Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, Instituto de Ecología, UNAM.**

**COMITÉ TUTOR
Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa, Instituto de Ecología, UNAM.**

Dr. José Jaime Zúñiga Vega, Facultad de Ciencias, UNAM.

MÉXICO, D.F. noviembre del 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
Instituto de Ecología
Ecología

Demografía de 3 poblaciones de *Caulerpa paspaloides* var. *wudermanni* en la zona costera de Campeche.

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA:
Biol. Sergio Armando Fuentes Agueda**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS
Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, Instituto de Ecología, UNAM.**

**COMITÉ TUTOR
Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa, Instituto de Ecología, UNAM.**

Dr. José Jaime Zúñiga Vega, Facultad de Ciencias, UNAM.

MÉXICO, D.F. noviembre del 2015



Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 25 de mayo de 2015, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **FUENTES AGUEDA SERGIO ARMANDO** con número de cuenta **303570846** con la tesis titulada **"DEMOGRAFÍA DE 3 POBLACIONES DE CAULERPA PASPALOIDES VAR. WUDERMANNI EN LA ZONA COSTERA DE CAMPECHE"**, realizada bajo la dirección de la **DRA. MARIA DEL CARMEN MANDUJANO SANCHEZ**:

Presidente: M. EN C. IRENE PISANTY BARUCH
Vocal: DRA. MARGARITA ELIZABETH GALLEGOS MARTÍNEZ
Secretario: DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA
Suplente: DR. FRANK RAÚL GÍO ARGAEZ
Suplente: DR. JOSE JAIME ZUÑIGA VEGA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 16 de octubre de 2015.

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

Agradecimientos

Al Posgrado de Ciencias Biológicas por el apoyo académico y por brindar la oportunidad de compartir este trabajo en los congresos nacionales e internacionales.

A CONACYT por el apoyo económico que otorgó durante el periodo de realización de la tesis.

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

Al Comité Tutorial conformado por la Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa y el Dr. José Jaime Zúñiga Vega por las correcciones y sugerencias que dieron para esta tesis.

Agradecimientos personales

Principalmente a la Dra. Margarita Elizabeth Gallegos Martínez por la asesoría de esta tesis, además del apoyo que dio durante las salidas para este proyecto y durante la realización de los muestreos. El trabajo fue realizado en el Laboratorio de Pastos Marinos de la UAM-I.

El trabajo de campo se efectuó con el apoyo de:

- 1- Presupuesto Divisional 2011-2013 de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la UAM Iztapalapa, otorgado a la Dra. Margarita E. Gallegos para el Proyecto de estudio Humedales Costeros.

Al jurado, conformado por: M. en C. Irene Pisanty Baruch, Dra. Margarita Elizabeth Gallegos Martínez, Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa, Dr. Frank Raúl Gío Arguez y Dr. José Jaime Zúñiga Vega, por sus sugerencias y la revisión del trabajo.

A la Biól. Gabriela Márquez Labastida por el apoyo en la logística de las salidas de campo, por la ayuda y complementación de los datos de nutrientes y trabajo de laboratorio. Además, por sus sugerencias para esta tesis.

A la Dra. Mariana Rojas Aréchiga, por el apoyo en la logística de las salidas de campo y en su asesoría en el laboratorio para toma de fotografías y uso del software Vision Works y por las sugerencias de esta tesis.

Al Dr. Héctor Ocampo Álvarez por la ayuda en los datos de nutrientes, por aportar información metabólica de los organismos mencionados en esta tesis y por las sugerencias que realizó para esta tesis.

A Juan Emilio Padilla Torres y Francisco Javier Ordoñez Gasca por su ayuda en la obtención y en la interpretación de los datos de nutrientes y sus sugerencias para la tesis.

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

A los miembros del laboratorio de pastos marinos de la UAM-I Amaly Beceril Espinosa, Iliana Pérez, Guillermina Avelino, Romeo García Pacheco, Anahid Márquez Torres y Fernando Valdez Cruz, por su ayuda en la logística del campo y por las sugerencias y comentarios a la tesis.

A los miembros del taller de artículos del Instituto de Ecología, Joanne Peel, Donaji López, Gabriel Urschid, Héctor Tapia, Juan Carlos Flores, Vania Olmos, Jessica Reyes, Sandra, a Rosa, Cristina Ramirez, demás alumnos por las sugerencias y correcciones a esta tesis.

A Paulina Cruz Castañeda, Juan Manuel Caso y Francisco Villa por la revisión y correcciones a la tesis.

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

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

A mi familia, por el apoyo que me brindaron durante la realización de esta tesis.

INDICE

Agradecimientos	5
Agradecimientos personales	6
Resumen	9
Abstract	10
Introducción	11
Objetivos e Hipótesis	18
Materiales y métodos	19
Resultados	23
Discusión	37
Conclusiones y recomendaciones	46
Bibliografía	47

Fuentes-Agueda, S.A. 2015. Demografía de *Caulerpa paspaloides* var. *wurdemanni* en tres poblaciones de la zona costera de Campeche. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. 46 p.

RESUMEN

Las especies del género *Caulerpa* (J. V. Lamouroux) poseen como características principales un eje erecto (compuesto de frondas primarias o secundarias), un estolón y rizoides. Asimismo, presentan crecimiento clonal, en el que el eje erecto separado del estolón puede actuar ya sea como un individuo independiente o como una pequeña parte del estolón. Se ha propuesto que las especies de *Caulerpa*, en zonas cercanas al manglar, tienden a tener tasas de crecimiento altas y una supervivencia mayor que en las áreas lejanas al manglar. Por ello, el objetivo es observar cuáles son las diferencias demográficas en *C. paspaloides* var. *wurdemanni* en tres zonas distintas: una cercana al manglar, otra intermedia y una lejana, durante mayo, agosto y diciembre de 2013 y febrero de 2014. Se registró el porcentaje de cobertura, el número de frondas completas e incompletas, los estolones, su diámetro y biomasa, y se marcaron frondas completas de *C. paspaloides* var. *wurdemanni*, las cuales se recolectaron un mes después de marcadas. Con el registro del crecimiento y el de las biomásas se calculó la tasa finita de crecimiento (λ) para cada sitio. En general, hay diferencias significativas en prenortes y posnortes; el número de estructuras, la biomasa y la adecuación son mayores en prenortes que en posnortes. *T. testudinum* es la dominante en cuanto a cobertura; sin embargo, en el sitio 2 hay un cambio y *C. paspaloides* var. *wurdemanni* es dominante en agosto, y en el sitio 3 se encontraron otras especies algales e invertebrados. El sitio cercano al manglar (sitio 1) tuvo registros altos en los parámetros evaluados en agosto y febrero y su tasa finita de crecimiento fue la más alta en prenortes. El sitio 2 presenta registros similares al sitio 1 sólo que su tasa finita de crecimiento de biomasa se mantiene alta en prenortes y posnortes. El sitio 3 fue el que tuvo los registros más altos en estructuras y biomasa, pero se redujeron a 0 en posnortes. En general, se puede sugerir que hay una estacionalidad en todas las poblaciones de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* y que la población 2 tiene potencial invasivo, ya que la adecuación no baja en la temporada de posnortes. Se concluye que en áreas cercanas al manglar el crecimiento de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* es alto sólo en prenortes, en áreas intermedias la población persiste y tiene tasas de crecimiento altas, en cualquier época del año y en zonas alejadas al manglar; la tasa de crecimiento así como el número de estructuras y la biomasa bajan drásticamente en posnortes, ya que puede haber mayores interacciones con las comunidades vegetales y/o de invertebrados.

ABSTRACT

Algae of the genus *Caulerpa* (J.V. Lamouroux) consist mainly of an erect axis (primary or secondary fronds), stolons and rhizoids. Clonal growth is common, and the erect axis or small parts of the stolon can act as an independent individual. It has been proposed that *Caulerpa* species have greater abundances and growth rates near mangroves than offshore. The main purpose of this study was to observe the demographic differences in *Caulerpa paspaloides* var. *wudermanni* (Weber- van Bosse) in three different areas of Los Petenes, Campeche, Mexico (adjacent to the mangroves, at intermediate distance to the mangroves and offshore). For the demographical census, we registered the number of complete and incomplete fronds, stolons, its diameter and dry-biomass, during the months of May, August, December 2013 and February 2014 for each area. Also, we marked 100 complete fronds in May and December and they were collected in June and February. Based on growth data obtained through the marked fronds and calculable dry-biomass, we estimated the population growth rate (λ). We found significant differences between the abundance of structures between areas and months. The offshore population had the biggest biomass and highest average stolon diameter, while at the population at intermediate distance from the mangroves; we registered the highest number of complete and incomplete fronds. However, there were no inordinate differences in the number of stolons. The values of Fitness (λ) obtained from the analysis of the biomass were 2.06 in summer and 0.68 in winter adjacent to the mangroves, 1.57 and 1.26 at intermediate distance to the mangroves, and 1.56 and 0 offshore, respectively. For marked fronds we obtained values of Fitness (λ) of 1.78 for the first area, 1.89 at the intermediate site, and 1.67 offshore. The biggest algae with the highest biomass and stolon diameter were observed offshore. Absence of the species in December and February suggests that *Caulerpa paspaloides* var. *wudermanni* may be seasonal. The greatest growth rates in biomass were observed close to the mangroves, suggesting that living close the mangrove has positive effects on the growth of *Caulerpa paspaloides* var. *wudermanni*.

INTRODUCCIÓN

Por definición, la ecología de poblaciones se encarga de describir los cambios numéricos en las mismas, a través de la evaluación de la natalidad y la mortalidad de los individuos que las conforman, con base en sus diferentes edades y/o estadios de desarrollo. Además, describe la manera en que las poblaciones son afectadas por las alteraciones del medio, ya sea en el espacio o en el tiempo. Así, los estudios de ecología poblacional permiten evaluar e investigar si las poblaciones están aumentando, están disminuyendo o se encuentran en equilibrio numérico (Caswell, 1989). También nos puede indicar qué fenómenos biológicos o antropogénicos podrían alterar el comportamiento demográfico de las poblaciones (Gardon et al., 2008).

Los estudios demográficos pueden ser estáticos o pueden ser dinámicos: los estudios estáticos son aquellos que registran el estado de la población en un momento y, como lo define Silvertown (1987), equivalen a que se le tomara una fotografía a la población y se pudiera definir a través de ésta, qué le pasó a la población en el pasado y qué le podría pasar en el futuro. Estos estudios registran principalmente datos de importancia como sería la edad, el tamaño, el estado del ciclo de vida y el estado reproductivo.

Se podrían considerar como ejemplo de estudios estáticos los PVA (Análisis de Viabilidad Poblacional), los cuales tienen como objetivo identificar las amenazas que tiene la población y también proyectar en cuánto tiempo se puede extinguir; sin embargo, estos estudios consideran que todos los individuos de la población son iguales y que el ambiente no cambia (Morris y Doak, 2002).

Además, es difícil que los PVA resuelvan preguntas sobre los organismos modulares, como por ejemplo si las características modulares de los miembros de la población podrían afectar el desempeño de la población o si estas características se mantienen constantes en el tiempo (Morris y Doak, 2002). La alusión a los organismos modulares se retomará más adelante.

Por otro lado, los estudios dinámicos indican los cambios que ha habido en las poblaciones biológicas por medio de la diferencia entre los nacimientos y las muertes en un periodo de tiempo, lo cual permite evaluar cambios evolutivos de las poblaciones y mediante éstos, se puede calcular la tasa de crecimiento de las mismas (Silvertown et al. 1997).

Un ejemplo de estudios dinámicos son los modelos matriciales, que representan gráficamente el ciclo vital de un organismo, así como las tasas vitales de los individuos de una población (Picó, 2002). Entre las matrices que hay, se encuentran las matrices de Leslie que se construyen con base en las edades de los diferentes individuos, y se componen solamente de valores de reproducción y crecimiento. En este tipo de matriz no hay retrogresiones ni permanencia en la misma edad. Otro tipo de matriz es la de Lefkovitch que es muy utilizada sobre todo en estudios de especies vegetales. En estas matrices, no sólo encontraremos crecimiento a la categoría siguiente, sino que encontraremos procesos como la permanencia, la regresión y el crecimiento a otras categorías. (Caswell, 2001).

En la mayoría de las plantas la edad no es una característica representativa de los procesos demográficos de fecundidad y sobrevivencia, ya que las respuestas del crecimiento, la natalidad y la mortalidad son muy plásticas y están determinadas por el ambiente, de tal forma que la edad, por sí, no explica el estado de las plantas. Por ello resulta útil y es significativo usar estadios de ciclo de vida o de tamaño para el estudio demográfico de las plantas (Mandujano, 2007), y es en este sentido que las matrices de Lefkovitch adquieren mayor importancia que las de Leslie en los estudios de demografía vegetal.

Se sabe que las plantas están compuestas por módulos, pero en algunos casos las plantas pueden crecer por la reiteración de sus módulos y éstos —a la larga— pueden funcionar como un organismo autónomo (Harper, 1977) (Mandujano, 2007). Así, el conjunto de módulos producidos vegetativamente pueden llegar a formar un organismo fisiológicamente diferente, pero genéticamente igual. A la planta que produjo el módulo se le denomina ramet y un organismo que produce ramets es definido como organismo clonal.

A diferencia de los organismos unitarios, los cuales son genéticamente únicos y no se pueden dividir en partes para crear otros organismos, los modulares tienen características demográficas diferentes, ya que hay procesos adicionales como el crecimiento, la reproducción y la supervivencia de estas secciones fisiológicamente independientes. Algunos ejemplos de estos organismos son las algas, las cuales tienen importancia ecológica (Wright, 2005). En la actualidad, los estudios demográficos de organismos clonales son escasos o no se les ha dado seguimiento, pero son de relevancia para entender el comportamiento y estructura de las poblaciones vegetales (Mandujano, 2007).

Especies de *Caulerpa* y su importancia

El género *Caulerpa* está ubicado en el Reino Plantae, División Chlorofita, Clase Ulvophyceae, Orden Bryopsidales y Familia Caulerpaceae (Guiry y Guiry, 2013). La peculiaridad de *Caulerpa* es tener un nivel de organización cenocítico, es decir, en este tipo de células hay una rápida división nuclear que resulta en células multinucleadas (Jacobs, 1994). Para identificar a las especies de *Caulerpa*, se consideran las tres partes principales de los organismos: la fronda primaria, el estolón y los rizoides. Algunas de estas especies tienen frondas compuestas o secundarias formadas por rámulas y los estolones están limitados por dos ejes erectos (Matthew, 1982).

Este género está ampliamente distribuido en la región pantropical del planeta, aunque se pueden encontrar algunas especies en el Mediterráneo (Phillips y Price, 2002) y en la Costa de California (Williams y Grosholtz, 2002).

