

TESI 01 000132792



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

Facultad de Ciencias

División de Estudios de Posgrado



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

ESTUDIO FISIONOMICO-ARQUITECTONICO DE LAS ALGAS DEL SISTEMA LAGUNAR DE NICHUPTE, QUINTANA ROO, MEXICO.

T E S I S
Que para obtener el Grado Académico de
D O C T O R
(B I O L O G I A)
p r e s e n t a
CLAUDIA MARIA LIGIA COLLADO VIDES

Director de Tesis:
DR. JORGE GONZALEZ GONZALEZ

Co/Director de Tesis:
DR. EXEQUIEL EZCURRA REAL DE AZUA

DEDICATORIA

A ese ser que está desde hace cuatro meses compartiendo la vida con nosotros y que ha dado otra magnitud a mi vida.

A mi hijo (a).

Al futuro de los biólogos que están en la búsqueda de nuevas líneas para la biología, en particular de la ficología.

A todos mis colegas ficólogos y biólogos.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible realizarlo al contar con el apoyo de múltiples personas que estuvieron conmigo en diferentes momentos de estos tres intensos años. Y por el apoyo de varias instituciones que me apoyaron económica o logísticamente.

Agradezco a todos aquellos que me brindaron su apoyo y en particular a las siguientes personas.

Al Dr. Jorge González-González por tomar la responsabilidad de dirigir y orientar la investigación realizada. Por su apoyo permanente y solidaridad en todos los momentos que atravesé a lo largo del desarrollo, no solo de la tesis sino personal.

Al Dr. Exequiel Ezcurra por su permanente e invaluable apoyo, no solo en su dirección en aspectos ecológicos y estadísticos del presente estudio, sino además en sus comentarios y alientos para desarrollarme en la carrera de investigador.

A la Dra. Marilza Cordeiro-Marino, para quien no tengo palabras para expresar mi agradecimiento, sus enseñanzas en la ficología me dieron una base profesional profunda, sus enseñanzas como directora de un grupo de investigación me mostraron el coraje, la responsabilidad y la claridad que se requieren para tomar semejante empresa. Sus enseñanzas en la vida cotidiana me hacen ver la vida con mas tranquilidad y alegría.

Al Dr. Eric Jordan, sus críticas semestrales y revisión profunda del escrito preliminar de la tesis mejoraron ampliamente el trabajo aquí presentado. También sus conversaciones han dejado una huella en mi deseo de continuar en esta carrera de investigación en la biología de algas marinas.

A la Dra. Dení Rodríguez, su amistad, su motivación y deseo de continuar promoviendo la ficología marina mantienen en mí ese espíritu de trabajo colectivo. También agradezco su detallada revisión y comentarios a la tesis, los cuales fueron certeros y de gran utilidad.

Al Dr. Germán Bula-Meyer, por sus comentarios y críticas al trabajo presentado, por las enseñanzas en las costas de Santa Marta.

Al Dr. Alfonso Vásquez Botello, por sus críticas semestrales, por su apoyo permanente a lo largo del desarrollo de mi carrera profesional.

Al Dr. Miguel Franco Baqueiro por sus críticas y sugerencias al escrito preliminar. Así mismo por introducirme en el tema de la modularidad en plantas.

A mis compañeros del laboratorio de Ficología de la Facultad de Ciencias por estar presentes en los buenos y malos momentos que todo doctorante tiene. Además por contar con un grupo para discutir y analizar los avances paulatinos del trabajo.

A Carlos Candelaria, Elisa Serviere-Zaragoza, Dalila Frago, Elena Torres, Barbara Reveles, Verónica Aguilar y Alejandro Echeverría por su ayuda en el trabajo de campo. Las colectas se transformaron en momentos de placer y alegría.

A Mutue Fujii, a Rosario Braga, a Nair Sumie, a Marcia Nobue, a Jose Domingos, a Noemi Tomita, Silvia de Guimaraes, Teresa de

Pavia y a todo el personal de la sección de Ficología del Instituto de Sao Paulo, quienes me ayudaron a aprovechar al máximo mi estancia en Brasil.

A Mónica Leñero del Centro de Computo de la Facultad de Ciencias, en esos momentos de prisa y tensión siempre me permitió imprimir y resolver los múltiples problemas que se presentan en la última fase de la tesis.

A Julia Flores y Antonio, sin ellos el posgrado difícilmente avanzaría, en particular por el trato personal que me brindaron. A la Dra. Margarita Collazo, quien agilizó y me apoyo en todo lo necesario para lograr llegar al final de este camino que lleva a la obtención del grado.

Agradezco a la Facultad de Ciencias su apoyo para la elaboración de la investigación, con las múltiples personas que organizan las actividades de campo, de comunicación y de becas.

Agradezco el apoyo recibido por la Dirección General de Apoyo al Personal Académico de la UNAM por concederme una beca de Doctorado para realizar mis estudios.

A la Red Latinoamericana de Botánica quien me apoyo con una beca de perfeccionamiento para realizar parte de la investigación doctoral en el Instituto de Botánica de Sao Paulo, Brasil.

Al Programa de Apoyo de Estudiantes de Posgrado, quien me apoyo económicamente para la realización del trabajo de campo e impresión de tesis.

Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM quien me apoyo a través de la Estación Puerto Morelos. Sin la posibilidad de utilizar sus instalaciones el presente trabajo hubiera sido imposible.

A Juan Carlos, por su paciencia, presencia y sobre todo por lo que mas se necesita en esta vida, por su amor.

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN	1
PROLOGO	2
PLANTEAMIENTO GENERAL	2
I INTRODUCCION GENERAL	5
II PATRONES DE DISTRIBUCION FICOFLORESTICA EN LOS BAJOS ARENOSOS Y RAICES DE LOS MANGLARES DEL SISTEMA LAGUNAR DE NICHUPTE, QUINTANA ROO, MEXICO	8
III MODELOS ARQUITECTONICOS DE LAS ESPECIES REPORTADAS PARA EL SLN	22
IV ANALISIS FISIONOMICO-ARQUITECTONICO DE LAS ALGAS DEL SLN	49
IV DISCUSION GENERAL	62
VI CONSIDERACIONES FINALES	64
BIBLIOGRAFIA	67

RESUMEN

El presente trabajo analiza la forma en que crecen las algas en la naturaleza desde un punto de vista fisionómico. Partiendo de la base de que las algas crecen en conjuntos mono o poliespecíficos que pueden ser caracterizados a partir de los rasgos externos de estos conjuntos y de la flora que los componen. Estos conjuntos son denominados, en el presente estudio como Formas de Crecimiento Colectivo (FCC).

El estudio se llevó a cabo en el Sistema Lagunar de Nichupté (SLN), Quintana Roo, México. El sistema está ubicado al noreste de la Península de Yucatán, México, y reúne diversas características ambientales y florísticas por ser una laguna costera tropical, que hacen de este sistema un sitio interesante a estudiar.

El trabajo se diseñó en tres estudios particulares. El primer estudio es un análisis ficoflorístico del SLN. Se da la ubicación espacio temporal de flora y se relaciona a ciertos factores ambientales. Se concluye que las algas se distribuyen en función del sustrato y de la profundidad.

Como resultado de los resultados del primer estudio se seleccionaron 66 especies para ser trabajadas a un nivel arquitectónico, lo que se realizó en el segundo estudio.

El segundo estudio hace un análisis arquitectónico de las especies del SLN. Se analizaron diversos conceptos previamente utilizados en plantas vasculares, como por ejemplo el ritmo de ramificación, entre otros. Se propusieron los que se consideraron adecuados para las algas, como por ejemplo, las estructuras de fijación al sustrato. Se ofrece una guía de criterios para elaborar cualquier tipo de modelo arquitectónico algal. Finalmente se elaboró un total de 18 modelos. Se discute la utilidad y trascendencia de la propuesta presentada.

Como resultado del primer estudio se seleccionaron algunos puntos de colecta intensiva, para obtener las formas de crecimiento colectivo de las algas y poder trabajarlas detalladamente.

En el último estudio se describen las 12 formas de crecimiento colectivo (FCC) encontradas. La descripción se hizo a partir de los rasgos externos y de las especies que componen cada una. Las especies fueron trabajadas como modelos arquitectónicos que caracterizan las FCC.

Se encontró una relación significativa entre algunos modelos y ciertas FCC. Los ambientes de bajos y manglares pueden ser caracterizados a partir de FCC particulares. Los bajos por las FCC erectas y los manglares por las FCC flaccidas.

El estudio arquitectónico de las algas es una línea a desarrollar con amplias perspectivas. Se abren nuevos enfoques en estudios ecológicos donde se relacione la forma a las interacciones biológicas, la reproducción, el crecimiento, entre otras. Es por otro lado una útil herramienta en el análisis fisionómico de las algas. Finalmente, el estudio fisionómico-arquitectónico permite describir y sistematizar las FCC.

PROLOGO

El presente trabajo fue realizado en el laboratorio de Ficología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México.

El laboratorio tiene su espina dorsal en el proyecto general Flora Ficológica de México, el cual es coordinado por el Dr. Jorge González-González. Existen diversos subproyectos tanto de agua dulce como marinos. Algunos ejemplos son el de la Flora Ficológica del Pacífico Tropical Mexicano, el de Estudios de las Gelidiales, y el de la Flora Ficológica de la Cuenca del Balsas, entre otros (González-González 1992).

El subproyecto de Flora Ficológica del Caribe Mexicano, de joven existencia, y en cual se ubica el trabajo aquí presentado, toma mucha de la experiencia y cuestionamientos de los otros proyectos.

Dentro de los avances generales del laboratorio se ha llegado a la conclusión de que la flora ficológica tiene que ser analizada con una visión dinámica que incorpore elementos de alteración intrínseca, como las alteraciones a los largo de la ontogenia, y extrínseca de los organismos vivos, como los efectos de la interacción biológica (González-González 1992). Por otro lado, se ha visto que las algas estudiadas en los diversos subproyectos presentan en común el hecho de que crecen en colectivos mono o poliespecíficos dando una apariencia externa o golpe de vista (González-González 1992).

El adentrarse al estudio de estos colectivos algales surge como un paso lógico dentro de la dinámica general del laboratorio y es el tema que se aborda en el presente trabajo.

PLANTEAMIENTO GENERAL

La idea fundamental de la tesis es proponer una alternativa metodológica a la problemática del análisis de las formas en que crecen las algas en la naturaleza.

Objetivos

- 1.- Conocer la flora ficológica del SLN.
- 2.- Describir el patrón de distribución ficoflorística en los bajos arenosos y raíces de manglar del SLN y relacionarlos a factores ambientales.
- 3.- Analizar el enfoque arquitectónico bajo la perspectiva de las algas y elaborar modelos arquitectónicos de las especies encontradas.
- 4.- Describir las FCC de las algas del SLN a partir de sus rasgos externos y especies que las caracterizan. Analizar su distribución en función de factores ambientales.

5.- Generar un modelo arquitectónico-fisionómico de la flora ficológica del Sistema Lagunar de Nichupté.

Se propuso seguir una secuencia de estudios que fuera dando los elementos necesarios para conocer y analizar las formas colectivas en las que crecen las algas. Las formas colectivas de crecimiento de las algas, son los conjuntos poli o mono-específicos en que éstas crecen en la naturaleza. Las formas de crecimiento colectivo (FCC), tienen un aspecto externo caracterizable constante y una composición de especies que las caracterizan.

El primer estudio fue el de conocer la distribución ficoflorística en el Sistema Lagunar de Nichupté, y estimar los factores ambientales que determinaron la distribución encontrada.

Para este primer estudio se seleccionó el Sistema Lagunar de Nichupté por dos razones. La primera es que está ubicado en la región del Caribe Mexicano, y la segunda es que al ser un Sistema Lagunar presenta una diversidad de ambientes que permite encontrar distintas formas colectivas de algas.

El segundo estudio fue el analizar a las algas encontradas desde un punto de vista arquitectónico. Se decidió utilizar el análisis arquitectónico para la sistematización de las distintas morfologías que presentaron las algas encontradas. Debido a que el análisis arquitectónico involucra el plan de crecimiento de las plantas, se consideró el método adecuado a utilizar en el análisis morfológico de las especies. Esto es consecuente con la idea de que las algas deben ser analizadas tomando en cuenta las alteraciones intrínsecas.

El tercer estudio es el de utilizar los modelos para el análisis de las formas colectivas en que crecen las algas, y en particular del conjunto de algas analizado. Para esto se hizo la integración de los diversos modelos arquitectónicos obtenidos en las distintas formas colectivas de algas recolectadas.

Se seleccionó el análisis fisionómico debido a que es el que permite analizar los conjuntos de especies a partir de sus rasgos externos y de las especies que determinan dichos rasgos externos. Se analizó la relación entre las formas colectivas y los modelos arquitectónicos obtenidos en el segundo estudio. Finalmente se relacionaron los modelos fisionómicos a las condiciones ambientales descritas en el primer estudio.

Este diseño implicó la realización de tres colectas. Cada colecta se realizó con diferente intención e intensidad. La primera fue prospectiva, la finalidad fue la de conocer al máximo la flora ficológica presente.

La segunda fue selectiva en el sentido de encontrar el material en las mejores condiciones posibles para el análisis morfológico.

La tercera fue selectiva e intensiva, la finalidad fue la de coleccionar el máximo número de formas colectivas y describirlas en

campo.

Estructura general de la tesis

Para darle congruencia al diseño planteado, se estructuró la tesis de la siguiente manera.

Se inicia con una introducción general en la que se hace referencia a la problemática a tratar, así como a los distintos tipos de enfoques que han abordado temas similares.

Posteriormente se presentan los tres estudios realizados bajo el apartado de Estudios parciales. Este apartado está dividido en tres partes.

La primera es el estudio florístico del SLN.

El segundo es el estudio arquitectónico de las algas trabajadas.

El tercero es el estudio de las formas colectivas de crecimiento.

Cada parte está estructurada como una unidad completa, es decir, cada una incluye una introducción, una metodología, resultados y una discusión y conclusiones.

Se presenta una discusión general en la que se retoma el trabajo en su totalidad. Se utiliza la información obtenida en cada estudio y se discute bajo las ideas del planteamiento general y la introducción.

Finalmente se presentan las consideraciones finales del trabajo.

I INTRODUCCION GENERAL

El estudio de la ecología de algas es muy rico y diverso en sus enfoques. Los principales temas que se han abordado son, entre otros, la búsqueda de la relación de forma-función que lleve a construir grupos funcionales (Littler y Littler 1980, Littler y Arnold 1982, Taylor y Hay 1984)). Otros se han centrado en evaluar el papel de la dispersión y colonización de las algas (Yarish et al 1986). La herbivoría también ha sido trabajada, sobre todo en ambientes tropicales como los arrecifes coralinos (Hay 1981a, Padilla 1989, Littler et al 1987, Littler et al 1987). La relación entre la forma y las condiciones ambientales ha recibido atención a nivel del talo como una unidad estructural unitaria (Norton et al 1980, Norton y Mathieson 1983, Neushul 1972). Todos estos trabajos buscan las causas de los patrones de distribución de la flora encontrados.

En todos los ejemplos mostrados se menciona que las algas crecen formando conjuntos de especies entrelazadas que dan un aspecto externo particular.

Para describir estos crecimientos colectivos se han utilizado diversos términos tales como masas (mass), césped (turf), aglutinados (clump), (Hay 1981, Littler y Littler 1980, Hanisak 1988, King 1991, Tavera y González 1990, Fujii et al 1990). A pesar de que estos términos son ampliamente utilizados, la confusión es grande, y hasta ahora no han sido propiamente definidos. Sin embargo, su uso refleja el hecho de que las algas crecen en conjuntos colectivos mono o poliespecíficos con un aspecto externo característico.

En el presente trabajo propongo que el modo de estudiar la forma en que crecen las algas en la naturaleza, desde un punto de vista descriptivo, puede ser a través del enfoque fisionómico.

El aspecto externo es conocido como la fisionomía de la vegetación, y está definida por los tipos de plantas estructurales o formas de crecimiento (i.e. pastos, árboles) que dominan o son conspicuos en la comunidad (Whittaker 1978).

La presente tesis hace una descripción de la vegetación algal a partir de dos propiedades que la caracterizan, el aspecto externo o fisionomía y la composición florística.

La primera propiedad es el aspecto externo, y se describe en cada unidad que mantiene características fijas, por ejemplo, crecimientos colgantes flácidos y largos. Estas unidades pueden ser confundidas con las Formaciones utilizadas por los botánicos terrestres. En el caso de las algas considero que el término de Formación no puede ser aplicado directamente debido a que la escala de trabajo es completamente diferente. Con base en lo anterior propongo utilizar el término de Forma de crecimiento colectivo (FCC).

La FCC es una unidad con un aspecto externo o fisionomía fija,

y está determinada por formas de crecimiento particulares. Es una unidad fisionómica que puede ser utilizada en la clasificación y análisis de la vegetación algal.

A diferencia de las formaciones, las formas de crecimiento colectivo caracterizan los ambientes algales, por ejemplo, el ambiente de raíces de manglar está caracterizado por un número diverso de formas de crecimiento colectivo, y no es una única formación que caracteriza el ambiente de las raíces de manglar.

Estas diferencias quedan más claras al referir al lector al siguiente ejemplo. Un individuo puede caminar dentro de una formación y medir diversos factores ambientales que considere afecten a las plantas que lo rodean. En contraste, un individuo puede recolectar con la mano toda una forma de crecimiento colectiva y le es difícil imaginar qué factores pueden ser de utilidad y a que escala medirlos.

Esta diferencia de escala referida al ser humano tiene muchas implicaciones, por ejemplo, la forma de cuantificar los componentes estructurales de la formación (formas de crecimiento) en plantas vasculares tendrá que ser diferente a la manera en que se realice con los componentes estructurales (formas de crecimiento) en las FCC algales. Por ejemplo, el medir el ancho de un árbol a la altura del pecho no tiene un equivalente en las algas. Esto enfatiza la necesidad de utilizar términos que ilustren la diferencia y eviten la confusión.

La segunda propiedad en la descripción de la vegetación es la composición florística. En este trabajo, la composición florística se estudia a dos niveles, el primero como una lista florística con su distribución espacial relacionada a factores ambientales. La segunda analiza las especies a partir de sus características morfológicas y anatómicas desde un punto de vista arquitectónico.

La arquitectura de las plantas y los modelos arquitectónicos fueron trabajados por Hallé et al (1978) en árboles tropicales. Esencialmente, el análisis arquitectónico hace una diferencia con las formas de crecimiento en el hecho de que el primero incluye en su estudio las reglas de crecimiento y la secuencia de alteraciones que llevan a la forma adulta de la planta. Este planteamiento permite construir modelos de crecimiento que siguen ciertas reglas y alteraciones a lo largo de su ontogenia. Mientras la forma de crecimiento es la descripción de una planta en un momento dado, el modelo arquitectónico es un concepto que sintetiza el desarrollo de la planta a lo largo de su vida. La forma de una planta en un momento dado debe ser analizada bajo la perspectiva del modelo arquitectónico correspondiente.

El introducir el análisis arquitectónico en las descripciones fisionómicas significa entender la presencia de las algas y su morfología adulta bajo una perspectiva de desarrollo ontogenético. Esto tiene como implicación que las variaciones morfológicas pueden ser comparadas con un modelo abstracto esperado bajo condiciones ideales de crecimiento.

A pesar de los múltiples trabajos morfológicos y ecológicos en algas, el desarrollo de modelos arquitectónicos es prácticamente

desconocido. Brawley y Johnson (1992) enfatizan la necesidad de conocer la arquitectura de las algas para evaluar los efectos de factores externos en el desarrollo de las mismas, sin embargo reconocen que dicho tipo de trabajos no están disponibles.

Considero que, el hecho de que las diferencias entre las algas y las plantas vasculares sean diversas y profundas ha provocado un distanciamiento entre botánicos terrestres y acuáticos. Esto, a mi parecer, empobrece el avance de la ecología vegetal en ambos grupos de investigadores.

II PATRONES DE DISTRIBUCION FICOFLORESTICA EN LOS BAJOS ARENOSOS
Y RAICES DE LOS MANGLARES DEL SISTEMA LAGUNAR DE NICHUPTÉ,
QUINTANA ROO, MEXICO

Resumen

Se hizo un estudio sobre las algas y su distribución en el Sistema Lagunar de Nichupté (SLN). El SLN es una laguna costera ubicada en el Mar Caribe, con aguas prácticamente marinas, de sedimentos arenosos cubiertos por manchones de pastos y las orillas con manglares.

Se encontró un total de 77 especies distribuidas en las siguientes divisiones: 33 en la Chlorophyta, 37 en la Rhodophyta, 3 en la Phaeophyta y 4 en la Cyanophyta.

Se encontró una diferencia significativa entre las muestras de algas recolectadas en los bajos arenosos y las recolectadas en las raíces de manglares. Las principales diferencias en la composición ficoflorística se encuentran asociadas al substrato, profundidad, y salinidad.

Introducción

Las lagunas costeras tropicales, complejos sistemas de transición entre el continente y las costas, han recibido poca atención desde el punto de vista ficoflorístico, a pesar de la importancia de las algas en los sistemas litorales del trópico. Los trabajos ficológicos realizados en lagunas costeras y estuarios tienen diversos enfoques. Están aquellos que abordan el estudio de las algas asociadas a los crecimientos de manglares (Sánchez 1963, Oliveira 1984, King 1990, Suárez 1989, Jiménez 1990, Rodríguez y Stoner 1990); aquellos realizados en estuarios que analizan la distribución de la flora en relación a algunos gradientes ambientales, en particular de salinidad (Zechman y Mathieson 1985, Mathieson y Penniman 1986), o bien en lagunas con ciertas características estuarinas como las lagunas de Curaçao (Van den Hoek *et al.* 1972), en la que se observa la ficoflora asociada a los pastos y en relación a un gradiente de salinidad.

El Sistema Lagunar de Nichupté (SLN) es una laguna costera ubicada en el Mar Caribe, con aguas prácticamente marinas, de sedimentos arenosos cubiertos por manchones de pastos y las orillas por crecimientos de manglares.

Antecedentes ficológicos para la región del Caribe Mexicano

Los estudios ficológicos en la región del Caribe son en la mayoría listas florísticas donde se reportan especies presentes y reportes nuevos para la región. Destacan entre estos el trabajo de Díaz-Pferrer (1969) quien resume los antecedentes y la flora descrita desde los primeros estudios ficológicos del Caribe, que se remontan a 1707.

Taylor viaja en 1942 y 1960 a la zona del Caribe, y describe el material recolectado en la expedición de Allan Hancock (Taylor 1960). Trabajos posteriores a Taylor en la zona son los realizados por Humm (1964) sobre algas epífitas de pastos en la región de Florida.

Un grupo fuerte que está dedicado a la ecología y taxonomía de algas en el Caribe es Littler & Littler (1990), Littler et al. (1990), Hay (1986), Taylor & Hay (1984), Hanisak et al. (1988), Norris & Bucher (1989) que han trabajado alrededor de la propuesta sobre los grupos de forma-función de Littler. Otras personas que también están realizando sus estudios en la región del Caribe son Bula-Meyer (1980, 1982), Kapraun et al. (1983), Wynne (1986) entre otros.

En diferentes áreas del mar Caribe Mexicano se han realizado estudios ficológicos, en particular sobre la flora de litoral en Campeche, Cozumel, Isla Mujeres, Isla Chinchorro, e Isla Pérez Huerta (1958, 1961), Huerta y Barrientos (1966), Huerta y Garza (1980), Huerta et al. (1987), Sánchez (1963), Gómez-Pedrozo (1987). En la zona de Puerto Morelos León (1980) y Torres (1991), hacen aportaciones sobre las especies de algas del arrecife coralino.

En el Sistema Lagunar de Nichupté (SLN) se ha realizado diversos estudios que dan información sobre la flora ficológica. El primer trabajo prospectivo realizado en esta zona (Jordán et al. 1978), incluye un pequeño inventario de las algas. Otros estudios en el SLN, son los realizados en la Laguna de Bojórquez, perteneciente al SLN. Se encuentra la caracterización de los ambientes algales de la Laguna de Bojórquez en Serviere-Zaragoza (1986) y un análisis de las formas de las algas filamentosas de la misma laguna en Collado-Vides (1989); Serviere-Zaragoza et al. (en prensa), analizan la distribución de las algas de la Laguna de Bojórquez con relación a ciertos factores ambientales.

