



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

Historia de vida de *Gymnogongrus johnstonii* (Setchell & Gardner)  
Dawson (Phylloporaceae, Gigartinales) en el Pacífico tropical  
mexicano.

### TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**(SISTEMÁTICA)**

P R E S E N T A

PABLO HERNÁNDEZ ALMARAZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. DANIEL LEÓN ÁLVAREZ

MÉXICO, D.F.

OCTUBRE, 2006



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

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

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

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

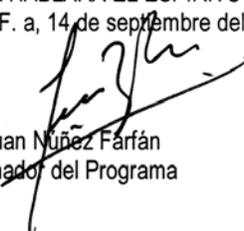
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 16 de enero del 2006, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Sistemática) del alumno **Hernández Almaraz Pablo** con número de cuenta **91083111** con la tesis titulada: "**Historia de vida de *Gymnogongrus johnstonii* (Setchell y Gardner) Dawson (Phylloporaceae, Gigartinales) en el Pacífico tropical mexicano**" bajo la dirección del **Dr. Daniel León Álvarez**.

Presidente:	Dra. Dení Claudia Rodríguez Vargas
Vocal:	Dr. Abel Sentíes Granados
Secretario:	Dr. Daniel León Álvarez
Suplente:	Dr. Francisco Flores Pedroche
Suplente:	Dr. Javier Carmona Jiménez

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a, 14 de septiembre del 2006



Dr. Juan Nuñez Farfán  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

## CRÉDITOS

El presente trabajo fue posible gracias al apoyo económico recibido como becario, por parte del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (**CONACyT**; registro de beca 181739), y de la Dirección General de Estudios de Posgrado de la UNAM (**DGEP**; OF. DGEP/SPIAP/PB/0983/2003), ambos durante el período 08/2003-06/2005

El proceso de investigación fue dirigido muy atentamente por el siguiente Comité de expertos:

Dra. Dení Claudia Rodríguez Vargas (Tutora el primer año y Miembro del Jurado)

Dr. Daniel León Álvarez (Tutor principal)

Dr. Javier Carmona Jiménez (Miembro del Comité tutorial)

Dr. Abel Sentíes Granados (Miembro del Comité tutorial)

Dr. Francisco Flores Pedroche (Miembro del Jurado)

Se realizó con la infraestructura, equipo y material biológico de la **Sección de Algas del Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM**.

Los cultivos se incubaron en la **Unidad de Ambientes Controlados, Facultad de Ciencias, UNAM**, con la fina atención de la Biol. Laura P. Olguín Santos y el Dr. Adolfo Andrade Cetto.

El mantenimiento de los cultivos, se llevó a cabo en el **Laboratorio de Ficología, Facultad de Ciencias, UNAM**.

Las fotografías de ejemplares en cultivo y colección fueron realizadas muy amablemente en el **Laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias, UNAM**, por la MFP. Ana Isabel Bieler Antolin.

La técnica de cariotipo fue lograda por la enseñanza muy atenta de la Maestra Edith Ponce Márquez.

Las fotografías panorámicas y de ejemplares en campo fueron tomadas por el DCV. Jesús Moreno Cuevas.

Las fotografías en microscopio fueron tomadas por el autor.

*A Paulí... gracias por éste, tu logro.*

### AGRADECIMIENTOS...

A mis Padres (Jorge, Paula y Francisca) por su confianza y apoyo verdaderamente incondicionales. A las familias Hdz.-Martínez, Hdz.-Bernal, Viloría-Gómora y a Gina & Luis, por su interés emocional durante este período.

A la Dra. Hilda León, la Mtra. Dalila Fragoso, la Mtra. Edith Ponce, la Dra. Norma López y al Mtro. Carlos Candelaria por el apoyo académico; así como a Luisa NR, Ariadna AM, Laura GR, Cecilia, Mariana CA y Rocío R por su compañerismo, amistad y ayuda durante mi estancia en el Herbario y las visitas al Lab. de Ficología. A mis compañer@s de posgrado, especialmente a Tatiana JPC por compartirme momentos trascendentes de su vida. A Paty Andrade (mi profesora de Acondicionamiento Físico). A mis Brothers Claudio, Alfredo y Alberto por tantas cosas. A Enrique V, Rosa S, Elia M, y Paty Hdz. por otras tantas cosas. A los Mamíferos Marinos (Cheché-Martí, Sergio, las Sandras, Elia-Axa, Hiram-Anidia...) por ser un gremio tan aliviado.

Y a propósito de la historia de vida, hace cuanto tiempo de esos sueños furtivos, de esa danza tan *contemporánea*, de ese papayo en la ventana. Hace tanto de nuestra existencia ignorada. La sombra del pasado cobra vida. Esa sombra pudiera no ser importante por sí misma, sin embargo, es un rostro de carne y hueso que hace vivir deseos. 90 minutos sólo para recordarte, para sentir tu ausencia, para subrayar en mis ojos que al ir a buscarte no estarás. Minutos que respiro con el humo del pasado, de un azul flotando, inmenso y dramático... Instantes amenizados con música de guitarra y voz de trovador, con imágenes de deseo y planes de algo que -tal vez- nunca será. Es una tarde de viernes, ¿estarás en el azul inmenso, frío y cálido del mar *Pacífico?*, como cuando cerramos los ojos?, como cuando estabas bailando con las olas?. Lorena, gracias por ser ese *ser* multicolor que de tantos colores se oscurece, por ser del material de los sueños, de carne y hueso, por ser muchas veces ausente pero siempre presente.

## CONTENIDO

<b>1</b>	<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>MARCO CONCEPTUAL</b> .....	<b>4</b>
<b>3</b>	<b>ANTECEDENTES</b> .....	<b>11</b>
3.1	HISTORIAS DE VIDA EN PHYLLOPHORACEAE.....	14
3.1.1	<i>Historia Tetrasporoblástica</i> .....	16
3.1.2	<i>Historia Isomórfica</i> .....	17
3.1.3	<i>Historia Heteromórfica</i> .....	17
3.1.4	<i>Historia Directa</i> .....	18
3.1.5	<i>Historia con fases morfológicas mezcladas</i> .....	20
3.1.6	<i>Historia con bisexualidad en especie dioica</i> .....	21
3.1.7	<i>Historia de vida en Gymnogongrus?</i> .....	21
<b>4</b>	<b>HIPÓTESIS</b> .....	<b>22</b>
<b>5</b>	<b>OBJETIVO</b> .....	<b>22</b>
5.1	METAS.....	22
<b>6</b>	<b>ESTRATEGIA</b> .....	<b>23</b>
6.1	MÉTODO DE RECOLECTA .....	23
6.2	MÉTODO DE CULTIVO .....	25
6.2.1	<i>ACLIMATACIÓN</i> .....	25
6.2.2	<i>CULTIVO GENERAL</i> .....	25
6.2.3	<i>PRUEBAS DE CULTIVO</i> .....	25
6.3	CONSULTA EN COLECCIÓN.....	26
6.4	DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA.....	28
6.4.1	<i>DATOS MACROSCÓPICOS</i> .....	29
6.4.2	<i>DATOS MICROSCÓPICOS</i> .....	29
6.5	MÉTODO DE CARIOTIPO .....	29
<b>7</b>	<b>RESULTADOS</b> .....	<b>31</b>
7.1	OBSERVACIONES EN CAMPO.....	31
7.2	OBSERVACIONES EN CULTIVO .....	34
7.3	OBSERVACIONES EN COLECCIÓN.....	37
7.4	OBSERVACIONES EN CARIOTIPO .....	42
<b>8</b>	<b>DISCUSIÓN</b> .....	<b>44</b>
8.1	GAMETOFITO .....	44
8.2	CARPOSPORFITO .....	45
8.3	ESTRUCTURAS EMBRIONARIAS .....	46
8.4	GERMINACIÓN IN SITU.....	46
8.5	TETRASPOROFITO.....	47
8.6	HISTORIA DE VIDA DIRECTA .....	48

<b>9</b>	<b>CONCLUSIONES .....</b>	<b>50</b>
<b>10</b>	<b>PERSPECTIVAS.....</b>	<b>51</b>
<b>11</b>	<b>REFERENCIAS.....</b>	<b>52</b>
<b>12</b>	<b>ANEXOS.....</b>	<b>IX</b>
12.1	ANEXO I: MEDIOS DE CULTIVO. ....	IX
12.1.1	<i>Medio Bold-Basal</i> .....	<i>ix</i>
12.1.2	<i>Medio ES-Enriquecido</i> .....	<i>x</i>
12.2	ANEXO II: FORMATO PARA REGISTRO DE DATOS.....	XI
12.3	ANEXO III: DESARROLLO DE CULTIVOS. ....	XII

## RESUMEN



*Gymnogongrus johnstonii* es una rodofita de amplia distribución en la zona intermareal de las costas del Pacífico mexicano. Dawson (1961) describió en esta especie gametofitos, cistocarpos y tetrasporangios. Sin embargo, en trabajos recientes la fase tetrasporofítica no ha sido observada nuevamente, se reportan ocho cromosomas para una fase morfológica no definida, y se registra alta variación en sus frondas.

El desconocimiento de características del tetrasporofito, plantea interrogantes sobre la distinción morfológica de las fases de su historia de vida.

En el presente trabajo, se observaron crecimientos naturales, ejemplares cultivados, y fueron examinados especímenes de veinticuatro localidades del Pacífico tropical mexicano. Además, fue aplicada la técnica de cariotipo.

Con este estudio, se reconocieron y caracterizaron fases alternantes de una historia directa (gametofito y carposporofito), se obtuvo un número cromosómico de cuatro en su fase gametofítica, y no se encontró evidencia de una fase tetrasporofítica. Por otro lado, las condiciones de cultivo posibilitaron el desarrollo filiforme de las ramas y fue observada germinación *in situ*.

No se descarta la existencia de una historia trifásica en regiones norteñas del Pacífico mexicano.

## ABSTRACT

*Gymnogongrus johnstonii* is a red algae of wide distribution in the intermareal zone of the coasts of the Mexican Pacific. Dawson (1961) described gametophyte, cystocarps and tetrasporangia. Nevertheless, in recent works has not been observed the tetrasporophytic phase again, a chromosomal number of eight has been reported for morphologic undefined phase, and high variation in his thalli has been registered.

The ignorance of characteristics of the tetrasporophyte, it raises questions on the morphologic distinction of the phases of its history of life.

In the present work, they were observed natural, specimens growth cultivated, and were examined specimens of twenty-four localities of the Mexican Tropical Pacific. In addition, it was applied the technique of cariotype.

With this study, they were recognized and they characterized alternating phases of a direct history (gametophyte and carposporophyte), a chromosomal number of four in its gametophytic phase, and not were found evidences of a tetrasporophytic phase. On the other hand, the conditions of culture they made possible the filiform development of the branches and were observed germination *in situ*.

The existence does not discard of a three-phase history in northern regions of the Mexican Pacific.



## 1 INTRODUCCIÓN

Con enfoque sistemático, las investigaciones de historias de vida representan una contribución informativa y de síntesis en la biología de cualquier especie (Judd *et al.*, 2002). En algas rojas, la información obtenida en esta clase de estudios ha posibilitado el descubrimiento de diferentes tipos de historias -definidas por la presencia, secuencia y características de sus fases morfológicas-, como consecuencia de ello, ha sido posible, por un lado, la delimitación y el reconocimiento de taxones (Hawkes, 1990), y por otro, ha fundamentado la generación de propuestas de clasificación y la obtención de características diagnósticas (Hawkes, 1990; Silva y DeCew, 1992).

En Phyllophoraceae (Gigartinales), recientemente se han propuesto nuevos taxones y la reclasificación de numerosas especies en géneros de la misma familia, y aún en familias de un orden distinto (Magruder, 1977; DeCew y West, 1981; Maggs y Pueschel, 1989; Silva y DeCew, 1992).

Un ejemplo de la reclasificación antes mencionada y de los alcances que pueden lograrse con los estudios de historias de vida, es la detección de *Petrocelis middendorffii* (Rupecht) Kjellman como la fase costrosa (tetrasporofito) de *Gymnogongrus linearis* (C. Ag.) J. Ag., reconociendo a ambas entidades morfológicas como expresiones de un solo taxón (DeCew y West, 1981). Este patrón de historia y características particulares en las fases morfológicas, fundamentan el establecimiento de *Gymnogongrus linearis* como el tipo del género más recientemente propuesto en Phyllophoraceae, *Ahnfeltiopsis* Silva y DeCew. Actualmente, la mayoría de los taxones que constituyen a *Ahnfeltiopsis*, en algún momento fueron considerados como parte de *Gymnogongrus* (Silva y DeCew, 1992).

Posterior a la reclasificación de taxones de *Gymnogongrus* Martius hacia *Ahnfeltiopsis*, estudios de sistemática molecular -que toman en cuenta a treinta y ocho taxones de Phyllophoraceae- consideran que datos moleculares y morfológicos ponen en tela de juicio a la historia de vida como un atributo taxonómico para el reconocimiento de géneros en esta familia (Fredericq y Ramírez, 1996; Fredericq *et al.*, 2002), apoyando observaciones que establecen que un mismo genotipo puede expresar alta variabilidad morfológica y más de un

tipo de historia de vida bajo condiciones ambientales distintas (Maggs *et al.*, 1992).

La propuesta de clasificación en Phyllophoraceae, y los descubrimientos y observaciones obtenidas con el estudio de historias de vida en taxones que en algún momento fueron considerados como parte de *Gymnogongrus*, conducen a continuar estudios de historias de vida en miembros de este género -el grupo con más número de especies en la familia, después de *Ahnfeltiopsis* (Güiry y Nic-Dhonncha, 2002)-.

*Gymnogongrus* está representado en México por cinco taxones, distribuidos exclusivamente en la costa del Pacífico: *Gymnogongrus crustiforme* Dawson, *Gymnogongrus guadalupensis* Dawson, *Gymnogongrus martinensis* Setchell y Gardner (especies con registro escaso), *Gymnogongrus carnosus* Setchell y Gardner (taxón para el cual no hay datos en más de veinte años de observación en el Pacífico tropical), y *Gymnogongrus johnstonii* (Setchell y Gardner) Dawson (la especie de distribución más amplia y la que más registros tiene en la región tropical del Pacífico mexicano). En ninguno de estos taxones se han hecho estudios particulares sobre su historia de vida (Tabla 1).

Tabla 1. Registros de especies de *Gymnogongrus* Martius, en el Pacífico tropical mexicano.