En México, Pedroche et al. (2005) ubican el género *Caulerpa* en el Pacífico mientras que Ortega et al. (2001) lo reportan en el Caribe, en las Islas Alacranes y en Isla Mujeres. Sin embargo, hay registros recientes que indican la presencia de la especie también en el Estado de Campeche (Pacheco et al., 2009). Garduño-Solórzano et al. (2005) ubican a este género como el segundo en mayor riqueza específica en las costas mexicanas del Golfo de México y el Caribe.

La reproducción de las especies se da por la unión de gametos que se forman en las frondas. Phillips (2009) describe que las frondas de color verde corresponden a un estado reproductivo inicial, ya que en esta etapa los gametos están en las rámulas de la fronda; cuando son de color café, amarillo o blanco están en un estado terminal, ya que los gametos han sido liberados de las rámulas de la fronda.

Este género tiene importancia ecológica, como es el caso de *Caulerpa taxifolia*, que, según se ha estudiado, su presencia afecta negativamente a los pastizales de *Posidonia oceánica* y en general a la comunidad vegetal y faunística de la zona en el Mediterráneo (Dumay et al., 2002) y en Australia (Thomas, 2003).

Se ha demostrado que las especies de *Caulerpa* pueden alterar las condiciones del sustrato en el que viven, al reducir el crecimiento y la supervivencia de otros elementos del VAS (Vegetación Acuática Sumergida), principalmente de los pastos marinos (Holmer et al., 2009). También se ha demostrado que estos cambios en el sustrato pueden cambiar la diversidad y abundancia de los organismos invertebrados bentónicos, por esto se les ha denominado ingenieros ecosistémicos (Vázquez, 2009) (Uhrin y Holmquist, 2003).

El grupo de algas del género *Caulerpa* también es importante en medicina, ya que algunas especies, como *Caulerpa sertularioides* tienen propiedades hipoglucemiantes (García Granados, en publicación).

Todas las especies de este género poseen una sustancia llamada caulerpina, la cual se ha demostrado posee propiedades tóxicas para la fauna marina (Boudouresque et al., 1996) y para las personas (Doty, 1966), ya que inhibe los canales Na^+/K^+ -ATPase de las

neuronas (Mozzachioldi, 2001). Aun así, existen especies comestibles como *Caulerpa lentillifera*, por lo que se ha propuesto que cada especie tiene niveles de caulerpina diferentes, y éstos dependen de la especie y del lugar (Guiry, M.D. & Guiry, 2013).

Demografía del género *Caulerpa*

Como se ha descrito anteriormente, las especies de este género tienen un uso potencial importante en diferentes campos de la ciencia, por lo tanto, los estudios demográficos de éstas son necesarios para conocer en qué condiciones se desarrollan mejor las poblaciones de *Caulerpa* y cómo se presentan sus características demográficas.

Por ejemplo, en el caso de *C. taxifolia*, que es una especie invasora en el Mediterráneo (Dumay et al., 2002), identificar su historia de vida y conocer las condiciones ambientales en las que presenta las adecuaciones más altas, ayudaría a controlarla y a evitar que siga proliferando y dañando a la fauna y flora nativas (Allendorf & Lundquist, 2003). También se pueden comparar los procesos demográficos de las poblaciones de *Caulerpa* con las especies que crecen asociadas a éstas y así conocer qué tipo de interacciones establecen entre ellas (Lampert et al., 1997) (Begon et al., 2006).

Sin embargo, en el caso de las algas, los estudios demográficos son muy limitados, ya que identificar a un individuo resulta complicado, en especial para el género *Caulerpa* que tiene un nivel de organización cenocítico.

El rizoma, el estolón o la fronda, pueden actuar como un organismo independiente si se desprenden del organismo original y, a partir de éstos, se pueden formar nuevas colonias (Guiry, M.D. & Guiry, 2013). Esta forma de crecimiento les permite colonizar nuevos sitios y propicia el crecimiento de los organismos en manchones relativamente discretos, en los que es complicado distinguir si los individuos son o no son diferentes genéticamente (Stearns, 1992).

El registro de la cobertura es un método que se ha diseñado para estudiar la demografía de *Caulerpa*, pues permite observar los cambios de crecimiento y decremento que hay en estas poblaciones con respecto a otras poblaciones biológicas subacuáticas (Ruesink y Collado-Vides, 2006) (Fuentes et al. 2014).

La desventaja de este método es que solamente proporciona una estimación general de la población y no toma en cuenta la contribución de los individuos que la conforman. Los individuos de una población no son iguales entre sí, tienen diferentes tamaños, diferentes características reproductivas y diferente probabilidad de supervivencia, por lo tanto no conocer esto puede darnos una observación errónea acerca de cómo es el desarrollo de la población y por ende, llegar a conclusiones incorrectas.

Otro método de estudio es el registro de biomasa (g/m^2) y el conteo de estructuras, en éste se toman muestras de la población y a partir de estas muestras es posible registrar el número de estolones, lo cual indica el número de individuos que hay en la población. El diámetro del estolón indica su edad, los más viejos son los de mayor diámetro (Wright, 2005 y Fuentes et al. 2014). El estadio reproductivo se refleja en las frondas, las

prerproductivas son verdes, mientras que, cuando alcanzan la reproducción terminal, los tejidos se necrosan y las frondas adquieren tonos café, amarillo o blanco. La variación en la coloración se debe a que, al llegar a la etapa terminal, salen los gametos (Phillips, 2009).

Wright (2005) identificó que hay diferencias demográficas entre las poblaciones nativas y las invasoras de esta especie, con base en el resultado obtenido en el conteo de estructuras y de biomasa. Las poblaciones invasoras tenían una mayor biomasa, un número mayor de estolones y éstos tenían mayor diámetro que las poblaciones nativas. La razón por la que pasaba esto, era que la fragmentación modular era mayor en la invasora *C. taxifolia*, y esto permitió un crecimiento mayor en la población. Wright (2005) corroboró esto al encontrar frondas enterradas en las muestras de las poblaciones invasoras y no en las áreas de crecimiento de las poblaciones nativas. Wright (2005) definió las frondas enterradas como una evidencia de crecimiento clonal, ya que estas frondas son el resultado de la fragmentación de *Caulerpa taxifolia* cuando se desprenden del estolón y se entierran en el sustrato. Con el tiempo, una fronda enterrada puede convertirse en un estolón y dar origen a una nueva población.

También se han hecho estudios de predicción de crecimiento para *C. taxifolia*, por medio del registro de biomasa, recolonización de parches y registro de fragmentación. Ruesink y Collado-Vides (2006) determinaron la fragmentación de *C. taxifolia* a través del registro del número de frondas enterradas, el surgimiento de frondas ramificadas y el tamaño de la fronda. Estos autores observaron que las tasas finitas de crecimiento (λ) son mayores a 2, lo cual indica que las poblaciones tienden a aumentar al doble de su tamaño. Además, proponen como método de control, remover por lo menos 99% de cobertura en las temporadas con temperaturas menores a 13°C, cuando suele haber una menor supervivencia de la población.

Para *Caulerpa sertularioides* en Baja California se observó que su cobertura y su biomasa (g/m^2) disminuían dos meses antes de que ocurrieran los fenómenos conocidos como el Niño y la Niña (Scrosati, 2001), por lo que se concluyó que los cambios negativos de *C. sertularioides*, tanto en biomasa como en cobertura están asociados a estos fenómenos. Como se sabe, el Niño es un fenómeno en el que se producen temperaturas altas en el agua marina. En los años que está presente este fenómeno las poblaciones de *C. sertularioides* crecen. En cambio, la Niña es un fenómeno en el que disminuye la temperatura del agua, y en estas condiciones la población de *C. sertularioides* decrece.

***Caulerpa paspaloides* var. *wurdemanni* en la Reserva de la Biosfera de los Petenes**

C. paspaloides var. *wurdemanni* es una de las especies algales predominantes en la Reserva de la Biosfera de los Petenes (Campeche). Se ha visto (Gallegos, en publicación) que esta especie está asociada con *Thalassia testudinum*, pero poco se conoce sobre su demografía y sobre cuál es su papel en la comunidad subacuática, por lo que la demografía resulta una herramienta útil en este caso.

Fuentes et al. (2014) realizaron un estudio demográfico de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* en los años 2010 y 2011, utilizando las técnicas de registro de cobertura, conteo de estructuras, registro de diámetro del estolón y biomasa en peso seco. También calcularon la tasa finita de crecimiento (λ) por medio de la fórmula ($\lambda=N_{t+1}/N_t$), en donde N serán los registros de biomasa (g/m^2), donde la biomasa de mayo sería N_t y la biomasa de junio sería N_{t+1} . También hizo una segunda estimación de la λ por medio de la longitud de las frondas marcadas, donde N_t sería la longitud inicial y N_{t+1} sería la longitud total un mes después. La λ en ambos casos considerados en este estudio fue mayor de 1, lo cual indica que la población tiende a aumentar su tamaño de manera lineal cada año.

Fuentes et al. (2014) concluyen que la especie tiene un potencial invasivo y que la población seguirá creciendo, aunque la cobertura fue la misma en los dos años de duración de su estudio (mayor a 50%). En la Biosfera de los Petenes, a diferencia de otras regiones del mundo, se presentan tres estaciones marcadas durante el año, una de lluvias fuertes (prenortes), de mayo a agosto, otra de vientos fríos y fuertes que vienen del norte (nortes) de septiembre a noviembre y otra cuando no hay lluvias (posnortes), de diciembre a abril (CONAGUA, 2015) (Fig. 1). Las temporadas tienen efectos ecológicos en la zona; por ejemplo, se ha observado que la temporada de nortes tiende a afectar negativamente a la Vegetación Acuática Sumergida (VAS) de la zona. Fuentes et al. (2014) proponen que, aunque no observaron cambios en la cobertura de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* durante dos años, las frondas y los estolones presentaron cambios significativos, como altas mortalidades de estas estructuras, lo que afectó negativamente a *C. paspaloides* var. *Wurdemanni*; no obstante, ésta se recupera en los meses de diciembre a mayo, es decir cuando acaba la temporada de posnortes.

Otro efecto que tienen estas temporadas es el cambio en la salinidad (Gallegos, en publicación). Durante la temporada de posnortes hay una gran evaporación debido a las bajas lluvias y la salinidad puede llegar a alcanzar 45 UPS, hasta que empiezan las lluvias. En la temporada de prenortes, debido a las lluvias y a la entrada de agua dulce a través de ríos y cuerpos de agua subterráneos, puede llegar a alcanzar una salinidad de 30 UPS.

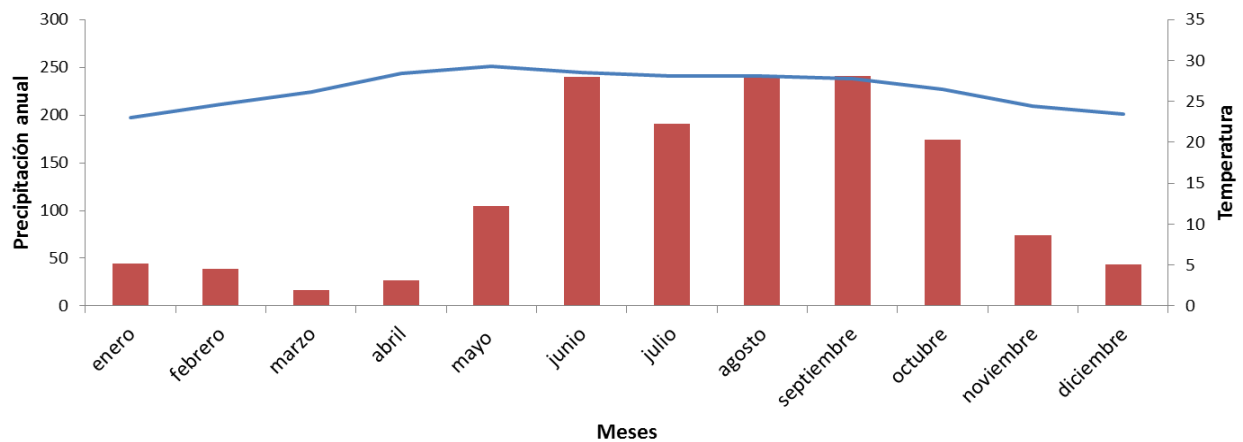


Fig. 1 Temperaturas y precipitaciones mensuales promedio de Campeche, tomado de 14 años de datos (2001-2014). Temporada de lluvias: mayo a agosto (prenortes), temporada de nortes: septiembre a noviembre y temporada de secas: diciembre a abril (posnortes) (CONAGUA, 2015).

Se ha sugerido que las especies del género *Caulerpa* tienen mayor abundancia, diversidad de especies y cobertura en zonas cercanas a los manglares, en cambio, en zonas alejadas estos parámetros disminuyen. Esto se debe a que en las zonas cercanas al manglar hay una mayor concentración de nutrientes como son el fósforo y el nitrógeno, así como altas concentraciones de materia orgánica (Pacheco et al., 2009).

Para determinar la influencia del manglar en las poblaciones de *C. paspaloides* var. *wurdemanni*, se necesita saber cómo es el crecimiento y la supervivencia en las poblaciones cercanas y lejanas y si el crecimiento y la supervivencia cambian durante el año con base en la proximidad del mismo.

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Objetivo general

El objetivo general de este trabajo es sentar bases para determinar el efecto que tiene la distancia en la que se encuentra el manglar sobre la dinámica poblacional de *Caulerpa paspaloides* var. *wurdemanni*, en la Reserva de la Biosfera Los Petenes (Campeche).

Objetivos particulares

Como objetivos particulares se han impuesto los siguientes:

- Determinar la cobertura de la vegetación acuática sumergida (VAS) en tres sitios a diferentes distancias del manglar, para estimar cambios en la cobertura de *Caulerpa paspaloides* var. *wurdemanni* en comparación con otros elementos de la VAS.
- Analizar los cambios en cobertura, el número de estructuras, la biomasa y la tasa finita de crecimiento de *Caulerpa paspaloides* var. *wurdemanni* en las diferentes temporadas (prenortes y posnortes), a lo largo de los sitios de muestreo seleccionados.
- Evaluar y comparar el número de estructuras, la biomasa y la tasa finita de crecimiento de *Caulerpa paspaloides* var. *wurdemanni* a diferentes distancias del manglar.