Area de estudio

El SLN se encuentra localizado al noreste de la península de Yucatán a los 21°06'N, 86°47'O. (Fig. 1A). Es un cuerpo de agua separado del mar por una barrera conocida como tómbolo arenoso y se encuentra comunicado con el mar por dos canales dragados para facilitar la navegación; el canal Cancún al norte y el canal Nizuc al sur (Fig 1B). El sistema está formado por un cuerpo de agua principal de aproximadamente 12 km de ancho por 21 km de largo. La profundidad en general es somera, desde bajos de 10 a 30 cm de profundidad hasta las zonas centrales de las cuencas de 1 a 2 m y

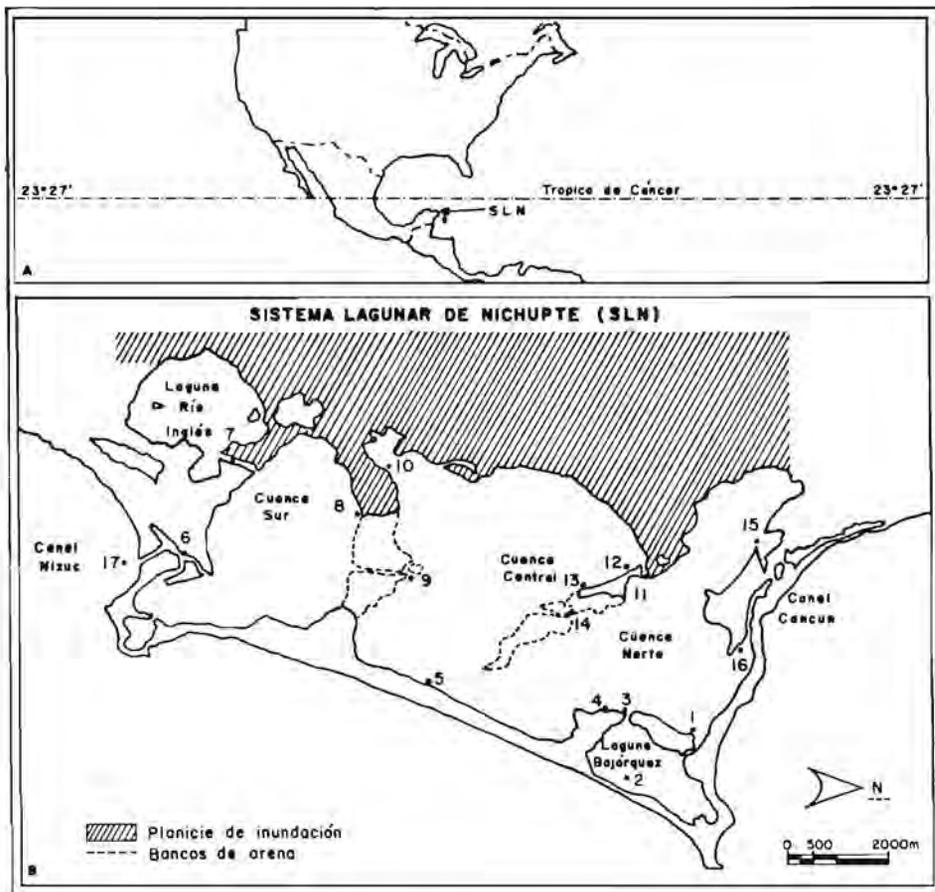


Fig. 1. Mapa de la zona de estudio y localización de las estaciones de recolecta.

canales de hasta 4 m.

El agua es en la mayor parte del SLN marina y transparente; la zona Oeste es afectada por aportes dulceacuícolas subterráneos resultado de la captura de agua de lluvia en la planicie de inundación adyacente. En esta zona se pueden encontrar ciertas áreas salobres, sin embargo al influencia dulceacuícola no alcanza a modificar la salinidad global del SLN, por lo que su efecto es local, (Merino et al. 1988).

Las mareas en la zona son de tipo mixto diurnas con un rango de 0.2 m. Los canales de Nizuc y Cancún reducen los rangos de marea de la región a 0.03 m dentro del SLN (García-Krasovsky, 1985). Los reportes de la zona describen un gradiente de salinidad y temperatura Este-Oeste como un modelo general del SLN (Jordán et al. 1978; Merino et al. 1988), la zona Oeste con variación estacional en su salinidad y la zona Este prácticamente marina. Presenta tres períodos climáticos principales: el de secas de febrero a mayo, el de lluvias de junio a septiembre y el de nortes de octubre a enero.

Los vientos, la evaporación y las lluvias son los factores que más afectan la hidrología del SLN (Merino et al. 1988).

Tanto por observaciones personales como por comunicación verbal (Jordán, E. y Merino, M.), vemos que todas las variables hidrológicas sufren alteraciones en sus valores medios principalmente por los efectos de los vientos, en su mayoría del NE, pudiendo modificar ampliamente el efecto de las mareas reportadas para la zona; otro elemento importante que modifica el efecto de las mareas son las lanchas que en canales angostos generan movimientos de agua mucho más fuertes que las mareas. Estos elementos son considerados de manera cualitativa, sin embargo considero importante su mención para un mejor conocimiento de la zona trabajada.

Los principales substratos en los que se encuentran las algas son los fondos arenosos y las raíces de manglar.

Los bajos arenosos están cubiertos por manchones de pastos marinos como Thalassia testudinum Koënic y Halodule sp. Estos ambientes están expuestos a iluminación total y las diferencias principales en ellos son la presencia de pastos, la profundidad, el tipo de sedimento, y la exposición a vientos y oleaje.

Todas las orillas del SLN se encuentran bordeadas por vegetación de manglar cuyas raíces son un substrato en el cual pueden fijarse y crecer las algas; en ellos predominan áreas sombreadas por el dosel de los árboles con sedimentos fangosos en los canales estrechos y zona Este; en contraste en las cuencas y canales de comunicación al mar, el sedimento es en general arenoso. Las condiciones de transparencia en éstas zonas varían en función de los vientos dominantes y tipo de sedimento. En zonas arenosas la transparencia rara vez se pierde, en comparación a las zonas fangosas donde con poca fuerza de viento se provocan aguas turbias.

Los fondos de las cuencas también tienen crecimientos algales, pero éstos no fueron trabajados por dos razones principales, la primera es la menor cantidad de algas en comparación a los otros ambientes, y la segunda por la dificultad del muestreo.

El SLN se encuentra en la zona turística de Cancún por lo que existe un fuerte impacto sobre el sistema, en particular en las orillas del lado Este. El costado Oeste es menos visitado y está en oposición a la zona hotelera. En algunos años se derramaron los desagües de la zona hotelera directamente a la laguna de Bojórquez, pero en la actualidad el drenaje pasa a una planta de tratamientos. El impacto es constante por el uso del cuerpo de agua como una fuente de diversión para los múltiples turistas que gustan de los deportes acuáticos, y por otro lado por el proceso de deforestación que sufrieron las zonas aledañas del SLN por la construcción de la zona hotelera, la cual continúa en un constante crecimiento (Merino y Gallegos 1986).

Material y métodos

En el mes de septiembre de 1990 se llevó a cabo el trabajo de recolecta de algas bentónicas tanto macroscópicas como las microscópicas epífitas de las primeras, y medición de factores ambientales. Con base en la discusión de las principales diferencias reportadas para el SLN (Jordán *et al.* 1978, Merino *et al.* 1988), tales como la orientación de las cuencas, patrón de salinidad, presencia de canales, presencia de diferentes substratos donde crecen las algas (fondos arenoso y epífitas sobre raíces de manglares), exposición a vientos dominantes; se seleccionaron 17 puntos de trabajo. Con estos puntos de colecta se pretendió cubrir al máximo las diferentes condiciones que se pueden encontrar en el SLN. En función de lo encontrado, en cada punto de recolecta se tomó como mínimo una muestra representativa de la flora presente. En las estaciones que incluían distintos tipos de substratos (fondo arenoso y raíz de manglar) se tomaron hasta 5 muestras cubriendo las diferencias encontradas. En cada muestra se incluyó las algas que se encontraron creciendo en cada substrato. En las otras se recolectó como mínimo una muestra.

En cada punto de recolecta se anotó el tipo de substrato (arena o raíz de manglar), lo que corresponde al ambiente en que se trabajó, arena para bajos arenosos y raíz de manglar para el ambiente manglar. Es importante mencionar que se seleccionaron estos ambientes y substratos debido a ser los lugares en los que crecen las algas en el SLN. Se midieron también en cada sitio las variables de profundidad, temperatura, pH, oxígeno disuelto y salinidad. No se tomaron datos sobre marea debido a lo insignificante de su valor.

Se trabajaron un total de 29 muestras recolectadas en 17 estaciones que incluyen 12 bajos arenosos y 9 manglares (ver Fig. 1B y Cuadro 1). La recolecta de algas se realizó manualmente y en ocasiones con ayuda de espátula. El material se conservó en agua de mar con formaldehído al 4 % para evitar su distorsión morfológica (Littler y Littler 1985), el material recolectado fue determinado a nivel de especie y se encuentra depositado en el herbario de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, (FCME). Para la identificación del material se tomaron como base

las obras de Taylor (1960), Schnetter (1978), Kapraun *et al.* (1983), Van Den Hoeck (1982), Hillis-Colinvaux (1980), y Littler y Littler (1990). Los cambios nomenclaturales se hicieron con base en Wynne (1986).

CUADRO 1. Estaciones, número de muestras recolectadas en ellas y ambiente recolectado, B= bajo, M= manglar

ESTACION	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
MUESTRAS	1	1	2	2	2	5	1	1	1	2	2	1	3	1	1	2	1
AMBIENTE	B	B	B/M	B	B	B/4M	M	M	B	M	B/M	M	2B/M	B	M	B	B

En este cuadro se hace evidente que en algunas estaciones se recolectaron especies en fondo arenoso y manglar, por ejemplo, en la estación 6 se colectó una muestra en fondo arenoso y 4 de raíces de manglar, esto da un total de cinco muestras para la estación 6. En el caso de que en una misma estación se encontraban diferencias marcadas se tomó mas de una muestra. Las diferencias estaban dadas por las diferentes formas de crecimiento colectivo, así como por la cantidad de especies creciendo.

A la matriz de presencia-ausencia se le aplicó un análisis de componentes principales (ACP), se usó la técnica de doble centrado de Gower (1966) sobre datos no estandarizados, para observar la existencia de grupos. Se seleccionó la técnica de ACP, debido a que a través de éste análisis se logra reducir la variación existente a un número de vectores, los cuales pueden ser sometidos a posteriores pruebas estadísticas. En base a las evaluaciones realizadas por Ezcurra (1984) Ezcurra *et al.* (1988), se descartó la utilización de otras técnicas de análisis como el de varianza multivariado.

Con los resultados se elaboró una gráfica para las especies y otra para las muestras utilizando los ejes que reunieron la mayor variación, y se describieron las tendencias de los datos. El graficado se hizo siguiendo a Ter Braak (1983), en la que se muestran las dos gráficas como un "biplot" de los resultados del modo Q y R del ACP. Se aplicó una prueba de análisis de varianza a los ejes del ACP para poner a prueba la hipótesis de existencia de dos grupos ficoflorísticos. Por otro lado se aplicó un análisis de regresión múltiple sobre los ejes 1 y 2 de los ACP y las variables ambientales para evaluar la relación entre la variación florística y las condiciones ambientales. Se registraron las correlaciones parciales de los factores más significativos detectados por la regresión múltiple.

Resultados

Los resultados de este estudio son la flora encontrada y su distribución en el SLN. Se presentan los factores ambientales y posteriormente el análisis florístico. Finalmente se muestra la relación de la distribución florística y su relación con los factores ambientales medidos.

En el cuadro 2 se muestran los valores de los factores ambientales medidos.

CUADRO 2. Valores promedio (X) y error estándar (e.s.), para las variables ambientales tomadas durante la colecta realizada.

Variables	GLOBALES		BAJOS		MANGLES	
	X	e.s.	X	e.s.	X	e.s.
Profundidad	0.65	0.33	0.58	0.3	0.76	0.33
Temperatura	27.88	1.29	28.25	1.38	25.34	7.37
pH	8.11	0.43	8.31	0.29	7.42	2.2
Salinidad	30.78	2.03	31.31	2.46	27.84	8.0
Oxígeno	6.46	0.98	5.63	0.9	5.63	1.82

Se utilizó un total de 29 datos para la profundidad, de los cuales 16 corresponden a bajos y 13 a manglares. En el caso de los factores restantes se utilizó un total de 28 datos, de los cuales 16 corresponden a los bajos y 12 a los manglares.

Se encontró un total de 77 especies distribuidas en las siguientes divisiones: 33 en la Chlorophyta, 37 en la Rhodophyta, 3 en la Phaeophyta y 4 en la Cyanophyta. Las diatomeas fueron trabajadas como un taxon separado, y no se identificaron a nivel de especie.

Varias de las especies enlistadas son reportes nuevos para el SLN, algunas se encuentran en la laguna de Bojórquez del mismo SLN (Serviere-Zaragoza 1986), Collado-Vides 1989 y Serviere-Zaragoza *et al.* en prensa), sin embargo no existen reportes anteriores para el resto del SLN.

En el Cuadro 3 se muestran, las especies, las especies reportadas para la Laguna de Bojórquez y para el SLN en general, los ambientes en que se recolectaron, y su ubicación en el análisis de componentes principales.

De las 77 especies, 35 se presentaron tanto en los bajos como en los manglares (B/M), 25 especies sólo en bajos (B) y 17 sólo en manglares (M). Las diatomeas que se anotaron como un taxón en conjunto se encontraron en bajos y manglares (B/M).

CUADRO 3. La primera columna muestra la lista florística total. La segunda (R) los reportes anteriores (B= Bojórquez, SLN= Sistema Lagunar de Nichupte), La tercera (AB) el ambiente en el que se recolectó la especie (B=bajo, M= manglar y B/M= en ambos ambientes). La última (ACP) muestra el ambiente en el que ubica el Análisis de componentes principales las especies analizadas (* = que se presenta en zona de mezcla, B = que es característica de zona de bajos y M = característica de zona de manglares).

DIVISION CYANOPHYTA	R	AB	ACP
1 <i>Calothrix crustacea</i> Schousboe & Thuret	LB	B	*/B
2 <i>Microcoleus lyngbyaceus</i> (Kuetzing) Crouan	SLN	B/M	*/B
3 <i>Microcoleus vaginatus</i> (Vaucher) Gomont		M	*
4 <i>Shizothrix mexicana</i> Gomont	LB	M	*
DIVISION CHLOROPHYTA			
5 <i>Acetabularia cf farlowii</i>	LB	M	*
6 <i>Acetabularia crenulata</i> Lamouroux		B/M	B
7 <i>Anadyomene stellata</i> (Wulfen) C. Agardh	LB	M	*
8 <i>Avrainvillea longicaulis</i> (Kuetzing) Murray & Boodle	LB	B	*
9 <i>Avrainvillea nigricans</i> Decaisne	LB	B/M	*
10 <i>Batophora oerstedii</i> J. Agardh	SLN	B/M	B
11 <i>Boodleopsis sp.</i>	LB	B	*
12 <i>Caulerpa fastigiata</i> Montagne	LB	B/M	*
13 <i>Caulerpa prolifera</i> (Forsskaal) Lamouroux		B	*
14 <i>Caulerpa sertularioides</i> (S.G. Gmelin) Howe		B/M	*
15 <i>Caulerpa verticillata</i> J. Agardh	LB	B/M	M
16 <i>Chaetomorpha linum</i> (O.F. Mueller) Kuetzing	LB	B/M	*
17 <i>Cladophora conferta</i> Crouan frat. ex Schramm & Mazé		B	*
18 <i>Cladophora crystallina</i> (Roth) Kuetzing		M	*
19 <i>Cladophora delicatula</i> Montagne		M	M
20 <i>Cladophora expansa</i> (Mert. ex Jurgens) Kuetzing		M	*
21 <i>Cladophora howei</i> Collins		M	*
22 <i>Cladophora montagneana</i> Kuetzing		B/M	*
23 <i>Cladophora pellucidoidea</i> van den Hoek		M	*
24 <i>Cladophoropsis macromeres</i> Taylor	LB	B/M	B
25 <i>Cladophoropsis membranacea</i> (C. Agardh) Boergesen	LB	B/M	*
26 <i>Halimeda incrassata</i> (Ellis) Lamouroux	LB	B/M	B
27 <i>Halimeda simulans</i> Howe		B	*
28 <i>Halimeda tuna</i> (Ellis & Solander) Lamouroux		M	*
29 <i>Penicillus capitatus</i> Lamarck	SLN	B	B
30 <i>Penicillus lamourouxii</i> Decaisne	LB	B	B
31 <i>Rhypocephalus phoenix</i> (Ellis & Solander) Kuetzing		B	*
32 <i>Rhizoclonium crassipellitum</i> W. & G. S. West	LB	B	*
33 <i>Rhizoclonium africanum</i> Kuetzing	LB	B/M	*
34 <i>Rhizoclonium kernerii</i> Stockmayer in Taylor	LB	B/M	*

Continúa cuadro 3.

35 Rhizoclonium riparium (Roth) Harvey	LB	B/M	*
36 Udotea flabellum (Ellis & Solander) Howe		B	*
37 Ulothrix flacca (Dillwyn) Thuret	LB	B/M	*
DIATOMEAS			
38 Diatomeas		B/M	*
PHAEOPHYTA			
39 Dictyota dichotoma (Hudson) Lamouroux	LB	B/M	B
40 Ectocarpus rhodochortonoides Boergesen		M	*
41 Ectocarpus subcorymbosus Farlow, emend, Holden in Taylor		M	*
RHODOPHYTA			
42 Acanthophora spicifera (Vahl) Boergesen	LB	B/M	*
43 Centroceras clavulatum (C. Agardh) Montagne	LB	B/M	B
44 Ceramium brevizonatum H.E. Petersen v. caraicicum H.E. Petersen & Boergesen	LB	B/M	M
45 Ceramium byssoideum Harvey in Taylor	LB	B/M	B
46 Ceramium codii (Richards) Mazoyer		B	*
47 Ceramium fastigiatum Harvey		B/M	*
48 Ceramium leptozonatum Howe		B	*
49 Champia parvula (C. Agardh) Harvey	LB	B	*
50 Chondria baileyana (Montagne) Harvey		B	*
51 Chondria collinsiana Howe		B	*
52 Chondria littoralis Harvey	LB	B/M	*
53 Dasya ramosissima Harvey		B	*
54 Digenea simplex (Wulfen) C. Agardh		B/M	M
55 Erythrotrichia carnea (Dillwyn) J. Agardh		B/M	*
56 Falkenbergia hildebrandii (Bornet) Falkenberg	LB	B/M	*
57 Stylonema alsidii (Zanardini) Drew	SLN	B/M	*
58 Griffithsia tenuis C. Agardh in Taylor		B	B
59 Herposiphonia pecten-veneris (Harvey) Falkenberg		B	B
60 Herposiphonia pecten-veneris (Harvey) Falkenberg v. laxa Taylor		B	B
61 Herposiphonia secunda (C. Agardh) Falkenberg	LB	B	*
62 Hypnea cervicornis J. Agardh	LB	B/M	*
63 Jania adhaerens Lamouroux	LB	B/M	B
64 Laurencia gemmifera Harvey	SLN	B	B
65 Laurencia microcladia Kuetzing	LB	B	B
66 Laurencia papillosa (C. Agardh) Greville	LB	B/M	*
67 Polysiphonia atlantica Kapraun & Norris		M	*
68 Polysiphonia binneyi Harvey		B/M	B
69 Polysiphonia eastwoodae Setchell & Gardner		B	*
70 Polysiphonia exilis Harvey		M	*
71 Polysiphonia flaccidissima Hollenberg in Taylor		B/M	B
72 Polysiphonia fracta Harvey		B/M	*

Continúa cuadro 3.

73 Polysiphonia gorgoniae Harvey	LB	M	*
74 Polysiphonia havanensis Montagne		M	*
75 Polysiphonia howei Hollenberg		M	*
76 Polysiphonia sphaerocarpa Boergesen		B	*
77 Polysiphonia subtilissima Montagne	LB	B/M	*
78 Spyridia filamentosa (Wulfen) Harvey	LB	B/M	M

Análisis de componentes principales (ACP)

La mayor parte de la variación (57 %) en el ACP está explicada por los dos primeros componentes (Eje 1= 30.76%, Eje 2= 25.95%). Dado que la matriz de datos original es de rango 16 (17 sitios -1), cualquier eje explicando aproximadamente el 7% de la varianza o menos, reúne información similar o menor a la que explican los sitios en forma individual. Los valores de los tres ejes restantes son: Eje 3= 25.95, eje 4= 19.13, eje 5= 13.94.

Usando el criterio de que ejes explican mas que la varianza de cada sito, y por el hecho de que el eje 3 no ofreció mayor información a la obtenida con los dos anteriores, se descartaron los ejes superiores al segundo.

En la figura 2a y b, se observa lo siguiente:

a) Organización de las muestras en el ACP (Fig. 2a)

Las muestras se marcan en la figura por el ambiente en que fueron tomadas y no por el número de estación; claramente se separan en tres zonas, del lado derecho del eje 1 se observan agrupadas las muestras de los bajos (B), al lado izquierdo las de los manglares (M) y en la parte intermedia hay muestras tanto de bajos como de manglares, y la consideré zona de mezcla. Esto sugiere la posibilidad de hablar de dos grandes ambientes diferentes, los bajos arenosos y las raíces de manglares, y que existe un continuo entre ellos caracterizado por una zona que reúne muestras de ambos ambientes. La zona donde quedaron las muestras de ambos ambientes se designó como zona de mezcla, la extensión se determinó a partir de la figura 2a, el área que presentó muestras de ambos ambientes quedó circunscrita por dos líneas colocadas arbitrariamente a la derecha e izquierda de dicha zona.

Para evaluar si las diferencias observadas entre bajos y manglares son suficientes para concluir que existen dos ambientes ficoflorísticamente diferenciados, se aplicó un análisis de varianza utilizando los resultados del ACP (eje 1) y como modelo a probar la diferencia de ambientes (1= bajo, 2= mangle). El resultado fue altamente significativo ($F = (1,29) 15.9$ y $P = 0.0005$). Se concluye que la variación florística entre bajos y manglares es mucho mayor que la diferencia dentro de cada ambiente.

b) Organización de las especies en el ACP (Fig. 2b)

Las especies están marcadas por su número correspondiente, el

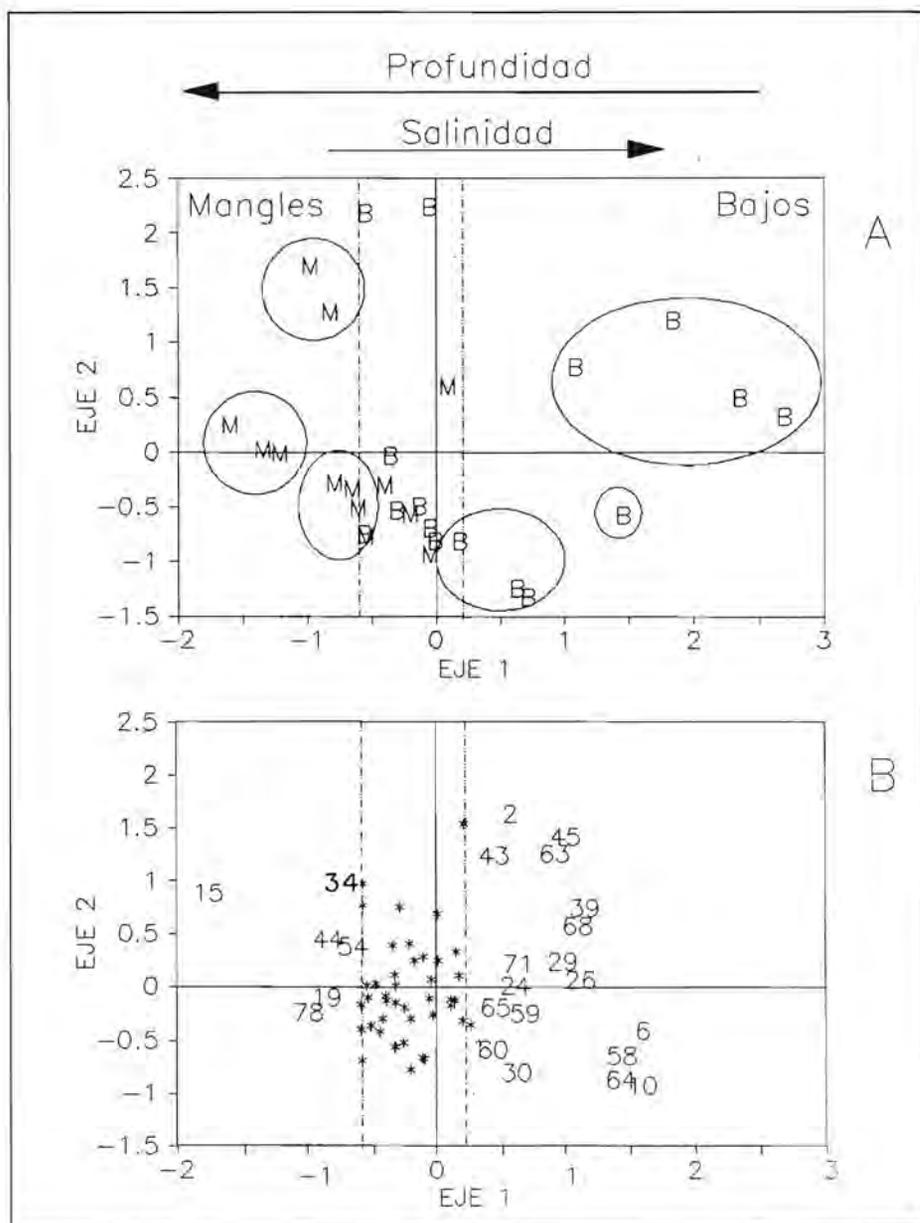


Figura 2

Fig.2. Gráficas ("biplot") de los resultados del análisis de componentes principales. Eje 1 en las abscisas y eje 2 en las ordenadas.

a) ilustra la organización de las muestras (M= de raíz de manglar, B= de fondos arenosos). Los ambientes están separados por dos líneas verticales ubicadas por las muestras ubicadas en los extremos, superior para manglares e inferior para bajos, en relación al eje 1. Las flechas indican la relación de la profundidad y la salinidad con los ambientes, como resultado de la regresión múltiple. Los círculos ilustran los subgrupos.

b) ilustra la organización de las especies ubicadas por el número correspondiente. En la zona de mezcla se colocaron * en vez del número para facilitar la visualización de las especies extremas.

* se utilizó en la zona en que se reúnen muchas especies y coincide con la zona de mezcla de ambientes.

La mayoría de especies se encuentran acumuladas en la zona central de los ejes, dichas especies no se arreglan según algún gradiente en particular. Se puede sin embargo diferenciar dos grupos en relación al eje 1, la mayoría de especies se encuentran hacia el lado derecho del eje 1, hay más especies estrechamente asociadas a los bajos, y un número menor asociadas a los manglares, en el lado izquierdo del mismo eje.