Especie	Obras que la registran
<i>G. carnosus</i> Setchell y Gardner	Setchell y Gardner, 1924; Dawson, 1944; Dawson, 1953; Dawson, 1961a; Dawson, 1961b.
<i>G. crustiforme</i> Dawson	Dawson, 1961a; Dawson, 1961b; Hollenberg, 1971; Chávez, 1972; Abbott y Hollenberg, 1976; Huerta, 1978; González, 1992; Mateo y Mendoza, 1991; León-Tejera y González, 1993.
<i>G. guadalupensis</i> Dawson	Dawson, 1961a; Dawson, 1961b; Dawson, 1966; Martinell, 1983; Stewart y Stewart, 1984; Treviño, 1986; González, 1992; Mendoza <i>et al.</i> , 1994.
<i>G. johnstonii</i> (Setchell y Gardner) Dawson	Dawson, 1948; Dawson, 1953; Dawson, 1959; Dawson, 1961a; Dawson, 1961b; Norris, 1972; Norris, 1975; Huerta, 1978; Candelaria, 1985; Flores, 1986; Fragoso, 1991; Mateo y Mendoza, 1991; González, 1992; González, 1993; León-Tejera y González, 1993; Serviere <i>et al.</i> , 1993; Mendoza <i>et al.</i> , 1994; León-Tejera <i>et al.</i> , 1996; Hernández, 2003.
<i>G. martinensis</i> Setchell y Gardner	Setchell y Gardner, 1937; Taylor, 1945; Dawson, 1953; Dawson, 1961a; Dawson, 1961b; Huerta y Garza, 1975; Abbott y Hollenberg, 1976; Martinell, 1983; Martinell, 1986; Treviño, 1986; Rodríguez, 1989; Mateo y Mendoza, 1991; González, 1992; Mateo y Mendoza, 1992; González, 1993; Serviere <i>et al.</i> , 1993; León-Tejera <i>et al.</i> , 1996.

Para *Gymnogongrus carnosus* y *Gymnogongrus guadalupensis* se desconoce la fase tetrasporofítica; para *Gymnogongrus crustiforme* y *Gymnogongrus martinensis* se presume una historia de vida heteromórfica, como la que define a taxones de *Ahnfeltiopsis*. Para *Gymnogongrus johnstonii*, inicialmente, se describen tres fases morfológicas: gametofito, carposporofito y tetrasporofito

(Dawson, 1961a), sin embargo, después de esta descripción la fase tetrasporofítica no ha vuelto a ser registrada u observada (Candelaria, 1985; Hernández, 2003). Por otro lado, un estudio de cariotipo registra frondas con un número cromosómico de ocho, pero, la fase morfológica a la que pertenece esta carga genética no ha podido determinarse (Ponce, 1999).

Este desconocimiento de características de las fases morfológicas en la historia de vida de estos taxones, aunado a la diversidad morfológica propia de las especies, puede tener consecuencias en la determinación taxonómica de ejemplares de este género, tales como dificultades o errores de determinación, como ha sido señalado para otras algas (Dixon, 1973; Pedroche y González, 1981; Dreckmann, 1987; López, 1993; Pedroche y Senties, 2003).

Particularmente, desde que *Gymnogongrus johnstonii* fue propuesta como especie (Dawson, 1954) -y en su posterior descripción (Dawson, 1961a)-, se pone de manifiesto la apariencia muy variable de su talo frondoso, y se señala que ejemplares de la especie en algún momento fueron determinados como *Gymnogongrus hancockii* Dawson (Dawson, 1944, 1949 y 1950) -posteriormente sinónimo taxonómico de *Gymnogongrus johnstonii* (Dawson, 1954)-, o también han sido determinados como *Gymnogongrus martinensis* (Taylor, 1945), o como *Gymnogongrus divaricatus* Holmes (Dawson, 1944) -ahora *Ahnfeltiopsis divaricatus* (Holmes) Masuda-.

Ante los descubrimientos en miembros de *Gymnogongrus*, sobre la capacidad del genotipo para expresar variaciones morfológicas y diferentes historias de vida según las condiciones ambientales, y las propuestas de clasificación a partir de la secuencia de las fases de la historia de vida y de sus características morfológicas, en el presente estudio, nos propusimos reconocer las fases morfológicas secuenciales en la historia de vida de *Gymnogongrus johnstonii*.

Partiendo de la breve y única descripción del tetrasporofito de *Gymnogongrus johnstonii* (Dawson, 1961a), se plantean interrogantes sobre el reconocimiento de las fases gametofítica y tetrasporofítica en la historia de la especie: ¿el tetrasporofito crece sobre el gametofito, como se describe para la especie tipo de *Gymnogongrus*?, o ¿el gametofito y el tetrasporofito crecen como talos frondosos independientes?. Incluso, considerando los recientes descubrimientos en historias de vida de Phylloporaceae, puede preguntarse: ¿el tetrasporofito podría ser costroso de vida libre como en las especies trasladadas a *Ahnfeltiopsis*?



## 2 MARCO CONCEPTUAL <sup>1</sup>

La **historia de vida** es un concepto general que involucra la secuencia de eventos y procesos ocurridos durante la vida de un organismo, tales como patrones de desarrollo, diferenciación y de manera especial la reproducción (Begon *et al.*, 1986; Yampolsky, 2001).

Un proceso se constituye de múltiples eventos. La reconstrucción de los eventos explica a la entidad y su circunstancia como un proceso transformado y transformador para la misma entidad y para su entorno. En la naturaleza los seres vivos se manifiestan concretamente como individuos, éstos se ven como un proceso modificado durante su existencia por su propia información genética y por las características ambientales (físicas, químicas y biológicas) que rigen durante su existencia. En muchos seres vivos se manifiesta más de un tipo de individuo, cada uno con características morfológicas y número cromosómico particular. Cada individuo representa una fase. Cada fase tiene un papel ecológico, y pueden o no coincidir en espacio y tiempo. En general, las diferentes fases manifestadas se condicionan recíprocamente y constituyen generaciones en un organismo, de modo que cada individuo -fase o proceso- puede verse como parte de una historia de vida (González, 1991; Gold y González, 1998).

La alternancia de fases morfológicas generacionales con diferente carga genética (fase haploide>fecundación>fase diploide>meiosis>fase haploide) es una característica fundamental de los eucariontes sexuales (Yampolsky, 2001). En las algas -y particularmente en la división Rhodophyta- los eventos y procesos son muy diversos, sin embargo, de manera general podemos considerar que su historia de vida también es una secuencia recurrente que alterna generaciones de fases morfológicas con carga genética particular (Allen, 1937; Drew, 1955; Dixon, 1973). Una fase morfológica -o más de una, en secuencia recurrente- puede ser reconocida por poseer una apariencia constante. Esta cualidad de morfología constante, puede tomarse como característica particular para una especie. Cada fase inicia por una célula simple (espora o cigoto) y termina con la producción de una célula simple (espora o gameta). La condición  $2n$  o **diploide** surge de la

---

<sup>1</sup> Con el fin de auxiliar en la comprensión del tema, en este apartado se definen brevemente los conceptos teóricos básicos utilizados en el escrito. Las palabras clave son **resaltadas** para su fácil consulta.

fecundación, es decir, de la fusión de las gametas (**singamia**), la cual conlleva a la fusión nuclear (**cariogamia**) donde propiamente se duplica la dotación cromosómica. La condición **haploide**,  $1n$  ó  $n$  se reconstituye a partir de la meiosis de un núcleo en fase  $2n$ , reduciendo el número de cromosomas mediante dos divisiones consecutivas y formando cuatro células con carga basal  $n$  (Allen, 1937; Dixon, 1973; Chapman, 1979) (Fig. 1).

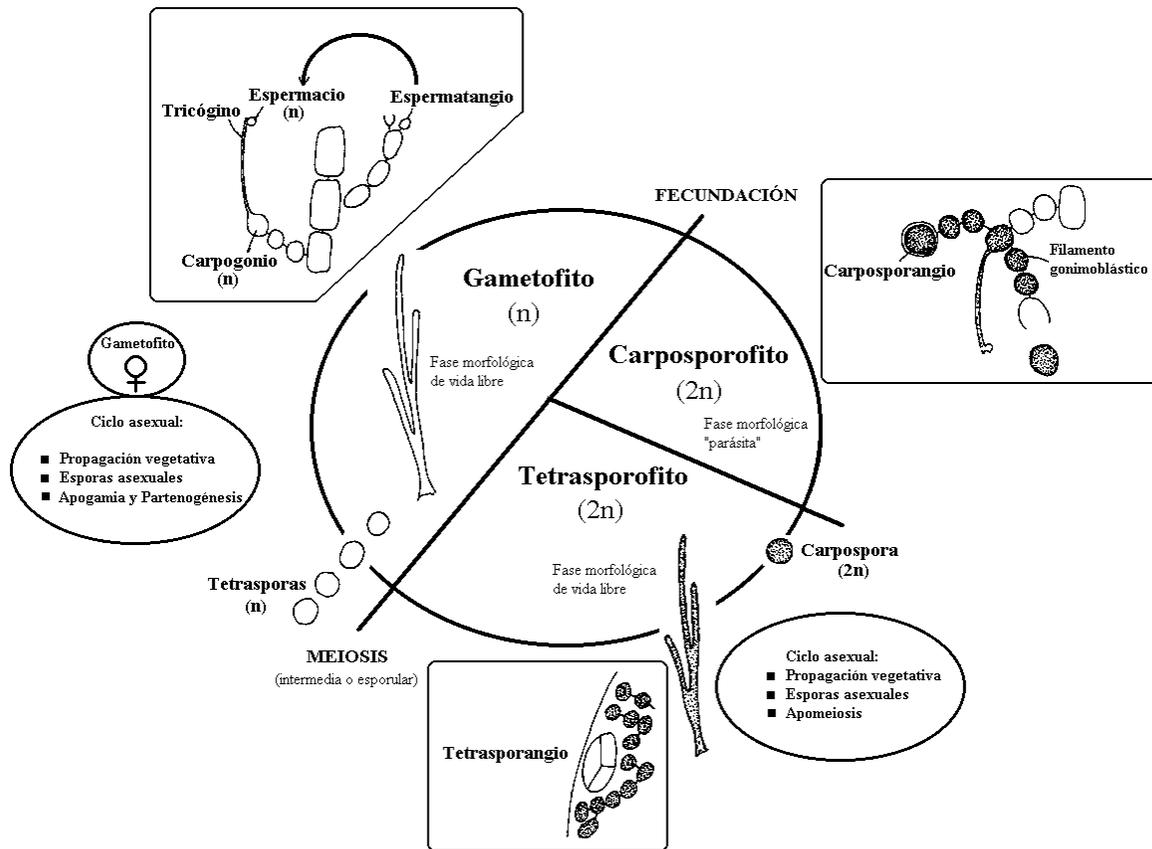


Figura 1. Diagrama de la historia de vida teórica de una rodofita típica de Florideophyceae. Se señalan tres posibles fases morfológicas con sus respectivas estructuras reproductivas y carga genética. Los estados de vida libre son isomórficos. El gametofito es monoico. Los talos y estructuras son esquemáticos (a partir de Lee, 1999).

Cabe señalar que generalmente se reconocen cuatro momentos en una historia de vida en los que puede llevarse a cabo un proceso meiótico. Dicho proceso se reconoce según el momento, lugar o por su producto, y tiene la finalidad de reconstituir la carga genética basal. La meiosis inicial o **cigótica**, se presenta cuando inician las divisiones del cigoto, dando como resultado una fase morfológica  $n$  (Homedes y Serra, 1982). La meiosis intermedia o **esporular**, se lleva a cabo durante la formación de las esporas. La meiosis terminal o **gamética**, acontece durante la gametogénesis, de modo que las gametas resultantes poseen una carga  $n$ . La meiosis **somática** (presente en algunos grupos de rodofitas y clorofitas) ocurre en una célula vegetativa o somática de naturaleza diploide que

no produce esporas o gametos inmediatamente (South y Whittick, 1987), sino que desarrolla directamente una fase morfológica que eventualmente las produce (Necchi y Carmona, 2002).

En términos generales, las rodofitas pueden tener una, dos o tres fases morfológicas en su historia (Hawkes, 1990; Graham y Wilcox, 2000). Las fases morfológicas son nombradas según los órganos reproductivos que poseen. Esto es, en una historia trifásica, la fase gametofítica o gametangial tiene estructuras celulares (**gametangios**) que forman gametas; la carposporofítica o carposporangial soporta estructuras (**carposporangios**) que son formadoras de carposporas; y la tetrasporofítica o tetrasporangial posee estructuras (**tetrasporangios**) que forman tetrasporas. Las fases gametangial y tetrasporangial pueden ser iso o hereromórficas, es decir, los talos pueden tener la misma o diferente apariencia. En todos los casos la fase carposporangial nace sobre la gametangial y es morfológicamente distinta de las otras fases (Dixon, 1973; Chapman, 1979; Cronquist, 1986; Lee, 1999).

La fase gametofítica posee elementos "femeninos" (**carpogonios**) y "masculinos" (**espermacios**). Los talos **gametofíticos** son haploides, igual que las gametas antes mencionadas. Dichas gametas pueden estar en el mismo talo (especie bisexual, homotática o **monoica**) o en diferentes (unisexual, heterotática o **dioica**). Los espermacios son formados por mitosis en una estructura de células superficiales llamada anteridio o **espermatangio** (Fig. 2).

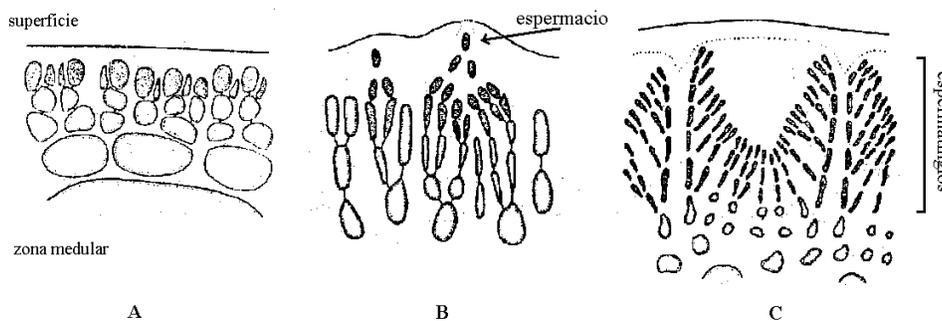


Figura 2. Espermatangios en Phylloporaceae. Se observan como células de arreglo y morfología particular (células más oscuras hacia la superficie), en corte transversal de: **A.** *Stenogramme interrupta* (C. Agardh) Montagne ex Harvey. **B.** *Coccotylus truncatus* (Pallas) M.J. Wynne & J.N. Heine. **C.** *Phyllophora membranifolia* (Goodenough & Woodward) J. Agardh. Esquemas tomados de Kylin, 1956.