Hipótesis

La hipótesis es que el manglar tiene un efecto positivo en el crecimiento y desarrollo de *C. pasaploides* var. *wurdemanni* en zonas cercanas, ya que hay un aporte importante de nutrientes y materia orgánica que favorecen el crecimiento de especies vegetales. Por lo tanto, se espera que *C. pasaploides* var. *wurdemanni* tendrá mayores tasas de crecimiento, de biomasa, mayor reproducción sexual (número de frondas incompletas) e individuos (número de estolones) cerca del manglar que en zonas alejadas del manglar.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera de los Petenes, que es una franja marina que recibe un aporte subterráneo de agua dulce y también la influencia de la marea, lo que permite el desarrollo de una gran diversidad terrestre y acuática en el lugar (SMAAS, 2014). La Reserva de la Biosfera de los Petenes se encuentra en el sureste de México, inicia desde la ciudad de Campeche, en el estado de Campeche hasta Celestún, Yucatán.

Esta zona se distingue por la presencia de islas de vegetación arbolada conocida como petenes. Estas formaciones de vegetación están ubicadas en cuerpos de agua comúnmente formados por el manto freático que drena hacia el Golfo de México y tienen como vegetación predominante el manglar y la selva baja caducifolia en tierra (CONABIO, 2013).

En la zona litoral los sedimentos están compuestos por 83% de arcillas, 7 % limos y 10% de arenas. En la época de prenortes la temperatura del agua alcanza 27°C, el O₂ disuelto es de 8 mg/l, una salinidad de 35 y el pH de 7.5 (Fuentes et al., 2014).

La Vegetación Acuática Sumergida (VAS) de la zona litoral está constituida por poblaciones tanto monoespecíficas como mixtas de las especies de pastos marinos *Thalassia testudinum* (Banks & Soland. ex Koenig), *Halodule wrightii* (Ascherson) y *Syringodium filiforme* (Kuetz) (Gallegos 2010); por las especies de algas feofitas, rodofitas y clorofitas, entre las que destacan, por su cobertura y abundancia, las especies de *Caulerpa*, que constituyen un elemento fundamental en la composición específica de la VAS de la Reserva de la Biosfera de los Petenes.

Especie de estudio

La especie *C. paspaloides* var. *wurdemanni* (Weber-van Bosse, 1898) posee un talo compuesto con un estolón anclado por rizoides transparentes, un eje erecto con varias frondas compuestas, con rúmulas compuestas en cada fronda. Llegan a medir de 5 a 10 cm y se localizan en aguas tropicales del Golfo de México y del Caribe. Algunos estudios en la zona de Florida, E.E.U.U. mostraron que esta especie crece asociada con poblaciones de pastos marinos (Gardon *et. al.*, 2008). Posee características fisiológicas similares a las de la mayoría de las especies del género *Caulerpa*, como sería tener un rápido crecimiento (1cm al día), excepto en las temporadas con temperaturas menores de 14°C y crece en condiciones de luz bajas (O'Neal y Prince, 1988). Sus poblaciones crecen mezcladas con *Thalassia testudinum* y muestran distintas coberturas a lo largo del área.

El estudio se realizó en tres sitios seleccionados de forma perpendicular a la línea costera, que se encuentra cubierta por manglares. El primer sitio se localiza a 3 km del manglar, el segundo a 6 km y el tercero a 9 km (Fig. 2). Cada sitio fue marcado con un ancla y su localización fue registrada mediante la utilización de un instrumento GPS.

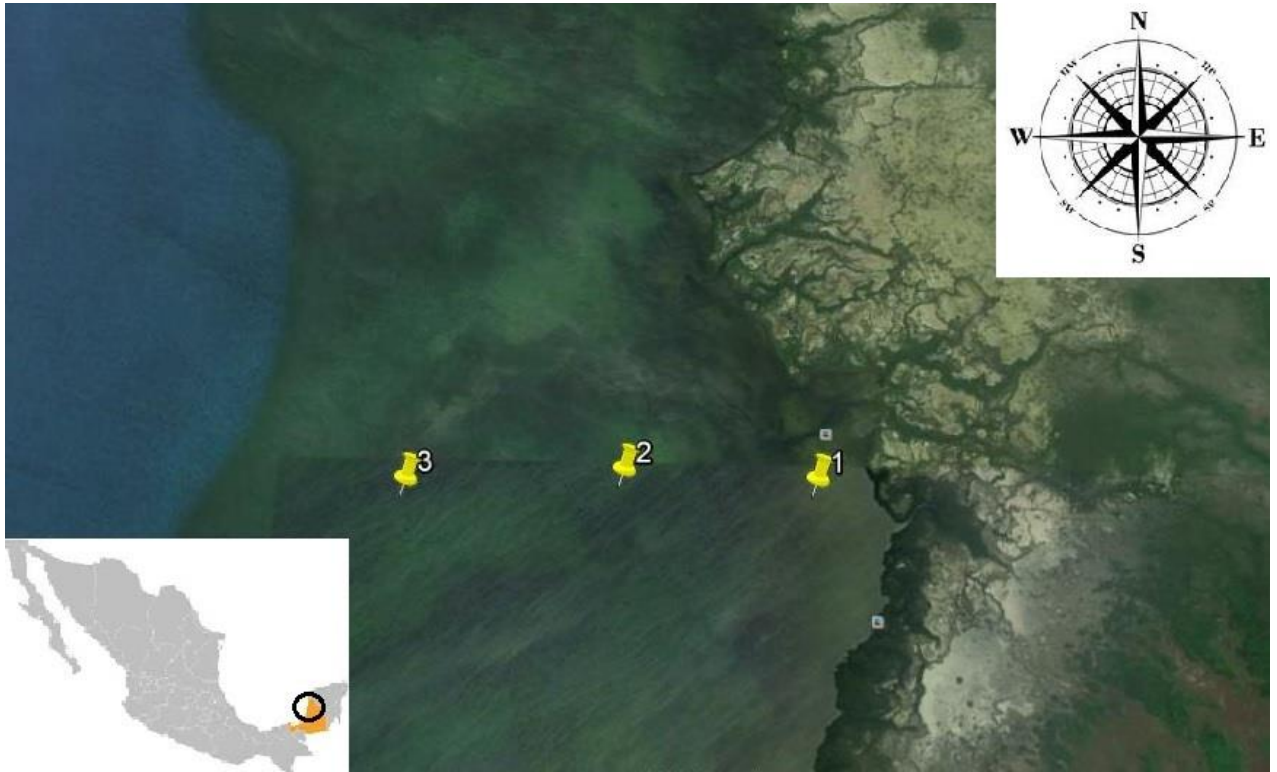


Fig. 2 Mapa de la Reserva de la Biosfera de los Petenes y ubicación del sitio de estudio así como los tres sitios en donde se hicieron los muestreos.

Determinación de nutrientes del agua

Para determinar el contenido de nutrientes (Armitage & Fourqurean, 2009), se colectaron muestras de agua, considerando la distancia del manglar y las diferentes temporadas (prenortes y posnortes), ya que estos son esenciales para las funciones metabólicas y de crecimiento de la VAS.

En cada sitio se recolectó una muestra de agua (500ml) en los meses de mayo, agosto y diciembre de 2013 y febrero de 2014. Estas muestras fueron analizadas con un espectrofotómetro HACH 3900 (HACH, 2015); se analizó la longitud de onda que tiene el agua con los reactivos correspondientes, para determinar nitratos altos, nitratos bajos, amonio, ortofosfatos y fósforo total.

Los nitratos altos es el nitrógeno —producido por la materia orgánica que producen los seres vivos (desechos orgánicos, partes vegetales y/o cadáveres) —, que utilizan los organismos vegetales. Los nitratos bajos es el nitrógeno residual — resultado del consumo de materia orgánica por los microbios—, que queda en el lugar. En grandes cantidades éste puede ser tóxico para la flora y fauna marina. (CONANP, 2015).

Registro de la cobertura (%) del VAS

Para registrar cómo está compuesta la VAS en los tres sitios, durante las temporadas de prenortes y posnortes, y observar cómo se desarrolla *C. paspaloides* var. *wurdemanni* en relación con los otros elementos del VAS como *T. testudinium*, en cada uno de los tres sitios se midió el por ciento del área que abarcaban las especies subacuáticas en un cuadro de 0.5m²; se considera que toda la superficie del cuadro corresponde a 100%, en los meses de mayo, agosto, diciembre y febrero.

Registro demográfico y sus pruebas estadísticas

Para analizar el comportamiento demográfico durante las dos temporadas climáticas consideradas, se registraron las estructuras de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* en los individuos recolectados, en diez puntos seleccionados para cada uno de los tres sitios. Estos puntos debían tener una cobertura de 50% de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* dentro del cuadro de 0.5m². Las muestras obtenidas se guardaron en bolsas de sistema ziploc y se registró el número de estolones y frondas completas e incompletas, así como el diámetro de cada estolón y el peso en g/m² en cada uno de los diez puntos. Se realizaron análisis de varianza (ANOVA) para identificar diferencias significativas en el número de estolones, frondas completas e incompletas, diámetro de los estolones y peso en g/m². Las anteriores fueron las variables dependientes para las temporadas durante los meses de mayo, agosto, diciembre y febrero y las variables independientes fueron los sitios (1, 2, 3).

Para determinar la tasa finita de crecimiento poblacional (λ poblacional) se utilizó la siguiente fórmula general (Caswell, 1989): $\lambda = N_{t+1}/N_t$,

En donde:

λ = tasa finita de crecimiento poblacional.

N_t = la biomasa en el tiempo t .

N_{t+1} = la biomasa en el tiempo $t+1$.

En este caso la biomasa representa a los individuos de la población en un m^2 . Los datos de mayo (prenortes) y diciembre (posnortes) serán N_t y los de julio (prenortes) y febrero (posnortes) serán N_{t+1} . (Fuentes et al., 2014).

Para determinar la tasa finita de crecimiento modular (λ modular) se utilizó la siguiente fórmula general:

$$\lambda = N_{t+1}/N_t,$$

En donde:

λ = tasa finita de crecimiento modular.

N_t = la longitud de la fronda en el tiempo t .

N_{t+1} = la longitud de la fronda en el tiempo $t+1$.

Para obtener estas longitudes, se marcaron 100 frondas con alambres brillosos. Las frondas marcadas con estos alambres fueron recolectadas en los meses de julio y febrero. En este caso, la longitud antes de la marca será N_t ya que indica la longitud que se tenía en los meses de mayo (prenortes) y diciembre (posnortes) y la longitud total será (N_{t+1}) misma que representa la longitud que alcanzó en los meses de julio (prenortes) y febrero (posnortes). En este caso, la longitud de las frondas de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* representa el estado de cada módulo. Esta metodología se adaptó a la utilizada por Duarte et al. (1994) para calcular el Intervalo de Plastocrono, y de Mandujano et al. (2001) para el marcado de módulos y evaluación de la tasa de crecimiento.

RESULTADOS

Registro de nutrientes para los tres sitios prefijados

Se registraron los valores (mg/l) de nitratos altos, nitratos bajos, amonio, ortofosfato y fósforo total para cada uno de los sitios de muestreo, durante las temporadas de prenortes y posnortes.

En la tabla 1 se observa que el sitio 1 tiene los valores más altos durante la temporada de prenortes, excepto en nitratos bajos, que son mayores en el sitio 2.

En la temporada de posnortes hay una disminución de nutrientes, excepto en los valores de amonio y ortofosfatos, que presentan valores más altos que en la temporada de prenortes.

Como se ha descrito, tener mayor cantidad de nitratos altos que bajos, indica que el nitrógeno es consumido en mayor parte por la VAS que por microbios, lo cual nos indicaría que el área de estudio es saludable. Además, esto también se confirma porque el amonio no sube a más de 1 mg/l (CONANP. 2015).

Prenortes	Nitratos Altos (mg/l)	Nitratos Bajos (mg/l)	Amonio (mg/l)	Ortofosfatos (mg/l)	Fósforo Total (mg/l)
Sitio 1	6	0.005	0.02	0.09	2.8
Sitio 2	4	0.007	0.01	0.02	2.8
Sitio 3	5	0.004	0.01	0.05	1.9
Promedio	5	0.005	0.013	0.053	2.5
Posnortes					
Sitio 1	0.3	0.01	0.03	0.38	0.35
Sitio 2	0.55	0.015	0.025	0.26	0.3
Sitio 3	0.65	0.015	0.02	0.13	0.25
Promedio	0.5	0.01	0.03	0.26	0.3

Tabla 1 Valores nutrientes (mg/l), para el sitio 1, sitio 2 y sitio 3 en prenortes y posnortes.

Registro de cobertura de *Caulerpa paspaloides* var. *wurdemanni* y *Thalassia testudinum* para cada sitio

En el primer sitio (Fig. 4) la VAS está constituida por *T. testudinum* y *C. paspaloides* var. *wurdemanni*, cuyas coberturas no mostraron cambios aparentes en los 4 meses censados. Destaca la predominancia de *T. testudinum* en las dos épocas del año prenortes (mayo y agosto) y posnortes (diciembre y febrero).

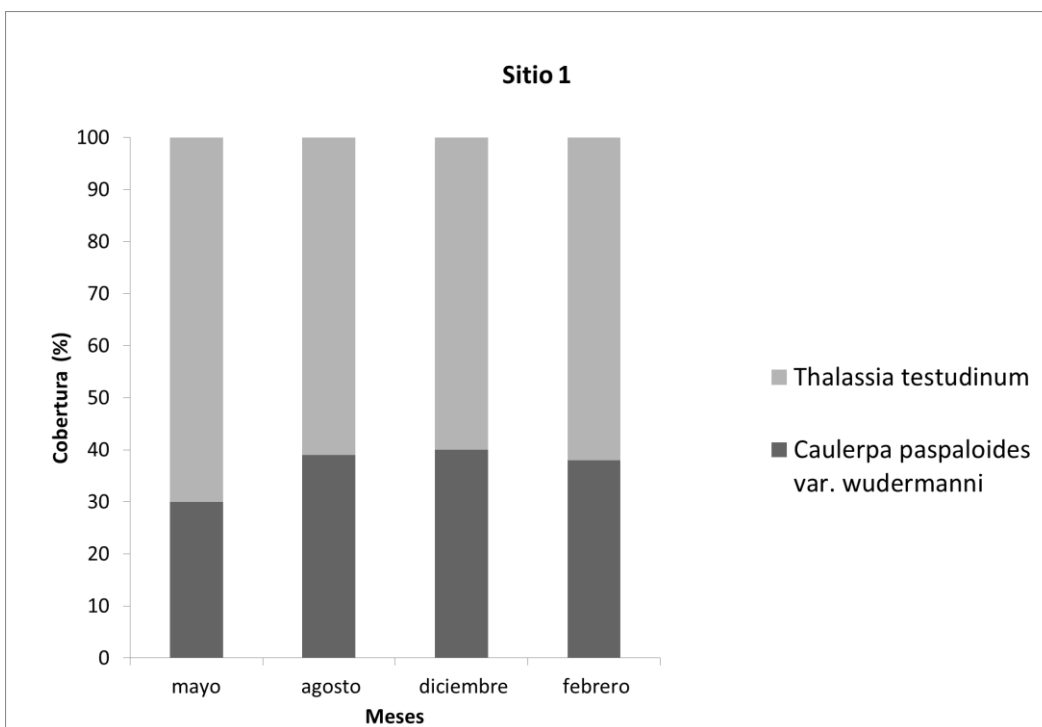


Fig. 4 Cobertura del VAS en el sitio 1 localizado a 3km del manglar-línea de costa, en los meses de mayo y agosto (temporada de prenortes) y en los de diciembre y febrero (temporada de posnortes) en la Reserva de la Biosfera de Los Petenes, Campeche, México. Censos realizados durante 2013-2014.