Por ejemplo, la especie 15 Caulerpa verticillata, muy conspicua en manglares, se encuentra en el extremo izquierdo superior. Las especies 64 Laurencia gemmifera, 10 Batophora oerstedii, 6 Acetabularia crenulata, 30 Penicillus lamourouxii, y 58 Griffithsia tenuis, ubicadas al lado derecho inferior, son especies conspicuas en los bajos. Las especies pueden estar presentes en otros ambientes, como lo muestra la columna AB del cuadro 3, sin embargo, el peso de ellas no es el mismo en cualquier punto colectado. Aunque una especie esté presente en varios lugares, como el caso de Caulerpa verticillata, su presencia en bajos arenosos es poco frecuente en comparación a la frecuencia de su presencia en las raíces de manglar.

c) Relación entre especies y estaciones según el ACP (Fig. 3a y b)

Dentro de cada grupo también se observa que existe una tendencia a formar subgrupos, y éstos a su vez los podemos relacionar con la ubicación que hace el ACP para las especies (Ver Fig. 3a y b). Por ejemplo, entre los manglares podemos reunir a las muestras de la estación 6 en un grupo, y la especie más cercana sería la 34 Rhizoclonium kernerii. Las estaciones 15 y 6 se encuentran caracterizadas por la especie 15 Caulerpa verticillata. Un tercer grupo (formado por muestras de las estaciones 10 y 13) se encuentra caracterizado por las especies 19 Cladophora delicatula y 78 Spyridia filamentosa.

En lo que respecta a los bajos también hay subgrupos. Uno de ellos (perteneciente a las estaciones 14 y 17), está caracterizado por las especies 60 Herposiphonia pecten-veneris v. laxa, 30 Penicillus lamourouxii. Otro grupo (de las estaciones 1, 4 y 16) se identifica con las especies 29 Penicillus capitatus, 68 Polysiphonia binnevi, 71 Polysiphonia flaccidissima y 39 Dictyota dichotoma. Finalmente una muestra de la estación 9 está asociada a las especies 65 Laurencia microcladia, 26 Halimeda incrassata y 59 Herposiphonia pecten-veneris.

Relación de la flora con los gradientes ambientales

Para saber si la variación de la flora, reunida en los ejes 1 y 2 tiene una relación con algún gradiente ambiental se aplicó un análisis de regresión múltiple. El resultado muestra que existe una relación significativa entre la variación de la flora (eje 1) y algunos parámetros ambientales.

Las variables ambientales en conjunto mostraron una relación significativa con el eje 1 ($R^2 = 0.55$, $F = (1,26) 5.4$, $P = 0.002$) y no

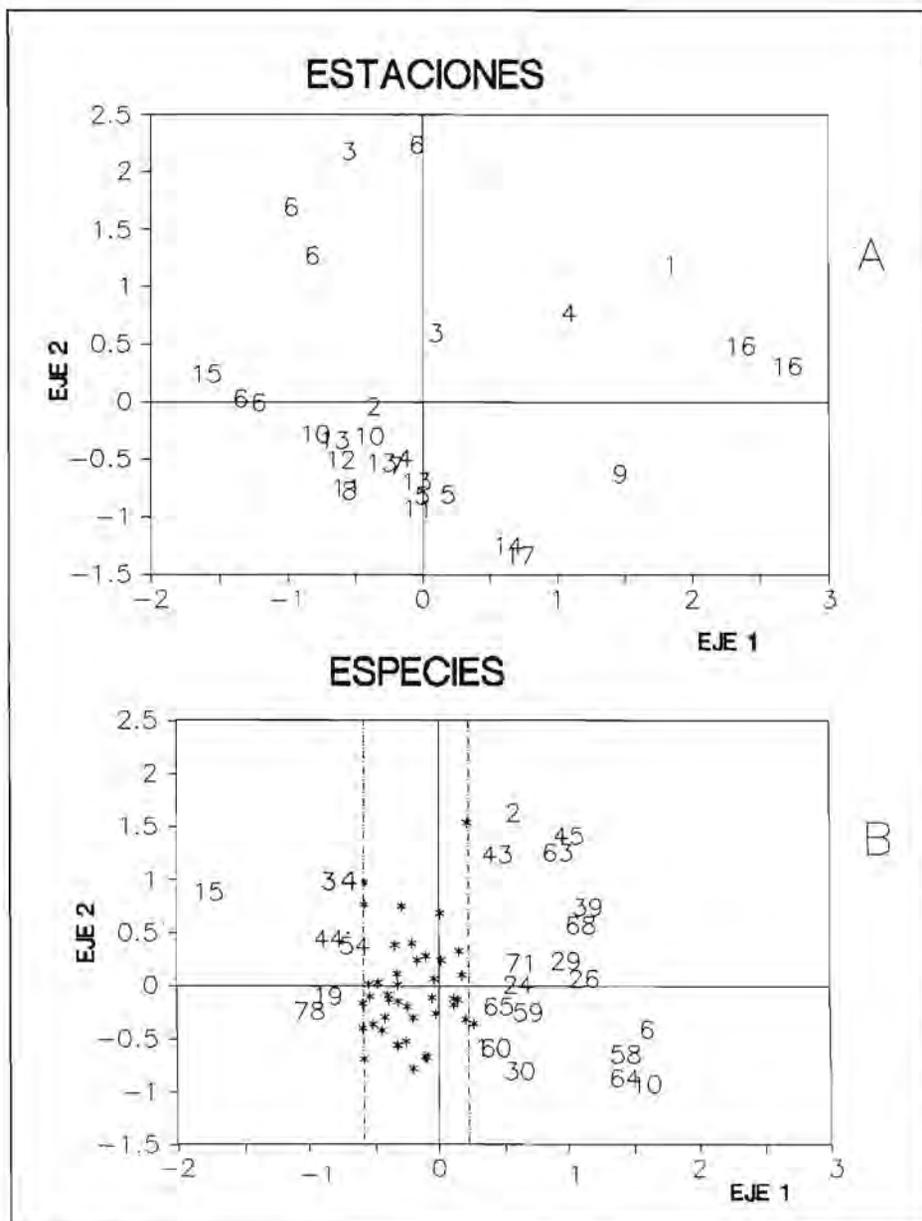


Fig. 3 Gráficas ("biplot") de los resultados de análisis de componentes principales. Eje 1 en las abscisas y eje 2 en las ordenadas. a) ilustra la organización de las estaciones y b) de las especies ubicadas por el número correspondiente. En la zona de mezcla se colocaron * en vez de número para facilitar la visualización de las especies extremas.

significativa con el eje 2. Las variables que mostraron una importancia relativa en dicho análisis, evaluadas según sus correlaciones parciales, fueron profundidad y salinidad. La profundidad mostró una relación inversa con el eje 1 ($r = -0.56$, $F = (1,26) 12.09$, $P = 0.002$) y la salinidad una relación directa ($r = 0.48$, $F = (1,26) 7.87$, $P = 0.009$).

Los datos obtenidos en campo están en general dentro de los rangos reportados en trabajos previos. Jordan et al (1978) encontraron un rango de temperatura de 28.1 a 31°C y Merino et al (1988) de 23.5 a 26 °C. Para la salinidad Jordan et al (1978) mencionan para la orilla Este 37.5 % y para la orilla Oeste de 6-7 % en temporada de lluvias. Merino et al (1988) mencionan un rango total para el período trabajada de 22.43 a 33.82 %.. Para el oxígeno, Merino et al (1988), menciona que los valores no varían mucho y el valor medio se mantiene en 6 mg/l. Considero que el análisis utilizando los datos obtenidos en el presente estudio (Cuadro 2) tiene validez y muestran las tendencias de los factores analizados.

Discusión

La flora encontrada en el SLN es semejante a la reportada por Van den Hoeck et al. (1978) en las lagunas de Curaçao, tanto en pastos como en raíces de manglar; Suárez (1989) y Jiménez (1990) en las raíces de manglar de las costas de Cuba; y Rodríguez y Stoner (1990) en las raíces de manglar de Puerto Rico; los cuatro trabajos en la región del Caribe; y contrasta con los reportado por Sánchez (1963), para las raíces de manglar en costas mexicanas del Atlántico y Pacífico, Oliveira (1984) para raíces de manglar en el Atlántico brasileño y King (1990) también para raíces de manglar en las costas de Guinea. En las descripciones de los trabajos citados contrastan la transparencia de agua en la región del Caribe, con los ambientes predominantemente fangosos de las otras regiones, es importante hacer notar que al igual que los trabajos del Caribe, el presente estudio contribuye a ampliar el conocimiento sobre la ficoflora asociada a las raíces de manglar, ambientes antes caracterizados por el complejo Bostrychetum (Post 1936, King y Puttock 1989). La flora encontrada en este estudio es mucho más diversa y no se reduce al complejo Bostrychetum.

El SLN, queda florísticamente ubicado en la región caribeña en términos de la flora encontrada, y coincide con lo reportado por Serviere-Zaragoza et al. (en prensa), para la laguna de Bojórquez, y enriquece la lista florística del SLN.

Los resultados muestran una distribución de la flora en relación al sustrato en que crecen las algas, en éste caso en fondos arenosos o en raíces de manglar, sin existir una distribución asociada fuertemente a un gradiente de salinidad como lo reportado por Mathieson y Penniman (1986), y Zechman y Mathieson (1985), quienes trabajaron estuarios típicos donde los gradientes de salinidad son muy marcados, lo que no sucede en el SLN.

Como resultado de los análisis realizados en la búsqueda de

algún patrón de distribución, en el SLN, se ve que la flora responde inicialmente al tipo de substrato en que fue recolectada (bajos arenosos o raíces de manglar) con lo que es posible decir que existen dos ambientes generales en los que se puede dividir el SLN, en términos ficoflorísticos: los bajos arenosos y las raíces de manglares.

Aunque ésta primera división está claramente referida a que unas plantas crecen exclusivamente sobre arena como Penicillus lamourouxii y otras en raíces de manglar como Caulerpa verticillata. Esto permite concluir que dicha división es significativa, y que existen varias especies a las cuales el substrato no limita su presencia en cualquiera de los dos ambientes como Rhizoclonium kernerii, o Acanthophora spicifera. Los resultados del ACP muestran que sólo 5 especies son muy características de la zona de manglares, 17 para los bajos y el resto quedaron en una zona de mezcla (ver Cuadro 3 y Figura 2a y b); esto implica que para algunas algas el substrato limita su distribución en el SLN y para otras no.

Al observar la Fig. 2a, es evidente que dentro de cada ambiente general existen subgrupos, los cuales no están separados por el tipo de substrato sino que la separación responde a otro tipo de factores. Los resultados muestran una relación significativa de la variación de la flora en relación con los factores ambientales medidos. De los factores analizados la profundidad resultó altamente significativa, y en menor grado la salinidad.

La profundidad tiene un peso en la distribución de la flora, y el patrón es que se incrementa hacia los manglares y disminuye hacia los bajos arenosos (Fig. 2a). Esto implica que la flora es afectada por elementos como incidencia lumínica, la cual se modifica con la profundidad. Se puede interpretar también como que en general las zonas de raíces de manglares son más profundas siendo la profundidad un elemento que los caracteriza al compararlos con los bajos arenosos. Los bajos se caracterizan por ser someros, y por lo tanto la incidencia luminosa es de diferente calidad que la de las zonas de manglares.

Se concluye que existen manglares con diferentes profundidades y por lo tanto con diferentes condiciones particulares y están evidenciadas por la profundidad. Así mismo existen bajos con características particulares que los diferencian. Al observar los resultados de Serviere-Zaragoza et al. (en prensa), es interesante notar que la profundidad es un factor que determina la formación de grupos de algas en la laguna de Bojórquez.

La salinidad presentó un patrón inverso al de la profundidad. Esta aumenta en las zonas de bajos y disminuye en zonas de manglares. Este resultado es debido a que la ubicación de la mayor parte de estaciones con manglares se encuentran en la orilla Oeste, donde existe el efecto de aportes dulceacuícolas subterráneos y los bajos predominan en la zona Este donde el agua es prácticamente marina, y evidentemente la salinidad es mayor. Sin embargo la relación no es tan fuerte como con la profundidad; lo que puede ser debido a que la época en que se trabajó la salinidad no presentó

grandes variaciones por estar al inicio de la temporada de secas (Merino et al. 1988). Al igual que con la profundidad, a nivel de subgrupos existen bajos más salinos que otros y manglares más salobres que otros.

Al analizar éstas variables es importante mencionar varios elementos, al ser variables medidas puntualmente deben ser interpretadas con cautela y verlas como indicadoras de posibles tendencias a analizar. Así mismo es necesario ubicarlas en un sistema que es afectado por varios factores climáticos, como la incidencia de vientos y lluvias, que pueden alterar la interpretación del dato puntual.

Por otro lado será importante analizar qué tipos de factores antropogénicos pueden afectar la distribución de la flora.

Con los resultados obtenidos no es posible relacionar la distribución de la flora a la cercanía o lejanía de las fuentes de impacto, los bajos cercanos a la orilla Oeste y los manglares de la misma orilla quedaron agrupados con los respectivos ambientes de la orilla Este menos afectada por la actividad humana intensa en la zona hotelera de Cancún.

Conclusiones

La flora encontrada, coincide con la reportada en los estudios previos de la zona de estudio y la región. El reporte de especies enriquece el conocimiento ficológico sobre el SLN y el ambiente de raíces de manglar.

El presente trabajo demuestra que existe un patrón de distribución de la ficoflora al menos a dos niveles, el primero de ambiente general (bajos y raíces de manglares) y el segundo a nivel de ambientes particulares dentro de dichos ambientes generales.

La primera división responde al tipo de sustrato, arena o raíz de manglar, a partir de aquí surgen varias preguntas sobre la relación entre el sustrato y la flora presente. Varias de las especies asociadas a los bajos arenosos presentan una morfología que las diferencia de las encontradas en los manglares, entre otras, las estructuras de fijación al sustrato en los Penicillus encontrados, en Udotea flabellum, son sistemas de rizoides que se entierran en la arena, y los talos son calcificados lo que les da cierta rigidez que les permite mantener una posición erecta en la columna de agua, el crecimiento de éstas plantas son unitarios; en comparación Caulerpa verticillata tiene un sistema de fijación por prolongaciones celulares suaves y cortas que le permiten adherirse a sustratos como la raíz del manglar, el crecimiento de esta alga es por estolones formando manchones cerrados que recubren la raíz del manglar. Por otro lado el tipo de talos encontrados en las raíces de manglar no son calcificados y flotan suavemente en la columna de agua, por ejemplo Spyridia filamentosa o Polysiphonia flaccidissima. ¿Es la morfología un factor determinante en la distribución de las algas en el SLN?

Existen relaciones interespecíficas como el epifitismo de pequeñas especies que crecen sobre otras que les ofrecen un buen sustrato, lo que quedó evidenciado en el análisis del número de

especies encontradas en cada ambiente general, por ejemplo Ceramium byssoideum epífita de Halimeda simulans. ¿Es el epifitismo un elemento a considerar en el análisis de la distribución de las especies de algas en el SLN?

La herbivoría es otro factor que participa en la estructuración de las comunidades (Lewis 1986, Lewis et al. 1987). ¿Tiene éste elemento un peso importante en la distribución de las algas del SLN?

A partir de este trabajo descriptivo, en el que se analiza la distribución de la flora ficológica en relaciones a ciertos factores ambientales, se puede diseñar un trabajo detallado sobre la variación intra-ambiente general.

Se proponen como elementos a detallar en el ambiente general de los manglares los siguientes, buscar la relación con factores como la turbidez, iluminación, ubicación espacial de la raíz trabajada para obtener información de sombreado por otras raíces o por el dosel de los árboles, y la profundidad. En cuanto a los bajos será importante analizar la granulometría de cada bajo, presencia de pastos, exposición a los vientos, y profundidad. En ambos ambientes será importante obtener información de variación estacional de los factores físicoquímicos para conocer las tendencias de los datos y sus efectos en la flora; finalmente conocer la ubicación en el SLN para evaluar posibles impactos de origen humano.

El presente estudio es el marco ambiental en el cual se deben ubicar los siguientes estudios del trabajo general.

III MODELOS ARQUITECTONICOS DE LAS ESPECIES REPORTADAS PARA EL SLN

Resumen

Se hizo un estudio arquitectónico de las algas del SLN, para esto fue necesario adecuar una serie de conceptos a las particularidades de las algas. Se buscaron los caracteres específicos que conforman la anatomía y la morfología de las algas y que no están presentes en las plantas vasculares.

Se presenta una guía para la elaboración de modelos arquitectónicos en algas. Esta guía puede ser utilizada por cualquier ficólogo interesado en la arquitectura algal.

Se elaboraron 18 modelos arquitectónicos teóricos para las algas encontradas en el SLN. Se analizó el valor de los caracteres utilizados en la elaboración de los modelos. Varios conceptos morfológicos utilizados en la elaboración de los modelos son definidos.

Se concluye que el análisis arquitectónico es dado realizarlo en algas y es una herramienta útil para estudiar las variaciones morfológicas encontradas en la naturaleza.



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
UNAM

Introducción

En el estudio de la naturaleza, desde los tiempos de Aristóteles, la mayoría de los biólogos están de acuerdo con Needham en que " el problema central de la biología es el problema de la FORMA". (Gould 1971).

En palabras de Goeth: "Los hombres científicos, en todos los tiempos, han luchado por reconocer organismos vivos como tales para entender la relación de sus partes externas tangibles, e interpretarlas como indicaciones de los que hay por dentro, y por lo tanto ganar de alguna medida nociones que permitan comprender al todo" (Goebel 1900).

Abordar el problema de la forma en las plantas ha sido un tema apasionante desde siempre. En el presente trabajo se propone utilizar el enfoque arquitectónico como una herramienta que me lleve a profundizar y sistematizar las distintas morfologías y anatomías presentes en las algas del SLN.

Hallé et al (1978), proponen el análisis arquitectónico para los árboles tropicales, y el concepto principal que considero básico es: "la arquitectura de la planta" la cuál involucra la idea de forma e implícitamente contiene la historia de esa forma. La arquitectura de una planta es la expresión visible morfológica del código genético de la planta en un momento, y el modelo arquitectónico es el programa de crecimiento que determina las fases arquitectónicas sucesivas. El modelo arquitectónico es un concepto que unifica todas las modificaciones ontogenéticas y las alteraciones ambientales. Bajo este enfoque, los árboles son vistos como una unidad activa adaptable, y el bosque está constituido por un vasto número de dichas unidades las cuales están interactuando entre sí.

Los modelos arquitectónicos pueden ser descritos a partir de unidades que reiteran la totalidad del plan de crecimiento. Detrás de este concepto está la idea de que las plantas son conjuntos de partes (metámeras, White 1984), y esas partes pueden ser tratadas como unidades arquitectónicas o módulos de construcción (Harper y Bell 1979).

A pesar de existir muchas e importantes diferencias entre los árboles y las algas (nivel de organización, ausencia de tejidos verdaderos y división del trabajo, sistema vascular, estructuras reproductoras, ciclos de vida, tamaño y ambiente), es posible encontrar formas de construcción en las algas equivalentes a las de las plantas vasculares. Por ejemplo, el concepto básico de la actividad meristemática, a partir de la cual se elabora un modelo arquitectónico, puede ser utilizada para la construcción de modelos arquitectónicos algales, y seguir la secuencia de alteraciones que describen el plan de crecimiento.

Dentro de la literatura ficológica existen diversos estudios que hacen mención a la importancia de conocer la arquitectura de las algas. Por ejemplo, la arquitectura de las algas tienen una estrecha relación con la complejidad del habitat de los invertebrados (Hall y Bell 1988, Reed 1990, Hacker y Steneck 1990).

Distintas arquitecturas ofrecen distintos grados de complejidad, y se encuentran diferentes grupos de invertebrados asociados a dicho habitats ofrecidos por las algas.

Otro enfoque es el mencionado por Brawley y Johnson (1992). Para estos autores el conocer la arquitectura de las algas ayudará a resolver problemas sobre los procesos de fertilización y las consecuencias ecológicas que estas relaciones conlleven.

A pesar de la importancia ya mencionada, los trabajos de arquitectura se refieren a la apariencia externa del talo (Reed 1990), o inclusive a la biomasa de algas que conforman un habitat para los herbívoros (Hall y Bell 1988). Hacker y Steneck (1990) al referirse a la arquitectura de las algas, lo hacen explícitamente en el sentido de arquitectura de habitat disponible para los herbívoros.

En el presente trabajo propongo utilizar el enfoque arquitectónico, desde el punto de vista de Halle *et al.* (1978) para analizar las especies encontradas en el SLN. Debido a que el interés de la tesis es buscar las maneras de abordar el estudio de las FCC, considero que elaborar modelos arquitectónicos es una alternativa de sistematización de la diversidad de formas. Por otro lado es una herramienta que permite abordar el problema de la complejidad morfológica de las especies, así como especular e interrogar sobre las posibles limitantes que impone a la especie su propia morfología. Por otro lado, los modelos arquitectónicos son mucho más que una descripción de la apariencia del talo. La utilización de los modelos en los estudios sobre complejidad de habitat, en la relación alga-herbívoro, permitirá profundizar en el tema.

Metodología

Trabajo de campo y laboratorio

Se utilizó el material de macroalgas obtenido en dos salidas de campo, una prospectiva en septiembre de 1990 y otra de carácter intensivo en abril de 1991. Un total de 93 muestras fueron recolectadas en estaciones que incluyen bajos arenosos y raíces de manglar. Las muestras se fijaron en agua de mar con formaldehído al 4% para evitar distorsión morfológica (Littler & Littler 1985). Para la identificación del material se utilizaron como textos básicos los siguientes: Taylor (1960), Cordeiro-Marino (1978), Schnetter (1978), Kapraun *et al.* (1983), Van Den Hoeck (1982), Hillis-Colinvaux (1980), Littler & Littler (1990), Littler *et al.* (1990). Los cambios nomenclaturales se hicieron siguiendo a Wynne (1986).

Construcción de los modelos

Algunos conceptos y criterios para la construcción de modelos en algas:

Las ideas y fundamentos principales se encuentran descritos por Hallé *et al.* (1978). Para la aplicación de éstas ideas en algas, fue necesario entender las bases de un modelo arquitectónico y analizar las principales diferencias entre plantas vasculares y algas.

El modelo arquitectónico está basado primariamente en el crecimiento el cuál a su vez depende de la actividad meristemática, debido a que es aquí donde se da la multiplicación celular que conlleva al crecimiento. Es por lo tanto importante conocer el proceso que afecta la permanencia y potencialidad de los meristemas, esto es, producir cualquier parte de la planta, sea una rama vegetativa o reproductiva y continuar como un meristemo activo.

El segundo análisis busca la secuencia de alteraciones en el crecimiento del tallo y de las ramas, como la dirección, simetría y ritmo de crecimiento, lo que determina la forma final de la planta.

La actividad meristemática es fácil de encontrar en el crecimiento de las algas, en la célula apical o en las zonas meristemáticas, y la secuencia de alteraciones en el crecimiento deben ser estudiadas en diferentes grupos que tienen patrones de crecimiento diferentes y representativos. La actividad apical y las alteraciones en el crecimiento pueden ser vistas como la combinación de características que dan como resultado modelos o planes de crecimiento en los cuales distintos grupos de algas pueden ser ubicados.

Para encontrar esa combinación de caracteres, el primer análisis realizado fue el listado de los distintos patrones de división apical y patrones de construcción de talos existentes en las algas encontradas en el SLN, posteriormente los criterios de simetría, ritmo de crecimiento, y estructuras de fijación al sustrato se estudiaron a nivel algal.

Con dicha información, se estuvo en la posibilidad de construir los modelos con criterios apropiados a la morfología de las algas.

Definiciones de los criterios usados

Se sistematizaron varias características por el criterio de que cada una de ellas tiene un peso propio en diferentes niveles del modelo final o del plan de crecimiento de las algas. A continuación se presentan las definiciones explicando el nivel en el que tiene un peso mayor la característica definida.

1- Complejidad de la construcción del talo: La complejidad del talo es una característica muy importante en un grupo de grupos (las algas), donde un análisis filogenético es difícil y poco informativo en cuanto a la forma de la planta.

Este criterio permite hacer una diferenciación primaria entre talos que tienen una morfología limitada por la simplicidad de un filamento o talos que pueden llegar a tener varios niveles de complejidad, y como resultado la forma final puede ser un filamento, un talo sólido o de cualquier otra construcción. Es para el análisis arquitectónico de las algas, la primera característica a observar.

2- Características de la célula apical o zona meristemática: La zona de crecimiento en plantas es una célula o conjunto de células que producen permanentemente nuevas células llegando a construir el talo en su totalidad. En plantas vasculares, la zona de crecimiento o meristemas son generalmente multicelulares, en algas, se pueden encontrar conjuntos de células o una sola célula (célula apical) como zona de crecimiento. El crecimiento en algas puede ser apical, basal o difuso.

Este criterio está involucrado a nivel de crecimiento, la morfología de una planta con una zona de crecimiento apical, intercalar o difuso, simpodial o monopodial serán diferentes. Existen talos con una morfología muy regular que contrasta con otros donde el eje principal es prácticamente imposible de distinguir. Es una característica básica en el análisis arquitectónico.

3- Simetría y ramificación: La forma externa de un alga se identifica con la simetría (dorsiventral, bilateral, radial, etc.) y el tipo (opuesto, decusado, alternado, etc.) y el grado de ramificación. Un talo con ramificación opuesta, tres o cuatro grados de ramificación y simetría radial, tiene una morfología externa que para el ojo inexperto es fácil de distinguir de un talo con simetría dorsiventral, ramificación alterna y uno o dos grados de ramificación.

4- Ritmo: Este criterio involucra la actividad de crecimiento, y el tipo y grado de ramificación. Ambas características producen planes de crecimiento diferentes sólo modificando el ritmo de producción de las ramas. Este puede ser regular o episódico, y el crecimiento del eje principal puede detenerse mientras se da un crecimiento de la rama (silepsis, prolepsis). En la naturaleza es común encontrar algas regulares con una forma externa que invita a hablar de fractales (Garbary y Corbit, 1991) y talos que recuerdan una obra de Miró (Observaciones personales).