En miembros de Florideophyceae, el carpogonio es una célula elongada, relativamente grande en la base, con una extensión llamada **tricógino**, al cual se adhiere el espermacio para la fertilización<sup>2</sup> (Fig. 3). El núcleo diploide -resultado

<sup>2</sup> Antes de la fertilización, a la estructura femenina se le llama **procarpo**. En Gigartinales, el procarpo consiste de una **rama carpogonial** y de una gran **célula auxiliar** ubicada hacia la parte medular del talo (particularmente nacida de un filamento vegetativo ordinario). En la mayoría de las familias del orden -incluyendo Phylloporaceae-, la rama carpogonial está constituida de dos

de la unión de las gametas- se transporta a una **célula auxiliar** o de soporte, ya sea por la fusión entre el carpogonio y la célula auxiliar (en Corallinales y Gigartinales), o por un filamento de conexión denominado **ooblasto** (en Gelidiales y Gigartinales). Cuando el carpogonio es fertilizado -constituyendo la fase diploide llamada **carposporofito**-, el tricógino y el carpogonio degeneran. Entonces se forma y crece un filamento a partir de la célula auxiliar. Este filamento crece hacia la médula (Gigartinaceae y Phylloporaceae) formando numerosas conexiones secundarias con las células medulares, llegando a ser densamente ramificado y constituyendo el **filamento gonimoblástico**.

A partir de este gonimoblasto se forman células fértiles con doble carga genética (**carposporas**). El carposporofito es rodeado de tejido gametofítico (**pericarpo**) y el conjunto gametofito-pericarpo es reconocido con el término de **cistocarpo**. Las carposporas se liberan y cada una germina en una fase diploide llamada **tetrasporofito**, que al madurar produce **tetrasporangios** (Fig. 4). Estos tetrasporangios son resultado de la meiosis, y cada uno de los cuatro núcleos haploides resultantes se denomina **tetraspora**. Finalmente, cada una de las tetrasporas germina en un nuevo gametofito (Bold y Wynne, 1978; Taylor, 1979; Hawkes, 1990; Hoek *et al.*, 1995; Lee, 1999).

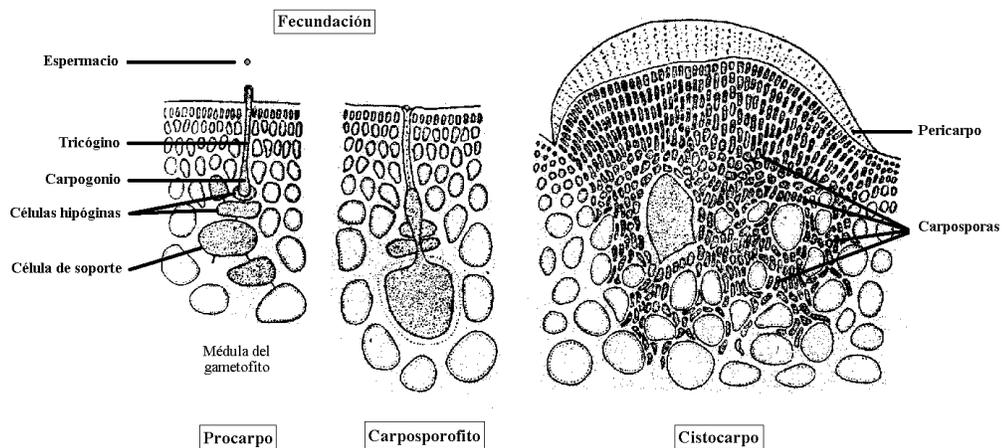


Figura 3. Maduración de una estructura femenina en *Phyllophora* Greville. El procarpo sufre cambios una vez ocurrido el evento de fecundación. Ya constituida la fase carposporofítica, se desarrolla una estructura cistocárpica. Son señalados algunos componentes celulares. (Esquemas tomados de Kylin, 1956).

**células hipóginas** y un carpogonio con su tricógino expuesto a la superficie (Taylor, 1979; Font-Quer, 1982, Hoek *et al.*, 1995).

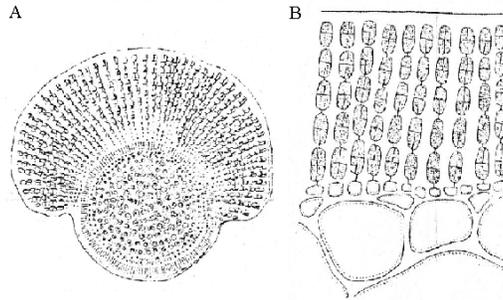


Figura 4. Tetrasporangios en Phylloporaceae. Se observan cortes transversales de **A.** Soro nematecial en *Gymnogongrus griffithsiae* (Turner) C.F.P. Martius. **B.** Detalle de arreglo tetrasporangial en *Stenogramme interrupta* (C. Agardh) Montagne ex Harvey. Esquemas tomados de Kylin, 1956.

Esta secuencia de tres fases morfológicas no necesariamente es absoluta. Como sucede con diferentes historias de vida en todos los niveles taxonómicos de las rodofitas, bajo condiciones naturales y/o de laboratorio (West y Hommersand, 1981) se presentan variaciones en la secuencia del patrón trifásico. Por ejemplo, una generación pudiera repetirse por sí misma de forma "vegetativa" -por la producción de órganos de propagación (**propágulos**) o por simple **fragmentación** (Chapman, 1979; Lee, 1999) o mediante **apomixis** -produciendo un "embrión" sin fecundación previa (Font-Quer, 1982)- (Bold y Wynne, 1978; Maggs, 1988). Se conocen dos procesos apomícticos: la partenogénesis y la apogamia. En la **apogamia**, se desarrolla un talo a partir de cualquier célula del gametofito, excepto del carpogonio. En la **partenogénesis** el carpogonio, sin haber sido fecundado, desarrolla un cigoto (Font-Quer, 1982; Lee, 1999).

También, en la naturaleza y/o en cultivo, se han observado variaciones en la constitución cromosómica de las fases morfológicas, tales como gametófitos diploides y esporofitos haploides (Bold y Wynne, 1978; Maggs, 1988).

Las variantes, consideradas como tal a partir del patrón trifásico general, virtualmente pueden presentarse en cualquier proceso o elemento morfológico. En términos generales, las variaciones que se registran a nivel intraespecífico en historias de vida de miembros de Florideophyceae, pueden agruparse de la siguiente manera (Maggs, 1988):

- Formación de estructuras distintas a tetrasporangios.
- Formación simultánea de gametangios y tetrasporangios.
- Desarrollo directo del tetrasporofito desde tetrasporas.
- Desarrollo directo del gametofito desde carposporas.
- Bisexualidad en especies normalmente unisexuales.

Es común que miembros de la misma especie formen variantes de estructuras esporangiales, sobre el gametofito, tetrasporofito y/o en un talo especial. Se registran especies con **monosporangios** que por mitosis, generan una sola

espora uninucleada (**monospora**, en Acrochaettaceae y Corallinaceae), o **bisporangios** (en Solieriaceae y Corallinaceae) que producen dos esporas (**bisporas**) mitóticas (uni o binucleadas) o meióticas (tetranucleadas). Además, son conocidas especies que llegan a formar esporangios que producen más de cuatro esporas. En los **polisporangios** (en Ceramiaceae y Champiaceae) - multinucleados de inicio-, se cuadruplica el número de núcleos por meiosis para formar un cúmulo de esporas uninucleadas; y en los **parasporangios** (en Ceramiaceae) -de origen mitótico- se forman más de cuatro esporas, probablemente sin un proceso meiótico (**apomeiosis**). También, hay especies (en Rhodomelaceae) que producen estructuras reproductivas especializadas - brotes o ramas de dos o más células- de origen asexual, llamadas **propágulos vegetativos** (Bold y Wynne, 1978; Font-Quer, 1982; Maggs, 1988).

Además de estas variantes en estructuras de reproducción, son registradas variantes en las fases morfológicas de vida libre. Por un lado, hay especies que presentan variantes en el desarrollo. Esto es, se registran historias con fases morfológicas mezcladas (en Phyllophoraceae, Ceramiaceae y Gracilariaceae), donde el mismo talo (sea este  $n$  ó  $2n$ ) simultáneamente desarrolla gametangios y tetrasporangios, de modo que en un mismo talo, un carpogonio  $2n$  (fertilizado por un espermacio  $2n$  ó  $n$ ) puede producir un carposporofito tetra o triploide; y por meiosis, el tetrasporangio de ese mismo talo puede producir tetrasporas  $n$  (Maggs, 1988).

Por otro lado, hay especies con variantes en la secuencia de sus fases. En algunas, se registra la secuencia facultativa de generaciones exclusivamente tetrasporofíticas de origen apomeiótico (en Rhodimeniaceae y Gloiosiphonaceae), que después de varias generaciones posteriores, desarrollan gametófitos y algunos tetrasporofitos mitóticos.

En otras especies, se registra la secuencia directa de gametófitos a partir de carposporas (en Phyllophoraceae y Petrocelidaceae). En esta secuencia el carposporofito puede desarrollarse desde carpogonios, en presencia o ausencia de gametas masculinas, o desde células vegetativas, es decir, por fecundación típica, partenogénesis o apogamia (Maggs, 1988).

Finalmente, se documenta variación intraespecífica en la producción de elementos sexuales. Comúnmente, se considera que en una especie dioica con historia trifásica, se producen talos masculinos y talos femeninos en proporción 1:1. Esto considerando que de las cuatro tetrasporas, dos germinan en gametófitos masculinos y las otras dos en femeninos. Pero ocasionalmente (en Phyllophoraceae, Ceramiaceae, Gracilariaceae y Rhodomelaceae), se presenta una variante en la que una proporción de tetrasporas germina en talos bisexuales (talos femeninos con ramas masculinas y/o viceversa) que heredan su condición monoica y tienen capacidad de autofecundación (Maggs, 1988).

Las variantes arriba descritas, establecen un marco general que señala la versatilidad de variaciones en las historias de vida. Por varias décadas, se ha señalado a Phylloporaceae (Gigartinales), y particularmente a *Gymnogongrus*, como un grupo taxonómico con numerosas variaciones en su historia (Dixon, 1973; West y Hommersand, 1981; Hawkes, 1990). A continuación, se describe la versatilidad documentada para la familia, haciendo énfasis en los descubrimientos hechos en *Gymnogongrus* y *Ahnfeltiopsis*.



### 3 ANTECEDENTES

En 1833 C.F.P. Martius estableció el género *Gymnogongrus* Martius, designando a *Gymnogongrus griffithsiae* (Turner) Martius como la especie tipo.

Características morfológicas establecen que un ejemplar de este género se puede identificar porque muestra un pequeño talo erecto, abundantemente ramificado en un plano, predominantemente de manera dicotómica con proliferaciones laterales (ocasionalmente), y por estar sujeto al sustrato mediante un órgano de fijación discoidal de consistencia firme y dura. Además, al observar la estructura interna de los ejes, debe verse una médula densa con grandes células poligonales y una corteza de varias células dispuestas en hileras anticlinales. Los cistocarpos maduros (cuando los presentan) deben estar profundamente embebidos y protuberantes a una o ambos caras de la rama. Los carposporangios deben encontrarse en grupos separados por células estériles.

En algunas especies es desconocida la fase tetrasporangial. En otras (como la especie tipo), pueden observarse tetrasporangios segmentados en cruz, naciendo en la capa externa de pequeños nematecios desarrollados sobre las ramas (Taylor, 1979; Abbott y Hollenberg, 1976; Candelaria, 1985).

Mundialmente se registran veintiséis especies de *Gymnogongrus* en costas de los océanos Pacífico, Atlántico e Índico (Güiry y Nic-Dhonncha, 2002).

Los registros indican que en México están presentes cinco especies del género (González *et al.*, 1996; Ortega *et al.*, 2001) -válidas desde el punto de vista taxonómico (Güiry y Nic-Dhonncha, 2002)- desarrollándose en ambientes inter e inframareales (González, 1993).

De éstas, *Gymnogongrus johnstonii* (Fig. 5) es la especie con mayor número de registros y la más extensamente distribuida en nuestro país (González, 1993; González *et al.*, 1996). Se presenta exclusivamente en el litoral Pacífico -como parte de las comunidades intermareales (González, 1993)-, desde el Golfo de California (en la Isla tortuga, localidad tipo) hasta las costas de Oaxaca, incluyendo la Isla Socorro del Archipiélago Revillagigedo (Dawson, 1961a).

Particularmente, el nombre de *Gymnogongrus johnstonii*, es resultado de una reclasificación taxonómica basada en su morfología celular. Esta especie litofílica, inicialmente fue descrita por Setchell y Gardner (1924) como perteneciente al género *Callophyllis* Kützing (Kallymeniaceae, Gigartinales). Sin embargo, después de la revisión del material tipo (tres especímenes: dos registrados como cistocápicos

y uno como "anteridial"), Dawson (1954) la trasladó a *Gymnogongrus*, basándose en las características medulares de sus frondas (médula parenquimatosa sin filamentos); y al comparar el espécimen "anteridial" con especímenes de *Gymnogongrus hancockii* Dawson, advirtió una gran semejanza morfológica (ramificación dicotómica regular), por ello propuso a *Gymnogongrus hancockii* como sinónimo taxonómico de *Gymnogongrus johnstonii*. Si bien en esta obra el autor no da más detalles de la morfología, años después (1961a) hace una descripción más extensa de las características macro y microscópicas del talo erecto.