En el sitio 2 (Fig. 5) la VAS está constituida por *T. testudinum* y *C. paspaloides* var. *wurdemanni*, cuyos valores de cobertura cambiaron en el mes de agosto, durante el cual fueron mayores para la especie *C. paspaloides* var. *wurdemanni*. Sin embargo, en los demás meses *T. testudinum* fue la que presentó mayor cobertura.

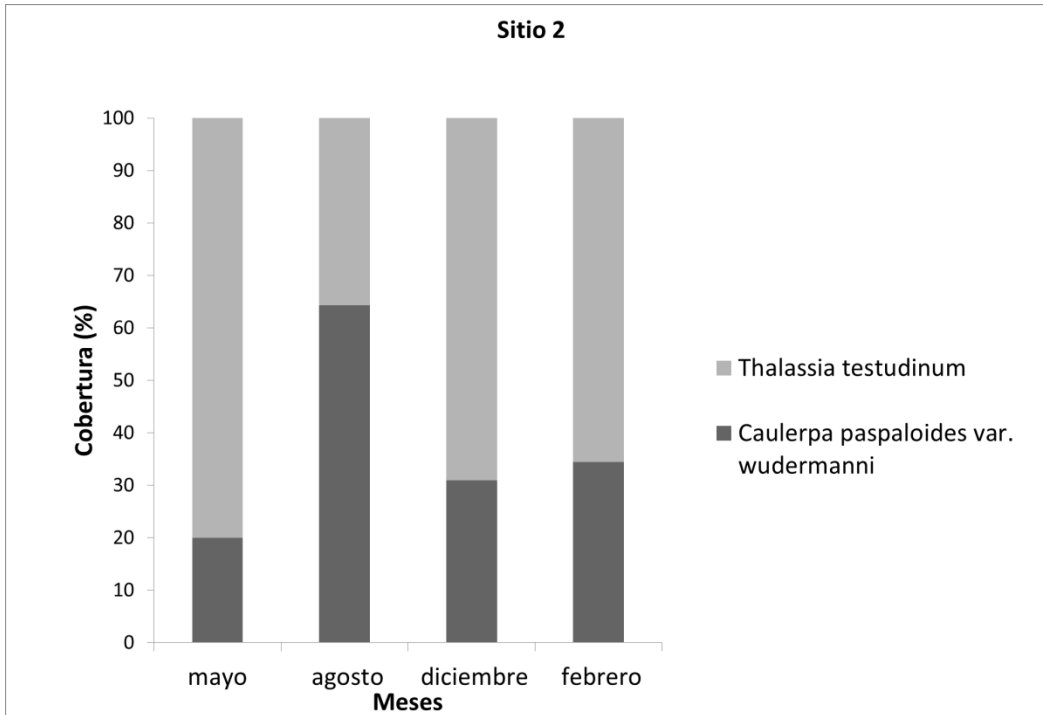


Fig. 5 Cobertura de la VAS en el sitio 2 localizado a 6km del manglar-línea de costa, en los meses de mayo y agosto (temporada de prenortes) y de diciembre y febrero (temporada de posnortes) en la Reserva de la Biosfera de Los Petenes, Campeche, México. Censos realizados durante 2013-2014.

En el sitio 3 (Fig. 6), la VAS está constituida por *T. testudinum*, *C. paspaloides* var. *wurdemanni* y algas de géneros diferentes como *Penicillus*, *Halimeda* y varias especies de corales e invertebrados asociados a la VAS. Las coberturas de estas últimas especies de clorofitas fueron menores que las de *T. testudinum* y *C. paspaloides* var. *wurdemanni* en los meses de mayo y agosto, pero en la temporada posnortes (diciembre y febrero), la cobertura de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* se reduce a menos de 14%. Componentes del VAS como *Penicillus* sp., *Halimeda inerasata* y *Caulerpa ashmeadii* disminuyen hasta 18% en esta época. En este sitio se llegó a apreciar la presencia de espacios sin ningún elemento de la VAS en los que sólo quedaba el sustrato descubierto.

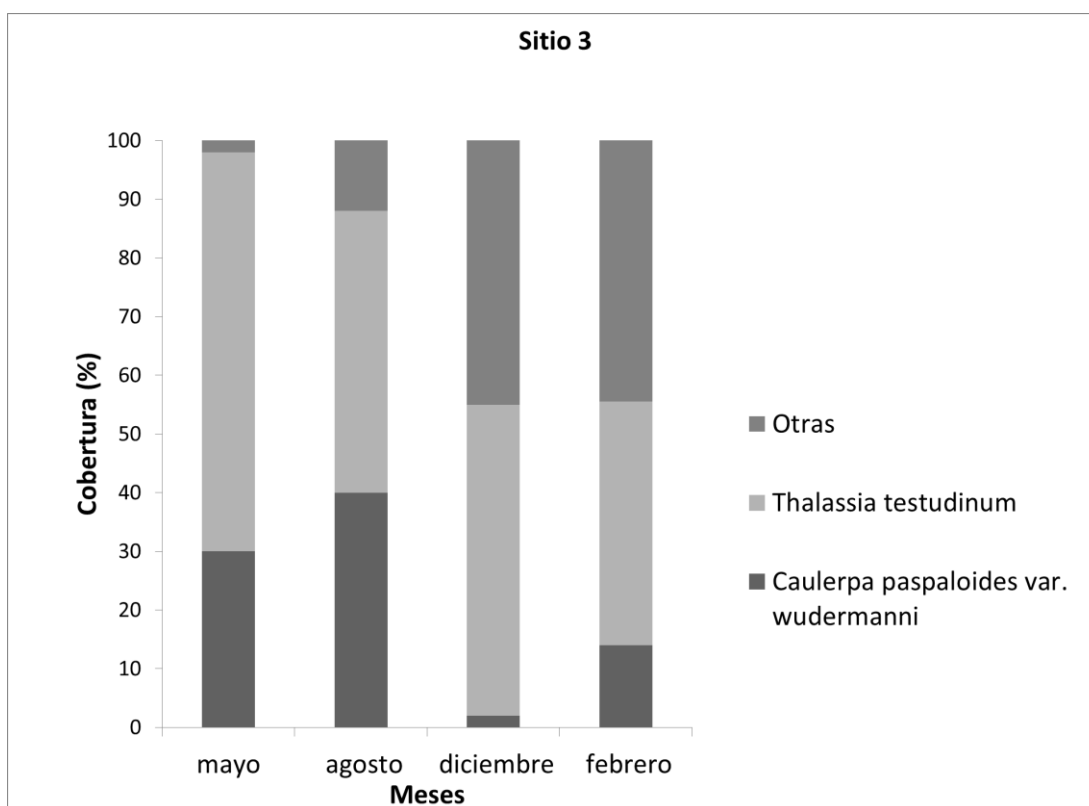


Fig. 6 Cobertura de la vegetación acuática sumergida (VAS) en el sitio 3 localizado a 9 km del manglar-línea de costa, en los meses de mayo y agosto (temporada de prenortes) y en los de diciembre y febrero (temporada de posnortes) en la Reserva de la Biosfera de Los Petenes, Campeche, México. Censos realizados durante 2013-2014.

Registro del número de estructuras, diámetro y biomasa por temporada

Durante las temporadas de prenortes y posnortes no se encontraron diferencias significativas en el número de estolones ($t=1.69$ $P=0.92$) ni en el número de frondas completas ($t=1.58$ $P=0.92$) (Fig. 7A y 7C). En cambio, sí se encontraron diferencias significativas en el número de frondas incompletas ($t=4.07$ $P<0.01$) (65.9 v.s. 37.66), el diámetro del estolón ($t=7.61$ $P<0.01$) (2.37mm v.s. 1.35mm), la biomasa ($t=7.90$ $P<0.01$) (11.22 g/m^2 v.s. 5.03 g/m^2) (Fig. 7B, 7D y 7E)

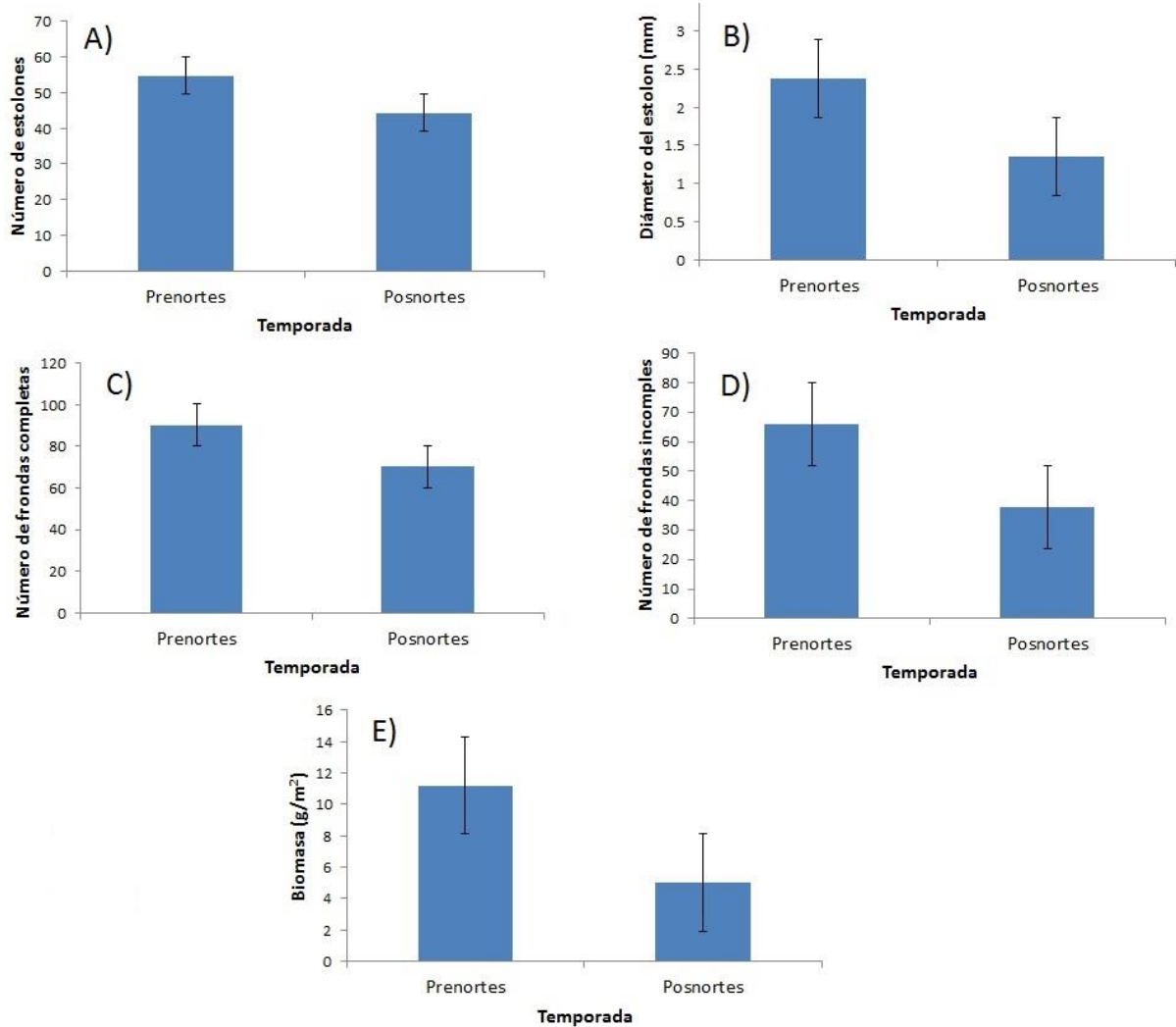


Fig. 7 Registro de estolones (A), diámetro del estolón (B), frondas completas (C), frondas incompletas (D) y biomasa (g/m^2) (E) de *Caulerpa paspaloides* var. *wurdemanni* en la temporada de prenortes (mayo-julio) y posnortes (diciembre-febrero) en Los Petenes, Campeche, México.

Tasas finitas de crecimiento por temporada (1.73±0.61)

La tasa finita de crecimiento poblacional (λ) fue mayor (1.73±0.61) durante la época de prenortes que en la temporada de posnortes (0.65±.29) (Cuadro 2). La λ modular en prenortes fue de 1.97±0.70. Para la de osnortes no se pudo registrar ya que no se encontraron frondas marcadas en esta temporada. Cuando la cobertura de la VAS está conformada predominantemente por macroalgas, el oleaje en la temporada de posnortes la remueve, de tal forma que no hay cobertura ya que la parte “aérea” del VAS desaparece.

	λ	Desviación estándar	Error estándar
Prenortes	1.73	0.61	0.16
Posnortes	0.65	0.29	0.08
Anual	1.19	0.83	0.21

Cuadro 2 Tasa finita de crecimiento poblacional (λ) de *Caulerpa paspaloides* var. *wurdemanni* en las temporadas de prenortes (mayo y julio) y posnortes (diciembre y febrero), en la Reserva de la Biosfera Los Petenes, Campeche, México

Estructuras vegetativas de *C. paspaloides* var. *wudermanni* por sitio

C. paspaloides var. *wudermanni* no presentó coberturas mayores a 25% en el sitio 3, durante la temporada de posnortes, por lo que no se pudo coleccionar la biomasa para compararla con la de la temporada de prenortes. En el cuadro 3 se observan los promedios de los registros en los tres sitios.

Sitio	Distancia al manglar (km)	Estolones		Diámetro del estolón (cm)		Frondas completas		Frondas incompletas		Biomasa (g/m ²)		λ Poblacional		λ Modular	
		A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
1	3	51.7	66.95	2.27	1.93	66.2	108.75	50.55	34.7	10.33	7.24	2.06	0.68	1.88	0
2	6	61.3	66.05	2.17	1.93	98.8	102.15	90.35	78.3	11.33	7.78	1.57	1.27	1.69	0
3	9	51.4	0	2.13	0	106	0	57.05	0	11.97	0	1.56	0	1.75	0

Cuadro 3 Cuadro comparativo de resultados obtenidos por sitio y por temporadas (A es prenortes y B es posnortes)

Para todos los registros se hizo una prueba de ANOVA multifactorial donde las variables dependientes son el número de estolones, diámetro del estolón, biomasa, frondas completas y frondas incompletas, mientras que las variables independientes son los sitios 1, 2 y 3 y los meses de mayo, agosto, diciembre de 2013 y febrero de 2014.