5- Estructuras de fijación al substrato: En algas, las estructuras de fijación al substrato son variables en forma y complejidad, y la función se reduce a asegurar, anclar el alga a un substrato específico. Los diferentes tipos de estructura están estrechamente

relacionados a las estrategias de colonización (clonal, aclonal), tipo de sustrato (arena, roca, madera, etc.) y condiciones generales (fuerte fricción por fuerzas de marea y oleaje, fuertes e irregulares fuerzas por turbulencia de agua generada por vientos, cuerpos de agua tranquilos, etc.). El tipo y número de estructuras de fijación también están relacionadas con la filotaxis (orientación plagiotrópica u ortotrópica) y simetría (dorsiventral, bilateral, radial).

La combinación de estas características dan un modelo arquitectónico algal consistente con las bases teóricas de la actividad meristemática y la secuencia de alteraciones en el crecimiento, así como con caracteres particulares a las algas (estructuras de fijación) que construyen un plan de crecimiento que puede ser representado como un esquema geométrico.

A partir de los criterios anteriores se hizo una tabla a forma de guía para seguir una secuencia lógica donde se va seleccionando cada característica que presenta el alga bajo estudio. La tabla reúne las alternativas de cada uno de los criterios y por lo tanto es una herramienta que puede ser utilizada y enriquecida por cualquier ficólogo interesado en elaborar su propio modelo arquitectónico.

Los criterios analizados en los incisos I a III están mostrados de manera jerárquica, la guía no puede ser utilizada partiendo desde cualquier punto. Esto es debido a que la determinación del grado de complejidad evolutivo del talo delimita el tipo posible de modo de crecimiento. Por ejemplo, un talo filamentosos no puede presentar un modo de construcción multiaxial, así mismo el modo de construcción limita el número de posibilidades en cuanto a la organización del talo.

A partir del inciso IV, no existe una jerarquía que delimite la presencia de determinada alternativa indicada en los incisos inferiores. Por ejemplo, el ritmo de crecimiento es independiente de que el alga presente una dominancia monopodial o simpodial en la forma de su división celular apical.

La idea al seguir esta guía es la de obtener los diferentes patrones de construcción que dan como resultado una forma de crecimiento visible y sistematizable. Toma en cuenta aspectos morfológicos internos (origen y patrón de construcción) y externos que pueden o no obscurecer los patrones originales de construcción.

GUIA GENERAL DE LOS CRITERIOS MORFOLOGICOS PARA DESARROLLAR MODELOS ARQUITECTONICOS

I Nivel evolutivo de complejidad del talo:

- Talo filamentosos
- Talo de construcción avanzado
- Talo cenocítico

II Modo de crecimiento:

- Uniaxial
- Multiaxial
- Parenquimatoso
- Cenocítico

III Organización del talo:

- Uniseriado
 - Uniaxial
 - Polisifónico aparente
 - Polisifónico verdadero
 - a) simple
 - b) medular
 - Especialializado a partir de laterales
 - a) por agregación de las laterales
 - b) por agregación de la célula basal de las laterales
 - c) por compactación de las laterales
 - Parenquimatoso
 - a) de una capa
 - b) de dos capas
 - c) de más de dos capas
 - Multiaxial laminar
 - Multiaxial medular

IV Zona de crecimiento:

- Apical
- Intercalar
- Difusa
- Multiaxial hueco

V Simetría inicial:

- Radial
- Bilateral dística
- Bilateral dorsiventral

VI Dominancia apical

- Monopodial
- Simpodial

VII Ritmo de crecimiento

- Continuo
- Discontinuo (episódico)

VIII Orientación

- Erecto (ortotrópico)
- Postrado (plagiotrópico)

IX Tipo de crecimiento

- Clonal

Aclonal

- X Mecanismo de fijación al sustrato
 - Prolongaciones celulares simples
 - Prolongaciones celulares formando disco basal
 - Filamentos simples
 - Filamentos formando disco basal
 - Haptera: Cladohaptera
 - Peripherihaptera

XI Tipo de ramificación

- Radial (espiral)
- Alterna
- Opuesta
- Verticilada
- Decusada
- Dicotómica

Observaciones específicas para plantas parenquimatosas

I Zona de crecimiento

- Difusa (no está ubicada en alguna zona de la planta)
- Delimitada (ubicada en zonas específicas)

II Organización del parénquima:

- Lámina
- Tubo

Guía específica para plantas cenocíticas

I Modo interno de crecimiento:

- Uniaxial
- Multiaxial
- Difuso

II Complejidad del talo:

- Filamentos libres
- Filamentos compactados

III Orientación del talo:

- Erecto
- Postrado

IV Tipo de crecimiento:

- Clonal
- Aclonal

V Organización del talo:

- Estípites y fronda diferenciados
- Segmentos regulares

Postrado heterotálico
Postrado homotálico

VI Tipo de fijación al sustrato (ver guía general)

VII Tipo de ramificación (ver guía general)

VIII Presencia o ausencia de trabécula

La totalidad de estas alternativas permiten construir una diversidad de modelos que pueden o no tener representantes en la naturaleza. En el presente trabajo se elaboraron modelos para las especies encontradas en el SLN.

Resultados

Se utilizó un total de 66 especies (macroalgas) como ejemplares a trabajar arquitectónicamente. Las algas están distribuidas en las siguientes divisiones: 31 especies pertenecientes a la división Chlorophyta, 34 en la Rhodophyta, y 1 en la Phaeophyta. El cuadro 4 presenta la lista de especies y el modelo arquitectónico en el que fue clasificada cada especie.

Como resultado del análisis sistemático de los criterios propuestos, y utilizando las algas colectadas como ejemplares prueba, se proponen los siguientes modelos arquitectónicos.

GRUPO FILAMENTOSO

GRUPO I FILAMENTOS LIBRES

MODELO I

Talo no ramificado, orientación ortotrópica, crecimiento difuso, fijación al sustrato por prolongación celular. Plantas de tipo filiformes.

Chaetomorpha
Rhizoclonium
Ulothrix

MODELO II

Talo ramificado, orientación ortotrópica, fijación al sustrato por prolongación celular rizoidal. Plantas de tipo filiformes-arbustivas.

a) crecimiento difuso

Cladophora (parte)

b) crecimiento apical

Cladophora (parte)
Cladophoropsis
Griffithsia

GRUPO II FILAMENTOS ANASTOMOSADOS

MODELO III

Talo ramificado, orientación plagiotrópica, crecimiento difuso, fijación por disco basal, ramas anastomosadas formando una lámina. Plantas de tipo laminar.

Anadyomene

GRUPO DE CONSTRUCCION AVANZADA

GRUPO I: MODO DE CRECIMIENTO UNIAxIAL APICAL

Subgrupo 1. Especializado a partir de las laterales

1a. Por agregación paralela de laterales

MODELO IV

Talos parcialmente uniseriados a totalmente multiseriados, con simetría inicial radial, dominancia apical monopodial, crecimiento continuo, orientación ortotrópica, tipo aclonal, fijación al substrato por prolongación celular rizoidal o disco basal. Plantas de tipo filiformis-arbustivas.

a) Ramificación dicotómica aparente.

a.1) corteza únicamente en los nodos.

Ceramium

a.2) corteza extendida a los internodos

Centroceras

b) Ramificación alterna.

b.1) corteza extendida en todos los ejes principales y restringida a los nodos en las ramas secundarias.

Spyridia

1b. Por agregación de la célula basal de las laterales

MODELO V

Talo con organización polisifónica aparente, simetría inicial radial, dominancia simpodial, ritmo continuo, fijación al substrato por prolongación celular rizoidal o disco basal, ramificación alterna a difusa. Plantas de tipo arbustivas.

a) orientación ortotrópica, crecimiento aclonal.

Falkenbergia

Dasya

Heterosiphonia (parte)

b) orientación plagiotrópica, crecimiento clonal.
Heterosiphonia (parte)

1c. Por compactación de laterales

MODELO VI

Talo sólido, con simetría radial, dominancia apical monopodial, crecimiento continuo, orientación ortotrópica, tipo clonalidad optativa, fijación al substrato por disco basal. Plantas de tipo arbustivo.

Hypnea

Subgrupo 2. Especializado a partir de pericentrales (polisifonia verdadera)

a) Polisifonia evidente

MODELO VII

Simetría inicial radial, dominancia monopodial, ritmo continuo, orientación ortotrópica, crecimiento aclonal, fijación al substrato por prolongación celular rizoidal o filamentos rizoidales. Plantas de tipo arbustivas.

a) Ramificación alterna espiralada

Polysiphonia (parte)

b) Ramificación alterna dística

Polysiphonia (parte)

MODELO VIII

Simetría inicial radial, secundaria bilateral-dorsiventral, orientación plagiotrópica, crecimiento clonal, fijación al substrato por prolongación celular rizoidal o por hapteras especializados (cladohaptera o peripherohaptera). Plantas de tipo rastrero.

a) Ramificación alterna u opuesta-dística.

Polysiphonia (parte)

Herposiphonia

Bostrychia

b) **Ramificación radial espiralada**

Polysiphonia (parte)

b) Polisifonia enmascarada

MODELO IX

Talo compacto, sólido, simetría inicial y secundaria radial, dominancia monopodial, células pericentrales discernibles sólo en los ápices, ritmo continuo, orientación ortotrópica, ramificación en general alterna a difusa, en casos espiralada, fijación al substrato por disco basal. Plantas de tipo arbustivo.

Acanthophora

Laurencia

Chondria

Digenia

GRUPO II MODO DE CRECIMIENTO MULTIAXIAL APICAL

MODELO X

Talo con simetría radial, dominancia simpodial, orientación ortotrópica, ritmo continuo, fijación al substrato por disco basal. Plantas de tipo arbustivo.

a) organización sólida y ramificación dicotómica

Jania

b) organización hueca con diafragmas y ramificación alterna-difusa o espiralada

Champia

GRUPO III MODO DE CRECIMIENTO PARENQUIMATOSO

MODELO XI

Parénquima con crecimiento difuso, simetría irregular, orientación ortotrópica, fijación al substrato por disco basal. Plantas de tipo arbustivo-filiformis.

- a) parénquima de una sola capa, organización tubular.

Enteromorpha

- b) parénquima de dos capas, organización laminar.

Ulva

MODELO XII

Parénquima con zona de crecimiento definida, apical, con tres capas de células, simetría bilateral-dorsiventral, en organización laminar, ramificación dicotómica, orientación plagiotrópica y fijación por filamentos rizoidales. Plantas de tipo arbustivo-alistonada.

Dictyota

GRUPO IV ORGANIZACION CENOCITICA

Subgrupo 1. Modo de crecimiento uniaxial, filamentos cementados o libres sin formar un pseudoparénquima.

MODELO XIII

Talo con ramificación verticilada regular, y diferenciado en estípite y campana cunado maduro, orientación ortotrópica, ramas fértiles cementadas, sin trabéculas, fijación al substrato por disco basal. Plantas de tipo arbustiva.

Acetabularia

MODELO XIV

Talo ramificado no diferenciado, orientación ortotrópica, sin trabéculas, fijación al substrato por disco basal. Plantas de tipo arbustivo.

- a) ramificación verticilada regular

Batophora

- b) ramificación alterna

Boodleopsis

MODELO XV

Talo de crecimiento clonal, orientación plagiotrópica, trabéculas presentes, talo ramificado, fijación al substrato por filamentos rizoidales con diferentes niveles de ramificación. Plantas de tipo rastrera (estolón con orientación plagiotrópica y parte erecta con orientación ortotrópica).

- a) homotática, ramificación alterna a irregular

Caulerpa (parte)

- b) heterotático, ramificación verticilada, o alterna, u opuesta, o de otro tipo.

Caulerpa (parte)

- c) heterotático laminar

Caulerpa (parte)

Subgrupo 2. Modo de crecimiento multiaxial, filamentos entremezclados formando un pseudoparénquima.

MODELO XVI

Orientación ortotrópica, crecimiento aclonal, talo diferenciado en estípite y fronda compacta, fronda construida por filamentos formando láminas sobrepuestas con forma del calíptero pinado, sin trabéculas, fijación al substrato por filamentos rizoidales ramificados. Talos calcificados. Plantas de tipo pinado.

Rhipocephalus

MODELO XVII

Orientación ortotrópica, crecimiento aclonal, talo diferenciado en estípites y fronda compacta, sin trabéculas, ramificación de los filamentos dicotómica, fijación al substrato por filamentos rizoidales ramificados. Plantas de tipo pinada y abanicada.

a) fronda pinada, talo calcificado

Penicillus

b) fronda abanicada

b.1) talo calcificado

Udotea

b.2) talo no calcificado

Avrainvillea

MODELO XVIII

Orientación ortotrópica, crecimiento aclonal, talo diferenciado en segmentos regulares, sin trabécula, ramificación de filamentos dicotómica, ramificación de los segmentos di-tricotómica, fijación al substrato por filamentos rizoidales ramificados. Plantas de tipo arbustivo-nopal

Halimeda

SIMBOLOGIA PARA LOS MODELOS ARQUITECTONICOS



PROLONGACION CELULAR



PERIPHERIHAPTERA



FILAMENTOS RIZOIDALES RAMIFICADOS



DISCO BASAL



CLADOHAPTERA



CRECIMIENTO APICAL



CRECIMIENTO DIFUSO



UNISERIADO



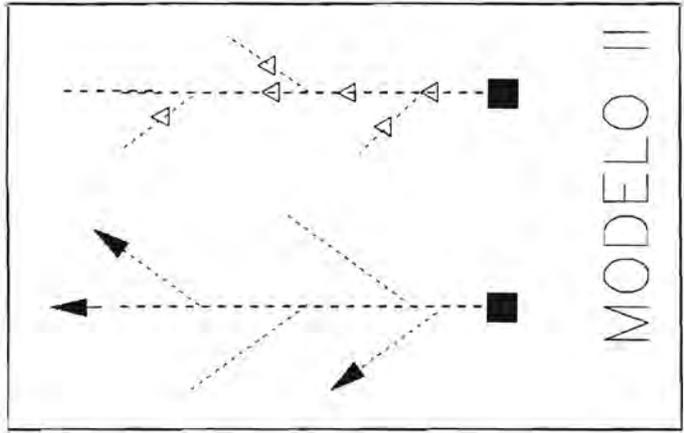
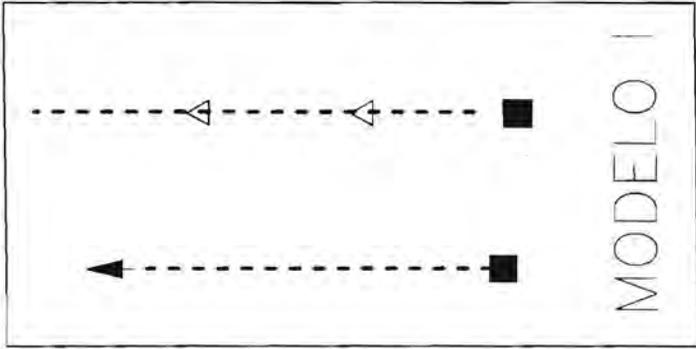
MULTISERIADO

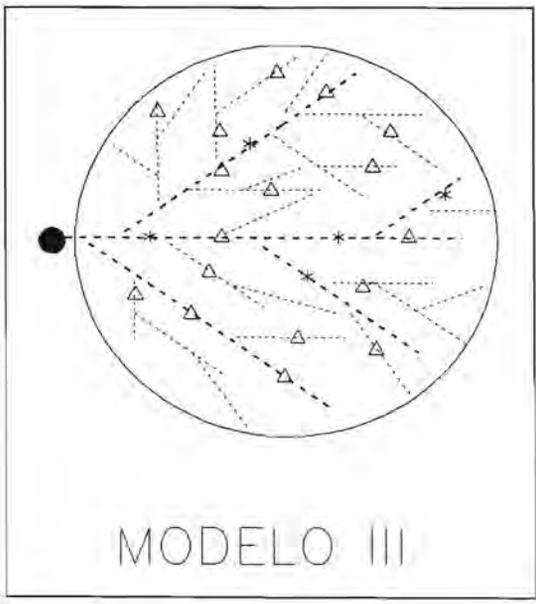
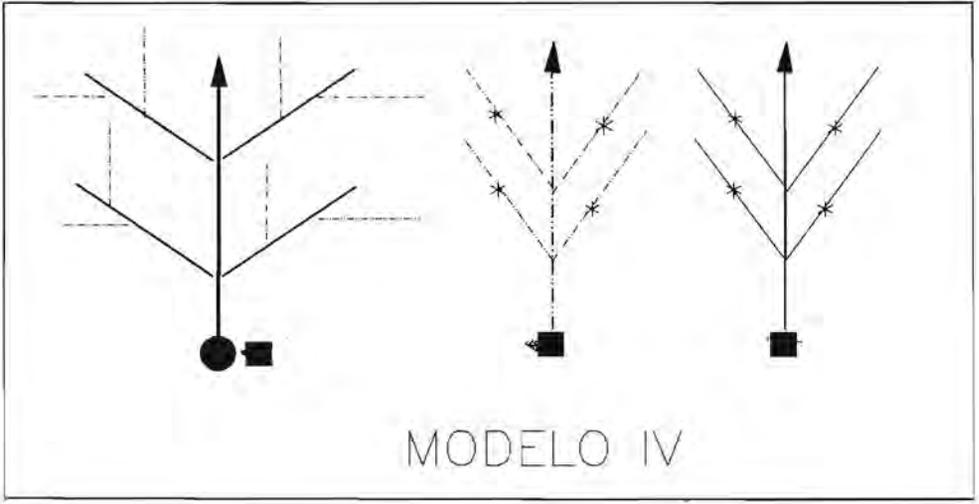


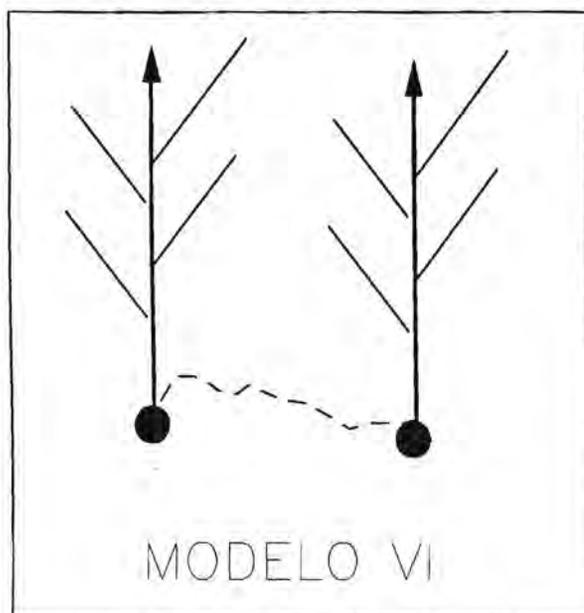
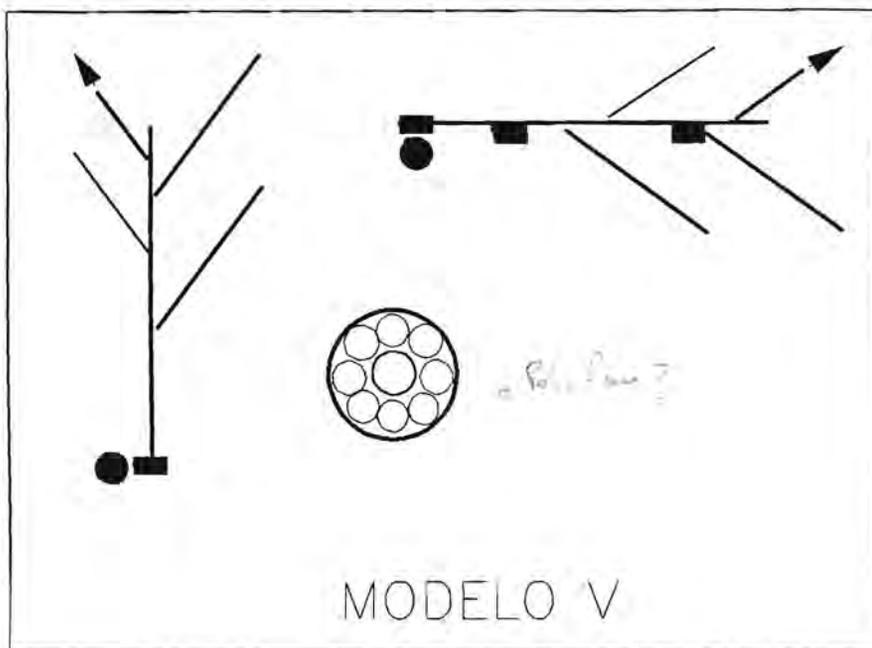
PARCIALMENTE UNISERIADO

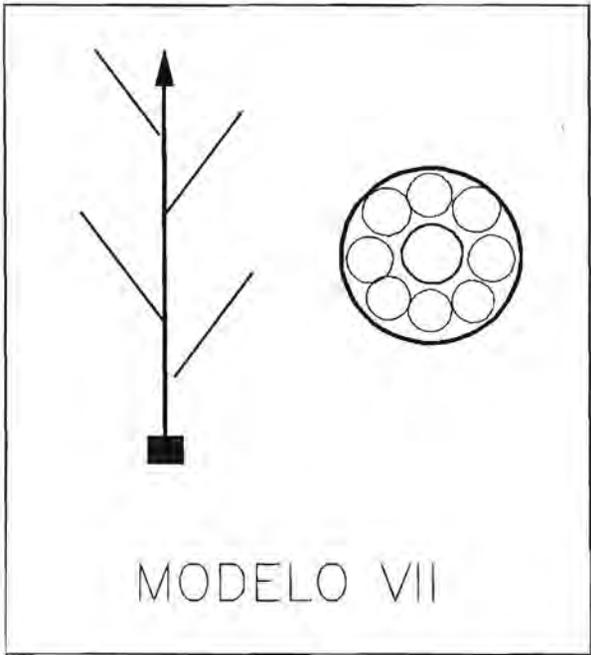


PROLONGACIONES CELULARES
SECUNDARIAS

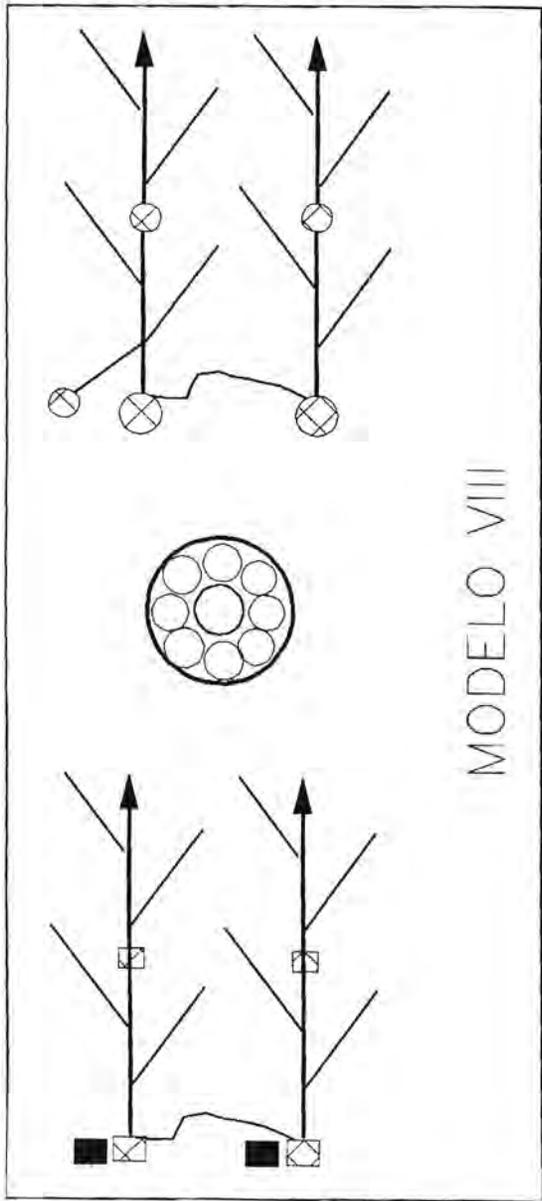




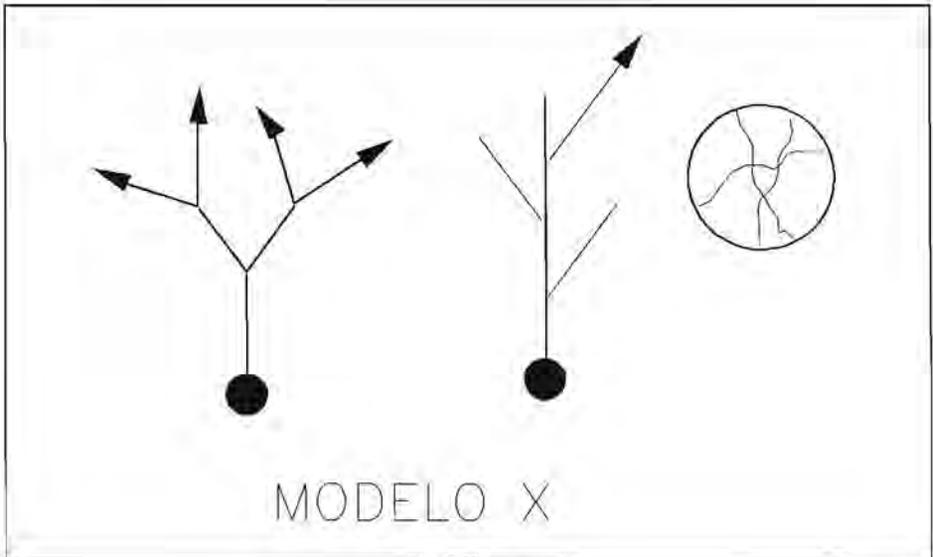
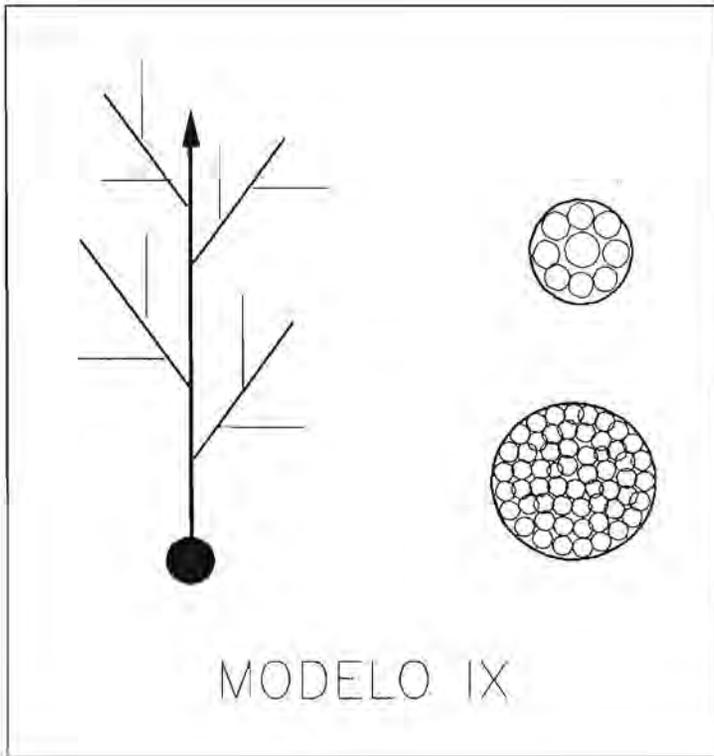