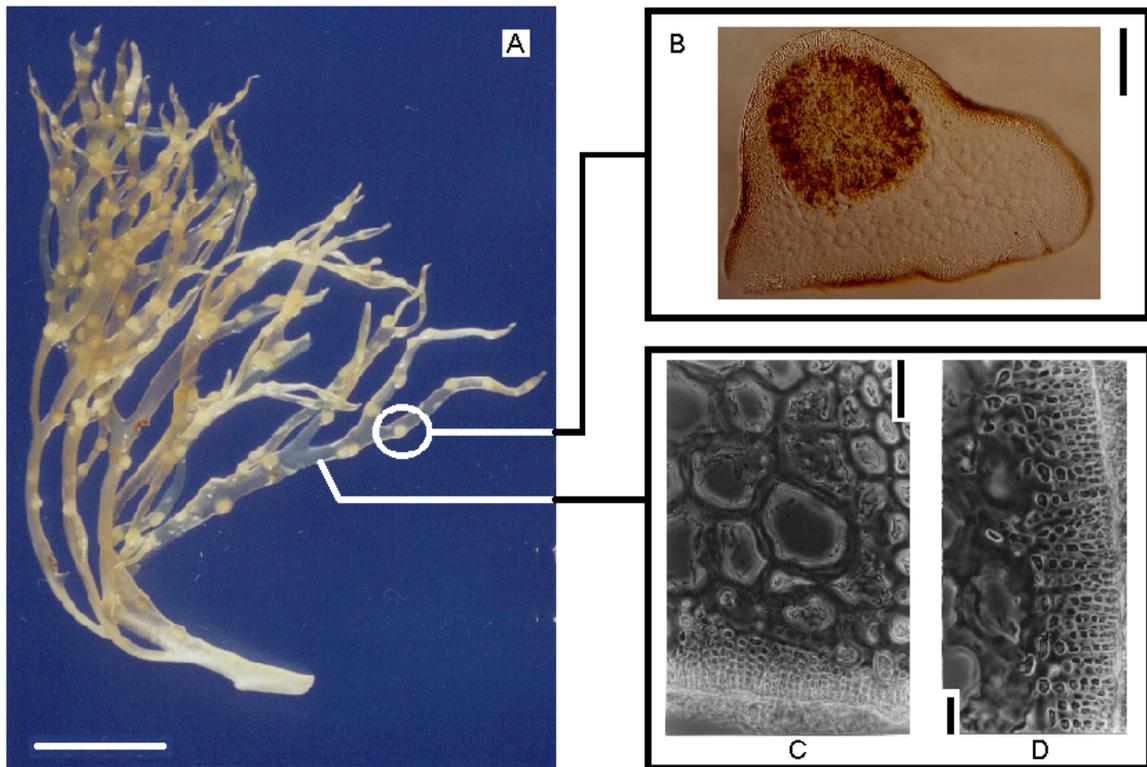


Figura 5. A. Ejemplar típico de *Gymnogongrus johnstonii* (Setchel & Gardner) Dawson (Escala= 1 cm). B. Se muestra el corte trasversal de un cistocarpo maduro (Escala= 100 µm). C. Detalle de la región medular (Escala= 20 µm). D. Detalle de la región cortical (Escala= 10 µm).

Posterior a la descripción de Dawson, se han hecho pocos estudios en la especie. Entre ellos cuenta el de Candelaria (1985), en el que proporciona una descripción morfológica general de las frondas y del ambiente en que se desarrolla la especie. Después de este trabajo, Ponce (1999) describe frondas con intervalos de variación compatibles a los previamente descritos y registra un número cromosómico de ocho para la especie. Finalmente, en el trabajo más reciente (Hernández, 2003) se describen intervalos de variación de los caracteres morfológicos de las frondas sometidas a distintas condiciones ambientales durante un período anual.

Los trabajos antes mencionados describen características vegetativas de las frondas y de los cistocarpos. Sin embargo, resalta el hecho de que los trabajos de Setchell y Gardner (1924), Candelaria (1985), Ponce (1999) y Hernández (2003), no describen tetrasporangios. Solamente en la descripción de Dawson (1961a), hecha ya como especie de *Gymnogongrus*, se hace referencia a una fase tetrasporofítica. En su descripción, el autor se señala el desarrollo de tetrasporangios en nematecios (verruca superficial), sin precisar si dichas estructuras se desarrollan en los talos gametofíticos o en talos tetrasporofíticos independientes.

Con relación a lo anterior, cabe mencionar que Ponce (1999) señala como incierta la fase a la que pertenece la carga genética de ocho cromosomas. Esta autora - basándose en la descripción de Dawson (1961a) y considerando las historias conocidas para Phylloporaceae (West y Hommersand, 1981)- supone que *Gymnogongrus johnstonii* tiene un ciclo de alternancia isomórfica, en la que alternan una fase gametofítica erecta (haploide)  $n= 4$  y una tetrasporofítica erecta (diploide)  $2n= 8$ .

### 3.1 Historias de vida en Phylloporaceae.

*Gymnogongrus johnstonii* es miembro de Phylloporaceae, la familia con más variedad de patrones de historias de vida en Rhodophyta (Fredericq y Lopez, 2002). El empleo de técnicas de cultivo, cariotipo y observaciones en campo han servido para reconocer fases morfológicas (particularmente en especies con historias heteromórficas) y para detectar variantes del patrón trifásico (West y Hommersand, 1981). En los catorce géneros de Phylloporaceae (Güiry y Nic-Dhonncha, 2002), se documentan historias tetrasporoblásticas, isomórficas, heteromórficas, y variantes intraespecíficas, tales como historias directas, con fases morfológicas mezcladas y de talos monoicos en una especie normalmente dioica (Maggs, 1988).

*Gymnogongrus* ha llamado la atención por agrupar a numerosas especies y por su varias historias de vida (West y Hommersand, 1981). En décadas recientes se ha empleado la técnica de cultivo para realizar estudios sobre historias de *Gymnogongrus dilatatus* (Turn.) J. Ag., *Gymnogongrus complicatus* (Kut.) Papenfuss, *Gymnogongrus glomeratus* J. Ag., *Gymnogongrus polycladus* (Turn.) J. Ag. (Anderson y Bolton, 1990), y *Gymnogongrus griffithsiae* (Turn.) Mart. (Cordeiro y Candia, 1981; Masuda *et al.*, 1996). También, se han hecho estudios de este tipo en especies antes consideradas como parte del género, y que ahora se consideran como nombres sinónimos de taxones de *Ahnfeltiopsis* (como *Gymnogongrus linearis* (C. Ag.) J. Ag. y *Gymnogongrus leptophyllus* J. Ag. [DeCew y West, 1981]; como *Gymnogongrus devoniensis* (Grev.) Schott. [Maggs *et al.*, 1992]).

Es de resaltar, que treinta y siete especies clasificadas en *Gymnogongrus*, para principios de la década de los 1990's, fueron reconocidos como sinónimos taxonómicos de algunos taxones de *Ahnfeltia* Taylor (Ahnfeltiaceae, Ahnfeltiales) y principalmente de *Ahnfeltiopsis* (Phylloporaceae, Gigartinales). Esto con fundamento en el conocimiento de las historias de vida y de las características de las fases morfológicas (Maggs y Pueschel, 1989; Silva y DeCew, 1992; Güiry y Nic-Dhonncha, 2002). También, llama la atención el desconocimiento de las historias de vida de veinte de veintisiete especies de *Gymnogongrus*, incluida *Gymnogongrus johnstonii* (Tabla 2).

Tabla 2. Historias de vida registradas para especies de *Gymnogongrus* y para especies que en algún momento fueron consideradas como parte de *Gymnogongrus* (Anderson y Bolton, 1990) y que actualmente pertenecen a *Ahnfeltiopsis* (Silva y DeCew, 1992; Güiry y Nic-Doncha, 2002).

Tipo de historia	Registro como especie de <i>Gymnogongrus</i>	Nombre actualmente en uso
I. Tetrasporoblástica	<i>G. chiton</i> (Howe) Silva y DeCew <i>G. crenulatus</i> (Turn.) J. Ag. <i>G. dilatatus</i> (Turn.) J. Ag. <i>G. griffithsiae</i> (Turn.) Mart. <i>G. tetrasporifer</i> Papenfuss	<i>G. chiton</i> (Howe) Silva y DeCew <i>G. crenulatus</i> (Turn.) J. Ag. <i>G. dilatatus</i> (Turn.) J. Ag. <i>G. griffithsiae</i> (Turn.) Mart. <i>G. tetrasporifer</i> Papenfuss
II. Heteromórfica	<i>G. catenatus</i> Yendo <i>G. complicatus</i> (Kützing) Papenfuss <i>G. crustiforme</i> Dawson <i>G. densus</i> J. Ag. <i>G. devoniensis</i> (Grev.) Schott. <i>G. divaricatus</i> Holmes <i>G. flabelliformis</i> Harvey <i>G. furcellatus</i> (C. Ag.) J. Ag. <i>G. glomeratus</i> J. Ag. <i>G. intermedius</i> Kylin <i>G. leptophyllus</i> J. Ag. (algunas poblaciones) <i>G. linearis</i> (C. Ag.) J. Ag. <i>G. martinensis</i> Setch. y Gardn. <i>G. paradoxus</i> Suringar <i>G. polycladus</i> (Turn.) J. Ag. <i>G. pusillus</i> (Mont.) Feldmann y Mazoyer <i>G. pygmaeus</i> J. Ag. <i>G. vermicularis</i> (C. Ag.) J. Ag.	<i>Ahnfeltiopsis catenata</i> (Yendo) Masuda <i>A. complicata</i> (Kützing) Silva y DeCew <i>G. crustiforme</i> Dawson <i>A. densa</i> (J. Ag.) Silva y DeCew <i>A. devoniensis</i> (Grev.) Silva y DeCew <i>A. divaricatus</i> (Holmes) Masuda <i>A. flabelliformis</i> (Harvey) Masuda <i>A. furcellata</i> (C. Ag.) Silva y DeCew <i>A. glomerata</i> (J. Ag.) Silva y DeCew <i>A. intermedius</i> (Kylin) Stegenga, Bolton y Anderson <i>A. leptophylla</i> (J. Ag.) Silva y DeCew <i>A. linearis</i> (C. Ag.) Silva y DeCew <i>G. martinensis</i> Setch. y Gardn. <i>A. paradoxa</i> (Suringar) Masuda <i>A. polyclada</i> (Kützing) Silva y DeCew <i>A. pusilla</i> (Mont.) Silva y DeCew <i>A. pygmaea</i> (J. Ag.) Silva y DeCew <i>A. vermicularis</i> (C. Ag.) Silva y DeCew
III. Directa	<i>G. devoniensis</i> (Grev.) Schott. <i>G. leptophyllus</i> J. Ag. (forma estrecha)	<i>A. devoniensis</i> (Grev.) Silva y DeCew <i>A. leptophylla</i> (J. Ag.) Silva y DeCew
IV. Desconocida	<i>G. aequicrassus</i> Børgesen <i>G. antarcticus</i> Schott. <i>G. carnosus</i> Setch. y Gardn. <i>G. disciplinalis</i> (Saint-Vincent) J. Ag. <i>G. filiformis</i> Kützing <i>G. furcatus</i> (Hooker y Harvey) Kützing <i>G. gregarius</i> Baardseth <i>G. guadalupensis</i> Dawson <i>G. irregularis</i> Zanardini <i>G. johnstonii</i> (Setch. y Gardn.) Dawson <i>G. melanothrix</i> Grunow <i>G. minutus</i> Taylor <i>G. nigricans</i> Dangeard <i>G. nodiferus</i> J. Ag. <i>G. patens</i> (Goodenough y Woodward) J. Ag. <i>G. platyphyllus</i> Gardn. <i>G. sinicola</i> Dawson <i>G. tenuis</i> (J. Ag.) J. Ag. <i>G. torulosus</i> (Hooker y Harvey) Schmitz <i>G. turquetii</i> Hariot	<i>G. aequicrassus</i> Børgesen <i>G. antarcticus</i> Schott. <i>G. carnosus</i> Setch. y Gardn. <i>G. disciplinalis</i> (Saint-Vincent) J. Ag. <i>G. filiformis</i> Kützing <i>G. furcatus</i> (Hooker y Harvey) Kützing <i>G. gregarius</i> Baardseth <i>G. guadalupensis</i> Dawson <i>G. irregularis</i> Zanardini <i>G. johnstonii</i> (Setch. y Gardn.) Dawson <i>G. melanothrix</i> Grunow <i>G. minutus</i> Taylor <i>G. nigricans</i> Dangeard <i>G. nodiferus</i> J. Ag. <i>G. patens</i> (Goodenough y Woodward) J. Ag. <i>G. platyphyllus</i> Gardn. <i>G. sinicola</i> Dawson <i>G. tenuis</i> (J. Ag.) J. Ag. <i>G. torulosus</i> (Hooker y Harvey) Schmitz <i>G. turquetii</i> Hariot

### 3.1.1 Historia Tetrasporoblástica.

El tipo de historia referido como tetrasporoblástico o de tipo *Liagora tetrasporifera*, (por ser descrita inicialmente en este taxón), se observa en cinco especies de *Gymnogongrus* (Tabla 2), en *Coccotylus truncatus* (Pallas) Wynne y Heine, y probablemente en *Ceratocolax hartzii* Rosenvinge (Masuda *et al.*, 1996).

Describe el desarrollo de *Gymnogongrus griffithsiae* (la especie tipo de *Gymnogongrus*). En esta historia, el gametofito erecto ( $n$ ) es monoico. Los procarpos están constituidos de una rama carpogonial bi o trinucleada y una célula auxiliar. Procarpos y espermatangios se agrupan en la parte apical del talo, estos últimos crecen en la capa más externa de la corteza (Cordeiro y Candia, 1981). La fase gametofítica da lugar a una fase tetrasporofítica ( $2n$ ) reducida morfológicamente, formada en un nematecio que crece en la superficie del gametofito (Cordeiro y Candia, 1981; Anderson y Bolton, 1990), las tetrasporas ( $n$ ) formadas en esta fase recuperan la carga genética por meiosis (Masuda *et al.*, 1996) y germinan en un nuevo gametofito (Fig. 6).

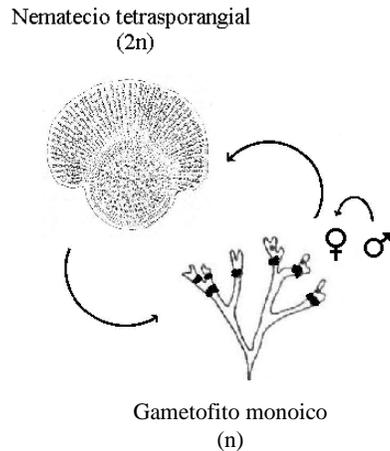


Figura 6. Historia de vida tipo tetrasporoblástica en una especie monoica. Son señaladas las fases morfológicas y las estructuras con su respectiva carga genética.

Esta historia bifásica fue estudiada en ejemplares de Irlanda y Francia, en ellos se detalla que la célula auxiliar se fusiona con el carpogonio fertilizado, los filamentos gonimoblásticos ( $2n$ ) empiezan a crecer, se abren paso a través de la corteza, y sin el desarrollo de la fase cistocárpica, forman directamente una estructura filamentosa (**tetrasporoblasto** o carpotetrasporoblasto) que produce tetrasporas ( $n$ ), y que representa a la fase tetrasporangial (Masuda *et al.*, 1996; Fredericq y Lopez, 2002). Esta secuencia tetrasporoblástica o carpotetrasporoblástica, también se describe para ejemplares africanos de *Gymnogongrus dilatatus* (Turner) J. Agardh, y se especula ha sido descrita para *Gymnogongrus chiton* y *Gymnogongrus crenulatus* (Anderson y Bolton, 1990).