En el caso del número de estolones se encontraron diferencias significativas en los sitios ($F=43.46$ $P<0.01$ $g.l.=2$), en los meses ($F=7.82$ $P<0.01$ $g.l.=3$) y en la intersección de ambos ($F=10.61$ $P<0.01$ $g.l.=6$) (Fig. 8). En el sitio 1 se registró el número máximo de estolones en el año durante el mes de diciembre. En el sitio 2 se observó un pico máximo de estolones en agosto y diciembre, que disminuye en febrero. En el sitio 3, el mes de mayo y agosto presentan el mismo número de estolones que se reduce a 0 en la temporada de posnortes.

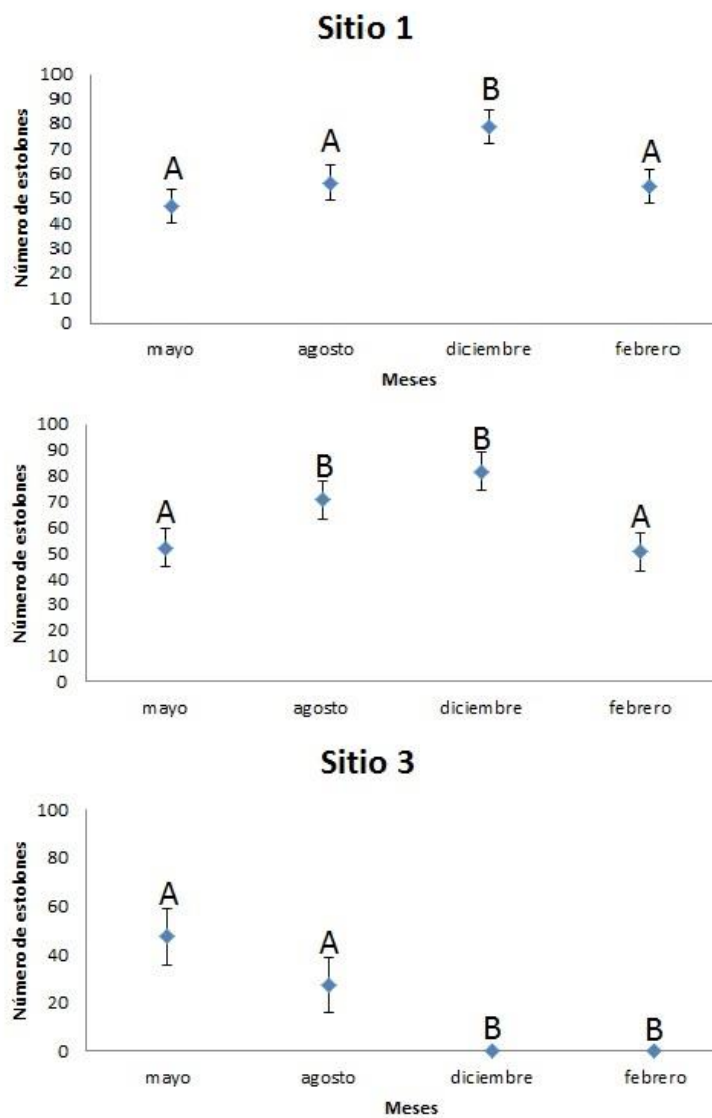


Fig. 8 Número de estolones encontrados en los meses de mayo, agosto, diciembre y febrero de *Caulerpa paspaloides* var. *wurdemanni* en Los Petenes, Campeche. Las letras indican los grupos encontrados en la prueba TUKEY.

En cuanto al diámetro de los estolones se encontraron diferencias significativas en los sitios ($F=215.60$ $P<0.01$ $g.l.=2$), en los meses ($F= 269.84$ $P<0.01$ $g.l.=3$) y en la intersección de ambos ($F= 182.73$ $P<0.01$ $g.l.=6$). En el sitio 1 durante los meses de mayo, agosto y diciembre el diámetro de los estolones fue de 2.20 mm y en el mes de febrero se redujo a 1.78 mm (Fig. 9). En el sitio 2 se registraron dos grupos, uno de 2.04 mm de diámetro que incluye los meses de mayo y diciembre, y otro de 2.25 mm correspondiente a agosto y febrero, y en el sitio 3 se registró un grupo con un diámetro de 2.67 mm durante los meses de mayo y agosto y en diciembre y febrero no se encontró ningún organismo (Fig. 9).

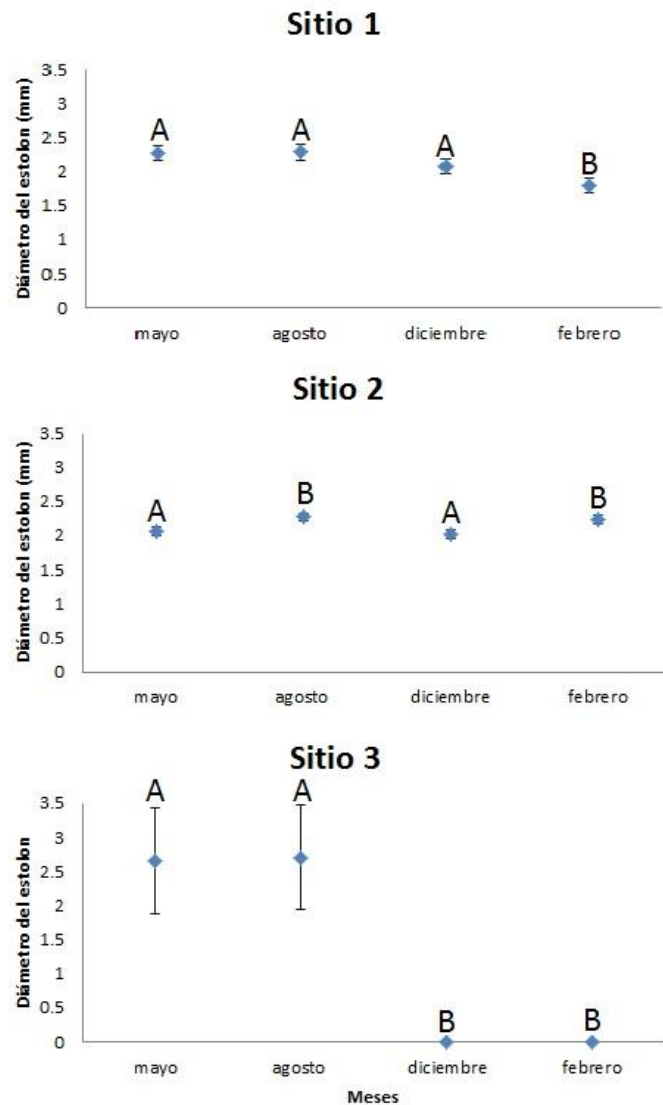


Fig. 9 Diámetro del estolón, en los meses de mayo, agosto, diciembre y febrero en los tres sitios donde se encuentra *Caulerpa paspaloides* var. *wurdemanni* en Los Petenes, Campeche Las letras indican los grupos encontrados en la prueba TUKEY.

Respecto a la biomasa (g/m^2) se encontraron diferencias significativas en los sitios ($F=20.13$ $P<0.01$ $g.l.=2$), en los meses ($F=75.92$ $P<0.01$ $g.l.=3$) y en la intersección de ambos ($F=16.61$ $P<0.01$ $g.l.=6$). En el sitio 1 se encontró un grupo en los meses de mayo, diciembre y febrero (7.12) y otro en agosto (13.76); en el sitio 2 hay dos grupos, uno en mayo y diciembre (7.16) y el otro en agosto y febrero (11.94). En el sitio 3, la biomasa de la especie fue de 9,63 en mayo, de 14.3 en agosto y en diciembre y febrero no hubo presencia de la población (cobertura menor a 25%) (Fig. 10).

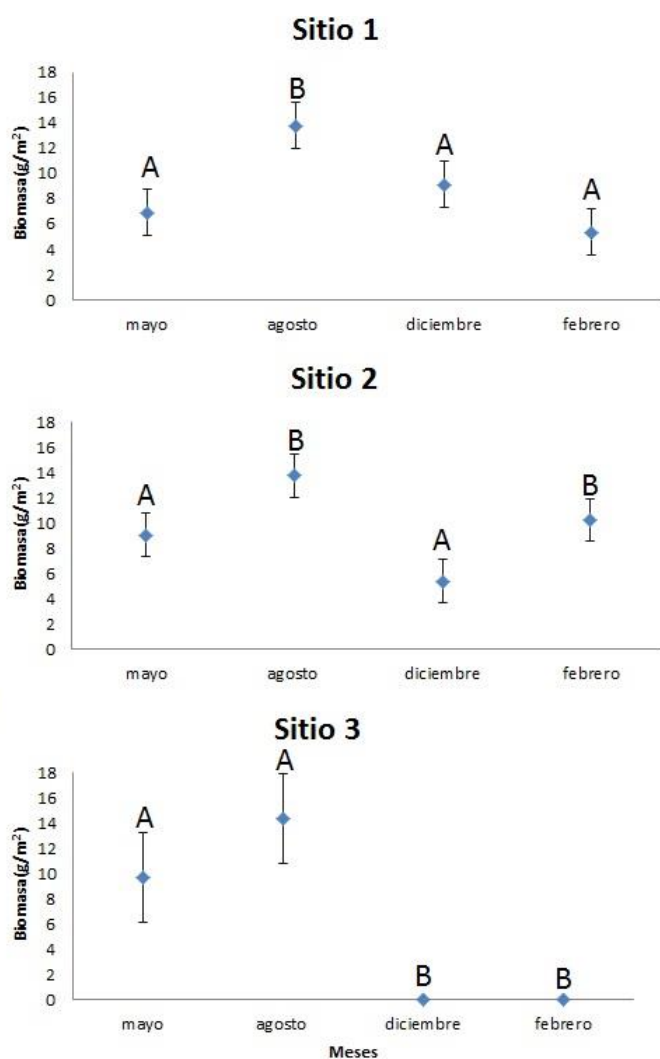


Fig. 10 Biomasa por m^2 de *Caulerpa paspaloides* var. *wurdemanni* en los meses de mayo, agosto, diciembre y febrero en los tres sitios en Los Petenes, Campeche. Las letras indican los grupos encontrados en la prueba TUKEY.

En cuanto al número de frondas completas se encontraron diferencias significativas en los sitios ($F=38.35$ $P<0.01$ $g.l.=2$), en los meses ($F=24.80$ $P<0.01$ $g.l.=3$) y en la intersección de ambos ($F=21.52$ $P<0.01$ $g.l.=6$). En el sitio 1 se registraron tres grupos: el primero en el mes de mayo (54.2), el segundo en agosto y febrero (79.25) y el tercero en diciembre (137.2). En el sitio 2 también se registraron 3 grupos: el primero en mayo (68.4), el segundo en agosto y diciembre (124.5) y el tercero en febrero (84.5). En cuanto al sitio 3 el número de frondas completas en el mes de mayo fue de 83.2, en agosto fue de 128.8 y en los meses de diciembre y febrero *C. paspaloides* var. *wurdemanni* no estaba presente (Fig. 11).

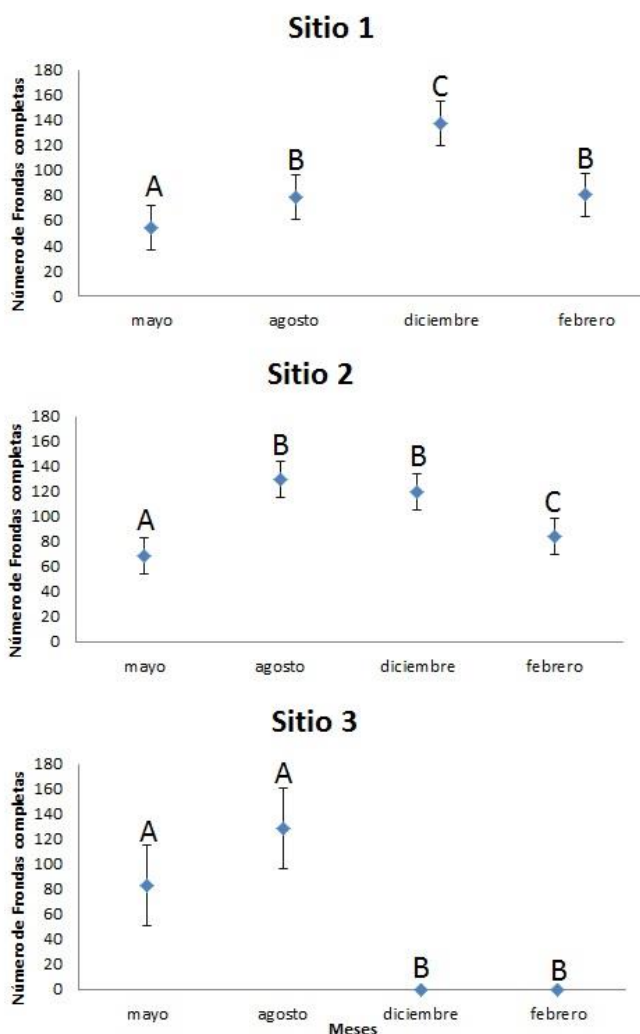


Fig. 11. Número de frondas completas en los meses de mayo, agosto, diciembre y febrero en los tres sitios donde se encuentra *Caulerpa paspaloides* var. *wurdemanni* en Los Petenes, Campeche. (Las letras indican los grupos encontrados en la prueba TUKEY.)

En el caso del número de frondas incompletas se encontraron diferencias significativas en los sitios ($F=42.69$ $P<0.01$ $g.l.=2$), en los meses ($F=13.60$ $P<0.01$ $g.l.=3$) y

en la intersección de ambos ($F=5.27$ $P<0.01$ $g.l.=6$). En el sitio 1 se reconocen tres grupos: uno en el mes de mayo (64.2 frondas incompletas), otro en los meses de agosto y diciembre (42.55 frondas incompletas) y el tercero en el mes de febrero (21.2 frondas incompletas). En el sitio 2 se muestran dos grupos: uno en los meses de mayo, agosto y diciembre (91.76 frondas incompletas) y otro en el mes de febrero (62 frondas incompletas). En el sitio 3 el número de frondas incompletas fue de 60.2 y 53.9 en los meses de mayo y agosto, respectivamente, en cambio, en los meses de diciembre y febrero no hubo presencia de frondas incompletas (Fig. 12).