MODELO VII

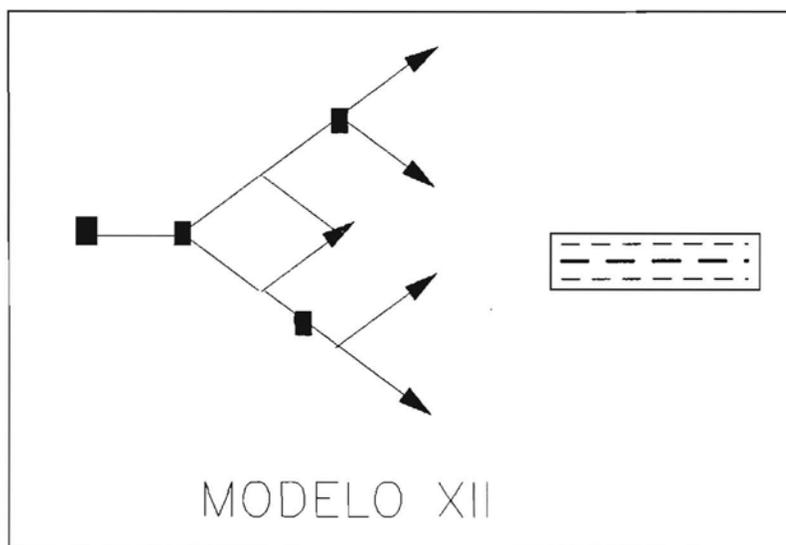
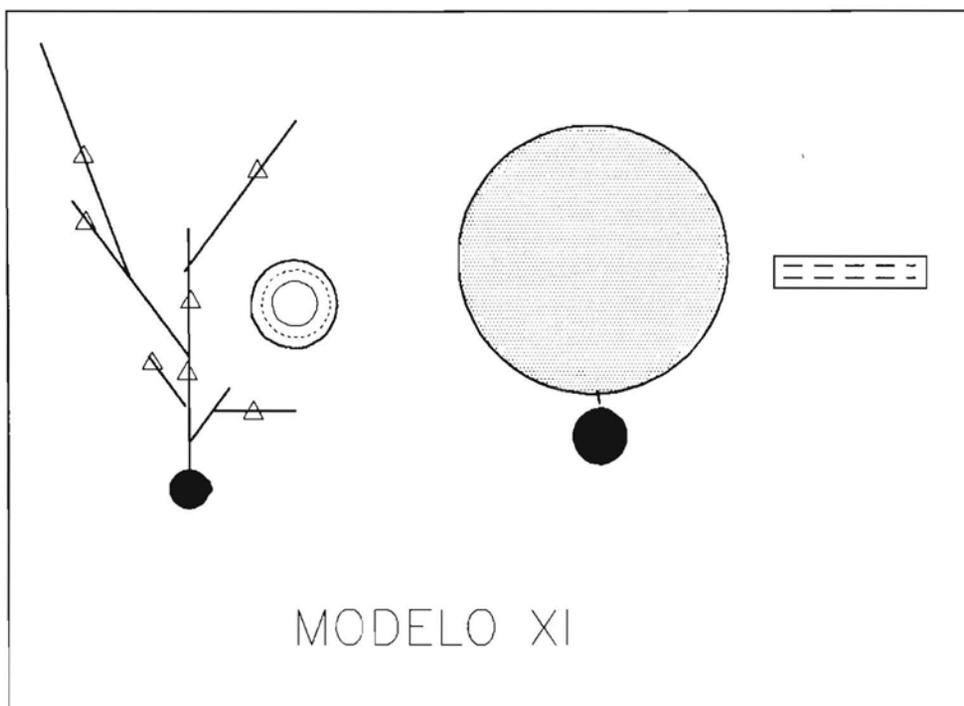


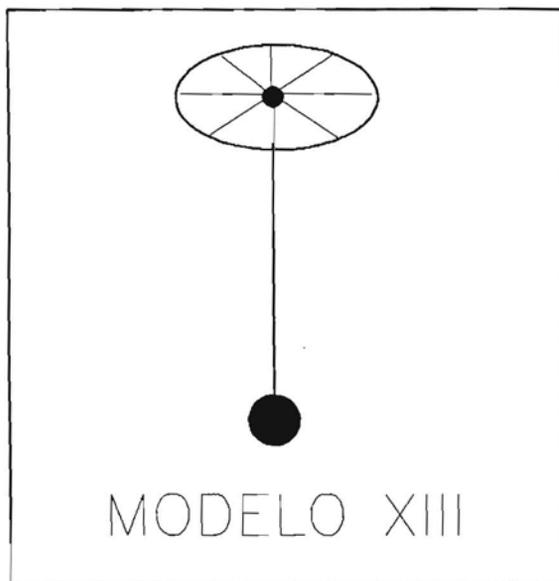
MODELO VIII





MODELO 9

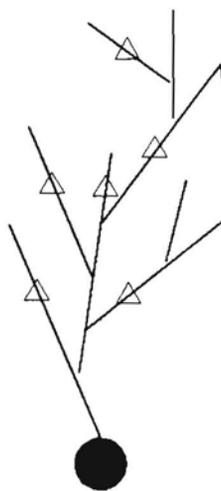
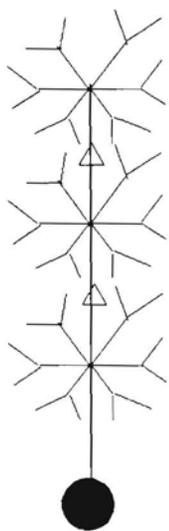




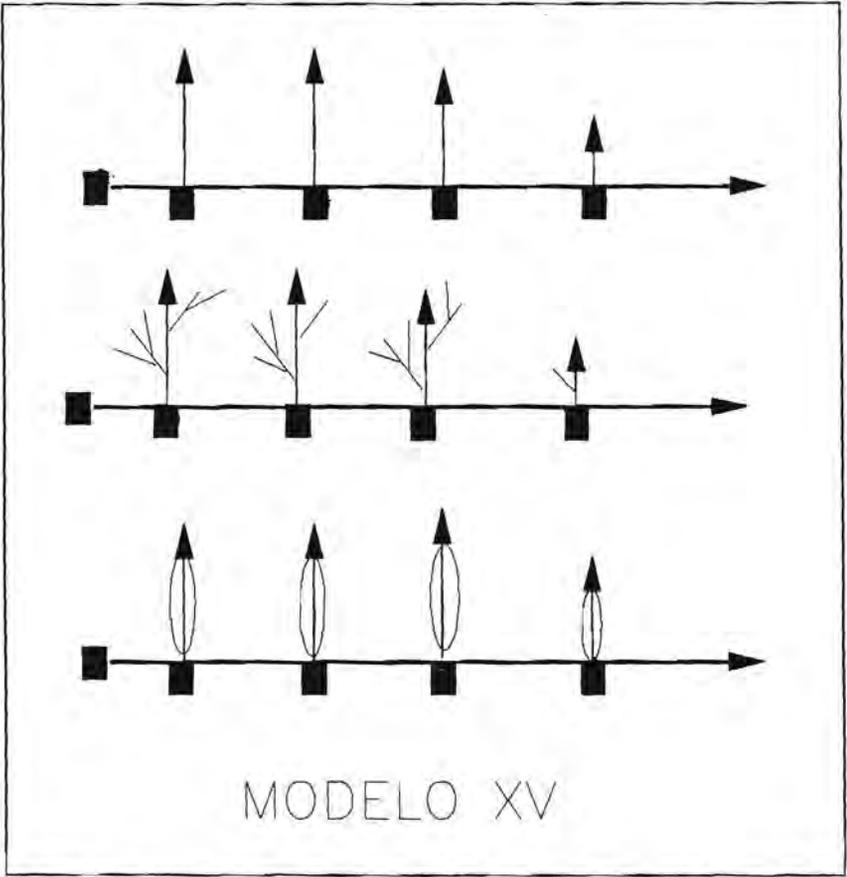
MODELO XIII



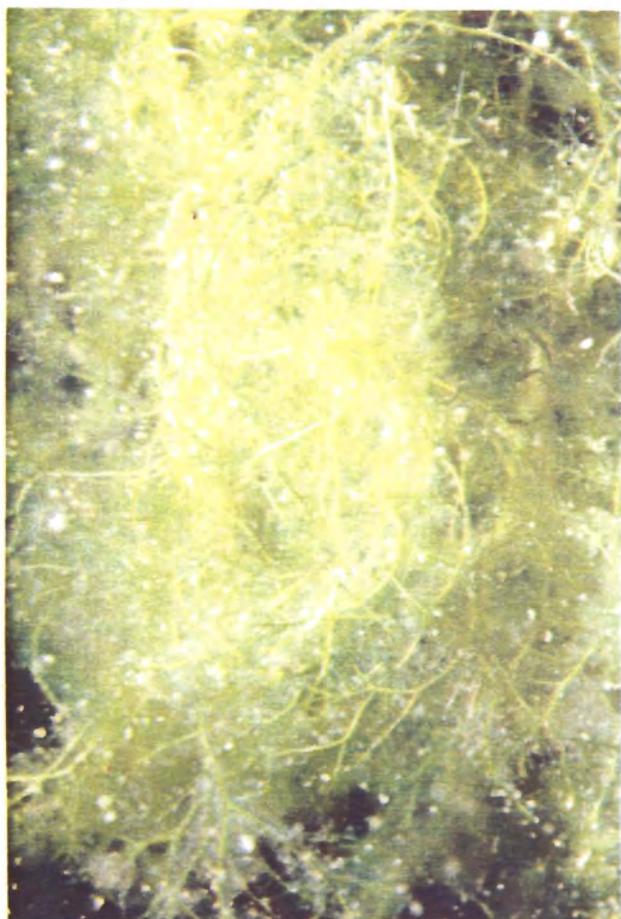
MODELO 13



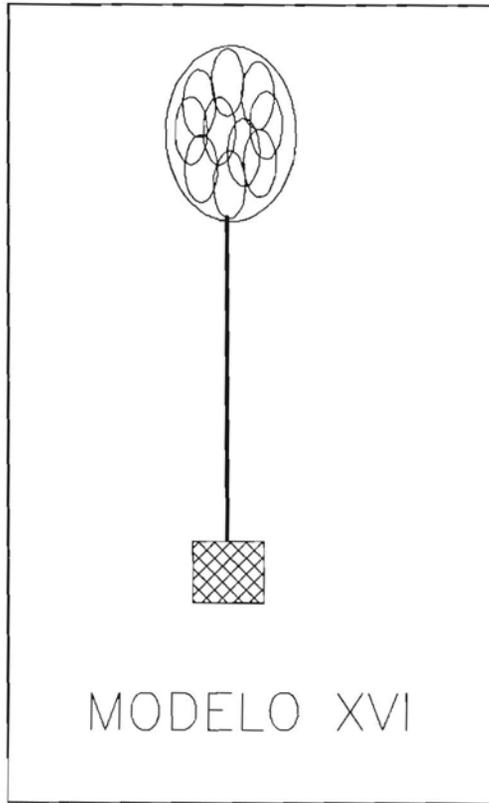
MODELO XIV



MODELO XV



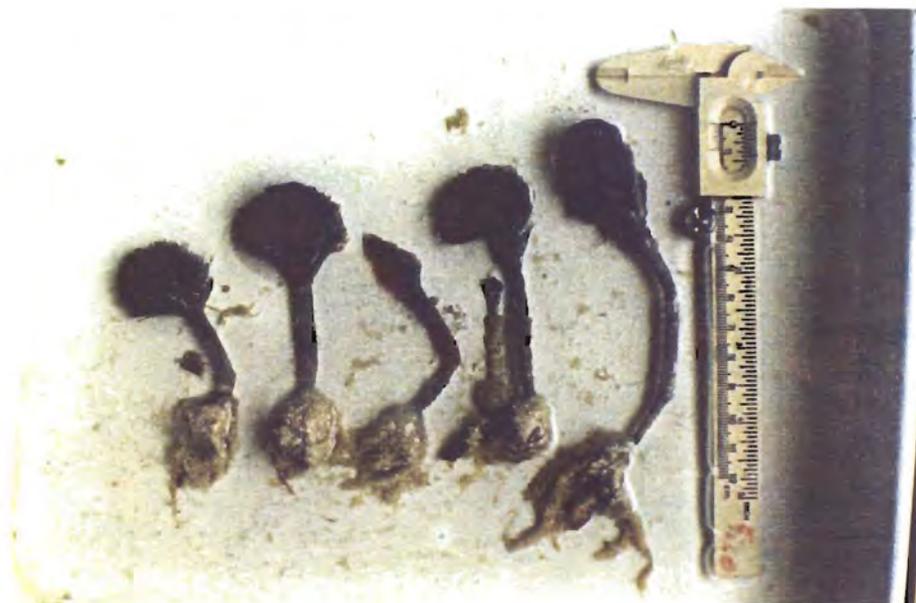
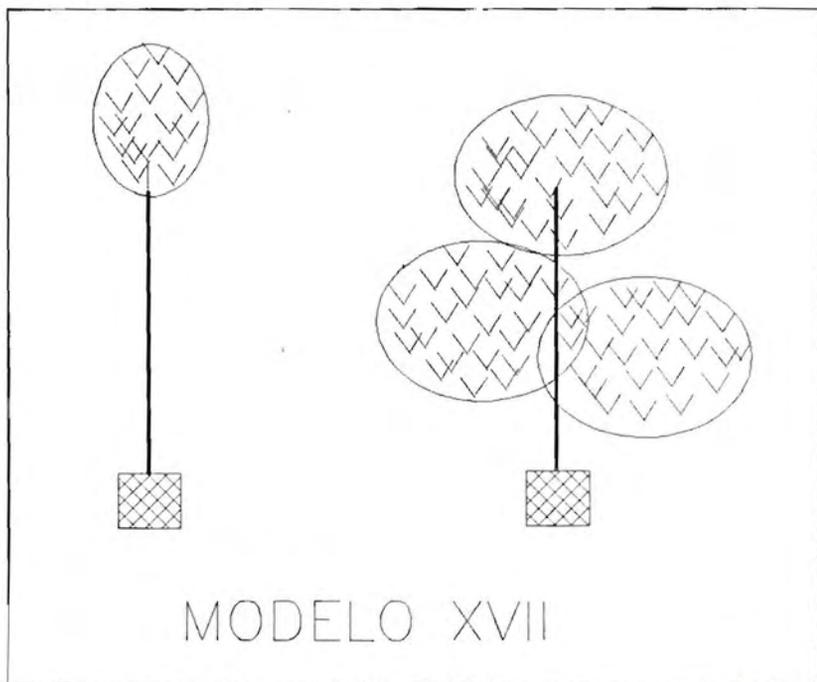
MODELO 15

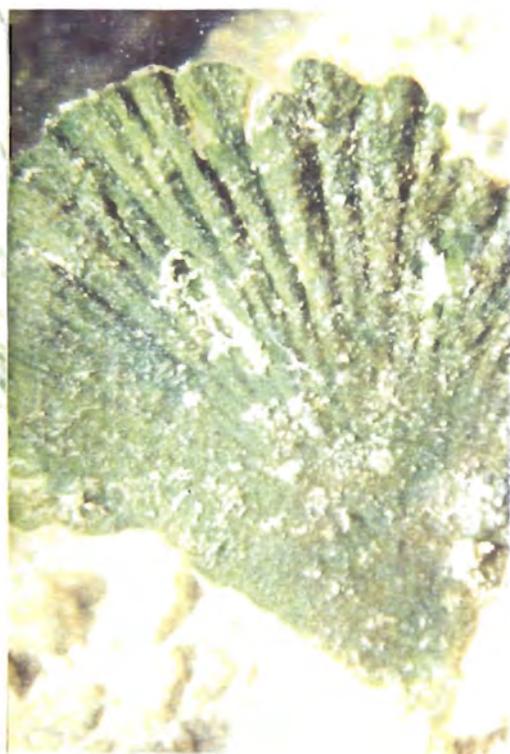


MODELO XVI



MODELO 16





MODELO 17



MODELO 18



MODELO XVIII



Cuadro 4: Lista de especies y modelos

MODELO	CHLOROPHYTA
13	<i>Acetabularia crenulata</i> Lamouroux
3	<i>Anadyomene stellata</i> (Wulfen) C. Agardh
17	<i>Avranvillea longicaulis</i> (Kuetzing) Murray & Boodle
17	<i>Avranvillea nigricans</i> Decaisne
14	<i>Batophora orestedii</i> J. Agardh
14	<i>Boodleopsis pusilla</i> (Collins) Taylor, Joly & Bernatowicz
15	<i>Caulerpa fastigiata</i> Montagne
15	<i>Caulerpa mexicana</i> Sonder ex Kuetzing
15	<i>Caulerpa sertularioides</i> (S.G. Gmelin) Howe
15	<i>Caulerpa verticillata</i> J. Agardh
1	<i>Chaetomorpha linum</i> (O.F. Mueller) Kuetzing
2	<i>Cladophora crystallina</i> (Roth) Kuetzing
2	<i>Cladophora delicatula</i> Montagne
2	<i>Cladophora expansa</i> (Mert. ex Jurgens) Kuetzing
2	<i>Cladophora montagneana</i> Kuetzing
2	<i>Cladophoropsis macromeres</i> Taylor
2	<i>Cladophoropsis membranacea</i> (C. Agardh) Boergesen
11	<i>Enteromorpha flexuosa</i> (Wulfen ex Roth) J. Agardh
11	<i>Enteromorpha prolifera</i> (O.F. Muller) J. Agardh
18	<i>Halimeda incrassata</i> (Ellis) Lamouroux
18	<i>Halimeda simulans</i> Howe
18	<i>Halimeda tuna</i> (Ellis & Solander) Lamouroux
17	<i>Penicillus capitatus</i> Lamarck
17	<i>Penicillus lamourouxii</i> Decaisne
17	<i>Penicillus pyriformis</i> A. & E..S. Gepp
16	<i>Rhipocephalus phoenix</i> (Ellis & Solander) Kuetzing
1	<i>Rhizoclonium kernerii</i> Stockmayer
1	<i>Rhizoclonium africanum</i> Kuetzing
17	<i>Udotea flabellum</i> (Ellis & Solander) Howe
17	<i>Udotea occidentalis</i> A.Gepp & E.S Gepp
1	<i>Ulothrix flacca</i> (Dillwyn) Thuret
11	<i>Ulva lactuca</i> Linnaeus
MODELO	RHODOPHYTA
9	<i>Acantophora spicifera</i> (Vahl) Boergesen
8	<i>Bostrychia scorpiodes</i> (Hudson) Montagne
8	<i>Bostrychia montagnei</i> Harvey
4	<i>Centroceras clavulatum</i> (C. Agardh) J. Montagne

Continúa cuadro 4

MODELO	RHODOPHYTA
4	<i>Ceramium byssoideum</i> Harvey
4	<i>Ceramium leptozonum</i> Howe
4	<i>Ceramium leutzelburgii</i> Schmidt
10	<i>Champia parvula</i> (C. Agardh) Harvey
9	<i>Chondria collinsiana</i> Howe
9	<i>Chondria littoralis</i> Harvey
9	<i>Chondria polyrhiza</i> Collins & Hervey
5	<i>Dasya ramosissima</i> Harvey
9	<i>Digenia simplex</i> (Wulfen) C. Agardh
5	<i>Falkenbergia hillebrandii</i> (Bornet) Falkenberg
2	<i>Griffithsia tenuis</i> C. Agardh
8	<i>Herposiphonia pecten-veneris</i> (Harvey) Falkenberg v. <i>laxa</i> Taylor
8	<i>Herposiphonia secunda</i> (C. Agardh) Falkenberg
5	<i>Heterosiphonia gibbesii</i> (Harvey) Falkenberg
5	<i>Heterosiphonia crispella</i> (C. Agardh) Wynne v. <i>laxa</i> (Boergesen) Wynne
6	<i>Hypnea cervicornis</i> J. Agardh
10	<i>Jania adhaerens</i> Lamouroux
9	<i>Laurencia chondrioides</i> Boergesen
9	<i>Laurencia gemmifera</i> Harvey
9	<i>Laurencia papillosa</i> (C. Agardh) Greville
7	<i>Polysiphonia atlantica</i> Kapraun & Norris
7	<i>Polysiphonia binneyii</i> Harvey
7	<i>Polysiphonia eastwoodae</i> Setchell & Gardner
7	<i>Polysiphonia ferulacea</i> Suhr
8	<i>Polysiphonia flaccidissima</i> Hollenberg
7	<i>Polysiphonia gorgoniae</i> Harvey
8	<i>Polysiphonia sphaerocarpa</i> Boergesen
8	<i>Polysiphonia subtilissima</i> Montagne
8	<i>Polysiphonia scopulorum</i> Harvey v. <i>villum</i> (J. Agardh) Hollenberg
4	<i>Spyridia filamentosa</i> (Wulfen) Harvey
MODELO	PHAEOPHYTA
12	<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) Lamouroux

Es importante hacer notar que la distribución de las especies del SLN no está restringida a dicho sistema. Las especies enlistadas son características de la región del Caribe y en algunos casos como las especies del género *Cladophora* tienen una distribución a lo largo del Atlántico Americano (Van den Hoek 1982).

Las especies del género *Bostrychia* tienen una distribución mundial (King y Puttock 1989). Este género es de particular interés

debido a ser el que caracteriza la flora ficológica asociada a las raíces de manglar (Post 1936, King y Puttock 1989).

En particular para México, existen varias especies del Pacífico Tropical Mexicano reportadas por González-González (1992) que se encuentran también en el Caribe Mexicano. Estas especies podrán utilizar la propuesta de los modelos ya elaborados. Por ejemplo Falkenbergia hillebrandii, Centroceras clavulatum, Spyridia filamentosa, Dictyota dichotoma, entre muchas otras.

Dentro de la flora reportada para el Pacífico Tropical Mexicano hay varias especies distintas a las del Caribe Mexicano. Dentro de este conjunto, algunas encuentran cabida dentro de los modelos propuestos, por ejemplo: Acetabularia parvula cabe en el modelo XIII, Chaetomorpha antennina en el modelo I, Polysiphonia confusa en el modelo XVIII, Ceramium equisetoides en el modelo IV, entre otras.

Por otro lado hay especies que no caben dentro de los modelos propuestos y que tendrán que ser estudiadas detenidamente para poder elaborar su modelo correspondiente. Por ejemplo las especies de los géneros de Codium, Lophosiphonia, Sargassum, Euchema, entre muchos otros, no se encuentran representadas en los modelos propuestos.

En términos mundiales, existen otros tipos de algas que no fueron presentadas en este trabajo debido a no formar parte de la flora analizada.

Para ejemplificar la amplitud de la propuesta muestro una especie de cada una de las tres divisiones de algas trabajadas, y que caben dentro de los modelos elaborados. Ulvaria oxysperma (Kuetzing) Bliding de la división Chlorophyta, cabe dentro del modelo XI. Giffordia mithchelliae (Harvey) Hamel de la división Phaeophyta, cabe en el modelo II y Erythrotrichia carnea (Dillw.) J. Agardh de la división Rhodophyta, cabe en el modelo I. Las tres especies mencionadas son cosmopolitas.

La diversidad florística algal es enorme, solamente en la división Rhodophyta se han descrito cerca de 10 000 especies (Woelkerling 1990). Elaborar una lista de las especies que caben dentro de los modelos presentes y de las que no caben es una tarea interminable. Considero que los ejemplos anteriores permiten al lector evaluar la potencialidad de la propuesta, tanto de los modelos elaborados, como del futuro uso de la guía de criterios.



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNAM

Discusión

El utilizar una técnica elaborada para organismos con cualidades fundamentales diferentes a las de los organismos en que uno está interesado, es un arma de dos filos. Por un lado es posible perderse en la búsqueda de las similitudes que permitan aplicar dicha técnica al nuevo objeto de estudio, y por el otro es posible ensanchar el conocimiento adquirido con las algas al introducir un nuevo enfoque de análisis.

En el caso del presente trabajo, considero que la aplicación de la arquitectura vegetal en el análisis de la vegetación algal abre muchas preguntas y líneas para buscar las respuestas. Preguntas tales como ¿existen limitantes ontogenéticas en las posibilidades de ocupación del espacio? ¿existe relación entre los modelos y la filogenia de las especies? ¿se pueden relacionar la interpretación morfológica con la funcional?

Por otro lado la aplicación de la arquitectura vegetal tiene que ser vista con cautela, ya que el análisis morfológico no es la explicación a la distribución de las especies sino una parte de ella. Así mismo los posibles patrones morfológicos que se encuentren en futuros estudios arquitectónicos habrá que analizarlos en el contexto algal (escala, medio en el que crecen).

El construir modelos arquitectónicos como el único objetivo de cualquier trabajo es, a mi parecer, un esfuerzo grande con poca utilidad. Es la elaboración de una escultura para exponer en grandes museos de diversidad biológica donde se describan las múltiples vías que la naturaleza ha utilizado para la construcción de plantas.