En ejemplares brasileños de *Gymnogongrus griffithsiae*, se describe una secuencia peculiar en la que, tras la fecundación, como es ordinario, la célula auxiliar forma filamentos gonimoblásticos que crecen hacia la médula. De manera inusual, a partir de ellos y de las células medulares, se desarrolla una fase carposporofítica (cistocarpos internos carentes de poro especializado o **carpostoma**), en la que se desarrollan carposporangios que forman carposporas, las cuales germinan *in situ*. Los filamentos germinales crecen hacia el exterior a través de grietas en la corteza del cistocarpo y forman al nematecio tetrasporangial (Cordeiro y Candia, 1981).

### 3.1.2 Historia Isomórfica.

La historia de vida isomórfica, o también referida como de tipo *Polysiphonia* (llamada así porque inicialmente fue descrita para este género), se registra para las especies *Phyllophora* (Fredericq y Ramírez, 1996), y recientemente es descrita en *Besa papillaeformis* Setchell (Fredericq y Lopez, 2002).

En este patrón trifásico, el gametofito erecto ( $n$ ) es monoico. Los procarpos - constituidos de una rama carpogonial tricolada y una célula auxiliar típicamente grande-, se hallan en la región cortical del talo. Las células espermatangiales elongadas, se distribuyen en pares hacia la superficie del talo, formando espermacios por divisiones mitóticas orientadas longitudinalmente. La fase gametofítica da lugar a cistocarpos internos (inmersos en el talo) y carentes de carpostoma, que liberan carposporas. A su vez, esta fase carposporofítica ( $2n$ ) da lugar a un tetrasporofito erecto ( $2n$ ) que desarrolla tetrasporangios que por meiosis forman tetrasporas ( $n$ ). Estas últimas germinan nuevamente en gametofitos (Fredericq y Lopez, 2002).

Se considera que *Schottera* Guiry y Hollenberg y *Stenogramme* Harvey tienen este tipo de historia de vida, pero no hay evidencia definitiva para establecerlo. También, para *Petroglossum* Hollenberg y *Ozophora* J. Agardh hay evidencia que sugiere una historia isomórfica, sin embargo, no hay reporte del tetrasporofito (West y Hommersand, 1981). De igual manera, se considera que *Gymnogongrus johnstonii* presenta este tipo de historia (Ponce, 1999), sin embargo, las observaciones más recientes no lo confirman (Hernández, 2003).

### 3.1.3 Historia Heteromórfica.

En la historia trifásica heteromórfica -también llamada de tipo *Bonnemaisonia hamifera* o de tipo *Nemalion*-, los cistocarpos crecen internamente en el gametofito monoico erecto ( $n$ ) y liberan carposporas ( $2n$ ) a través de un carpostoma; a partir de estas esporas se desarrolla un tetrasporofito costroso de

vida libre con tetrasporangios producidos intercaladamente de manera seriada y divididos en forma cruzada (Anderson y Bolton, 1990; Silva y DeCew, 1992), las tetrasporas ( $n$ ) -producto de la meiosis- germinan en un nuevo gametofito (Fig. 7).

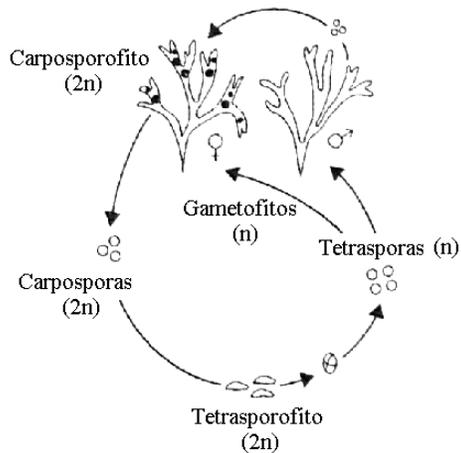


Figura 7. Historia de vida tipo heteromórfica en una especie dioica. Son señaladas las fases morfológicas y las estructuras de dispersión con su respectiva carga genética.

En Phylloporaceae, se registra para las especies de *Ahnfeltiopsis* (Silva y DeCew, 1992), *Mastocarpus* (Maggs, 1988) y *Erythrodermis* (Fredericq y Ramírez, 1996). Silva y DeCew (1992) propusieron a *Ahnfeltiopsis* para agrupar especies con historia heteromórfica, cistocarpos internos con carpostoma y tetrasporangios intercalares y cruzados. En su propuesta, agrupan taxones que antes se consideraban como parte de *Gymnogongrus*, tales como, *Gymnogongrus densus* J. Ag., *Gymnogongrus devoniensis* (Grev.) Schotter, *Gymnogongrus glomeratus* J. Ag., *Gymnogongrus leptophyllus* J. Ag., *Gymnogongrus pusillus* (Montagne) Feldmann y Mazoyer, y *Gymnogongrus pygmaeus* J. Ag. Ahora todas estas especies son parte de *Ahnfeltiopsis*.

Se considera que dos especies de *Gymnogongrus* presentan esta historia: *Gymnogongrus crustiforme* Dawson (Anderson y Bolton, 1990, basados en observaciones de McCandless *et al.*, 1982); y *Gymnogongrus martinensis* Setchell y Gardner, a partir de observaciones de West y DeCew (DeCew y West, 1981). Cabe mencionar que ambos taxones son registrados en el Pacífico mexicano, desde Nayarit (Serviere *et al.*, 1993) hasta Oaxaca (Abbott y Hollenberg, 1976), y que no se han hecho estudios morfológicos o de historia de vida recientemente en ellos.

### 3.1.4 Historia Directa.

Comúnmente, la historia de vida directa (gametofito-carposporofito-gametofito) se presenta en especies con historia heteromórfica, en la que la fase costrosa es evidentemente ausente. Pero también, ocurre en especies de historia isomórfica,

aunque en este caso, el desarrollo solo se percibe cuando las nuevas generaciones alcanzan la madurez reproductiva. En Phyllophoraceae, se registra en *Mastocarpus stellatus* (Stackhouse) Güiry (Maggs, 1988), en poblaciones de *Ahnfeltiopsis leptophylla* (como *G. leptophyllus* en DeCew y West, 1981) y para poblaciones de *A. devoniensis* (como *G. devoniensis* en Maggs *et al.*, 1992)

De manera general, se señala que este reciclamiento de gametófitos se debe a un proceso apomítico, por lo que suele referirse como historia apomítica (Hawkes, 1990). Pero en algunos casos, las evidencias permiten señalar el tipo particular de apomixis, como un proceso apógamo (Anderson y Bolton, 1990) o como un proceso partenogenético (Ardre, 1978 en Maggs, 1988).

En esta historia bifásica (Fig. 8), los gametofitos femeninos ( $2n$  ó  $n$ ) dan desarrollo a una fase carposporangial mediante apomixis. Las carposporas ( $2n$  ó  $n$ ) que se forman en esta fase, dan surgimiento directo a nuevos gametófitos apomeióticos, es decir, sin la alternancia de una fase tetrasporofítica (DeCew y West, 1981; Anderson y Bolton, 1990; Silva y DeCew, 1992).

En taxones de *Ahnfeltiopsis* (antes considerados como parte de *Gymnogongrus*), se documenta la historia de vida directa como una variación de la historia trifásica heteromórfica. Este patrón directo se relaciona con la distribución geográfica y como una variante relacionada a la morfología de los talos gametofíticos (Maggs, 1988).

En el caso de poblaciones californianas de *Ahnfeltiopsis leptophylla*, se reconocen dos formas: talos de ramificación ancha y talos de ramificación angosta. Carposporas obtenidas de frondas con ramas angostas, al ser cultivadas, germinaron directamente en ejes erectos. En ausencia de espermatagios y carpogonios, los talos desarrollaron carposporofitos por alargamiento de algunas células medulares que funcionaron como células auxiliares y produjeron tejido gonimoblástico, es decir, se llevó a cabo un proceso apogámico. Contrario a lo anterior, carposporas obtenidas de frondas con ramas angostas, al ser cultivadas, desarrollaron tetrasporofitos costosos, las tetrasporas desarrolladas por estos últimos germinaron en gametófitos solo en presencia de talos masculinos (DeCew y West, 1981).

Cultivos de carposporas de *Ahnfeltiopsis devoniensis*, obtenidos en Roscoff (noroeste de Francia), desarrollaron directamente, y de manera exclusiva, gametófitos femeninos erectos. Estudios cromosómicos (Maggs, 1988) confirmaron que en esta variante de historia de vida, las carposporas haploides son de origen apomítico (que por la ausencia de talos masculinos puede considerarse como un proceso partenogenético). Se especula que, contrario a la historia de vida heteromórfica, la historia de vida directa de esta especie pudiera presentarse por condiciones desfavorables relacionadas con la latitud geográfica, pues cultivos de

carposporas de poblaciones de la misma especie, obtenidas en Biarritz (suroeste de Francia), sí desarrollaron talos costrosos (Ardré, 1978 en Maggs, 1988). Este mismo patrón directo (partenogenético), también se observó en cultivos de talos de *Ahnfeltiopsis devoniensis* y en otros ejemplares tentativamente determinados como *Gymnogongrus? devoniensis* (*Ahnfeltiopsis? devoniensis*), todos colectados en localidades de Canadá, Francia e Irlanda (Maggs *et al.*, 1992). El conteo cromosómico en ejemplares de *Ahnfeltiopsis? devoniensis* señaló que ambas fases morfológicas (gametofítica y carposporofítica) fueron diploides, y rechazan propuestas previas -apoyadas en el tipo de carragenina- sobre meiosis somática en los ejes erectos (Maggs, 1988). (Fig. 8)

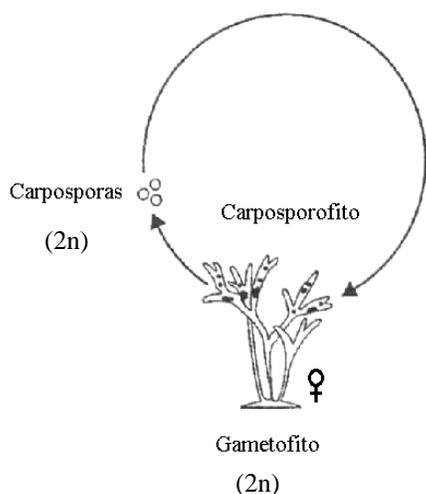


Figura 8. Historia de vida tipo directa en un talo gametofítico femenino. Son señaladas las fases morfológicas y las estructuras de dispersión con su respectiva carga genética. Basado en un esquema presentado por Maggs *et al.* (1992), para una población de *Gymnogongrus* sp.

### 3.1.5 Historia con fases morfológicas mezcladas.

En ciertas especies, en las que se considera que el desarrollo de las fases morfológicas de vida libre, tienen un momento y espacio separados, se han observado talos en los que inusualmente se desarrollan de manera simultánea gametangios y tetrasporangios (Maggs, 1988; Plastino y Oliveira, 1988; Hernández y Gil, 1994), es decir, talos con fases morfológicas mezcladas. En Phylloporaceae, esta variación intraespecífica únicamente se registra en *Mastocarpus stellatus*. En esta especie se ha observado que a partir de una carpospora liberada por un cistocarpo típico, germina un talo compuesto por tejido costroso (tetrasporofítico) y tejido gametofítico. El cultivo de gametofitos femeninos, que desarrollan cistocarpos en ausencia de talos masculinos, ha demostrado que la historia mezclada puede continuar durante cuatro generaciones. Esto último, en parte, argumenta la propuesta de que dicha secuencia es una variante de la historia de vida directa apomíctica (Maggs, 1988).

### 3.1.6 Historia con bisexualidad en especie dioica.

Esta variante de historia de vida se ha presentado en cultivos de talos típicos de especies dioicas con historia trifásica. Ha sido monitoreada en cultivos de gametofitos "inusualmente" bisexuales que llegan a presentar autofecundación. Se registra en taxones de Ceramiaceae, Gracariaceae y Rhodomelaceae (Maggs, 1988; Plastino y Oliveira, 1988). En Phyllophoraceae, solo se documenta para *Mastocarpus* (Maggs, 1988).

En el caso de *Mastocarpus stellatus*, típicamente se presenta una historia de vida heteromórfica, en la que la fase gametofítica ( $n$ ) es erecta y dioica. El gametofito femenino presenta procarpos constituidos de una rama carpogonial tricelulada y una célula auxiliar que, después de la fertilización, desarrolla a la fase carposporofítica ( $2n$ ). El cistocarpo externo libera carposporas, las cuales germinan en un tetrasporofito costroso ( $2n$ ) que desarrolla tetrasporangios formadores de tetrasporas. Comúnmente, las tetrasporas germinan en talos masculinos y talos femeninos en igual proporción, pero por causas aún no comprendidas, cierta cantidad de tetrasporas germina en gametofitos masculinos con ramas femeninas y/o viceversa, en gametofitos femeninos que pueden presentar ramas con elementos masculinos. La maduración de las estructuras reproductoras y la formación de gametas de ambos sexos, puede acontecer en momentos diferentes o de manera simultánea. En este último caso, la proximidad de ambos sexos posibilita la autofecundación. En cultivos, se ha observado que la bisexualidad de talos producto de la autofecundación se presenta en generaciones consecutivas (Maggs, 1988).

### 3.1.7 Historia de vida en *Gymnogongrus*?

Finalmente, ante esta diversidad de historias de vida y considerando la capacidad del genotipo para expresar variaciones morfológicas y diferentes historias de vida según las condiciones ambientales, y las propuestas de clasificación a partir de la secuencia de las fases de la historia de vida y de sus características morfológicas, en el presente estudio, nos propusimos reconocer las fases secuenciales en la historia de vida de *Gymnogongrus johnstonii*: ¿el tetrasporofito crece sobre el gametofito, como se describe para la especie tipo de *Gymnogongrus*?, o ¿el gametofito y el tetrasporofito crecen como talos frondosos independientes?. Incluso, considerando los recientes descubrimientos en historias de vida de Phyllophoraceae, puede preguntarse: ¿el tetrasporofito podría ser costroso de vida libre como en las especies trasladadas a *Ahnfeltiopsis*?



## 4 HIPÓTESIS

*Gymnogongrus johnstonii* es una especie que posee una historia de vida con gametofito, carposporofito y tetrasporofito. La fase tetrasporangial se desarrolla como un talo independiente al talo gametofítico, ambas fases son isomórficas.

## 5 OBJETIVO

-Reconocer la historia de vida de *Gymnogongrus johnstonii* en el Pacífico tropical mexicano.