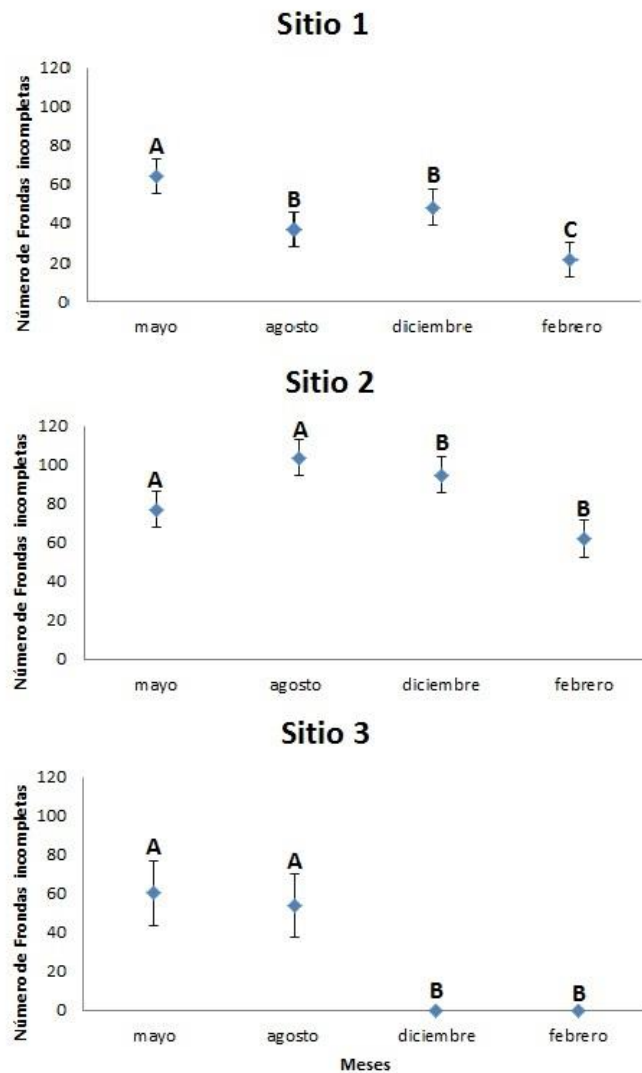


Fig. 12 Promedio de frondas incompletas, en los meses de mayo, agosto, diciembre y febrero en los 3 sitios de estudio donde se encuentra *Caulerpa paspaloides* var. *wurdemanni* en Los Petenes, Campeche. Las letras indican los grupos encontrados en la prueba TUKEY.

Tasas finitas de crecimiento (λ) por sitio

Se calculó la λ poblacional (Cuadro 3) para los meses de prenortes y se obtuvo un valor de 2.06 para el sitio 1, para el sitio 2 de 1.57 y para el sitio 3 de 1.56. En cambio, en la época de posnortes se registró una λ de 0.68 para el sitio 1 y de 1.27 para el sitio 2.. Como en el sitio 3 *C. paspaloides* var. *wurdemanni* tenía una cobertura menor a 25% en la temporada de posnortes, no se pudo registrar la λ poblacional en este periodo. Los cálculos de λ modular para la temporada de prenortes (Cuadro 4) son de 1.88 para el sitio 1, de 1.69 para el sitio 2 y de 1.81 para el sitio 3. Al igual que con la λ poblacional, no fue posible calcular la λ modular pues no se encontraron frondas marcadas en la temporada de posnortes.

Prenortes	λ	Desviación estándar	Error estándar
sitio 1	2.06	0.53	0.14
sitio 2	1.57	0.48	0.12
sitio 3	1.56	0.71	0.18
Posnortes			
sitio 1	0.68	0.32	0.08
sitio 2	1.27	0.56	0.14
Anual			
sitio 1	1.37	0.83	0.21
sitio 2	1.42	0.53	0.14

Cuadro 4 Valores de λ poblacional *Caulerpa paspaloides* var. *wurdemanni* para los tres sitios durante las temporadas prenortes, posnortes y anual, en Los Petenes, Campeche.

Prenortes	λ	Desviación estándar	Error estándar
1	1.88	0.59	0.15
2	1.69	0.69	0.18
3	1.75	0.48	0.13
Petenes individual	1.81	0.56	0.14

Cuadro 5 Valores de λ modular de *Caulerpa paspaloides* var. *wurdemanni* para los tres sitios en Los Petenes, Campeche.

En la temporada de prenortes las poblaciones de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* crecen más que en la temporada de posnortes. Con base en el cálculo de la λ poblacional, en el primer sitio las poblaciones crecen 100% más, en el segundo sitio el crecimiento es de 57% más, y en el tercer sitio crece 56%, mientras que la especie tiende a crecer 72% en general. En la temporada de posnortes la población se reduce a 38% en el sitio 1 y en el sitio 2 crece 27% y en el tercer sitio no se registró crecimiento, por lo que la población de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* disminuyó 35%. Anualmente los sitios 1 y 2 tienden a crecer 37% y 42%, respectivamente, en cambio, en el sitio 3 tiende a disminuir 33%.

La λ modular indica que en la temporada de prenortes la población del primer sitio crece 87%, en el segundo sitio crece 68%, en el tercer sitio 74% y en la zona en general crece 80%. En general la λ modular indica que *C. paspaloides* var. *wurdemanni* crece más de 60% en la época de prenortes. Sin embargo, en la temporada de posnortes no se encontraron frondas marcadas, lo que indica que la supervivencia de las frondas es menor en la temporada de posnortes.

DISCUSIÓN

La mayoría de las especies del género *Caulerpa* crecen, se reproducen y sobreviven en temperaturas cálidas (22-25 °C) y en aguas frías sólo pueden llegar a sobrevivir (11-15°C) (O'Neal y Prince, 1988) (Terrados y Ros, 1992 y Glasby y Gibson, 2007).

Las especies de *Caulerpa* en el Mar Mediterráneo (Verlaque et al. 2003) y en Australia (Wright, 2005) llegan a tener coberturas mayores a 50% en comparación con otros elementos de la VAS de esos lugares; en las temporadas de baja temperatura su cobertura cambia y son menores a 50% (Ruesink y Collado-Vides, 2006). Estas especies en general registran crecimientos altos ($\lambda > 1$) en las temporadas de temperatura altas, cuando una fronda puede crecer más de 1cm al día (Ruesink y Collado-Vides, 2006).

Las características generales del género *Caulerpa* sugieren que la temperatura es uno de los factores principales que controlan su crecimiento y desarrollo. Diversos autores (Terrados y Ros, 1992) y (Verlaque et al. 2003) reportan que la temperatura del agua en el Mar Mediterráneo es de 14°C en la temporada fría y de 26°C en la temporada cálida, y en Florida es de 18°C en temporada fría y de 28°C en la temporada cálida. Para la costa de Campeche, la temperatura mínima es de 23°C y la máxima llega a ser de 29°C (Fig. 1).

Las temperaturas mínimas y máximas de Campeche nos indican que todo el año existen las condiciones apropiadas para que crezca *Caulerpa*. Fuentes et al. (2014) refléjalo evidencian esto con *C. paspaloides* var. *wurdemanni*, para la que estimaron una λ modular de 1.61 y de 1.21 para la λ poblacional. Debido a que las temperaturas del área son óptimas para el crecimiento y desarrollo de *C. paspaloides* var. *wurdemanni*, se podría pensar que durante todo el año no cambia ni la cobertura, ni el número de estructuras, ni la biomasa ni las tasas finitas de crecimiento. Sin embargo, los resultados del presente estudio, nos indican que la población llega a disminuir en posnortes.

Además, no encontrar frondas marcadas en posnortes, señala que la supervivencia de las frondas es menor que en prenortes. Esto sugiere que la temperatura no es el único factor que afecta el crecimiento y desarrollo de *C. paspaloides* var. *wurdemanni*, y que hay otros elementos abióticos que cambian en las temporadas de prenortes y posnortes, como la salinidad y la disponibilidad de la cantidad de nutrientes los cuales afectan a la población estudiada (De la Lanza-Espino, 2001).

La salinidad juega un papel importante en las comunidades marinas, pues se ha observado que el cambio de salinidad puede alterar el crecimiento, la distribución y el desarrollo de las macroalgas, ya que el estrés osmótico puede romper las células que forman a las algas; además, ciertas funciones metabólicas también son dañadas drásticamente.

Aunque la mayoría de las algas marinas pueden tolerar fluctuaciones de salinidad a corto plazo, grandes oscilaciones en esta variable pueden afectar significativamente algunos de los procesos bioquímicos involucrados en la fotosíntesis y el crecimiento (Marín-Salgado y Pena-Salamanca, 2014).

En el caso particular del género *Caulerpa* se ha observado en *Caulerpa sertularioides* que el cambio de salinidad no afecta significativamente su crecimiento y cultivo (Marin-Salgado y Pena-Salamanca, 2014). Esto porque *C. sertularioides* tiene una adaptabilidad muy alta a la salinidad, lo cual le permite colonizar varios ambientes.

Sería interesante y se propone llevar a cabo experimentos de tolerancia y resistencia a los cambios de salinidad en *C. paspaloides* var. *wurdemanni* ya que, como se ha mencionado, el agua en la Reserva de la Biosfera de los Petenes, presenta cambios temporales en la salinidad.

Otro factor abiótico que interviene en la adecuación de *Caulerpa* es la disponibilidad y cantidad de nutrientes en el agua. Por ejemplo, Thomas (2003) registró que una cantidad alta de nitratos y fósforo aumenta el crecimiento y establecimiento de *C. taxifolia*. Los ortofosfatos y el amonio son nutrientes de origen orgánico y si su disponibilidad es alta puede desencadenar el crecimiento de *C. taxifolia* y desplazar a otros elementos de la VAS como son los pastos marinos (Thomas, 2003).

En este estudio se ha registrado que los valores de los nitratos altos, nitratos bajos y el fósforo son más altos en prenortes que en posnortes (Cuadro 1). En cambio, el amonio y los ortofosfatos no cambian en las dos temporadas como los otros nutrientes, lo cual indica, por lo tanto, que el estado de salud de la zona es bueno en cualquier época del año, ya que la calidad de estos nutrientes se refleja en las poblaciones de *T. testudinum*, que tiene una cobertura mayor que *C. paspaloides* var. *wurdemanni*.

En la temporada de prenortes la biomasa, el número de estructuras y el diámetro del estolón de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* son mayores que en la de posnortes (Fig. 7). Como se ha manifestado, la temperatura en Campeche es bastante estable y no desciende drásticamente como en el Mediterráneo o en la Florida, pero sí existen variaciones en la disponibilidad de nutrientes en el agua y en la salinidad, lo que indica que estos factores también tienen un papel importante en el crecimiento, supervivencia y reproducción de *C. paspaloides* var. *wurdemanni*.

Cobertura de la VAS de los tres sitios marcados y cómo cambian en el año

Los únicos elementos de la VAS que se registraron para el sitio 1 y el sitio 2 (Fig. 4 y 5) son *T. testudinum* y *C. paspaloides* var. *wurdemanni*. La primera especie es la dominante por tener mayor cobertura (mayor a 50%). Pero esta dominancia en el sitio 3 (Fig. 6) sólo se aprecia en el mes de mayo, en los otros meses la cobertura es compartida por otras especies de macroalgas e invertebrados marinos.

Se esperaría que *C. paspaloides* var. *wurdemanni* fuera el elemento más predominante de la VAS ya que, como se ha discutido anteriormente, existen las condiciones apropiadas para el crecimiento de esta especie; sin embargo, se observa que *T. testudinum* tiene mayor porcentaje de cobertura que *C. paspaloides* var. *wurdemanni*.

El hecho de que *T. testudinum* tenga más cobertura que *C. paspaloides* var. *wurdemanni* se puede explicar con datos obtenidos por Gallegos y Ojeda (en publicación), donde han visto que las características metabólicas (fotosíntesis y síntesis de nutrientes) de *T. testudinum* son superiores a las de *C. paspaloides* var. *wurdemanni*.

Como se ha discutido, no sólo el efecto directo de la temperatura afecta el crecimiento de *C. paspaloides* var. *wurdemanni*, sino también las precipitaciones, el acarreamiento de nutrientes y las salinidades. Los anteriores tienen efectos en esta especie y otros elementos de la VAS, ya que su presencia y ausencia afectan las condiciones metabólicas de la VAS. Por lo tanto, se puede sugerir que *T. testudinum* tiene mayor resistencia al cambio de nutrientes y a las salinidades que *C. paspaloides* var. *wurdemanni*.

En la temporada de nortes se presenta una intensidad de lluvias y vientos fríos que tienden a remover a las especies de la VAS, y esto deja espacios desnudos (Granek y Ruttenberg, 2008). Los rizoides de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* no pueden adherirse lo suficiente al sustrato como para resistir la remoción y por ello se desprenden fácilmente (Fuentes et al., 2014). En cambio hay especies con resistencia a la remoción como *T. testudinum*, la cual se ha visto tiene un sistema de rizomas y raíces que se fijan en el fondo del sedimento evitando altas mortalidades en las poblaciones como consecuencia de la acción de la marea y los vientos (Gallegos, 1995).

Sin embargo, esta dominancia no es constante en el sitio 2 (Fig. 5), ya que se observa que en el mes de agosto *C. paspaloides* var. *wurdemanni* llega a tener una cobertura mayor a 50%. Como se ha observado anteriormente, en Campeche se ha registrado que el mes de agosto tiene las temperaturas y las precipitaciones más altas (Fig. 1).

Lo que se puede pensar es que en el sitio 2, durante el mes de agosto hubo un aumento de estos nutrientes debido a las precipitaciones y al aumento de las temperaturas y esto incrementó el crecimiento de *C. paspaloides* var. *wurdemanni*.

El sitio 3 se destaca porque hay una notoria disminución de la cobertura de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* en posnortes —ya se ha discutido que esta especie no resiste la remoción por la marea y los vientos fuertes—. También se propone que los nutrientes en

el sitio 3 son limitados en esta época, lo que ocasiona que el desarrollo y el crecimiento de la población se vean afectados. En cambio, otras especies como *T. testudinum*, no necesitan mayores proporciones de nitrógeno y esto se ve reflejado en que su cobertura no es afectada como la de *C. paspaloides* var. *wurdemanni*.

Además, otra propuesta de la drástica disminución de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* es la depredación que tiene por la fauna local, como peces o invertebrados, según lo ha sugerido Boudouresque et al. (1996).

El tipo de sedimento es también un factor importante que determina la VAS en cada uno de los sitios. Los sedimentos del sitio 1 y del sitio 2 están compuestos principalmente por limos y arcillas, en cambio en el sitio 3 se componen de arenas (Byers et al., 2010). Por eso se aprecia que en el sitio 3 la composición específica de la VAS es diferente a la del sitio 1 y a la del sitio 2.

La temporalidad de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* en la Biosfera de los Petenes

Fuentes et al. (2014) han propuesto que hay una estacionalidad marcada para la población de *C. paspaloides* var. *wurdemanni*: en prenortes crece mucho la población y en posnortes disminuye.