Si un modelo arquitectónico es construido con la finalidad de ser utilizado en el estudio de la ecología, o cualquier otra rama de la biología, éste puede ser un punto de referencia que permita comparar la información obtenida en campo con un patrón esperado. Una clara utilidad en la construcción de los modelos arquitectónicos es la adquisición de un conocimiento sobre la morfología y anatomía de las plantas. El conocimiento de la morfología es fundamental en la interpretación de resultados tales como la distribución de las especies, la cual puede estar limitada por aspectos morfológicos. Por ejemplo, las algas cuyas estructuras de fijación les permite ocupar fondos arenoso y permanecer erectas en la columna de agua no las encontraremos fijas a substratos duros en zona de rompiente, donde habitan algas con fuertes estructuras para fijación a rocas y talos suaves que no oponen resistencia al golpeo de las olas.

Los modelos propuestos en este trabajo son teóricos, es decir, no están basados en observaciones del crecimiento bajo experimentación o en monitoreo de campo. La utilidad de ellos es que ofrecen una estructura de clasificación basada en los patrones de construcción. En la medida en la que se hagan trabajos de campo y laboratorio los modelos serán enriquecidos con datos tales como, tasas de crecimiento, rangos en valores de ramificación, longitud de las unidades de construcción, entre otras.

La elaboración de los modelos plantearon el problema de identificar cuales eran las unidades de construcción. Como resultado del análisis morfológico, se observa que estas unidades tienen una gran diversidad, y en el caso del modelo I y II, las unidades o módulos son unicelulares. Este hecho no está contemplado en las definiciones de módulo entre los biólogos terrestres, quienes definen al módulo como una unidad multicelular. Se abre la pregunta de si las algas pueden ser caracterizadas como organismos modulares, lo que implica ampliar el concepto de modularidad. Por otro lado, se puede condicionar la existencia de modularidad a cierto nivel de organización. Partiendo de la propuesta de Hallé et al (1978) en la que un módulo es aquel que a partir de un meristemo se origina un eje de crecimiento, se puede concluir que las algas filamentosas uniseriadas cumplen con los requisitos para ser caracterizadas como plantas modulares.

El trabajo realizado en este capítulo tiene que ser ampliado a partir de la definición clara de cuál es la unidad construccional (módulo), este punto es un aspecto que no pudo ser tratado a profundidad, sin embargo como resultado de los modelos la pregunta quedo delineada.

El comparar especies con distintos modelos arquitectónicos, y que crecen en un mismo lugar, será interesante para analizar cuales son las características morfológicas que comparten y les permiten crecer y reproducirse bajo las mismas presiones ambientales.

Por otro lado el encontrar modelos que no existen en la naturaleza abrirá la posibilidad de preguntarse si existen otras alternativas biologicamente posibles para resolver el mismo tipo de problemas ambientales. Tomando en cuenta la diversidad existente entre las algas, considero que este punto será completado a lo largo de varios años de estudio y de diversas personas interesadas en el tema.

Finalmente, deseo hacer notar que los modelos algales propuestos en este trabajo difieren profundamente de los propuestos para las plantas terrestres. Esto enfatiza dos hechos, el primero, que las algas son organismos distintos a las plantas vasculares, y segundo, que una misma técnica puede ser aplicada, respetando las particularidades de cada grupo, a conjuntos distintos de organismos.

Conclusiones

Las algas pueden ser trabajadas desde un punto de vista arquitectónico, esto significa que son organismos construidos por partes recurrentes e identificables, con un plan de crecimiento que delimita la arquitectura de cada planta.

La utilidad de los modelos arquitectónicos es amplia y diversa. Por ejemplo, la construcción de modelos arquitectónicos da las bases morfológicas para el entendimiento ecológico de las simulaciones computarizadas, ofrece las unidades para el modelaje y predicción en estudios ecológicos o taxonómicos computarizados, (Bell 1984, Morelli et al. 1991).

El análisis de tipo arquitectónico de las algas es la

integración de estudios morfológicos a nivel de especie, y los modelos pueden ser interpretados como distintas estrategias biológicas de las algas.

Los modelos arquitectónicos pueden ser utilizados para entender cómo la estructura de las algas puede afectar la competencia y no únicamente cómo la competencia estructura las comunidades, esto ha sido analizado en el ambiente terrestre por Caldwell (1987), Franco (1986), De Kroon H., T. Hara & R. Kwant (1992) entre otros autores.

En los estudios que relacionan la morfología del talo y las interacciones de las algas con el medio, la arquitectura ofrecerá múltiples respuestas, o al menos líneas de búsqueda de las respuestas.

Por ejemplo, el caso de Giffordia mithchelliae es de particular importancia en el estudio de la relación entre la complejidad del habitat y la arquitectura del alga. Hall y Bell (1988) encuentran una relación entre la presencia de G. mithchelliae y la densidad de herbívoros presentes en la hojas de Thalassia testudinum. Los autores hacen mención a la importancia de la arquitectura de las algas en dicha relación.

Otro ejemplo es el estudio de Reed (1990), quien evalúa la relación denso-dependiente de algunas algas. El autor destaca el papel de la arquitectura del alga en dicha relación mostrando, por ejemplo, que una parte del talo puede afectar el paso de la luz a otras partes del talo afectando así el crecimiento de la misma.

En los estudios mencionados se hace referencia a la arquitectura como un elemento a estudiar, sin embargo, ninguno analiza el plan de crecimiento del alga.

El estudio de las interacciones biológicas utilizando los modelos como base son pues una buena herramienta que se enmarca dentro del actual desarrollo de la ficología.

Por otro lado, los modelos arquitectónicos son también un sólido marco de referencia en el trabajo taxonómico. Ofrece una referencia morfológica teórica con reglas de crecimiento y alteraciones ontogenéticas. Los estudios de variación ecológica de los modelos, muestran las variaciones poblacionales como resultado de la plasticidad de las especies en estudio, o como posibles divergencias específicas (Ezcurra *et al.* 1991).

El análisis arquitectónico es una herramienta que permite al investigador ver en las plantas unidades dinámicas con un pasado, un presente y un futuro potencial. Esta herramienta puede ser usada en trabajos ecológicos comparando la presencia de modelos en diferentes ambientes, así como la plasticidad morfológica de aquél modelo que esté presente en un amplio rango de ambientes. En estudios de comunidades es interesante analizar la coexistencia de diversos modelos que constituyen formas de crecimiento colectivo.

El estudio de la arquitectura de las algas del SLN ha abierto una serie de preguntas que deberán ser analizadas con cuidado. Por ejemplo, el caracterizar o no a las algas como organismos modulares puede abrir toda una línea de desarrollo ecológico que implique la

aplicación de las técnicas demográficas al estudio de la biología de las poblaciones algales.

Otra consecuencia es el estudio filogenético de la modularidad en las algas. Al ser un grupo diverso en sus orígenes filogenéticos, representa un caso excelente para el estudio del surgimiento y constancia de la modularidad entre las plantas.

Además de la utilidad de la guía de trabajo, y de los modelos analizados, el presente estudio ofrece la herramienta adecuada para realizar el último estudio del trabajo general.

ANEXO 1

Glosario de términos utilizados

SOBRE CONCEPTOS

Arquitectura: expresión morfológica visible del código genético de un planta en cualquier momento de su desarrollo.

Modelo arquitectónico: programa de crecimiento que determina las fases arquitectónicas sucesivas, secuencia ontogenética arquitectural.

SOBRE UNIDADES BASICAS

Filamento: hilera de células uniseriadas.

Filamentoso: talo cuyo nivel de organización es uniseriado.

Uniseriado: talo constituido por una hilera de células.

Multiseriado: talo constituido por más de una hilera de células.

Células pericentrales: Células surgidas a partir de la división longitudinal de las células centrales o axiales y que alcanzan la misma longitud de las axiales.

Células periaxiales: Células surgidas a partir de la división de las células axiales y que no alcanzan la misma longitud de las axiales.

Filamentos laterales: filamentos que crecen a partir de una célula axial y que forma ramas laterales con diferentes tipos de ramificación.

SOBRE CONSTRUCCION Y COMPLEJIDAD

Construcción simple: talo de conformación filamentososa.

Construcción avanzada: talo con diferentes grados de complejidad, adquirida por diferentes procesos: especialización a partir de laterales, o de células pericentrales, o bien por formación cenocítica o parenquimatosa.

Talo filamentososo simple: talo uniseriado ramificado o no.

Talo filamentososo anastomosado: talo uniseriado, ramificado y las ramas unidas conformando una lámina.

Especialización a partir de laterales: Engrosamiento del talo a partir de las ramas laterales, formando hileras de células periaxiales como resultado de la agregación o compactación de las laterales.

Especialización a partir de pericentrales: Engrosamiento del talo y adquisición de complejidad a partir de la división y/o crecimiento de las células pericentrales.

Talo polisifónico: talo conformado por una hilera central de células (eje axial) surgido a partir de la división transversal de una célula apical y rodeado por células pericentrales surgidas por la división longitudinal y programada de las células axiales, éstas últimas con un alargamiento semejante a la célula central.

Polisifonía evidente: en corte transversal se observa claramente una célula central rodeada por células pericentrales.

Polisifonía enmascarada: talo de origen polisifónico donde las células pericentrales se dividen y/o ramifican de tal manera que el patrón polisifónico queda oscurecido y el talo adopta una construcción donde se observan en corte transversal muchas células conformando una médula que da cuerpo al talo.

Talo parenquimatoso: talo resultado de la división de células en varias direcciones formando un cuerpo con varias capas celulares y sin un eje claramente definido.

Talo pseudoparenquimatoso: talo resultado de la unión de filamentos por anastomosis, agregación de laterales o fuerte entrecruzamiento formando un cuerpo con varias capas celulares.

Talo cenocítico: talo multinucleado y sin septos celulares.

SOBRE CRECIMIENTO

Monoaxial: crece a partir de un filamento axial, se distingue una célula apical.

Multiaxial: crece a partir de varios filamentos axiales, se distingue zona de crecimiento con muchas células apicales.

Apical: zona de crecimiento localizada en la punta del talo o de las ramas indeterminadas y determinadas.

Intercalar: zona de crecimiento localizada en uno o varios lugares entre el ápice y la base del talo.

Difuso: zona de crecimiento no localizada de manera definida.

Basal: zona de crecimiento localizada en la base del talo

Simpodial: crecimiento en el cual se pierde el eje principal. Crecimiento de un nuevo eje a partir de la célula subapical, y por lo tanto la célula apical pierde su dominancia.

Monopodial: crecimiento en el cuál se mantiene una dominancia de la célula apical y el eje principal no se pierde.

Aclonal: crecimiento en el cuál se distingue claramente un individuo, el cuál puede o no ser modular pero no se divide en varias unidades vegetativas.

Clonal: es la formación de varias unidades vegetativas semejantes y de composición genética idéntica y en conexión o no con el individuo inicial.

Clonalidad optativa: Planta que dependiendo de las condiciones ambientales en las que se encuentre puede adquirir un crecimiento clonal, a partir de la curvatura de ramas las cuales pasan a ser un eje postrado indeterminado originando otra unidad vegetativa igual al individuo inicial.

Construcción modular: talo con unidades (módulos) morfológicamente equivalentes y que se repiten indefinidamente.

SOBRE ELEMENTOS DE RELACION AL SUBSTRATO

Orientación plagiotrópica: talo en posición paralela al substrato, ejes postrados.

Orientación ortotrópica: talo en posición perpendicular al

substrato, ejes erectos.

Heterótrico: talo con eje postrado y ramas erectas

Heterotálico: eje postrado con forma diferente del (los) eje (s) erecto (s).

Homotálico: eje postrado y erecto con la misma forma.

Prolongación celular rizoidal: modificación de la célula basal en prolongación (es) con función de fijación al substrato.

Filamento rizoidal: filamento que surge de la división de una célula basal o terminal y forma una hilera de células con función de fijación al substrato.

Disco basal: organización de prolongación (es) celular (es) rizoidal (es) o filamento (s) rizoidal (es) en un disco basal cuya función es fijarse fuertemente al substrato.

Háptera: estructura de fijación al substrato en forma de dedos que "abrazan" el substrato, constituido por prolongación (es) celular (es) rizoidal (es) o filamento (s) rizoidal (es).

SOBRE RAMIFICACION

Simpodial: ramificación donde se pierde la definición del eje principal. Aunque el crecimiento sea monopodial, la ramificación puede ser abierta, bifurcada o dicotómica dando como resultado un talo sin un eje principal definido.

Monopodial: talo con un eje principal permanente y definido.

Prolepsis: desarrollo discontinuo de una lateral, implica un período de reposo de la célula apical mientras se da un desarrollo de la lateral. (preformación)

Silepsis: desarrollo continuo de una lateral, no hay período de reposos en la apical mientras crece la lateral. (neoformación)

Ramificación rítmica: se forman ramas de manera rítmica a intervalos definidos, sin reposo del crecimiento del eje principal mientras se forman las ramas (silepsis).

Ramificación episódica: hay un ramificación alternada con períodos de reposo, con lo que se observa el crecimiento de la rama y detenimiento del eje principal (prolepsis),

el crecimiento sigue un patrón definido.

Ramificación difusa: sin un patrón determinado

Grado de ramificación: número de laterales a partir del eje principal y laterales sucesivas, en arquitectura interesa la ramificación visible no la absoluta.

IV ANALISIS FISIONOMICO-ARQUITECTONICO

DE LAS ALGAS DEL SLN

Resumen

Se hizo un estudio fisionómico desde un punto de vista arquitectónico en las algas del SLN. Se describe un total de 12 formas de crecimiento colectivo. Las formas de crecimiento colectivo son analizadas a partir de sus componentes estructurales (especies) y de sus rasgos externos (fisionomía).

Las 52 especies recolectadas fueron trabajadas como modelos arquitectónicos. Se encontró una relación significativa entre algunos modelos y las formas de crecimiento colectivo.

Se encontró una relación significativa entre la distribución espacial de las formas de crecimiento colectivo y los principales ambientes -raíces de manglar y bajos arenosos- del SLN.

Se concluye que los ambientes pueden ser caracterizados por la presencia-ausencia de las formas de crecimiento colectivo y se propone que dichas formas pueden ser utilizadas como unidades cuantificables en estudios ecológicos de análisis vegetacional.

Introducción

Los estudios ecológicos en algas enfocados al análisis de vegetación son pocos y se diferencian dos tendencias principales: los numéricos multivariados como Rusell (1980), Coppejans (1980), Polderman (1980), Tittley (1980); y los que siguen la escuela europea/continental sobre tipos de vegetación como los de Hoek Van Den (1972), y Boudouresque (1971), éste último incluye aspectos numéricos.

Otros estudios son los relacionados a las clasificaciones partiendo de formas de vida Feldamnn (1937, 1966), y Chapman y Chapman (1971), o con base en las formas de crecimiento Round (1981), así como trabajos donde el énfasis está en la forma del talo (Norton *et al.* 1980, 1981, 1983, Neushul 1972, Taylor & Hay 1984), desde otro punto de vista, están los estudios basados en análisis biomecánicos o biogeométricos, (Koehl y Wainwright 1977, Koehl 1986, Hay 1986).

Como se mencionó en la introducción general de este trabajo, existe un problema de escala y definición de las descripciones fisionómicas de las formas colectivas de crecimiento. Sin embargo la utilización de términos como césped o aglutinado es muy generalizado entre los ficólogos. Este uso indiscriminado ha generado una confusión que se pretende disminuir a través de la sistematización de las FCC.

Por otro lado las formas de crecimiento individuales son vistas como el resultado de procesos ecofisiológicos de las plantas (tanto históricos como circunstanciales), es decir, de la relación planta-ambiente (Goebel 1900). Uno de los aspectos más bondadosos y conspicuos en las formas de las plantas, es la convergencia en formas funcionales/estructurales (Box 1981). Estas convergencias pueden ser utilizadas para elaborar una descripción fisionómica que conlleve a una explicación ecológica de dicha flora.

Partiendo de la idea de que la forma de crecimiento ofrece a la vista los componentes básicos estructurales de la vegetación (Box 1981), es razonable caracterizar dichos componentes y sistematizarlos con la finalidad de describir y explicar la estructura vegetacional de determinado ambiente.

La forma de crecimiento es sin embargo un concepto estático, describe un momento de la planta en términos morfológicos. Hallé et al. (1978), hacen una interesante propuesta con el concepto de modelo arquitectónico, el plan de crecimiento y las diferentes fases y alteraciones de la planta a lo largo de su ontogenia. La aplicación de estas ideas en algas se discute en el capítulo 2 de los resultados.

En el presente trabajo se hace una descripción y análisis de las FCC a partir de modelos arquitectónicos específicos. Se relaciona la distribución de las FCC con las condiciones ambientales generales.

Metodología

Con base en los resultados obtenidos en el estudio de la distribución espacial de la ficoflora se seleccionaron seis estaciones representativas de los ambientes analizados. Tres en zona de bajos arenosos y tres en zona de manglares.

En abril de 1991, se recolectaron en cada estación triplicados de las formas de crecimiento colectivo presentes. Los triplicados se recolectaron con la finalidad de conocer la variación en composición y poder probar la existencia de estas formas de crecimiento colectivo como unidades caracterizables a partir de la flora y de la forma externa.

El material recolectado se preservó en formaldehído a una concentración del 4% y se encuentra depositado en el herbario de la Facultad de Ciencias-UNAM (FCME). Se revisó un total de 80 muestras.

Se hizo una descripción de cada FCC a partir de los rasgos externos y posteriormente se relacionó cada FCC con los modelos arquitectónicos asociados a cada una ellas.

Se hizo una tabla de contingencia con las 12 FCC descritas y el ambiente trabajado (raíces de manglar y fondos arenosos), a dicha tabla se le aplicó un análisis de X^2 para conocer si existe una relación entre las FCC y los ambientes. Debido a que el tamaño de la muestra era pequeña para la X^2 , se hizo un ajuste de los residuales.

Se formó una matriz de 52 especies por 80 muestras con datos

de presencia-ausencia. A la matriz 52 X 80 se le aplicó un análisis de componentes principales (ACP) para obtener la variación de la flora traducida a vectores. Se utilizó un análisis de varianza para evaluar la significancia de la organización de la flora en FCC. El primer eje del ACP fue la variable dependiente y las 12 FCC como el modelo o variable independiente.

Del total de muestras (80) y especies (52), se formó una tabla de contingencia donde cada muestra se trabajó como una FCC (total 12 FCC) y las 52 especies como modelos arquitectónicos (total 16 modelos arquitectónicos). La presencia de cada especie se sumó para obtener la frecuencia de cada modelo en cada FCC.

Finalmente a la tabla de contingencia 12 X 16 se le aplicó un análisis de X^2 para conocer la posible relación entre los modelos y las FCC.

Resultados

Se identificó un total de 52 especies, distribuidas en las siguientes divisiones: (19) Chlorophyta, (32) Rhodophyta, (1) Phaeophyta.

Las especies reportadas son típicas de una región caribeña (Díaz-Pieferrer 1969, Littler *et al.* 1990), y dos de ellas, Bostrychia scorpiodes y B. montagnei son especies características de manglares, (King 1990).

Se encontró un total de 12 FCC. Las FCC se describen a partir de sus rasgos externos y son utilizadas como la propuesta a analizar. En la descripción se incluye la información sobre cuales modelos se encontraron asociadas a dichas FCC.

En el cuadro 5 se muestran las especies identificadas, el modelo correspondiente y el ambiente y FCC en que fueron encontradas. En el cuadro 6 se muestra el modelo y la FCC en la que estuvo presente cada especie.

DESCRIPCION DE LAS FCC

1 CRECIMIENTO ERECTO RAMIFICADO (ER)

Crecimientos erectos y puntuales de algas donde el individuo es siempre identificable a partir de un disco basal. Semejantes a los arbustos, la ramificación puede ser pobre o profusa y los ejes y ramas son siempre visibles. Por encima de éstos talos, otras algas pueden enredarse o crecer muy cercanamente a otro ER entrelazando las ramas. También se encuentran varias epifitas creciendo sobre ellos. Los modelos arquitectónicos asociados son IV, VI y IX. Con dependencia en los modelos y especies asociados la forma de crecimiento colectiva puede ser flácida o rígida, pequeña o evidente a simple vista. Se encontraron de 1 a 17 cm de alto. Presentes en fondos arenosos y raíces de manglar.

2 CRECIMIENTO COLGANTE, FLACCIDO Y LARGO (CFL)

Conjuntos de largos talos fijos a las raíces de manglar, flotan y se extienden como largas cabelleras en el agua, el

individuo se pierde y únicamente el conjunto de especies se puede apreciar. Los talos son muy suaves, ramificados y elásticos. Fijos por prolongaciones celulares o discos basales. Los modelos arquitectónicos asociados (aunque con un peso bajo) son el I el IV y el VII. En dependencia con los modelos y las especies asociadas, se encontraron de 4 a 20 cm de alto. Presentes en raíces de manglar.

3 CRECIMIENTO COLGANTE, FLACCIDO Y CORTO (CFC)

Conjunto de talos cortos fijos a las raíces de manglar, crecimiento semejante al CFL, el tamaño del conjunto de talos es menor al encontrado en los modelos del CFL, más fino, como cortos cabellos ramificados. Fijos por prolongaciones celulares o disco basal. Cubren las raíces de manglar como anillos a lo largo del perímetro de la raíz, o en algunos casos en hojas de pastos (*Thalassia testudinum*), son crecimientos con formas muy regulares. El modelo arquitectónico asociado es el VIII. En dependencia con las especies y la densidad del crecimiento, se han encontrado de 3 a 4 cm de alto. Presentes en raíces de manglar y hojas de pastos en fondos arenosos.

4 CRECIMIENTO FLACCIDO, CORTO Y UNIFORME (FCU)

Conjunto de talos muy finos y ramificados, semejantes al crecimiento del algodón, suaves como esferas regulares. En general fijos al sustrato por prolongaciones celulares, crecen en los extremos de las raíces de manglar. Los modelos arquitectónicos asociados son el V y el VII. El tamaño es regular, se reportan de 2 a 3 cm de alto. Presentes en raíces de manglar.

5 CRECIMIENTO POSTRADO HETEROTALICO (PH)

Forma de crecimiento colectiva mono-específica, talo postrado, con crecimiento clonal, fijación al sustrato por prolongaciones celulares, cubren áreas relativamente pequeñas de las raíces de manglar en crecimientos cerrados y densos o por estolones extendidos con baja densidad pero en amplias áreas de fondos arenosos. Semejantes a carpetas con partes erectas cortas o altas. Los modelos arquitectónicos asociados es el XV. La densidad y el tamaño están en dependencia con las especies así como con la estrategia de colonización. Se reportan de 0.5 a 3 cm de alto. Presentes en raíces de manglar y fondos arenosos.

6 CRECIMIENTO POSTRADO HETEROTALICO POLIESPECIFICO (CPH)

Crecimiento continuo y gregario que cubre las raíces de manglares, semejantes a carpetas o pastos. Es un crecimiento multiespecífico de algas heterotáticas, con ejes postrados y una parte erecta laminar o ramificada, fijas al sustrato por prolongaciones celulares. Los modelos arquitectónicos asociados son el I y el XV. En dependencia con la especie pueden ser crecimientos cerrados, cortos y densos, reportados de 1 a 2 cm de alto, o crecimientos extendidos, largos y altos, reportados de 2 a 5 cm de alto. Presentes en raíces de manglar y fondos arenosos.

7 CRECIMIENTO MASIFICADO (M)

Es un colectivo amorfo de especies entrelazadas. Pueden ser flotantes, rodar en el fondo o acumularse en zonas someras o sobre crecimientos de pastos marinos. Se originan por el desprendimiento de las especies de su substrato original y se van entrelazando con otras especies. Varias epífitas crecen sobre éstas especies desprendidas. No existe una relación significativa con ninguno de los modelos arquitectónicos, pero existe una suave relación con los modelos V, VI, VII, X, y una relación negativa con los modelos XIII, XIV y XV. El modelo IX, aunque presente en esta FCC, no tuvo un fuerte peso en la X^2 . El tamaño es muy variable, así como la textura, color, composición florística. Pueden ser finas, compactas y pequeñas, o laxas, rugosas y en grandes cantidades. Presentes en fondos arenosos y en zonas cercanas a las raíces de manglares acumuladas por efectos de vientos o corrientes.

8 CRECIMIENTO ERECTO (Ec)

Conjunto de talos con crecimiento erecto. Es posible distinguir varias capas o niveles en la altura del crecimiento, dadas por las alturas de las distintas especies. Crecen en parches cubriendo distintos substratos duros. Pueden ser crecimientos muy cerrados, en particular en aquellos que son monoespecíficos, o más abiertos y con varias capas o niveles cuando más especies están presentes. Los modelos arquitectónicos asociados son II, XIII y XIV. El modelo IX, aunque presente en esta FCC, no tuvo un fuerte peso en la X^2 . Con dependencia en las especies, se reportan de 3 a 9 cm de alto. Presentes en raíces de manglar, conchas viejas, desechos artificiales.

9 CRECIMIENTO ERECTO ACETABULADO (EA)

Talos con un estípote fino, alto y un capítulo acetabulado (umbiliforme) abierta apical. Fijos al substrato por prolongaciones celulares que se entierran en la arena o se adhieren a algún substrato duro. En general crecen en densas poblaciones formando parches, se pueden encontrar algunas solitarias en raíces de manglar. Los modelos asociados son el X y el XIII. Con dependencia en el tamaño, edad y ambiente, se reportan de 3 a 9 cm de alto. Presentes en fondos arenosos.

10 CRECIMIENTO ERECTO PENICILADO (EP)

Talo calcificado con un estípote rígido y un capítulo en forma de brocha o llama. Fijos al substrato por prolongaciones celulares que se entierran en arena. Crecen en parches de baja densidad, en general en pequeños grupos pero se encuentran algunos solitarios. Los modelos asociados son XVI y XVII. Con dependencia de la especie y edad se reportan de 2 a 10 cm de alto. Presentes en fondos arenosos.