### 5.1 Metas

- Reconocer y caracterizar las fases morfológicas secuenciales en la historia de vida de *Gymnogongrus johnstonii*.
- Ubicar los momentos de fecundación y meiosis.



## 6 ESTRATEGIA

Para reconocer la historia de vida de *Gymnogongrus johnstonii*, se consideraron tres fuentes de información. La primera, correspondiente al conocimiento en campo de cada entidad morfológica y cuerpos reproductivos; la segunda, sobre datos concernientes a la germinación y el desarrollo de dichos cuerpos reproductivos (para establecer el flujo secuencial de las fases); y la tercera, el número cromosómico de cada una de las entidades involucradas y el lugar donde se llevan a cabo la singamia y la meiosis (Dixon, 1973; Rodríguez, 1998).

Para ello, se diseñaron tres métodos de obtención de representantes de las fases en la historia de vida de la especie: obtención de ejemplares en campo, cultivo y de ejemplares preservados en la Colección de la Sección de Algas del Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM (FCME). También, se empleó la técnica de cariotipo y se elaboraron descripciones morfológicas.

### 6.1 MÉTODO DE RECOLECTA

Para llevar a cabo la observación en crecimientos naturales y recolectar material para hacer el cultivo, cariotipo y preservar ejemplares en formol, fue necesaria la ubicación de una localidad donde -con seguridad- podían encontrarse crecimientos de la especie. Dicha localidad fue Puerto Escondido, que se encuentra en el Municipio Técpan de Galeana del estado de Guerrero (INEGI, 1985, 2002), ubicada entre los 17° 16.205' latitud Norte y 101° 3.161' longitud Oeste.

Puerto Escondido es una bahía donde se han llevado a cabo varios estudios ficoflorísticos que reportan con precisión los crecimientos de *Gymnogongrus johnstonii* (Candelaria, 1985; Hernández, 2003).

Se identificaron áreas o puntos con posible crecimiento de la especie (Candelaria, 1985). Ubicado *Gymnogongrus*, se registraron datos ambientales (temperatura del agua, tipo de oleaje, tipo de insolación, pH), se tomaron fotografías panorámicas, de detalles ambientales y finalmente se recolectaron ejemplares con diferentes estados de desarrollo en distintos ambientes. Esto último, para tratar de asegurar la obtención de ejemplares representantes de fases morfológicas que pudieran no estar presentes por las condiciones ambientales diferentes.

Se reconocieron zonas con características ambientales distintas (Fig. 9) por las características del oleaje (Hernández, 2003). La primera correspondiente a una zona de grandes bloques expuestos directamente a la rompiente de las olas, siendo la primera zona en recibir el oleaje de mar abierto. La segunda zona que se caracterizó por tener bloques donde el oleaje rompía y daba un efecto de barrido. Finalmente, la tercer zona estaba formada por cantos rodados donde el oleaje llegaba atenuado por el recorrido del oleaje a través de las zonas previas y predominaba un efecto de cubetazo.



Figura 9. Puerto Escondido, Guerrero, panorámica de playa rocosa donde se localizan crecimientos de *Gymnogongrus johnstonii*. En primer plano, se observa la zona intermareal durante la retirada de una ola (marea baja; 11 hrs. del 29/11/2005). Nótese la gran cantidad de espuma generada por el oleaje en forma de barrido y la franja de crecimientos algales. En segundo plano, se aprecia el oleaje golpeando en las rocas y atenuándose hacia el interior de la bahía en la playa arenosa. En la fotografía, el mar entra del extremo inferior izquierda al extremo superior derecho.

Los especímenes se recolectaron considerando las características propias del género (Taylor, 1979; Abbott y Hollenberg, 1976; Candelaria, 1985, Hernández, 2003), y cuidando de que no mostraran deterioro físico. Se procuró tomarlos con el sustrato al que estaban adheridos, con la ayuda de una cuña y en ocasiones con cincel y martillo. Al ser desprendidos, fueron sumergidos en agua marina contenida en una bolsa de plástico etiquetada, y transportados dentro de una hielera para mantenerlos en condiciones frescas (Magruder, 1977; DeCew y West, 1981).

El material para cariotipo se sumergió en carnoy<sup>3</sup> contenido en una bolsa de plástico. Después de 12-24 horas, para su preservación se cambió a frascos con alcohol 70% (Ponce, 1999 y *com. pers.*).

El material para preservación y posterior revisión morfológica, se colocó en frascos de plástico con formol al 4% glicerinado.

Las muestras de material biológico conservadas en alcohol y formol, se depositaron en la Colección de la Sección de algas del FCME. Se les designó un número de identificación particular y consecutivo para relacionarlas con otras muestras de la colección del Pacífico tropical mexicano (PTM).

Las muestras numeradas, se concentraron en los estantes de la colección ficológica. En la Base de datos generada en la institución antes mencionada, se capturaron datos básicos y anotaciones de campo para su libre consulta.

## **6.2 MÉTODO DE CULTIVO**

Esta técnica, práctica (Henry, 1988) y relativamente económica, se llevó a cabo de la siguiente manera.

### **6.2.1 ACLIMATACIÓN**

Los ejemplares recolectados para cultivo, se transportaron en agua marina dentro de un ambiente fresco (en una hielera), posterior a lo cual se mantuvieron durante dos semanas en aclimatación dentro de un matraz erlenmeyer de vidrio, con 400 ml de agua marina a 25 °C, bajo un fotoperíodo de 16 horas de luz y 8 horas de oscuridad (16:8 hrs L/O), y con una iluminación de 2070 luxes equivalentes a un flujo de fotones de  $15.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

### **6.2.2 CULTIVO GENERAL**

Posterior a la aclimatación, los ejemplares se mantuvieron en cultivos generales en agua marina filtrada (dentro de matraces con 200 ml de agua, tapados con algodón), a una temperatura de 25°C, con un fotoperíodo de 16:8 hrs L/O y 2070 luxes, sin aireación ni agitación.

El método de filtrado de agua consistió en hacer pasar el agua marina por papel filtro de  $0.45 \mu\text{m}$ .

### **6.2.3 PRUEBAS DE CULTIVO**

Se probaron cinco diferentes medios de cultivo. Para cada uno se hicieron seis réplicas, bajo las mismas condiciones físicas del cultivo general. Para cada réplica

---

<sup>3</sup> El carnoy es un fijador (detiene la división celular) empleado para precipitar nucleoproteínas y cromosomas. Se prepara con etanol y ácido acético: tres partes de etanol absoluto y una parte de ácido acético glacial (Cohn, 1964).

se tomaron dos talos individuales, uno con y otro sin cistocarpos; ambos talos completos, con su base y estípites evidentes.

Medios de cultivo empleados (ver Anexo I):

- ES-Enriquecido (modificado de Provasoli) (Stein, 1973; Anónimo, 2003)
- Bold- Basal
- Agua marina natural filtrada
- Agua marina preparada artificialmente
- Agua enriquecida con carbonato de Calcio (0.1 grs de CaCO<sub>3</sub> en 1lt de agua)

Antes de ser usada, la cristalería se lavó con detergente Extran® (Merck; no iónico, bajo en fosfatos), después se enjuagó con agua abundante varias veces. Posteriormente, se lavó con agua acidulada<sup>4</sup>, se enjuagó con agua destilada, se dejó escurrir, y finalmente, se tapó para evitar contaminación.

Se proporcionó mantenimiento a los cultivos cada tres días cambiando semanalmente el medio, y limpiando o sustituyendo el matraz que lo contenía. La limpieza de los cultivos se realizó dentro de una campana de flujo laminar y usando instrumental esterilizado (pinzas, agujas, pinceles, cajas de petri, agua marina, medio de cultivo, etc.).

Con relación a este punto, cuando se observó contaminación por cianofitas y bacterias, los cultivos se lavaron con agua marina esterilizada, se cambió la cristalería y se eliminaron los talos o fragmentos muy infectados, todo dentro de una cámara de flujo laminar.

El lavado se realizó con pinceles de cerdas rígidas y suaves, para raspar los crecimientos abundantes y para un tratamiento más delicado cuando era el caso. Los talos se "barrían" con los pinceles, procurando eliminar todo el material contaminante, se enjuagaban con agua marina preparada (esterilizada) y nuevamente se repetía el barrido, hasta tener la certeza de que el talo estuviera limpio.

Durante el desarrollo de los cultivos, se tomaron notas periódicas (dos veces por semana aproximadamente) sobre los cambios morfológicos de cada cultivo.

### 6.3 CONSULTA EN COLECCIÓN

En la Colección de la Sección de algas del FCME se realizó una búsqueda de muestras conservadas en formol que contenían *Gymnogongrus*. Una vez ubicadas se separaron 74 submuestras que representaron el PTM (24 diferentes localidades desde Nayarit hasta Oaxaca) y diferentes períodos, entre los años 1978 y 2003 (Fig. 10 y Tabla 3).

De cada submuestra se tomó el máximo de ejemplares en buenas condiciones y en diferentes estados de desarrollo para hacer revisiones morfológicas en microscopio

---

<sup>4</sup> El agua acidulada se prepara con 0.3 ml de HCl, aforados en un litro de agua dulce.

estereoscópico y óptico. Esto ayudó para asegurar que los ejemplares pertenecían al género y especie de interés. Posterior a ello, se realizó una revisión detallada de 240 talos seleccionados, para buscar características que indicaran la fase morfológica de la historia. Esto se realizó considerando las descripciones de *Gymnogongrus johnstonii* y tomando en cuenta las características de las fases tetrasporofíticas descritas para las historias tetrasporoblástica (tetrasporofito nematecial desarrollado sobre el gametofito), isomórfica (tetrasporofito nematecial desarrollado sobre talo frondoso independiente), y heteromórfica (tetrasporofito costroso de vida libre asociado a crecimientos de talos frondosos).

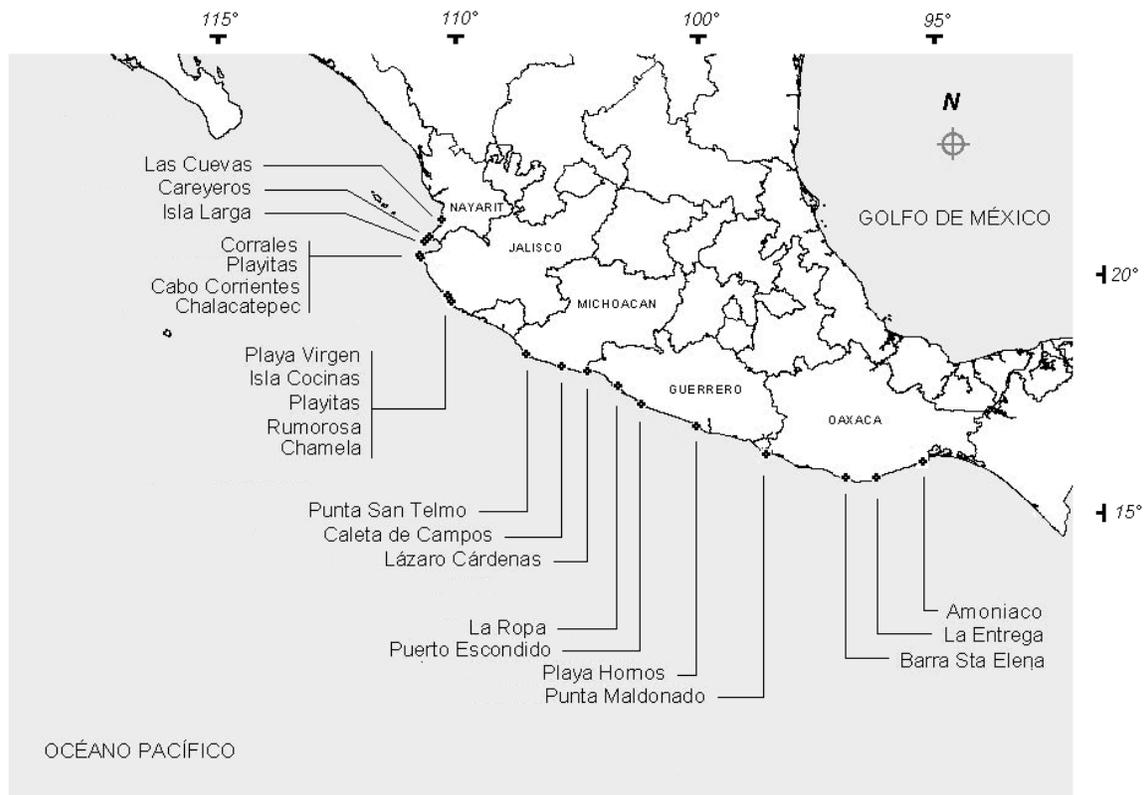


Figura 10. Localidades del Pacífico tropical mexicano con muestras de *Gymnogongrus johnstonii*. Marcadas como puntos sobre la costa. Son señalados los nombres de las Localidades y de los estados de la República. En Jalisco, se enlistan las localidades de norte a sur. Mapa elaborado con el programa de cómputo ArcView GIS 3.2 ® (ESRI, 1999).

Tabla 3. Muestras de *Gymnogongrus johnstonii*, revisadas. Se señala la localidad, fecha de colecta, número de identificación en la colección del Pacífico tropical mexicano (#PTM), y número de identificación del ejemplar revisado (#Ejemplar).