A pesar de que la cobertura del sitio 1 y del 2 no presentan evidencia de lo anterior, pues no se aprecian cambios en estos parámetros, la cobertura del sitio 3 sí indica que hay una estacionalidad, pues el porcentaje de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* se reduce desde el mes de agosto y permanece menor a 10% en los meses de diciembre y febrero, lo que nos indica que en la temporada de posnortes la población disminuye.

Los datos de la biomasa, el diámetro de estolón, y las frondas incompletas (Fig. 7), los parámetros de λ poblacional y λ modular para las dos temporadas (Cuadro 2) corroboran esta idea pues son más altos en prenortes que en posnortes. Sin embargo, el número de los estolones y las frondas completas no cambian en prenortes y posnortes. Además, en este estudio el dato que apoya la pérdida de población durante posnortes, es que no se encontraron frondas marcadas en ésta, lo cual indica que las mortalidades en estas épocas son altas.

En la temporada de prenortes se encontró una mayor biomasa y mayor diámetro de los estolones, lo que indica que en esta temporada aumenta la población y hay individuos de mayor tamaño. En la temporada de prenortes, aumentan las precipitaciones y la temperatura (CONAGUA 2015); esto provoca un aumento en el metabolismo y, por lo tanto, también las condiciones de crecimiento y establecimiento de esta especie (Infantes et al., 2011).

Se hubiera esperado encontrar más frondas incompletas en prenortes que en posnortes, aunque según Phillips (2009) tener frondas incompletas no necesariamente indica un estado reproductivo tardío, sino también podría indicar como señala Zuljevic (2012), que las frondas fueron depredadas o que simplemente murieron por condiciones extremas de marea baja y radiación solar o completaron su ciclo de vida. Esto es posible ya

que en estos lugares los individuos de la población están sujetos a la marea por la dinámica del agua, la cual puede presentar desde 20 cm hasta 4m de profundidad, lo cual provoca una alta mortalidad en frondas, pero protege a los estolones, los cuales ayudan a la población a reestablecerse y a volver a producir nuevas frondas (Hendriks, 2010).

Como se ha mencionado, la cantidad de estolones señala el número de individuos que hay en la población de *C. paspaloides* var. *wurdemanni*, esto indica que a pesar de no haber cambios en el número de individuos de la población, determinado en un periodo de tiempo, cada individuo aporta diferentes características a la población, ya que en este estudio se ve que sí cambia la supervivencia, la reproducción y el crecimiento de la misma.

El número de frondas completas nos indica que durante todo el año se producen células reproductivas, pero que hay una temporada específica en que se liberan para formar organismos heterócigos que se integran a la población.

Con los datos obtenidos en esta investigación se propone que los nortes tienen un efecto negativo en la población de *C. paspaloides* var. *wurdemanni*. Los efectos que se aprecian son la reducción del tamaño de la población (biomasa) y también la supervivencia de los individuos pues se observa que sólo quedan los individuos más jóvenes, determinados por el diámetro del estolón. La reproducción se da en prenortes y en menor proporción en posnortes (frondas incompletas) y, en general, la población crece en prenortes y decrece en posnortes. Esto se corrobora con los registros de nutrientes (Tabla 1).

Para el caso de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* se puede sugerir que la zona de Campeche está sujeta a un control natural. En la temporada de nortes hay una mayor extracción y mortalidad de la especie debido a los vientos fuertes, las mareas y el movimiento del agua, que eliminan a gran parte de los individuos de la población y reducen la adecuación, como se ve reflejado en la λ poblacional y la modular (Cuadro 2).

Demografía de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* en los tres sitios

Como se ha propuesto, los nortes tienen efectos negativos en las poblaciones de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* y se espera que en los tres sitios suceda esto. Aunque la población que se vería menos afectada sería la cercana al manglar y la más afectada la lejana al manglar.

Si se retoma la cobertura del sitio 1 (Fig. 4), se podría pensar que en las poblaciones de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* cercanas al manglar no habría cambios en el crecimiento, la supervivencia y la reproducción y estas características se mantendrían iguales en prenortes y en posnortes; sin embargo, si se analizan los datos de la demografía del sitio 1 en prenortes, se aprecia que la biomasa (Fig. 10), el número de frondas completas, λ poblacional (Cuadro 3), λ modular (Cuadro 4) indican que la población aumentó en este sitio, la λ poblacional en prenortes indica que en este sitio es donde más crece *C. paspaloides* var. *wurdemanni*.

Los datos de frondas incompletas (Fig. 12) nos señalan que hay una baja de este parámetro en la época de prenortes y esto indicaría que esta es la época reproductiva,

misma que va disminuyendo en agosto aproximadamente. El diámetro del estolón (Fig. 9) se quedó igual en ambos meses, lo que indicaría que en la temporada de prenortes no hay mortalidades de los estolones más viejos. Sin embargo, en la temporada de posnortes se observa que disminuyen los valores de biomasa, número de estolones, diámetro del estolón, número de frondas completas, número de frondas incompletas y λ poblacional.

Así es como se identifica el efecto negativo que tienen los nortes en la población de *C. paspaloides* var. *wurdemanni*. En el sitio 1 se encontró una mayor influencia del manglar, pues se registró mayor cantidad de materia orgánica y de nutrientes, lo que genera un ambiente apropiado para el crecimiento y desarrollo de la población (Byers et al., 2008). Aunque el manglar aporta más nutrientes y materia orgánica en este sitio que en los otros, en posnortes hay una disminución de los individuos de la población y, por lo tanto, una baja en la adecuación de las poblaciones de *C. paspaloides* var. *wurdemanni*.

Con estos datos se puede señalar que en el sitio 1 *C. paspaloides* var. *wurdemanni* tiene un ciclo: en prenortes la población crece y en posnortes sólo sobreviven algunos individuos a partir de los cuales la población se recuperará en la siguiente temporada de prenortes. El número de frondas completas en el sitio 1 sustenta esto y señala que la formación de nuevos gametos empieza en posnortes (Fig. 11). El número de frondas incompletas (Fig. 12) nos indica que la liberación de los gametos se da en prenortes. Para reafirmar el ciclo propuesto para el sitio 1 se puede decir que la temporada de prenortes será una temporada de crecimiento y reproducción y la de posnortes será una de supervivencia y reclutamiento.

La cobertura del sitio 2 nos indicaría que hubo un crecimiento de la población en prenortes y que en posnortes la población se mantuvo igual. Los datos demográficos del sitio 2 nos indican que *C. paspaloides* var. *wurdemanni* crece en prenortes, pues la biomasa (Fig. 10), el número de estolones (Fig. 8), el diámetro del estolón (Fig. 9), el número de frondas completas (Fig. 11) y el número de frondas incompletas (Fig. 12) son mayores en agosto que en mayo. Además, la λ poblacional (Cuadro 3) y la modular (Cuadro 4) también indican que hay crecimiento en la temporada de prenortes. Como se ha discutido anteriormente, en esta temporada hay condiciones apropiadas para el crecimiento de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* como son los nutrientes altos y las precipitaciones altas, lo cual afirma que la población está creciendo.

Se esperaría que en el sitio 2 se reduzca el tamaño la población durante posnortes, pues esto ocurrió en el sitio 1, que está cercano al manglar. Sin embargo, los datos de biomasa y diámetro de estolones del sitio 2 indican que en la época de diciembre a febrero, considerada como temporada de posnortes, aumenta la población y la λ poblacional es mayor a la del sitio 1. Además, las gráficas de frondas completas e incompletas son casi idénticas (Fig. 11 y 12), esto nos indica que la reproducción en el sitio 2 se da durante todo el año.

Se puede sugerir que el sitio 2 presenta dos temporadas de crecimiento en el año, tanto en prenortes como en posnortes. Por lo tanto, en este sitio, *C. paspaloides* var.

wurdemanni tiende a mostrar resistencia a la disminución de nutrientes y a la dinámica del agua, lo cual permite que la población se recupere y pueda sobrevivir.

Además, se sugiere que a pesar de que el sitio 2 —zona intermedia entre los sitios 1 y 3— pueda tener la misma cantidad de nutrientes y condiciones que el sitio 1, sus poblaciones están rodeadas de condiciones intermedias de nutrientes, lo que cual señala que es un sitio de amortiguamiento para la población de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* en la Biosfera de los Petenes: Esto se debe a que los individuos en este sitio tienen mejor resistencia a la pérdida de nutrientes y una mayor resiliencia.

Se ha visto que las especies de *Caulerpa* tienden a cambiar sus características fenotípicas en poco tiempo (Benzie et al. 1997 y Famá et al. 2002), nos da la idea de que en el sitio 2 los individuos de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* tienen características de reproducción, supervivencia y crecimiento mayores a los del sitio 1 y a los del 3.

Para este sitio 2, se sugiere que los individuos están mejor adaptados a las condiciones de baja de nutrientes y de dinámica del agua. La reproducción continua, los datos de biomasa y λ poblacional nos indican la capacidad que tienen estos organismos en este sitio, de crecer y reproducirse en las dos temporadas. Lo que resulta claro es que hay dos temporadas de crecimiento y reproducción.

Para el sitio 3, la cobertura indica que sí hay una estacionalidad en *C. paspaloides* var. *wurdemanni*, donde observamos que esta especie disminuye drásticamente en diciembre. Se esperaría que la población tuviera un decremento de la población en posnortes.

Los registros demográficos de biomasa (Fig. 9), de frondas completas (Fig. 11), de frondas incompletas (Fig. 12), de estolones (Fig. 8), de diámetro del estolón (Fig. 10), λ poblacional (Cuadro 3) y λ modular (Cuadro 4), indican que hay una clara disminución de la población en posnortes de la población de *C. paspaloides* var. *wurdemanni*.

Este efecto se puede explicar a que el 3 es el sitio más alejado del manglar, lo cual lo hace susceptible a los cambios de nutrientes, a la dinámica del agua y a la competencia con otras especies, además de que es un sitio más profundo. Este sitio nos sugiere que en posnortes la población desaparece parcialmente y permite que otras especies colonicen y vivan en este sitio.

Además este sitio se ubica en condiciones más marinas, teniendo que en prenortes, cuando aún no hay lluvias la población crece, pero en la temporada de posnortes la población aparentemente desaparece. Esto se puede explicar a que la dinámica del mar aumenta y tiende a remover a las algas del sitio (Hendriks, 2010).

Como se ha discutido, Ruesink y Collado-Vides (2006) sugieren como método de control para la especie invasora *C. taxifolia*, el extraer el 99% de la especie en los meses de temperaturas bajas (noviembre a febrero). Se considera que en Campeche México los nortes son un método natural de remoción de individuos de *C. paspaloides* var. *wurdemanni*, lo que evita el crecimiento explosivo de la población y que desplace a otros elementos de la VAS.

Algo que se aprecia en el sitio 3, es la abundancia y la diversidad de equinodermos. Estos organismos se alimentan del sedimento y de la vegetación (Vázquez, 2009), lo que sugeriría que la depredación en esta zona es mayor que en los otros dos sitios porque son generalista, ya que encontramos bajas coberturas de *C. paspaloides* var. *wurdemanni*.

Sin embargo, no podemos decir que *C. paspaloides* var. *wurdemanni* haya desaparecido para siempre del sitio 3, ya que como afirma Phillips (2009), las especies de *Caulerpa* tienden a tener módulos como son frondas o estolones enterrados en el sustrato. Gracias a esto, cuando existan las condiciones apropiadas los individuos de la población volverán a crecer y a reformar a la población.

Se sugiere que en el sedimento de este sitio, se podrían encontrar estructuras de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* u de otras especies de *Caulerpa*. También se sugiere que al año siguiente, tanto la cobertura como los registros demográficos volverían a ser los mismos que se tienen en prenortes. Si esto sucediera probaría que a pesar de la desaparición de la cobertura, la población sigue ahí esperando las condiciones adecuadas para resurgir.

Se puede apreciar un patrón interesante en las gráficas de diámetro y biomasa (Fig. 9 y 10). Ambas graficas tienen picos similares para los tres sitios.

Al considerar que la biomasa es un indicador general de la población y el diámetro del estolón es un indicador de la edad, y al sugerir que el crecimiento es una de las características importantes de *C. paspaoides* var. *wurdemanni*, se corrobora lo que se ha visto para las poblaciones de *C. taxifolia* en el Mediterráneo (Ruesink y Collado-Vides, 2006) y para *C. paspaloides* var. *wurdemanni* en Campeche (Fuentes et al., 2014). En estas especies se ha visto que el crecimiento se da por medio del establecimiento de clones lo que permite que aumente su tamaño poblacional.

Ahora surge la pregunta ¿Qué es lo que determina estas diferencias en la población? Una de las posibles razones es que las características de supervivencia, de reproducción y de crecimiento son distintas para cada individuo de la población, lo cual es corroborado con la demografía de *C. paspaloides* var. *wurdemanni*, la λ modular y la λ poblacional de cada uno de los sitios.

Los nutrientes juegan un papel importante en las temporadas. En este estudio se observó que se reducen y, por lo tanto, la adecuación en el registro de la VAS del sitio 1 y del sitio 3 baja en posnortes, como se ha discutido.

Como ya se había mencionado, otra de las diferencias que hay entre los tres sitios es el tipo de sedimento. En el sitio 3 específicamente también se encontraron restos de organismos calcáreos en el sedimento. Como se sabe, los sedimentos calcáreos tienen como característica principal tener mucho carbonato de calcio, lo que permite el establecimiento de invertebrados como esponjas y corales y la reducción de vegetación.

Además, las estructuras de fijación como los rizoides en el caso de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* no presentan cambio en su longitud de un año a otro como lo registran Fuentes et al. (2014), lo que nos dice que son fáciles de extraer y depredar, ya que los rizoides cortos no se pueden fijar bien en el sustrato, en especial en el sitio 3 donde la influencia del mar es mayor y hay una mayor cantidad de equinodermos.

Sin embargo, en la temporada de posnortes para los sitios 1 y 2 se apreció un aumento de estolones y frondas completas, lo que nos señala que fue una temporada de reclutamiento. Las frondas completas nos indican reproducción temprana y que la reproducción está latente y se desencadena en la temporada de prenortes.

Es importante que en esta temporada de posnortes haya muchos individuos con capacidad de reproducción y que sobrevivan para que puedan reproducirse en la temporada de prenortes y así recuperar a la población. Lo que confirma que la temporada de prenortes es una temporada de reproducción y crecimiento y la de posnortes de establecimiento y reclutamiento como lo sugirieron Fuentes et al. (2014).

La medida de λ es una medida absoluta de la adecuación, ya que nos resume cómo se comporta una población en términos reproductivos, de crecimiento y de supervivencia (Stearns, 1992). Por lo que las mediciones que obtenemos tanto de biomasa como de marcas, nos dan información del estado general de la población.