11 CRECIMIENTO ERECTO SEGMENTADO RAMIFICADO (ESR)

Talo calcificado con segmentos articulados, planos y con apariencia de cladodios. Fijos al sustrato por un sistema de rizomas de dos tipos, aquellos que se entierran en arena y aquellos que pueden adherirse a un sustrato suave. Crecen en parches de baja densidad, en general en grupos pero se pueden encontrar solitarios. El modelo arquitectónico asociado es el XVIII. Con dependencia en la especie y la edad se reportan de 3 a 20 cm de alto. Presentes en fondos arenosos.

12 CRECIMIENTO ERECTO FLABELADO (EF)

Talo con un estípote rígido, no ramificado y una lámina apical en forma de abanico. Fijo al sustrato por un sistema de rizomas que puede anclarse a sustratos suaves o enterrarse en arena. Algunas especies están calcificadas otras no. Crecen en parches de baja densidad, en general en pequeños grupos cerrados donde se entrelazan los rizomas, es posible encontrar ejemplares solitarios. El modelo arquitectónico asociado es el XVII. Con dependencia en las especies y la edad, se reportan de 3 a 8 cm de alto. Presentes en fondos arenosos.

Resultados de los análisis estadísticos

Como resultado de la aplicación del ACP a la matriz de 52 especies X 80 muestras, se obtuvo un total de 5 ejes y el primero explicó el 44 % de la variación encontrada. Los otros ejes explicaron el 30.64 % el eje 2, el 28.59% el eje 3, el 19.14 % el eje 4 y el 16.07 % el eje 5. Se seleccionó el eje 1 debido a ser el que reúne la mayor explicación de la varianza y nos ofreció la información requerida.

Al eje 1, vector que explica el máximo de varianza encontrado entre las muestras, se le aplicó un análisis de varianza contra las 12 FCC propuestas, se obtuvo una $F = (11, 69) 4.44 P = 0.0000$. Se concluye que la variación de la flora puede ser explicada por un modelo de 12 formas de crecimiento colectivo y el resultado es estadísticamente significativo.

De las 52 especies y 80 muestras, se construyó una tabla de contingencia con 16 modelos específicos y 12 formas de crecimiento colectivo. Se aplicó un análisis de X^2 para conocer la relación entre los modelos arquitecturales y las formas de crecimiento colectivo. Se obtuvo un valor de 446.1354 (gl 11x15) con $P = 0.000$, se concluye que los modelos están asociados a las FCC.

El cuadro 7 muestra el resultado donde es posible observar qué modelo tiene una fuerte asociación con cuál FCC. A pesar de que pueden haber varios modelos presentes en cada FCC, existe un modelo en particular que mantiene una relación más fuerte; cada FCC puede por lo tanto ser caracterizado por un modelo particular. Por ejemplo la FCC está caracterizada por los modelos V y VII, ambos son talos muy pequeños, finos y ramificados; y la forma de crecimiento colectiva 11 (ESR) por el modelo XVIII, el cuál es un crecimiento individual.

Cuadro 5. Especies encontradas en el SLN, y el número con el que se trabajaron en el resto de análisis.

NUMERO	ESPECIES
1	<i>Acantophora spicifera</i> (Vahl) Boergesen
2	<i>Acetabularia crenulata</i> Lamouroux
3	<i>Anadyomene stellata</i> (Wulfen) C. Agardh
4	<i>Falkenbergia hillebrandii</i> (Bornet) Falkenberg
5	<i>Batophora oerstedii</i> J. Agardh
6	<i>Boodleopsis pusilla</i> (Collins) W.Taylor, Joly & Bernatowicz
7	<i>Bostrychia scorpiodes</i> (Hudson) Montagne
8	<i>Bostrychia montagnei</i> Harvey
9	<i>Caulerpa fastigiata</i> Montagne
10	<i>Caulerpa sertularioides</i> (S.G. Gmelin) Howe
11	<i>Caulerpa verticillata</i> J. Agardh
12	<i>Centroceras clavulatum</i> (C. Agardh) J. Montagne
13	<i>Ceramium flaccidum</i> (Kuetzing) Ardissonne
14	<i>Ceramium leptozonum</i> Howe
15	<i>Ceramium leutzelburgii</i> Schmidt
16	<i>Champia parvula</i> (C. Agardh) Harvey
17	<i>Chondria collinsiana</i> Howe
18	<i>Chondria littoralis</i> Harvey
19	<i>Chondria polyrhiza</i> Collins & Harvey
20	<i>Cladophora crystallina</i> (Roth) Kuetzing
21	<i>Cladophora delicatula</i> Montagne
22	<i>Cladophora expansa</i> (Mert. ex Jurgens) Kuetzing
23	<i>Cladophora montagneana</i> Kuetzing
24	<i>Cladophoropsis macromeres</i> Taylor
25	<i>Cladophoropsis membranacea</i> (C. Agardh) Boergesen
26	<i>Dasya rigidula</i> (Kuetzing) Ardissonne
27	<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) Lamouroux
28	<i>Griffithsia tenuis</i> C. Agardh
29	<i>Herposiphonia pecten-veneris</i> (Harvey) Falkenberg v. <i>laxa</i> Taylor
30	<i>Herposiphonia secunda</i> (C. Agardh) Falkenberg
31	<i>Heterosiphonia crispella</i> (C. Agardh) Wynne v. <i>laxa</i> (Boergesen) Wynne
32	<i>Halimeda incrassata</i> (Ellis) Lamouroux
33	<i>Hypnea cervicornis</i> J. Agardh
34	<i>Jania adhaerens</i> Lamouroux
35	<i>Laurencia chondrioides</i> Boergesen
36	<i>Laurencia gemmifera</i> Harvey
37	<i>Laurencia papillosa</i> (C. Agardh) Greville
38	<i>Penicillus lamourouxii</i> Decaisne
39	<i>Penicillus pyriformis</i> A. & E.S. Gepp
40	<i>Polysiphonia atlantica</i> Kapraun & Norris
41	<i>Polysiphonia binneyii</i> Harvey
42	<i>Polysiphonia eastwoodae</i> Setchell & Gardner

Continúa cuadro 5

NUMERO	ESPECIES
43	<i>Polysiphonia ferulacea</i> Suhr ex J. Agardh
44	<i>Polysiphonia flaccidissima</i> Hollenberg
45	<i>Polysiphonia gorgoniae</i> Harvey
46	<i>Polysiphonia sphaerocarpa</i> Boergesen
47	<i>Polysiphonia subtilissima</i> Montagne
48	<i>Polysiphonia scopulorum</i> Harvey v. <i>villum</i> (J. Agardh) Hollenberg
49	<i>Rhizoclonium kernerii</i> Stockmayer
50	<i>Spyridia filamentosa</i> (Wulfen) Harvey
51	<i>Udotea flabellum</i> (Ellis & Solander) Howe
52	<i>Udotea occidentalis</i> A. Gepp & E. S. Gepp

Cuadro 6: Especie por número, modelo arquitectónico correspondiente a cada especie, FCC en que estuvo presente y ambiente en que fue recolectada.

ESPECIE #	MODELO #	FORMA DE CRECIMIENTO COLECTIVA												AMBIENTE	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	M	B
1	9	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1
2	13	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1
3	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
4	5	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1
5	14	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1
6	14	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
7	8	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
8	8	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
9	15	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
10	15	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
11	15	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1
12	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
13	4	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1
14	4	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
15	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
16	10	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
17	9	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
18	9	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
19	9	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
20	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
21	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0
22	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
23	2	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1
24	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
25	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
26	5	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0

Continúa cuadro 6

ESPECIE	MODELO	FORMA DE CRECIMIENTO COLECTIVA												AMBIENTE			
		#	#	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	M	B
27	12	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1
28	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
29	8	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1
30	8	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
31	5	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
32	18	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0
33	6	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1
34	10	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1
35	9	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
36	9	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1
37	9	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1
38	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
39	17	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
40	7	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
41	7	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
42	7	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
43	7	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
44	8	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1
45	7	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
46	8	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
47	8	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
48	8	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
49	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
50	4	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1
51	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
52	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1

Este cuadro muestra claramente como cada especie participa en más de una FCC, y se puede encontrar en los dos ambientes principales del SLN.

Cuadro 7. Resultado de la X^2 aplicada a los modelos contra un total de 12 FCC. Los valores se representan de la siguiente manera: - = de -2 a -4, + = de 2 a 4, ++ = de 4.1 a 6, +++ = 6.1 a 8 y ++++ = > 8.1. Los valores entre -2 y +2 no están representados.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1												
2								+				
3												
4	+											
5				+								
6	+											
7			-	+								
8			++							+		
9	+											
10									+			
12												
13								+	+			
14								+				
15					+++	+						
17										++		
18											++++	++

En este cuadro se observa que la FCC 2 no tiene ningún modelo que la caracteriza, sin embargo al analizar el tipo de especies que se presentaron vemos que la mayoría son filamentosas de talos suaves y ninguna de las especies tiene un peso particular en la FCC. De la misma manera la FCC 7 no presentó ningún modelo particular con el cual se pueda asociar dicha forma. En cuanto al resto de formas de crecimiento colectivo existe al menos un modelo que la caracteriza.

Queda evidenciado que existe una relación significativa entre algunos modelos y ciertas formas de crecimiento colectivo. Tenemos ahora las herramientas para construir los modelos fisionómicos teóricos a partir de los modelos específicos y de los rasgos externos de cada forma de crecimiento colectiva.

Para conocer los detalles sobre los modelos arquitectónicos de las especies que se mencionan en las forma de crecimiento colectiva se recomienda ver el Capítulo 2 de resultados.

Análisis espacial de las FCC

Después de la caracterización de las FCC se pasó a buscar la relación de estas con el ambiente. De la X^2 aplicada a la tabla de contingencia de 12 FCC por 2 ambientes (manglar y fondo arenoso), se obtuvo un valor de 34.9 (gl 11X1) y $P= 0.001$. Concluyo que las FCC tienen una fuerte relación con el ambiente. En el cuadro 8 se presentan los resultados y es posible observar cual FCC está asociada con cuál ambiente. Por ejemplo las FCC 9, 10, 11, y 12, a pesar de no tener una relación muy fuerte con los fondos arenosos, tienen una fuerte relación negativa con los manglares; las FCC 4,

5 y 6, tienen una relación negativa con los fondos arenosos, y en este caso la 5 y 6 tienen una fuerte relación positiva con las raíces de manglar. El resto de las FCC son neutrales, pueden estar presentes tanto en bajos como en raíces, no son indicativas de ningún ambiente.

Cuadro 8. Muestra los resultados del análisis de ajuste de residuales de la X^2 aplicado a las FCC contra los dos ambientes del SLN -manglares y bajos- FCC = Forma de crecimiento colectiva.

FCC	MANGLE	BAJO
1	0.754	-0.75
2	1.109	-1.43
3	0.523	-1.75
4	1.589	-2.05
5	1.972	-2.54
6	2.466	-3.18
7	0	-1.19
8	-0.22	-1.54
9	-2.27	1.059
10	-2.27	1.059
11	-3.28	1.528
12	-2.27	1.059

A pesar de que más de una forma de crecimiento colectiva está presente en cada ambiente, existen algunas que tienen una relación más fuerte que otras. Se concluye que distintos ambiente pueden presentar formas de crecimiento colectivo comunes, pero que existen formas de crecimiento colectivo que son características de cada uno. Por ejemplo, el crecimiento erecto calcificado en los fondos arenosos y los colgantes cortos o largos en las raíces de manglar.

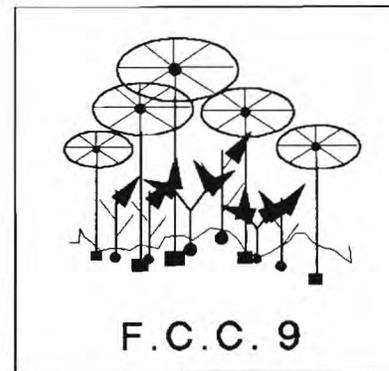
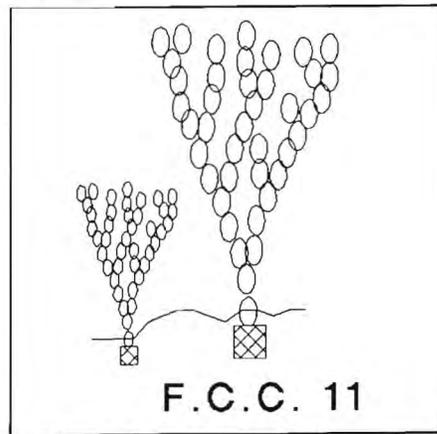
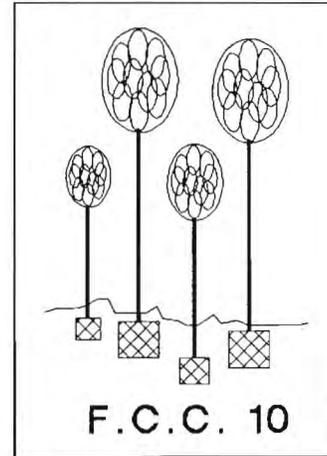
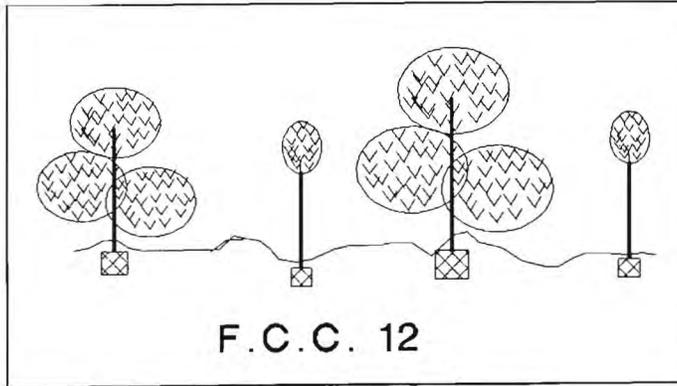
Los esquemas que describen las formas de crecimiento colectivo son un modelo descriptivo basado en los componentes estructurales y esquematizan el aspecto externo (fisionomía) de las algas presentes en el SLN en dos ambientes (manglares y bajos).

Se muestran algunos de ellos para ejemplificar la forma en que se observa en la naturaleza, y la forma en que se representa esquemáticamente.

Al igual que con los modelos arquitectónicos, las descripciones de las FCC del SLN pueden encontrar representación en otras partes del mundo. La diferencia radica en que las descripciones requieren de un conocimiento de la flora de cada zona estudiada.

La forma de llevar el concepto a un nivel que trascienda lo local requiere de utilizar los modelos arquitectónicos. Al representar a la flora, encontrada en distintas regiones, en forma de modelos arquitectónicos se pasa a trabajar con conceptos que nos lleven a la elaboración de tipos FCC.

F.C.C. CARACTERISTICAS DE ZONAS DE BAJOS





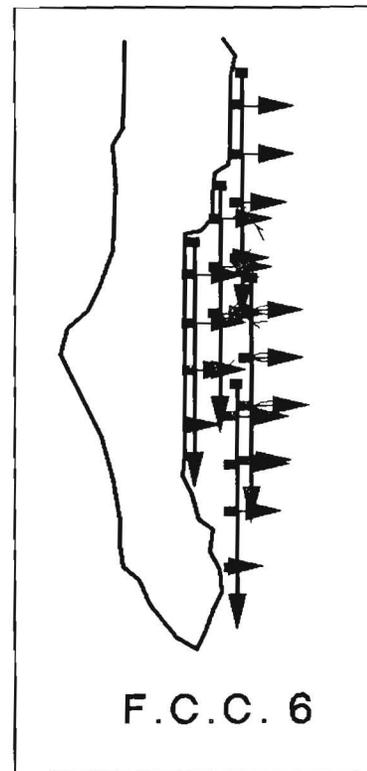
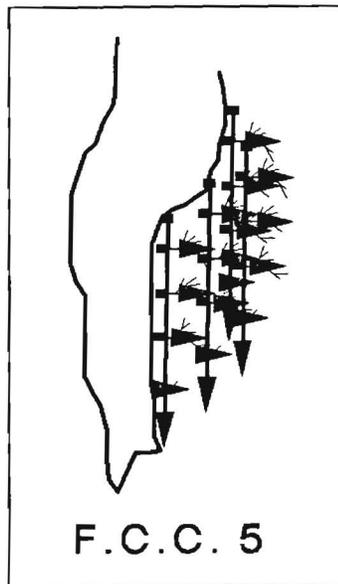
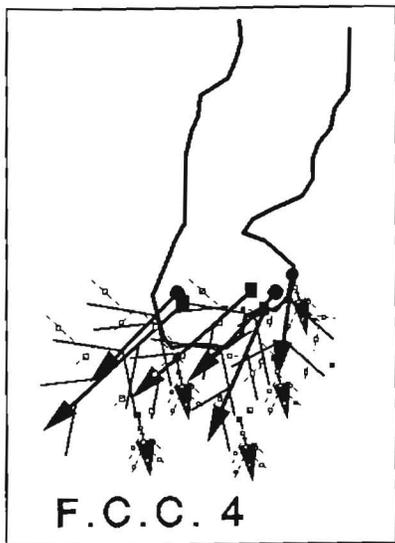
F.C.C. 10



F.C.C.8

F.C.C. DE ZONA DE BAJOS ARENSOS

F.C.C. CARACTERISTICAS DE LOS MANGLARES

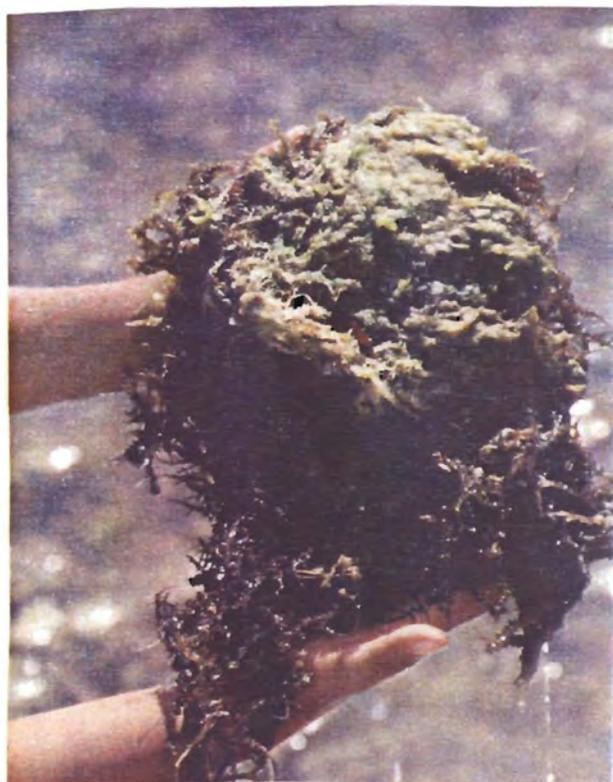




F.C.C.3



F.C.C. DE ZONA DE MANGLARES



F.C.C. MASIFICADA

Discusión

El presente trabajo está basado en a) las algas crecen en ambientes particulares y forman diferentes tipos de crecimientos colectivos (FCC), y b) las forma de crecimiento colectivo pueden ser caracterizadas por sus rasgos generales externos, y la composición florística.

Los resultados muestran que las especies encontradas en el SLN se organizaron en 12 FCC recurrentes. Esto significa que las FCC se pueden utilizar como unidades cuantificables en el campo.

Por otro lado el uso extendido entre los ficólogos de términos referidos a distintas FCC están siendo sistematizado. Este punto requiere de mucho trabajo, el cual al igual que los modelos arquitectónicos se alcanzará a través de la colaboración de diversos grupos de ficólogos.

El enfoque arquitectónico permite elaborar descripciones con información teórica, las ventajas de esto es que se abre la posibilidad de elaborar un sistema de clasificación de las FCC. Los elementos para esta clasificación serán, modelos arquitectónicos para los componentes estructuradores de la FCC, y una descripción de los rasgos externos en rangos.

Por otro lado se observó que las FCC caracterizan los principales ambientes del SLN, los crecimientos calcificados y erectos los fondos arenosos y las raíces de manglar por crecimientos flácidos colectivos.

En el caso del SLN, los modelos arquitectónicos asociados a las FCC son las herramientas biológicas (morfológicas) que permiten discutir las razones de la presencia o ausencia de cada forma de crecimiento colectiva en determinado ambiente.

Por ejemplo, los fondos arenosos presentan modelos característicamente calcificados, erectos, con estructuras de fijación al substrato que les permite un fuerte enraizamiento. Este tipo de fijación es útil en las condiciones generales de los ambientes que presentan fuertes vientos y oleaje que generan turbulencia; talos sin una buena fijación al substrato serían rápidamente desprendidos.

Los bajos arenosos son zonas abiertas donde se observa el paso de diversos peces y la calcificación puede ser un factor que les permita disminuir un posible efecto de herbivoría (Hay 1981a). Por otro lado los modelos en zonas de raíces de manglares son en general suaves flotan sin resistencia en la columna de agua. Las raíces generan zonas protegidas a fuertes fricciones de agua y no es clara la alteración posible de herbívoros, sin embargo son talos sin calcificación.

Es interesante hacer notar que las FCC observadas en las raíces de manglares del SLN están ausentes en los arrecifes cercanos a la zona de trabajo, a pesar de que las especies trabajadas han sido, algunas de ellas, reportadas para el arrecife de Puerto Morelos (Torres 1991). El papel de los herbívoros es muy importante en la estructuración de las comunidades en los arrecifes (Hay 1980, 1981a, Taylor y Hay 1984, Lewis 1986, Carpenter 1981, 1986), la pregunta es entonces si los herbívoros están ausentes en las raíces de los manglares del SLN, o su intensidad en las zonas de manglares es poca y por lo tanto la estructura de la comunidad es diferente. ¿Son las especies no calcificadas o sin productos secundarios para defenderse de los herbívoros son capaces de crecer en forma de exuberantes FCC en la raíces de los manglares del

SLN?.

Las FCC de los fondos arenosos de la laguna arrecifal en la zona de Cancún y Puerto Morelos son, con base en observaciones personales, bastante semejantes a las encontradas en los fondos arenosos del SLN. Se puede concluir que las condiciones generales de ambos ambientes son semejantes. Las FCC de los arrecifes son un mundo por analizar.

Finalmente, este estudio muestra que, el vínculo del enfoque arquitectónico y el fisionómico son una buena herramienta para analizar las causas de la distribución de la flora ficológica.

Conclusiones

Propongo el uso de la FCC como unidades cuantificables en estudios vegetacionales de algas marinas, así como en el análisis de los factores estructuradores de comunidades en algas marinas tropicales.

Considero que la utilidad del concepto es profunda debido a que, por un lado se adentró en la problemática de que las algas se manifiestan en grupos recurrentes que hasta ahora no han sido definidos. Por otro lado define varias de las FCC, lo que va a eliminar muchas de las confusiones por el uso indiscriminado de términos para referirse a estas FCC sin describirlas adecuadamente.

El hecho de utilizar el enfoque arquitectónico en la descripción de las FCC ofrece una serie de criterios morfológicos que pueden ser utilizados en la explicación, desde un punto de vista morfológico, de la distribución de la flora.

Considero que la propuesta del análisis arquitectónico en algas es un complemento de los estudios sobre forma/función que se vienen realizando desde la década de los años 70 y con mayor énfasis en los años 80. En dichos trabajos se parte de una idea común al presente trabajo, y es que dentro de la gran diversidad de formas que presentan las algas, existen formas recurrentes que ilustran adaptaciones convergentes a factores que regulan la sobrevivencia y reproducción de las plantas. (Littler *et al.* 1983).

Aplicar evaluaciones funcionales a las formas de crecimiento colectivo será una forma de conocer la función relacionada a la forma. En otras palabras, los resultados obtenidos a través del análisis funcional de grupos convergentes (FCC) incorporarán la visión dinámica de la morfología de las plantas a través del estudio arquitectónico de dichas formas.

Finalmente, como resultado de este trabajo puedo concluir que las FCC son convergencias de estrategias biológicas asociadas y que caracterizan los ambientes. El análisis y la descripción de estas FCC, son la descripción y explicación morfológica de la estructura vegetal del SLN.

IV DISCUSION GENERAL

Sobre los estudios parciales

El SLN es una laguna costera en la que las algas encuentran distintas condiciones para su crecimiento. Los resultados mostraron una separación ficoflorística en dos grandes ambientes caracterizados principalmente por el tipo de substrato y profundidad. Estas características del SLN favorecieron mucho el estudio fisionómico debido a lo contrastante de la flora presente en cada ambiente.

Los resultados del Capítulo 2 demuestran que las algas pueden ser trabajadas desde un punto de vista arquitectónico, esto significa que son organismos construidos por partes recurrentes e identificables, con un plan de crecimiento que delimita la arquitectura de cada planta. Este planteamiento acerca de manera sustancial la posibilidad de utilizar herramientas semejantes entre los botánicos terrestres y los marinos. Respetando las escalas podemos hablar un mismo idioma así como enfatizar y comparar las características morfológicas de cada medio. Esto también permite analizar las semejanzas y diferencias que cada medio (terrestre-aquática) y las consecuencias morfológicas de cada medio en las plantas.

Existen una serie de líneas de investigación ficológica que pueden utilizar como fuente de preguntas e inspiración a los modelos arquitectónicos. Este punto es mencionado en el capítulo 2 con mas detalle.

El último estudio del trabajo es la descripción fisionómica de las FCC. Para la sistematización de las descripciones se utilizaron los 16 modelos arquitectónicos para la caracterización de las FCC recolectadas. El resultado de esta caracterización es un modelo para el SLN, el cual se describe como un conjunto de FCC caracterizadas por los rasgos externos (golpe visual) y un conjunto de modelos arquitectónicos.

La propuesta del último estudio de la tesis es que el análisis fisionómico-arquitectónico es la primera acción necesaria para poder discutir los resultados de evaluaciones funcionales, tales como productividad entre otros.