Localidad	Estado	Año	Mes	Día	# PTM	# Ejemplar
Las Cuevas, Punta Mita	Nayarit	1987	10	6	3336	33m
		1988	4	21	3572, 3574, 3576	110-120m
Careyeros	Nayarit	1987	10	6	3331	23-32m
Isla Larga, Las Marietas	Nayarit	1988	4	22	3593, 3595, 3600, 3601	121-135m
Cabo Corrientes, Corrales	Jalisco	1988	4	24	3627	134-139m
Cabo Corrientes, Playitas	Jalisco	1987	10	8	3360, 3362, 3363, 3365, 3368	34-76m
		1988	4	25	3635, 3640	140-156m
Cabo Corrientes	Jalisco	1986	4	22	3066	37-40a,
Chamela, Bahía de	Jalisco	1978	7	13	433, 448	1-5m, 31-33a
P. Playitas, Chamela	Jalisco	1978	3	1	117, 137, 153	66-69a, 115-117a, 137a
		1978	4	1	162, 172	41-43a, 70-72a
P. Rumorosa, Chamela	Jalisco	1978	4	2	219, 223, 235, 236, 265, 275	19-27a, 91-93a, 102a, 120a
Playa Careyes	Jalisco	1978	4	3	283, 284, 300, 303, 362, 377	44-47a, 100a, 106-108a, 135-136a, 162a
		1986	4	24	3133, 3139	64-65a, 85-87a
Isla Cocinas, Chamela	Jalisco	1978	7	14	462, 464, 468	10-12a, 29a, 52-54a
Playa Virgen	Jalisco	1978	7	15	487	30a
Punta Chalacatepec	Jalisco	1986	4	25	3113	7-9a
Punta San Telmo	Michoacán	1980	2	28	1008	141-144a
Caleta de Campos	Michoacán	1979	3	25	495	112-114a
Lázaro Cárdenas	Michoacán	1986	4	27	3125-3127	1-6a, 34-36a
Playa Hornos, Acapulco	Guerrero	1980	7	3	1270, 1272	6-22m, 16-18a, 97-99a,
La Ropa, Zihuatanejo	Guerrero	1981	6	23	1763, 1776, 1787	13-15a, 48a, 49a, 94a
Puerto Escondido	Guerrero	1980	12	1	1344, 1345, 1372	28a, 60-63a, 103a
		1983	8	18	2447	58-59a
		1984	6	18	2655	88-90a
		1986	1	14	2737	122-123a
Piedra Tlalcoyunque	Guerrero	1981	5	24	1677, 1700	50-51a, 95-96a
		1981	12	1	2326	145a, 146a
Punta Maldonado	Guerrero	1988	7	29	3650	157-162m
Barra Santa Elena	Oaxaca	1981	5	4	1645	82-84a
		1986	3	2	2994	138-140a
		1988	3	22	3409, 3432, 3469, 3493	77-109m
		1988	7	31	3750, 3756	163-170m
La Entrega, B. Huatulco	Oaxaca	1983	3	3023	73-75a	
Amoniaco, Salina Cruz	Oaxaca	1981	9	27	1823	78-81a

#### 6.4 DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA

De cada ejemplar se obtuvieron datos morfológicos macro- y microscópicos. Para hacer la captura de esta información se usó el formato (Anexo II) de Hernández (2003).

#### **6.4.1 DATOS MACROSCÓPICOS**

Bajo el microscopio estereoscópico se realizó la revisión de los 240 ejemplares, y se registró la información de los caracteres en el formato, considerando las definiciones descritas en Hernández (2003).

El material bajo observación se enjuagó con agua corriente para eliminar el exceso de formol, y se mantuvo siempre húmedo en una caja petri. La revisión se hizo ejemplar por ejemplar para evitar deterioro. Para los caracteres que así lo requirieron, se hicieron mediciones con un vernier, obteniendo medidas en milímetros.

#### **6.4.2 DATOS MICROSCÓPICOS**

Se hicieron 60 preparaciones de diferentes partes de 20 ejemplares vegetativos y cistocárpicas, representantes de diferentes estados fenológicos (desde pequeños hasta maduros, vegetativos y reproductivos, con y sin cistocarpos), desde la sección basal hasta los ápices, incluyendo los cistocarpos (cuando el ejemplar los presentaba).

En cada uno de los ejemplares se tomaron mediciones anatómicas a los diferentes tipos celulares, en tres distintos cortes de cada preparación. Simultáneamente se obtuvieron datos sobre caracteres y estados de carácter (Anexo II).

Para la elaboración de las preparaciones semipermanentes, se hicieron cortes delgados en dirección transversal con respecto al eje principal del talo. Se emplearon dos portaobjetos, uno para sostener el ejemplar y otro para almacenar los pequeños cortes hechos a mano con una navaja de acero inoxidable. Los cortes obtenidos se acumularon en una pequeña gota de agua. Una vez obtenido un número considerable de cortes se eliminó el exceso de agua con una pipeta pasteur y se dejó caer una gota de gelatina glicerizada como medio de inclusión. Con una aguja se acomodaron los cortes y se colocó el cubreobjetos. Una vez solidificado el medio de inclusión se aplicó una capa delgada de barniz en los bordes del cubreobjetos para sellar la preparación.

Para hacer preparaciones de cistocarpo, se procedió con la misma técnica, pero se aplicó una gota de solución de Permanganato de potasio ( $\text{KMnO}_4$  5%) sobre los cortes para pigmentar y contrastar a las estructuras cistocárpicas, particularmente a las carposporas. El exceso de sustancia se eliminó después de 5 ó 10 segundos, se lavaron los segmentos con gotas de agua, se eliminó el exceso, y se agregó la gota de medio de inclusión.

### **6.5 MÉTODO DE CARIOTIPO**

Para tener datos del cariotipo se empleó la técnica de prensado 'squash' con acetorceína u orceína aceto-clorhídrica al 2% (Cohn, 1964; Ponce, 1999).

Se eligieron 10 ejemplares cultivados y 10 ejemplares recolectados en campo, en diferentes estados de desarrollo. A partir de cada uno se hicieron preparaciones. Se consideraron las partes del talo donde se asumía la existencia de división celular, es decir, la parte apical, las proliferaciones, los cistocarpos, y el disco basal.

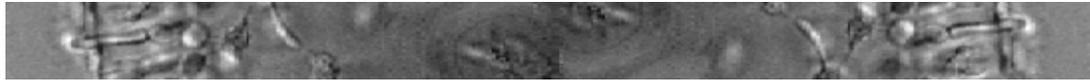
Para los ejemplares obtenidos en cultivo, se siguió el mismo procedimiento de fijación practicado a los ejemplares obtenidos en campo. Los ejemplares se sumergieron en carnoy durante 12 horas. Posteriormente, se cambiaron a frascos con alcohol 70%, para su preservación (Ponce, 1999).

Para elaborar el cariotipo, se sumergieron fragmentos pequeños del material biológico en HCl 1N -durante 5 segundos-, para su hidrólisis (ablandar el tejido). Después se colocó en un vidrio de reloj con orceína acetoclorhídrica para someterse a calentamiento en una flama de lámpara de alcohol. Se pasó el vidrio dos o tres veces por el calor de la flama hasta obtener una temperatura soportable al tacto. El fragmento, ya teñido, se colocó en una gota de agua, sobre un portaobjetos y se seccionó en partes más pequeñas bajo el microscopio estereoscópico. El tejido se cubrió con un cubreobjetos y se oprimió con una goma de lápiz ("squash") con el fin de obtener una capa de células dentro de la preparación.

Las preparaciones de mejor calidad se montaron de manera permanente. Este procedimiento se realizó colocando el portaobjetos sobre hielo seco (CO<sub>2</sub> en estado sólido a -60°C) hasta que se formó una capa de escarcha sobre la superficie, posterior a lo cual se separó el cubreobjetos haciendo palanca con una navaja.

Una vez separados, se sometió el tejido a una secuencia de deshidratación gradual, sumergiendo el portaobjetos en etanol al 50% (30 segundos), después al 70% (20 segundos), al 90% (3 segundos) y finalmente en etanol al 100% (medio segundo). Una vez que el tejido se deshidrató por completo, se colocó una pequeña gota de bálsamo de Canadá (García, 1977; Ponce, *com. pers.*).

De 56 preparaciones, se elaboraron 17 con tejido de ejemplares vegetativos y 36 de ejemplares con cistocárpicos. Para determinar el número cromosómico, se revisaron las preparaciones y se contaron diez células mitóticas de cada talo. En un total de 20 individuos, se examinaron 100 mitosis.



## 7 RESULTADOS

### 7.1 OBSERVACIONES EN CAMPO

Se identificó *Gymnogongrus johnstonii* creciendo en mechones semiaislados, constituidos por múltiples talos erectos de color pardo-rojizo oscuro, algunos con tonos verdosos (Fig. 11).

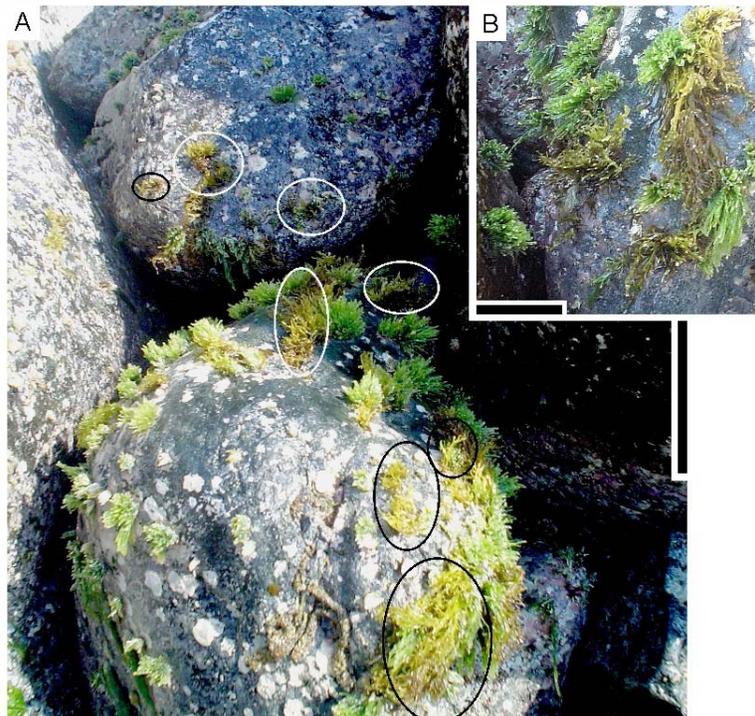


Figura 11. Crecimientos de *Gymnogongrus johnstonii*. A. Rocas en zona intermareal, donde se observan mechones (dentro del círculo) cercanos a crecimientos de *Chaetomorpha antennina* (Escala= 20 cm). Detalle de mechones pardo-verdoso acompañados de mechones de *Chaetomorpha antennina* (Escala= 10 cm).

Los mechones se hallaron en la zona intermareal, sobre bloques redondeados sometidos a tres principales condiciones de oleaje (Tabla 4): golpeo fuerte por olas que rompían de manera directa en los crecimientos; golpeo por corrientes en forma de barrido; y golpeo por un efecto de cubetazo. La zona se observó insolada y expuesta al viento durante la marea baja. Los crecimientos fueron humedecidos

por olas ocasionales o por la brisa. Al amanecer o atardecer, durante la marea alta, los crecimientos recibieron iluminación indirecta y exposición al viento sólo cuando las olas se retiraban.

En todos los casos, se observó que al retirarse la ola -barriendo el mechón- dejaba mucha espuma sobre los talos. Cuando eran bañados o golpeados por las olas, las ramas mostraban flexibilidad, pero mantenían su forma y dirección de crecimiento una vez que cesaba la fuerza del agua.

Tabla 4. Características ambientales registradas en crecimientos de *Gymnogongrus johnstonii*. Localidad: Puerto Escondido, Guerrero. Noviembre/2003.

Zona	Tipo de oleaje	Fuerza de oleaje	Sustrato	Insolación	Pendiente	Agua de mar	
						pH	T °C
A	Cubetazo	Ligero-fuerte	Bloques redondeados	Directa e indirecta	30-40°	7.5	28
B	Barrido	Fuerte-ligero	Bloques redondeados	Directa e indirecta	30-40°	7.5	28
C	Rompiente	Fuerte	Bloques de contornos irregulares	Directa	50-60°	7.5	28

Las ramas de los talos más frondosos mostraron una ligera concavidad -convexa hacia el centro del mechón-, dando una apariencia globosa al conjunto. Los talos grandes y probablemente los más longevos, mostraron un crecimiento "torcido" (espiralado con giro dextrógiro suave), siempre manteniendo forma complanada y sus caras a favor de la corriente y el oleaje; suponiendo, al menos en parte, una respuesta hidrodinámica a las características físicas del oleaje y el sustrato.

Los talos aparentemente longevos y jóvenes no mostraron una posición especial en el conjunto, aunque, al interior de los mechones más frondosos, se observaron talos de apariencia joven.

En talos de apariencia longeva, se observaron ejes jóvenes proliferando lateralmente en ramas superiores, en el estípite y en la zona basal. Además, fueron observados ejes desarrollándose sobre márgenes dañados. El profuso desarrollo de estas nuevas ramas, en ocasiones torcidas y muy ramificadas, le daba al mechón una apariencia frondosa y hacían complicada la distinción a simple vista del tipo de ramificación.

En algunos casos fue claro que talos muy jóvenes (cilíndricos en la parte más basal y graduando a complanados hacia el ápice), crecían a partir de un pequeño pie de fijación discoidal independiente.

En las tres distintas condiciones de oleaje no fueron evidentes talos costrosos asociados a los mechones (como los descritos para una historia heteromórfica),

excepto por la presencia de costras rojizas muy oscuras de *Hapalospongidion* Saunders, y de corralinas costrosas de color rosa claro.

Los crecimientos se observaron acompañados muy cercanamente de otras macroalgas como: *Chaetomorpha antennina* (Saint-Vincent) Kut., *Chnoospora minima* (Hering) Papenfuss, *Grateloupia versicolor* (J. Ag.) J. Ag., *Hypnea pannosa* J. Ag., *Hypnea spinella* (C. Ag.) Kut., *Tayloriella dictyurus* (J. Ag.) Kylin, *Dermonema frappierii* (Mont. y Millard.) Borgesen; además, de especies de *Amphiroa* Lamouroux, *Ceramium* Roth, *Ectocarpus* Lyngbye, *Jania* Lamouroux y *Ulva* Linnaeus.

## 7.2 OBSERVACIONES EN CULTIVO

Los ejemplares mantenidos como cultivos sumergidos en agua marina filtrada sobrevivieron, mostrando crecimiento de sus ramas y el desarrollo de proliferaciones (Anexo III). En general, cambiaron su coloración de un tono pardo oscuro rojizo al iniciar el cultivo, a un pardo amarillento al cabo de 178 días. Sus ápices mostraron un color rojizo oscuro desde el principio y un crecimiento filiforme a los 50 días. Dicha forma aguda se mantuvo durante todo el cultivo.

Alrededor de los 60 días brotaron proliferaciones en los márgenes, en las caras de las ramas y en la base de los ejes. Los brotes de las ramas se desarrollaron como pequeños segmentos filiformes de ápices oscuros. Los brotes en las bases se desarrollaron abundantemente, cilíndricos en la base y filiformes hacia el ápice. A los 141 días de cultivo se notaron sus primeras bifurcaciones, después de 30 días más se observaron las segundas (Figs. 12 y 13).



Figura 12. Detalle de las ramas superiores de un talo de *Gymnogongrus johnstonii* a los 81 días de cultivo en agua marina. Se observa el crecimiento filiforme de los ápices, y un tono pálido del talo. Escala= 0.5 cm.



Figura 13. Detalle de la parte basal de un talo de *Gymnogongrus johnstonii* a los 81 días de cultivo en agua marina. A partir del pie de fijación de un eje principal, se observa la proliferación de múltiples ejes cilíndricos. Varios de estos brotes mostraron ramificación 60 días después de tomada esta fotografía. Escala= 0.5 cm.