Se proponía que las poblaciones cercanas al manglar tendrían un crecimiento mayor al de las zonas lejanas al manglar. Esto resulta cierto para la temporada de prenortes, pues en esta época se dan las condiciones ideales, como la cantidad de nutrientes, la precipitación y la dinámica del agua, que permiten que toda la población de *C. paspaloides* var. *wurdemanni* tenga una adecuación alta y, por lo tanto, el sitio cercano resulta beneficiado. Sin embargo, como en posnortes cambian las condiciones mencionadas, en el sitio 1 así como en el sitio 3 los individuos se ven afectados negativamente. , A diferencia de lo anterior, en el sitio 2 los individuos conservan su adecuación alta, lo cual sugiere que es un sitio de amortiguamiento para la población de *C. paspaloides* var. *wurdemanni*, pues estos individuos, junto con los que sobreviven en los sitios 1 y 3, hacen resurgir a la población durante los prenortes y permiten que la población exista en este medio y pueda colonizar los diferentes ambientes en esta área.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

En conclusión, la distancia del manglar sí tiene un efecto en las poblaciones de *C. paspaloides* var. *wurdehamni*. Las poblaciones cercanas al manglar tendrán crecimiento y desarrollo más alto que las lejanas. *C. paspaloides* var. *wurdehamni* es el segundo elemento más predominante de la VAS de la zona, pero en sitios lejanos al manglar se reduce el porcentaje de cobertura de esta especie. La temporada de nortes afecta negativamente a las poblaciones de *C. paspaloides* var. *wurdehamni*, pues reduce su crecimiento y desarrollo en la temporada de posnortes, y en las zonas cercanas e intermedias tiene mayor desarrollo y crecimiento, que en las zonas lejanas. La reducción de adecuación puede deberse a que en esta área de la Biosfera de los Petenes hay una disminución de nutrientes, como el nitrógeno, durante la época de lluvias, pero hay sitios como el sitio 2 donde la población *C. paspaloides* var. *wurdehamni* tiene alta resiliencia a la disminución de nutrientes.

Se sugiere efectuar estudios demográficos en poblaciones que están en áreas con disturbio antropogénico (puertos, plantas eléctricas y ciudades costeras) ya que en estos lugares se asume que la cantidad de nitrógeno es mayor que en la zona de La Biosfera de los Petenes. Esto puede ayudar a identificar los lugares que pueden ser propensos a la invasión y al crecimiento explosivo.

BIBLIOGRAFÍA

- Allendorf, F. W. & Lundquist, L. L. 2003. Introduction: Population Biology, Evolution, and Control of Invasive Species. *Conservation Biology*, 17, 24–30.
- Armitage, A. R. & Fourqurean, J. W. 2009. Stable isotopes reveal complex changes in trophic relationships following nutrient addition in a coastal marine ecosystem. *Estuaries and Coasts* 32: 1152-1164.
- Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. 2006. *Ecology: from modulars to ecosystems*. Blackwell Science, Oxford. 738 p.
- Benzie, J. A. H., I. R. Price & E. Ballment, 1997. Population genetics and taxonomy of *Caulerpa* (Chlorophyta) from the Great Barrier Reef, Australia. *J. Phycol.* 33: 491–504.
- Byers, J.E., P.E. Gribben, & J.T. Wright. 2010. Variable direct and indirect effects of a habitat-modifying invasive species on mortality of native fauna. *Ecology* 91(6): 1787-1798.
- Boudouresque, C.F., Lemée R., Mari X. & Meinesz, A. 1996. The invasive alga *Caulerpa taxifolia* is not a suitable diet for the sea-urchin *Paracentrotus lividus*. *Aquatic Botany* 53:245-250.
- Caswell H. 1989. *Matrix Population Models*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA, USA.
- CONABIO www.conabio.gob.mx Fecha de consulta 12/5/2013.
- CONAGUA <http://www.conagua.gob.mx/> Fecha de consulta 12/5/2015
- CONANP www.conanp.gob.mx/ Fecha de consulta 30/7/2015
- De la Lanza-Espino G. 2001. *Características Físico-Químicas de los Mares de México*. 1º edición. Plaza y Valdés Editores, México, UNAM, 149 p.
- Doty, M. S. 1966, Caulerpacin, a toxic constituent of *Caulerpa*. *Nature*. 211: 990
- Duarte, C. M., Marbá, N., Agawin, N., Cebrián, J., Enriquez, S., Fortes, M. D., Gallegos, M. E., Merino, M., Olesen, B., Sand-Jensen, K., Uri, J., & Vermaat, J. (1994). Reconstruction of seagrass dynamics: age determinations and associated tools for the seagrass ecologist. *Marine Ecology Progress Series*, 107, 211-222.
- Dumay, O., Fernandez, C. & Pergent G. 2002. Primary production and vegetative cycle in *Posidonia oceanica* when in competition with the green algae *Caulerpa taxifolia* and *Caulerpa racemosa*. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 82, 379-387.
- Granek, E.F. and B.I. Ruttenberg. 2008. Changes in biotic and abiotic processes following mangrove removal. *Estuarine, Coastal & Shelf Science* 80: 555-562.
- Famà P. Jousson O., Zaninetti L., Meinesz A., Dini F., Di Giuseppe., Millar A. J. K. & Pawlowski. 2002. Genetic polymorphism in *Caulerpa taxifolia* (Ulvophyceae) chloroplast DNA revealed by a PCR-based assay of the invasive Mediterranean strain *Journal of Evolutionary Biology* 15 618 624

- Fuentes, S. A., Gallegos, M. E., & Mandujano, M. C. (2014). Demografía de *Caulerpa paspaloides* var. *wurdemannii* (Bryopsidales: Caulerpaceae) en la zona costera de Campeche, México. *Revista de Biología Tropical* (62-2).
- Gallegos, M. 1995. Dinámica de poblaciones y crecimiento de los pastos marinos caribeños *Thalassia testudinum*, Banks ex König, *Syringodium filiforme* Kutz. y *Halodule wrightii* Ascherson. Tesis de Doctorado UNAM. 70 p.
- Gallegos, M. 2010. Pastos Marinos. p. 204-209. En Villalobos-Zapata, G. J. y Mendoza, J. (Coord.). 2010. La biodiversidad de Campeche. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, El Colegio de la Frontera Sur. México.
- Garduño-Solórzano, M., Godínez, J.L. y Ortega, M.M. 2005. Distribución geográfica y afinidad por el sustrato de las algas verdes (CHLOROPHYCEAE) bénticas de las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 76: 61-78.
- Gardon C., Walters L., Olsen J., Stam W., Quintana-Ascencio P., 2008 Predicting risks of invasion of *Caulerpa* species in Florida. *Biological Invasions* 10:1147–1157.
- Glasby, T.M., and Gibson, P.T., 2007. Limited evidence for increased cold-tolerance of invasive versus native *Caulerpa taxifolia*. *Marine Biology* 152: 255–263.
- Guiry, M.D. & Guiry, G.M. 2013. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; consultado el 9 de mayo 2013.
- Jacobs, W.P. 1994. *Caulerpa*. *Scientific American* 271 (6): 66–71.
- HACH <http://latam.hach.com/global>; consultado el 15 de junio 2015.
- Harper J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London, UK.
- Hendriks I.E., Bouma T.J., Morris E.P. and Duarte C.M. (2010) Effects of seagrasses and algae of the *Caulerpa* family on hydrodynamics and particle-trapping rates. *Marine Biology* 157, 473–481.
- Holmer M., Marbá N., Lamote M., Duarte C.M., 2009 Deterioration of sediment quality in seagrass meadows (*Posidonia oceanica*) invaded by macroalgae (*Caulerpa* sp.). *Estuar Coast* 32:456–466.
- INAFED <http://www.inafed.gob.mx/> Fecha de consulta: 17-4-2015
- Infantes, E., Terrados, J. & Orfila. A., (2011) Assessment of substratum effect on the distribution of two invasive *Caulerpa* (Chlorophyta) species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 91, 434-441.
- Lampert, W., Sommer, U., & Haney, J. F. (1997). *Limnoecology: The ecology of lakes and streams*. New York [etc.]: Oxford University Press.
- Mandujano, M., C. Montaña & L. Eguiarte. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: Why are sexually derived recruitments so rare?. *American Journal of Botany* 83(1):63-70.

- Mandujano, M. C., Montaña, C., Franco, M., Golubov, J., & Flores-Martínez, A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology*, 82, 344-359.
- Mandujano, M.C. 2007 La clonalidad y sus efectos en la biología de poblaciones. Pp 215-250. En: Eguiarte, L., Souza, V., Aguirre, X. (eds.), *Ecología molecular*. Instituto Nacional de Ecología, México, D.F.
- Marin-Salgado, H. y Pena-Salamanca, E. J. Variación espacio-temporal de la biomasa del alga caulerpa sertularioides en poblaciones naturales y en condiciones de cultivo en estanques de camarón en la bahía de tumaco, pacífico colombiano. *bol. invemar* [online]. 2014, vol.43, n.1, pp. 121-135. ISSN 0122-9761.
- Matthew, J. D. 1982. *The Biology of Marine Plants*. Edward Arnold Publishers, Bedford Square, London.
- Morris, F.W. y Doak, D.F. 2002. *Quantitative Conservation Biology. Theory and Practice of Population Viability Analysis*. Sinauer, Sunderland.
- Morris, W. F., Y D. F. Doak. 2002. "Quantitative Conservation Biology: the Theory and Practice of Population Viability Analysis" 480 p. Sinauer Associates.
- Mozzachiodi, R.; Scuri, R.; Roberto, M.; Brunelli, M., 2001: Caulerpenyne, a toxin from the seaweed *Caulerpa taxifolia*, depresses afterhyperpolarization in invertebrate neurons. *Neuroscience* 107(3): 519-526
- O'Neal, S.W. y Prince, J.S. 1988. Seasonal effects of light, temperature, nutrient concentration and salinity on the physiology and growth of *Caulerpa paspaloides* (Chlorophyta). *Mar. Biol.*, Vol. 97, pp. 17-24.
- Olesen M, B., Sand-Jensen, K., Uri, J., & Vermaat, J. (1994). Reconstruction of seagrass dynamics: age determinations and associated tools for the seagrass ecologist. *Marine Ecology Progress Series*, 107, 211-222.
- Ortega, M., Godínez-Ortega, J. y Garduño, G. 2001. Catálogo de algas bénticas de las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe. Cuadernos del IBUNAM No. 34. UNAM, CONABIO. 594 pp.
- Pacheco M.C., Pacheco-Ruíz, I., Ramos, J., Cetz-Navarro, N. P. y Soto J. L. 2009. Presencia del género *Caulerpa* en Bahía de San Francisco de Campeche, Cam. *Hidrobiológica* 19 (3), 57-69.
- Pedroche, F.F., Silva P.C., Aguilar-Rosas, L.E., Dreckmann, K.M. y Aguilar-Rosas, R. 2005. Catálogo de las algas marinas bentónicas del Pacífico de México. I. Chlorophyta. Universidad Autónoma Metropolitana/ Universidad Autónoma de Baja California/ University of California, México, D.F. 135 p.
- Picó F.X. 2002. Desarrollo, análisis, e interpretación de los modelos demográficos matriciales para la biología de la conservación. *Ecosistemas* 11 : 48 - 53

- Phillips, J.A. y Price, I.R. 2002. How different is Mediterranean *Caulerpa taxifolia* (Caulerpales: Chlorophyta) to other populations of the species? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 238:61–71.
- Phillips, A.J. 2009. Reproductive ecology of *Caulerpa taxifolia* (Caulerpales, Briopsidales) in subtropical eastern Australia. *Eur. J. Phycol.* 44(1): 81–88.
- Ruesink, J.L. y Collado-Vides L. 2006. Modeling the increase and control of *Caulerpa taxifolia*, an invasive marine macroalga. *Biological Invasions* 8: 309–325
- Scrosati, R. 2001. Population dynamics of *Caulerpa sertularioides* (Chlorophyta, Bryopsidales) from Baja California, Mexico, during El Niño and La Niña years. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81: 721–726.
- SMAAS <http://smaas.campeche.gob.mx/> Fecha de consulta: 17-4-2015
- Silvertown, J. 1987. *Introduction to plant population Ecology*. 2a. Edición. Longman, New York.
- Silvertown, Jonathan W., Miguel Franco, and John L. Harper. 1997. *Plant life histories: ecology, phylogeny, and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Uhrin, A.V., Holmquist, J.G. 2003. Effects of propeller scarring on macrofaunal use of the seagrass *Thalassia testudinum* *Marine Ecology Progress Series*. 250: 61–70.
- Weber-van Bosse, A. (1898). Monographie des Caulerpes. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg* 15: 243–401, Plates XX–XXXIV.
- Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of life histories*. Oxford University Press. NY USA.
- Williams, S. y Groscholtz, E.D. 2002. Preliminary reports from the *Caulerpa taxifolia* invasion in southern California. *Marine Ecol. Progr. Ser.* 233: 307–310.
- Terrados, J. y Ros, J.D. 1992. The influence of temperature on seasonal variation of *Caulerpa prolifera* (Forsskal) Lamouroux photosynthesis and respiration. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 162 199–212.
- Thomas, J.E. 2003. *Caulerpa taxifolia* in Moreton Bay—distribution and seagrass interactions. Honours Thesis, The University of Queensland.
- Wright, J.T. 2005. Differences between native and invasive *Caulerpa taxifolia*: a link between asexual fragmentation and abundance in invasive populations. *Marine Biology* (2005)147: 559–569.
- Vázquez, L. M, Sanchez, J. P., Bayle-Sempere J.T. (2009) Comparison between amphipod assemblages associated with *Caulerpa racemosavar. Cylindracea* and those of other Mediterranean habitats on soft substrate. *Estuar Coast Shelf Sci* 84:161–170
- Vázquez-Luis, M., Guerra-García, J.M., Sánchez-Jerez, P., Bayle-Sempere, J.T., 2009. Caprellid assemblages (Crustacea: Amphipoda) in shallow waters invaded by *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* from southeastern Spain. *Helgoland Marine Research* 63, 107–117.
- Verlaque, M., Durand, C., Huisman, J.M., Boudouresque, C.F., y Le Parco, Y. 2003. On the identity and origin of the Mediterranean invasive *Caulerpa racemosa* (Caulerpales, Chlorophyta). *European Journal of Phycology* 38: 325–339.

Zuljevic, A., Antolic, B., Nikolic, V., Despalatovic, M. & Cvitkovic, I. (2012). Absence of successful sexual reproduction of *Caulerpa racemose* var. *cylindracea* in the Adriatic Sea. *Phycologia* 51(3): 283-286.