El trabajo más cercano a la propuesta aquí presentada es el de Hay (1981), quien analiza el valor de la forma "turf" (tapete) para las algas que lo componen, sin embargo no define el papel de los componentes en la caracterización del tapete.

Desde un punto de vista arquitectónico-fisionómico, lo primero a hacer es el decidir cuál es la característica morfológica que está interactuando de manera significativa con el medio en el que se encuentra, y por otro lado me permite comparar la variación natural esperada y la encontrada en la naturaleza de dicho carácter. Es decir lleva a un nivel individual y de las partes, la evaluación funcional.

Por otro lado, el llevar el análisis a un nivel individual implica la necesidad de observar la variación de las plantas a lo largo del tiempo. El análisis arquitectónico considera las alteraciones a lo largo de la ontogenia, lo que en una fase juvenil puede ser el carácter determinante o el más frágil, no lo es necesariamente a lo largo de toda su ontogenia. El análisis

arquitectónico permite buscar cicatrices o huellas de estos cambios dados por las presiones del ambiente sobre la planta.

En el capítulo 3 de resultados se observa en los esquemas de las FCC la aplicación de los modelos arquitectónicos al análisis vegetacional descriptivo. El paso siguiente será introducir estudios cuantitativos de dichas FCC con lo cuál se tendrá un análisis vegetacional cuantitativo.

La integración de los modelos arquitectónicos en FCC, y la distribución espacial de las FCC, es la tipificación de los ambientes algales del SLN.

Sobre el planteamiento general

El trabajo tuvo como idea fundamental el proponer una alternativa metodológica para estudiar las formas colectivas de crecimiento.

A través de los estudios realizados, se hace evidente que el análisis de las algas bajo un enfoque arquitectónico es una buena herramienta de análisis.

El hecho de haber profundizado en cada estudio me llevó a analizar las múltiples perspectivas que se abren en el análisis de la arquitectura algal. Dentro de la ficología actual este tipo de estudios serán de utilidad. Además de permitir observar la morfología de las algas de una forma dinámica, permite analizar el peso diferencial que tienen las partes del alga a lo largo de su ontogénia en las interacciones de la misma con el ambiente.

El estudio arquitectónico en la algas es propiamente conocer las alteraciones intrínsecas (plan de crecimiento) y evaluar las alteraciones extrínsecas (relación con el medio).

En particular para el trabajo general, los modelos arquitectónicos fueron de gran utilidad para describir las FCC. Esto tiene diversas implicaciones en el estudio de la ecología de algas. La primera es la de dar un paso a la búsqueda de tipos de FCC con una herramienta sólida y universal. Por otro lado ayuda a disminuir la confusión existente entre los ficólogos sobre las FCC. Y finalmente es el proveer de las herramientas para la elaboración de modelos teóricos, a nivel específico (modelos arquitectónicos) y a nivel colectivo (FCC).

VI CONSIDERACIONES FINALES

Logros obtenidos

Se consiguió trabajar la totalidad de los objetivos planteados.

Se obtuvo la caracterización general del SLN, desde un punto de vista ficológico, y se determinó que existe una relación del patrón de distribución con el substrato, la profundidad y la salinidad.

Se logró elaborar un total de 18 modelos arquitectónicos a partir de la flora encontrada. Estos modelos representan distintas estrategias morfológicas de algas presentes en el SLN.

Los modelos propuestos pueden ser utilizados en diversas partes del mundo debido a que las especies utilizadas para su elaboración tienen una amplia distribución geográfica, y por otro lado muchas especies no analizadas caen perfectamente dentro de los modelos elaborados. Así mismo se evidenció que varias especies de otras regiones no encuentran cabida dentro de los 18 modelos elaborados. Estas especies llevarán a la elaboración de otros modelos nuevos.

La guía de criterios para la elaboración de modelos arquitectónicos es de uso amplio, ya que ofrece la herramienta para construir cualquier tipo de modelo, con cualquier flora ficológica, sea de agua dulce o marina.

Se encontró que las FCC algales sirven para tipificar los ambientes del SLN. Existe una relación significativa entre determinadas FCC y algunos ambientes.

Se caracterizaron las FCC a partir de los rasgos externos generales y los componentes estructurales en términos de modelos arquitectónicos. Se presentan 12 modelos fisionómicos. Estos conjuntos son convergencias de estrategias morfológicas presentes en determinados ambientes.

Se presenta una esquematización de las FCC, las cuales unidas a la descripción de los ambientes (manglar y bajos) son un modelo vegetacional del SLN.

Principales contribuciones del trabajo

Considero que la principal contribución del presente estudio es el involucrar en los trabajos ecológicos y de análisis vegetacional, una herramienta que permita observar de manera dinámica las distintas unidades que conforman una vegetación dada en una región.

El elaborar modelos arquitectónicos para las algas es un aporte, no sólo para las algas reportadas para el SLN, implica el

análisis de una serie de conceptos y términos utilizados en árboles y discutir la posibilidad de adecuar las principales ideas y bases en la algas.

Considero que aunque la propuesta es para el SLN, muchas de las especies allí presentes tienen un amplio rango de distribución más allá de la región del Caribe, y por lo tanto la utilidad de estos modelos rebasa al SLN. Por otro lado, los conceptos que se ofrecen pueden ser aplicados a cualquier tipo de alga en cualquier región.

Considero que utilizar los modelos arquitectónicos en la caracterización de las FCC algales es una contribución importante para la ecología de algas. En particular, por el hecho de que las algas crecen en conjuntos donde los individuos son difíciles de cuantificar así como de identificar en campo - debido a las tallas de las algas -. El abordar detalladamente y con un enfoque dinámico dichos conjuntos da criterios de unificación con los que los ficólogos ampliarán el entendimiento de las algas y el entendimiento mutuo.

Perspectivas

Las líneas a desarrollar a partir de las contribuciones de la presente tesis son amplios y variados.

Desde un punto de vista de las especies, el elaborar modelos arquitectónicos es toda una línea que implica el desarrollo e implementación de cultivos para poder hacer morfología del desarrollo.

Comparar los estudios de cultivo con trabajos in situ, los cuáles debido a la velocidad de crecimiento de las algas es posible hacerlo en escalas de trabajo humanas, será una forma de analizar el peso de distintos factores en el desarrollo de las algas.

Los estudios arquitectónicos pueden ser implementados en el desarrollo de trabajos taxonómicos, abordando de manera dinámica el crecimiento de las plantas y las variaciones que estas sufren a lo largo de su ontogenia.

Los trabajos arquitectónicos deberán ser ampliados, en el caso de especies caribeñas, con información sobre productos secundarios, esto implica el interactuar con bioquímicos interesados en la extracción de compuestos biológicos. Esta es una importante fuente a desarrollar en el Caribe, el potencial de productos es inmenso, sólo por observar las múltiples interacciones biológicas, en especial, el papel de la herbivoría en la estructuración de las comunidades.

Desde el punto de vista del análisis fisionómico, considero que también las perspectivas son muy amplias. Por un lado el promover estudios que describan con más detalles las FCC y por otro someterlas a pruebas funcionales como las realizadas por los investigadores que trabajan la propuesta de forma/función en algas.

Otro aspecto a estudiar son las ventajas y costos que representan para las algas el participar en determinadas FCC, de ésta manera se obtendrá información ecológica sobre dicha forma de crecimiento colectiva.

Desde el punto de vista del análisis de la vegetación, la construcción de modelos arquitectónicos también ofrece las unidades cuantificables que nos lleven a describir ambientes y regiones.

Estas unidades son fuentes de preguntas básicas en biología, tales como, ¿existe una tendencia evolutiva a la formación de FCC?, ¿son comparables las FCC de algas con algunas formaciones terrestres?, ¿existe un continuo latitudinal de las FCC?, ¿son las FCC unidades permanentes aunque las especies se modifiquen?.

BIBLIOGRAFIA

- Bell, A. 1984, Dynamic morphology: A contribution to plant population ecology. In: Dirzo, R. & J. Sarukhán, eds., *Perspectives on Plant population ecology*. Sinauer Assoc. Inc. Publishers, pp: 15-47.
- Boudouresque, Ch. 1971, Méthodes d'étude qualitative et quantitative du benthos (en particulier du phytobenthos). *Tethys* 3: 79-104
- Box, E.O. 1981, Macroclimate and plant forms: An introduction to predictive modeling in phytogeography. Lieth (ed) *Tasks for vegetation science* 1. Dr. J. Publishers, 258 pp.
- Brawley S., & L., Johnson, 1992, Gametogenesis, gametes and zygotes: an ecological perspective on sexual reproduction in the algae. *Br. Phycol. J.* 27:233-252.
- Bula-Meyer, G. 1980, Cladophyllum schnetteri, a new genus and species fo sargassaceae (Fucales, Phaeophyta) from the Caribbean Coast of Colombia. *Botanica Marina* Vol XXIII: 555-562
- Bula-Meyer, G. 1982, Una clave para las especies del género Halimeda (Udoteaceae, Chlorophyta) del Atlántico occidental. *An. Inst. Inv. Mar. Punta Betín* 12: 41-49
- Carpenter, R.C. 1981, Grazing by Diadema antillarum (Philippi) and its effects on the benthic algal community. *J. Mar. Res.* 39: 749-65.
- Carpenter, R.C. 1986, Partitioning herbivory and its efectos on coral reef communities. *Ecol. Monogr.* 56: 345-63.
- Chapman, V. & D. Chapman, 1976, Life forms in the algae, *Botanica Marina* Vol XIX: 65-74
- Caldwell, M.M. 1987, Plant architecture and resource competition. *Ecological Studies* 61: 164-179.
- Collado-Vides, L. 1989, Estudio ecológico de las algas filamentosas como un grupo funcional de la Laguna de Bojórquez, Cancún. Tesis de Maestría. UNAM. 102 pp
- Coppejans, E. 1980, Phytosociological studies on Mediterranean algal vegetation: rocky surfaces of the photophilic infralittoral zone. IN: Price, Irvine & Farnham (eds) *The shore environment* Vol. 1: *Methods*; Academic Press, Special Vol # 17 (a), The systematic Association: 371-393
- Cordeiro-Marino, M. 1978, Rodifíceas Bentônicas Marinhas do Estado de Santa Catarina. *Rickia* 7: 1-243.

- De Kroon H., T. Hara & R. Kwant, 1992, Size hierarchies of shoots and clones in clonal herb monocultures: do clonal and non-clonal plants compete differently? *OIKOS* 63: 401-419.
- Díaz-Pfierrer, 1969, Distribution of the Marine Benthic flora of the Caribbean Sea. *Carib. J. Sci.* 9(3-4): 151-178
- Ezcurra, E. 1984, The vegetation of El Pinacate, Sonora. A quantitative study. Unpublished Ph.D. Thesis, Univ. Coll. of North Wales, Bangor, U.K. 117 pp.
- Ezcurra, E., R. Felger, A. Russell & M. Equihua, 1988, Freshwater Islands in a Desert Sand Sea: The Hydrology, Flora, and Phytogeography of the Gran Desierto Oases of Northwestern Mexico. *Desert Plants* 9: 35-44/ 55-63.
- Ezcurra, E.; C. Montaña & S. Arizaga, 1991, Architecture, light interpretations, and distribution of Larrea species in the Monte Desert, Argentina. *Ecology*, 72 (1): 23-34.
- Feldamnn, J. 1937, Les types biologiques d'algues marines benthique. *Mem. Soc. Bot. France* 45-60
- Feldamnn, J. 1966, Recherches sur la vegetation marine de la Mediterranée. La côte des Albères. *Rev. Algol* 10:1 1-339
- Franco, M. 1986, The influence of neighbours on the growth of modular organisms with an example from trees. En Harper, J., B. Rosen & J. White (eds) *The growth and form of modular organisms*. University Press Cambridge 209-226.
- Fujii, M., N. Sumie & M. Cordeiro-Marino, 1990, Stictosiphonia kelanensis (Grunow ex Post) King & Puttock (Rhodomelaceae, Rhodophyta): a new record from Atlantic mangroves. *Hoehna* 17(2): 93-97
- Garbary, D. & J. Corbit, 1991, Fractal modelling of algal morphology and development using Lindenmeyer-Systems. *J. Phycol. Suppl.* 27 (3): 24
- García-Krasovsky, 1985, Saneamiento ambiental de la Laguna de Bojórquez, y Caleta Cancún, Q. Roo, Informe técnico para FONATUR por parte de Ingeniería del Medio Ambiente, S.A..
- Goebel, 1900, Organography of plants. Oxford University Press, reprinted by Hafner Pub. Comp. 1969: 270 pp
- Gómez-Pedrozo, C. 1987, Taxonomía y variaciones espacio-temporales de las algas marinas bentónicas de Pto. Morelos, Q. Roo. Tesis Profesional, U.A.B.C. Ensenada. 66 pp
- González-González, J. 1992, Flora ficológica de México: concepciones y estrategias para la integración de una flora ficológica nacional. *Ciencias* 6:13-33.

- González-González, J. 1992, Estudio florístico ecológico de ambientes y comunidades algales del litoral rocoso del Pacífico Tropical Mexicano. Tesis de Doctorado, U.N.A.M. 166 pp.
- Gould, S.J. 1971, D'Arcy Thompson and the Science of Form *New Literary History* 229-258 pp.
- Gower, J. C. 1966, Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53: 323-338.
- Hacker, S. & R. Steneck, 1990, Habitat architecture and the abundance and body-size-dependent habitat selection of a phytal amphipod. *Ecology* 7: 2269-2285.
- Hall, M & S. Bell, 1988, Response of small motil epifauna to complexity of epiphytic algae on seagrass blades. *J. Marine Research* 46: 613-630.
- Hallé, F., R. Oldeman & P. Tomilson, 1978, Tropical trees and forests, An architectural analysis. Springer-Verlag 441 pp.
- Hanisak, M.D., M.Littler & D. Littler, 1988, Significance of macroalgal polymorphism: intraspecific tests of the functional-form model. *Marine Biology* 99: 157-165
- Harper J. & A. Bell, 1979, The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. En: Anderson R.; Turner B. & L. Taylor Population dynamics Oxford Press 2: 29-52.
- Hay, M. E. 1981, The functional morphology of turf-forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats. *Ecology* 62: 739-50
- Hay, M. E. 1981a, Herbivory, algal distribution, and the maintenance of between-habitat diversity on a tropical fringing reef. *Am. Nat.* 118: 520-540
- Hay, M.E. 1986, Functional geometry of seaweeds: ecological consequences of thallus layering and shape in contrasting light environments. En: Givnish T.J. (ed.) On the economy of plant form and function (17): 635-666.
- Hillis-Colinvaux, L. 1980, Ecology and taxonomy of Halimeda: Primary producer of coral reefs. In Blaxter, J.; F.S. Russell & M. Yonge (eds.) *Advances in Marine Biology* (17): 1-327.
- Huerta, L. 1958, Contribución al conocimiento de las algas de los bajos de la Sonda de Campeche, Cozumel e Isla Mujeres. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. I.P.N.* 9 (1-4):11-22
- Huerta, L. 1961, Lista preliminar de las algas del litoral del

- estado de Veracruz. Bol. Soc. Bot. Mexicana 25: 39-45
- Huerta, L. y M.A. Garza Barrientos, 1966, Algas marinas del litoral del Estado de Campeche. Ciencias 24(5-6) 193-200
- Huerta, L., & A. Garza-Barrientos, 1980, Contribución al conocimiento de la flora marina de la zona sur del litoral de Q. Roo. México. An. Esc. Nal. de Cienc. Biol. México 23: 25-44
- Huerta, L., A. Mendoza-González & L. Mateo-Cid, 1987, Avance sobre un estudio de las algas marinas de la Península de Yucatán. Phytologia 62(1): 23-53
- Humm, H. 1964, Epiphytes of the sea grass, Thalassia testudinum, En Florida, Bull. Mar. Science Gulf y Caribbean 14(2): 306-341.
- Jiménez D., C. 1990, Macroalgas y fanerógamas marinas de la macrolaguna del Golfo de Batabanó. En: Alcolado P. (ed.) El Bentos de la Macrolaguna del Golfo de Batabanó, Editorial Academia, La Habana Cuba., 14-17.
- Jordan, E.; M. Angot y R. de la Torre, 1978, Prospección biológica de la Laguna de Nichupté, Cancún, Q.Roo, México, An. Centro de Ciencias del Mar y Limnol. 5(1): 179-188 UNAM.
- Kapraun, D.F.; A.J. Lemus & G. Bula-Meyer, 1983, Genus Polysiphonia (Rhodophyta, Ceramiales) in the tropical western Atlantic: I. Colombia and Venezuela., Bull. Mar. Sci., 33: 881-898
- King R.J. 1990, Macroalgae associated with the mangrove vegetation of Papua New Guinea, Botanica Marina 33: 55-62
- King, R.J. & C.F. Puttock, 1989, Morphology and taxonomy of Bostrychia and Stictosiphonia (Rhodomelaceae /Rhodophyta). Australian Systematic Botany. 21:1-73.
- Koehl, M.A. y Wainwright, S.A. 1977, Mechanical adaptations of a giant kelp. Limnol. Oceanogr. 22:1067-71.
- Koehl, M. 1986, Seaweeds in moving water: form and mechanical function En: Givnish T.J. (ed.) On the economy of plant form and function (18): 603-634
- León, T.H. 1980, Abundancia y distribución de algunas macroalgas arrecifales del Caribe Mexicano. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM, México. 50 pp.
- Lewis, S.M. 1986, The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. Ecol. Monogr. 56: 183-200.
- Lewis, S.M., J. Norris & R. Searles, 1987, The regulation of

- morphological plasticity in tropical reef algae by herbivory. *Ecology* 68: 636-641
- Littler, M y D. Littler, 1980, The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional-form model. *The American Naturalist* Vol 116 (1): 25-44.
- Littler, M. y K.E. Arnold, 1982, Productivity of marine macroalgal functional-form groups from Southwestern North America. *J. Phycol.* 18:307-311.
- Littler, M y D. Littler, 1980, The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional-form model. *The American Naturalist* Vol 116 (1): 25-44.
- Littler M., D. Littler y P.R. Taylor, 1983, Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: functional-form groups of marine macroalgae. *J. Phycol.* 19: 229-237.
- Littler M., & D. Littler, 1985, *Phycological Methods: Ecological field methods: Macroalgae.* Cambridge University Press 617 pp.
- Littler, M.; R. Taylor; D. Littler; R. Sims & J. Norris, 1987, Dominant macrophyte standing stocks, productivity and community structure on a Belizean Barrier. *Reef Atll Research Bull.* 302:1-18.
- Littler, M.; D. Littler & P. Taylor, 1987, Animal-plant defense associations: effects on the distribution and abundance of tropical reef macrophytes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 105: 107-121.
- Littler D.S. & Littler M.M. 1990, Systematics of 'Udotea' species (Bryopsidales, Chlorophyta) in the Tropical Western Atlantic. *Phycologia* 29(2): 206-252.
- Littler D.S., M.M. Littler, K. Bucher & J. Norris, 1990, Marine plants of the Caribbean. Smithsonian Institution Press 263 pp.
- Mathieson A.C. & C.A. Penniman, 1986, Species composition and seasonality of New England seaweeds along an open coastal-estuarine gradient. *Botanica Marina* 29: 161-176.
- Merino, I., S. Czitrom, E. Jordan, E. Martín, P. Thomé, & O. Moreno, 1988, Hydrology and rain flushing of the Nichupté Lagoon System, Cancún, México. *Estuarine, Coastal and shelf Science.* 30: 223-237
- Merino, I. & M. Gallegos, 1986, Evaluación del Impacto Ambiental Generable sobre el Sistema Lagunar Nichupt por el dragado programado para rellenar el Lote 18-A en Cancún, Q.Roo., Informe Técnico para SEDUE del ICMYL-UNAM.

- Morelli, R.A.; R.E. Walde; E. Akstin & C.W. Schneider, 1991, L-system representation of speciation in the red algal genus Dipterosiphonia (Ceramiales, Rhodomelaceae). *J. Theor. Biol.* 149: 453-465.
- Neushul, M. 1972, Functional interpretation of benthic marine algal morphology, Contribution to the systematics of benthic marine algae of the North Pacific. Japanese Society of Phycology. Kobe. In: I.A. Abbot and M. Kurogi eds..
- Norris J. & K. Bucher, 1989, Rhodogorgon an anomalous new red algal genus from the Caribbean sea. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 102(4): 1050-1066.
- Norton, T.A. y A.C. Mathieson, 1983, The biology of unattached seaweeds. En: Round and Chapman (eds) *Progress in phycological research Vol 2*, Ed. Elsevier, Netherlands.
- Norton, T.A.; A.C. Mathieson y M. Neushul, 1981, Morphology and environment. En: Lobban C.S. y M.J. Wynne (eds) *The biology of seaweeds* Blackwell Scientific Publications, Oxford pp 421-451.
- Norton, T.A.; Mathieson, A.C. y Neushul M. 1980, A review of some aspects of form and function in seaweeds. *Botanica Marina* Vol XXV: 501-510.
- Oliveira E. 1984, Brazilian mangal vegetation with special emphasis on seaweeds. In: Por. & Dor (eds) *Hydrobiology of Mangal*, W. J. Pub. The Hague.55-65 pp.
- Padilla, D. 1989, Algal structural defenses: form and clarification in resistance to tropical limpets. *Ecology* 70: 835-842.
- Polderman, P. 1980, The permanent quadrat method, a means of investigating the dynamics of salt marsh algal vegetation. EN: Price, Irvine & Farnham (eds) *The shore environment Vo. 1: Methods*; Academic Press, Special Vol # 17 (a), The systematic Association: 193-212.
- Post, E. 1936, Systematische und pflanzengeographische notizen zur Bostrychia-Caloglossa assoziation. *Revue Algologique*, 9:1-84.
- Reed, D. 1990, An experimental evaluation of density dependence in a subtidal algal population. *Ecology* 71: 2286-2296.
- Rodríguez C. & A. Stoner, 1990, The epiphyte community of mangrove roots in a tropical estuary: Distribution and biomass. *Aquatic Botany*, 36: 117-126
- Round, F.E. 1981, *The ecology of algae*. Ed. Cambridge USA 653 pp.
- Rusell, 1980, Applications of simple numerical methods to the

- analysis of intertidal vegetation. EN: Price, Irvine & Farnham (eds) *The shore environment* Vo. 1: Methods; Academic Press, Special Vol # 17 (a), The systematic Association: 171-192.
- Sánchez M.E. 1963, Datos relativos a los manglares de México An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Mex. 1-4:61-72
- Schnetter, R. 1978, Marine algen der Karibischen Küsten von Kolumbien II Chlorophyceae. Ed. Cramer, Germany 198 pp.
- Serviere-Zaragoza, E. 1986, Estudio prospectivo de la flora ficológica de la Laguna de Bojórquez, Cancún. Tesis de Licenciatura UNAM, Fac. Ciencias.
- Serviere-Zaragoza E., L. Collado-Vides y J. González-González, 1992, Caracterización ficológica de la Laguna de Bojórquez, Quintana Roo, México. *Caribbean Journal of Science*, Vol 28 (3-4): en prensa.
- Suárez, A.M. 1989, Algas asociadas a las raíces de *Rhizophora mangel* L. en cayos al este de la Isla de la Juventud, Cuba, *Revista de Investigaciones Marinas*, 10 (2): 177-123
- Tavera, R.L.S. y J. González-González, 1990, Caracterización ficoflorística de los paredones de la Sierra de Juárez, Oaxaca. Importancia de las formas de crecimiento algales en la tipificación de un ambiente. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 50: 121-133.
- Taylor, P.R. y M.E. Hay, 1984, Functional morphology of intertidal seaweeds: adaptive significance of aggregate vs. solitary forms. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* Vol 18:295-302.
- Taylor, W.R. 1960, Marine algae of the Eastern tropical and Subtropical coasts of the Americas. Ann Arbor, The University of Michigan Press, 870 pp.
- Ter Braak, C. 1983, Principal components biplots and alpha and beta diversity. *Ecology* 64: 454-462.
- Tittley, I. 1980, Numerical and field methods in the study of the marine flora of Chalk Cliffs. EN: Price, Irvine & Farnham (eds) *The shore environment* Vo. 1: Methods; Academic Press, Special Vol # 17 (a), The systematic Association: 213-240.
- Torres, 1991, Zonación de macroalgas bentónicas en el arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo. Tesis para grado de Biólogo, Universidad Nacional Autónoma de México 63 pp.
- Van Den Hoek C.; A.M. Cortel-breeman; y J.B. W. Wanders, 1972, Algal vegetation-types along the shores of inner bays and lagoons of Curacao, and of the lagoon lac (Bonaire), Netherlands Antilles, *TWEDE REEKS, DEEL 61 # 2* (publicación especial): 72 pp.

- Van Den Hoek C. 1982, A taxonomic revision of the American species of *Cladophora* (Chlorophyceae) in the North Atlantic Ocean and their geographic distribution, *Verh. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Afd. Natuurk 2e reeks*.
- Whittaker, R. 1978, *Classification of plant communities*. Dr. W. Junk bv Pub. 408 pp.
- White, J. 1984, Plant metamerism In: Dirzo, R. & J. Sarukhán, eds., *Perspectives on Plant population ecology*. Sinauer Assoc. Inc. Publishers, pp: 15-47.
- Woelkerling J. 1990 An introduction In: Cole K. & R. Sheat eds., *Biology of the red algae*. Cambridge University Press, pp: 1-6.
- Wynne, M.J. 1986, A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western atlantic. *Canadian J. Bot.* 64: 2239 - 2281.
- Yarish, C.; A. Breeman & C. Van den Hoek, 1986, Survival strategies and temperature responses of seaweeds belonging to different biogeographic distribution groups *Botanica Marina* 29: 215-230.
- Zechman F.W. & A.C. Mathieson, 1985, The distribution of seaweed propagules in estuarine, coastal and offshore waters of New Hampshire, U.S.A. *Botanica Marina* 28: 283-294.