Cuando los talos presentaron contaminación y se sometieron a lavado, casi todos mostraron una respuesta favorable. Fragmentos de ramas -separadas de su eje principal por el deterioro del talo y la acción del lavado-, mostraron crecimiento de

proliferaciones. Dichas proliferaciones aguzadas crecieron desde una de las caras del fragmento y desde los márgenes. Además, los ápices siguieron mostrando crecimiento filiforme (Figs. 14A y B).

No se observaron costras como las descritas para una historia heteromórfica. Tampoco fue observado el crecimiento de nematecios tetrasporangiales sobre ninguno de los talos. En los ejemplares cistocárpicos no fue evidente la liberación de esporas, ni el desarrollo de talos a partir de esporas. Sin embargo, se observó el desarrollo de un pequeño eje amarillento desde un cistocarpo.

El talo cistocárpico con 165 días de cultivo en agua marina filtrada, mostró su estructura reproductora protuberante a un solo lado de la rama. En la parte central de dicha estructura, se observó claramente un pequeño eje de aproximadamente 4mm de largo con su ápice agudo dirigido hacia la superficie del cultivo (Fig. 14C).

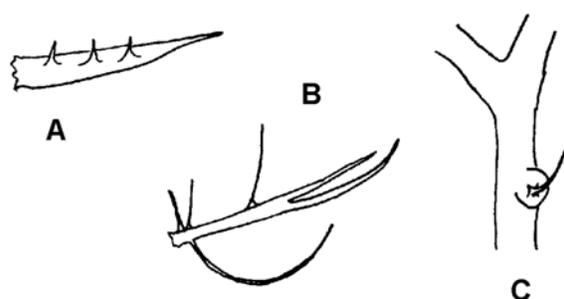


Figura 14. Proliferaciones desarrolladas en ejemplares cultivados con agua marina. **A.** Proliferaciones naciendo desde una de las caras de un fragmento. **B.** Proliferaciones creciendo en las partes laterales de una rama fragmentada. **C.** Detalle del crecimiento de un eje desde un cistocarpo (desarrollo *in situ*). En los tres casos, las proliferaciones filiformes se dirigen hacia a la superficie del cultivo.

Contrastando con los resultados de los cultivos en agua marina, se observó poco desarrollo de los ejemplares en las pruebas con los medios Bold-Basal y ES-Enriquecido. Dichos talos sobrevivieron algunos días, al cabo de una semana empezaron a presentar zonas marginales blancas (necrosamiento) que fueron tornándose a translúcidas, hasta que finalmente los talos completos se consideraron muertos a los 17 días de su mantenimiento.

De igual manera, los ejemplares cultivados en agua enriquecida con carbonato de Calcio, sobrevivieron cerca de una semana. Posteriormente mostraron una apariencia de deterioro, el necrosamiento siguió extendiéndose, hasta que a los 15 días de su cultivo se consideraron muertos.

Las pruebas hechas con agua marina preparada artificialmente, sobrevivieron 11 días. Sin embargo, sus talos presentaron contaminación y tuvieron que eliminarse 20 días después de cultivados.

Los deficientes resultados de las pruebas con los medios de cultivo y las variantes de agua marina (enriquecida con carbonato y preparada artificialmente), pueden ser considerados como indicio de que lo más importante en el cultivo de *Gymnogongrus johnstonii* son las condiciones de aireamiento, y no tanto las altas concentraciones de nutrientes. El que el agua marina natural posea menos nutrientes comparado con los medios probados, permite pensar que las mismas

altas concentraciones de nutrientes pudieran afectar el desarrollo de los ejemplares.

Además, el que los talos estuvieron siempre sumergidos, probablemente pudo haber promovido el crecimiento de los ápices, por un lado y por otro, tales condiciones pudieron propiciar el desarrollo de contaminantes (cianofitas, bacterias, nemátodos y ciliados).

El crecimiento hacia la superficie del cultivo llama la atención, pues no parece ser un fenómeno de fototropismo, ya que la principal fuente luminosa estaba colocada a un costado y no sobre el cultivo. Debido a que los fragmentos estaban completamente inmersos en el agua marina y sin agitación, la explicación para esta forma de crecimiento podría ser buscada en las características físicas de la agitación y/o de la aireación del medio.

Con respecto a la contaminación, puede tomarse en cuenta que en algunos cultivos se probó cubrir el matraz con una malla mosquitera verde para disminuir la intensidad luminosa y dar un efecto de luz indirecta, esto ayudó a mitigar el crecimiento de cianofitas.

### 7.3 OBSERVACIONES EN COLECCIÓN

En talos de diferentes tallas, se observaron ejes jóvenes desarrollados en ramas superiores, en el estípote y en la zona basal. Algunos de estos ejes nuevos se mostraron torcidos, pero manteniendo forma complanada y ramificación dicotómica (Fig. 15).

Fueron observadas ramas nuevas sobre cicatrices de ramas dañadas. Estas nuevas proliferaciones fueron cilíndricas en su base y complanadas hacia el ápice, siempre dirigidas hacia arriba, con tendencia a mantener una división dicotómica en forma complanada, y respetando la ramificación en un solo plano (Fig. 15D).

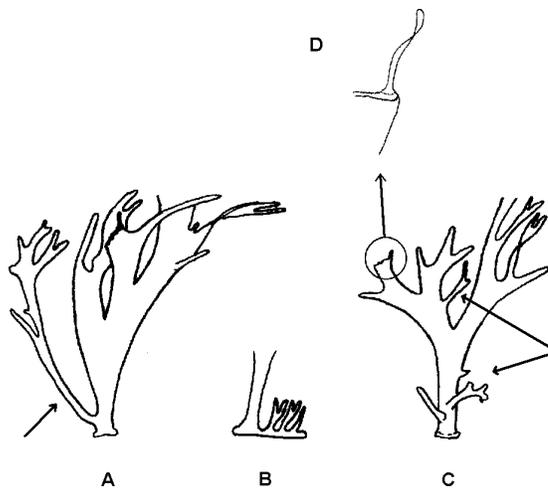


Figura 15. Esquemas de talos con proliferaciones. **A.** Eje joven (flecha) desarrollándose a partir de la parte basal de un talo longevo. **B.** Detalle del crecimiento de pequeños talos a partir del disco basal de un talo principal. **C.** Talo subdicotómico con desarrollo de proliferaciones laterales (flechas) y sobre una rama dañada (detalle). **D.** Detalle del desarrollo de una proliferación en una rama dañada; la proliferación es cilíndrica en su base y complanada hacia el ápice, obsérvese su crecimiento torcido.

En muestras de ejemplares con parte del sustrato, se encontraron pequeños talos crecidos, cada uno, a partir de un pequeño pie de fijación discoidal. Estos talos se mostraron cilíndricos en el estípote, graduando a complanados hacia el ápice (Fig. 16).



Figura 16. Crecimiento de tres ejes. Se observan cilíndricos hacia su parte más basal, y complanados hacia su ápice. La escala equivale a 0.5 cm. La muestra está fijada en formol, por ello se observa decolorada. PTM7367, 29/11/2003.

En segmentos superiores y proliferaciones laterales jóvenes, de talos con y sin cistocarpos, se observaron células corticales con una larga prolongación de entre 19 y 49  $\mu\text{m}$ , que en ocasiones traspasaba la capa más externa del talo, recordando claramente la anatomía de los carpogonios por su base amplia y el tricógino desarrollado para la adhesión de los espermacios (Fig.17).

En preparaciones pigmentadas con orceína acetoclorhídrica, los carpogonios mostraron una tinción más intensa en su base y en la parte más distal del tricógino evidenciando -con esta característica ácida- su actividad metabólica (Fig. 18).

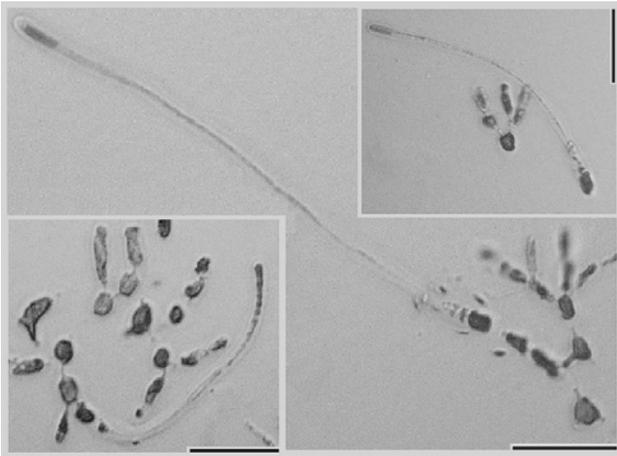


Figura 17 Procarios. Estructuras encontradas en la zona cortical de un ejemplar vegetativo (sin cistocarpos). En las tres fotografías, se observan células con prolongación extendida a la superficie. La parte medular se observa hacia la base de la fotografía. Corte transversal en ejemplar fijado con formol al 4%. Fotografías en microscopio óptico a 400 aumentos. Escala= 20  $\mu\text{m}$ .

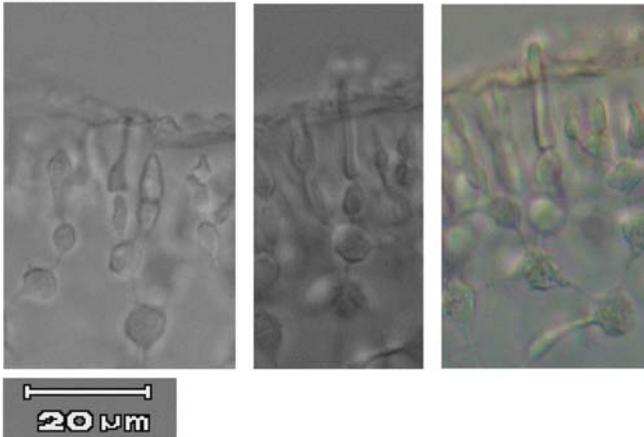


Figura 18 Procarios. Diferentes estructuras procárpicas observadas en preparaciones teñidas con orceína acetoclorhídrica. La base del carpogonio y la parte más distal del tricógino se observan más teñidas que el resto de la célula. Los ejemplares fueron fijados con carnoy y preservados en alcohol al 70%. Fotografías en microscopio óptico a 400 aumentos. Escala= 20  $\mu\text{m}$ .

También, se observó que el tricógino tenía contacto -en su parte expuesta- con pequeñas células esféricas, con diámetro de 4  $\mu\text{m}$  aproximadamente, que por su adhesión al tricógino, pueden interpretarse como espermacios (Fig. 19). Sin embargo, se desconoce el origen y posición de los espermatangios en el talo.

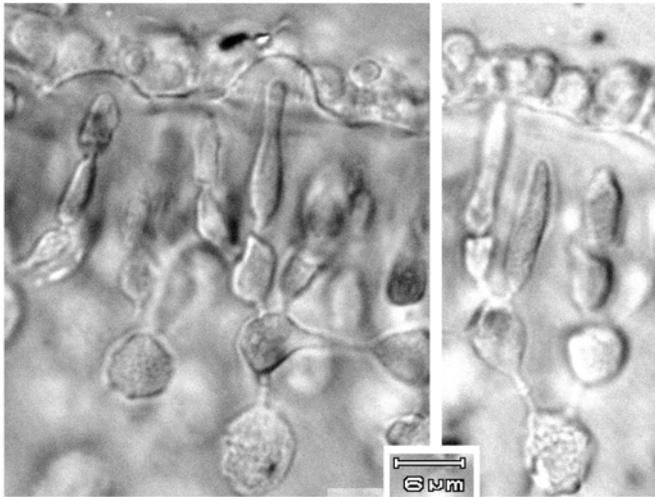


Figura 19. Carpogonio. Estructura encontrada en la corteza de una proliferación lateral de un ejemplar vegetativo (sin cistocarpos). Se observan dos células hipóginas y una célula de soporte bajo el carpogonio. El tricógino se comunica con una célula esférica (espermacio) sobre la parte externa del talo. La parte medular se observa hacia la base de la fotografía. Corte transversal en ejemplar fijado con formol al 4%. Fotografías en microscopio óptico a 1000 aumentos. La barra de referencia señala la longitud en micrómetros.

Los cistocarpos maduros siempre fueron prominentes. Frecuentemente en el mismo talo se presentaron estructuras expuestas: a un solo lado, en segmentos de ramas inferiores; y a ambos lados, en segmentos de ramas superiores (Fig. 20A). En las ramas que mostraban forma convexa y exposición a un solo lado, el cistocarpo sobresalía del lado contrario a la convección (Fig. 20B). Pocos ejemplares presentaron cistocarpos abultados de manera exclusiva a ambos lados de la rama (Fig. 20C).

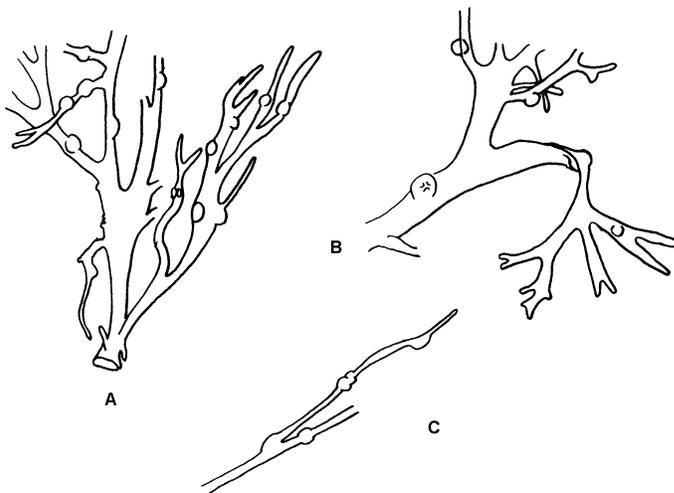


Figura 20. Prominencia de cistocarpos. **A.** Ejemplar con cistocarpos prominentes en una cara (sobre ramas inferiores) y prominentes en ambas caras (sobre ramas superiores). **B.** Rama principal torcida y convexa, con un cistocarpo prominente en la cara contraria a la convexión. **C.** Detalle de una proliferación juvenil con cistocarpos prominentes en las dos caras de la rama.

Sobre cistocarpos, incluso, dentro de ellos, se hallaron estructuras celulares segmentadas de aproximadamente 40  $\mu\text{m}$  de diámetro. Tales estructuras, fuertemente pigmentada por la orceína (Figs. 21 y 22), también, se encontraron sobre segmentos superiores de ejemplares vegetativos y cistocárpicos.

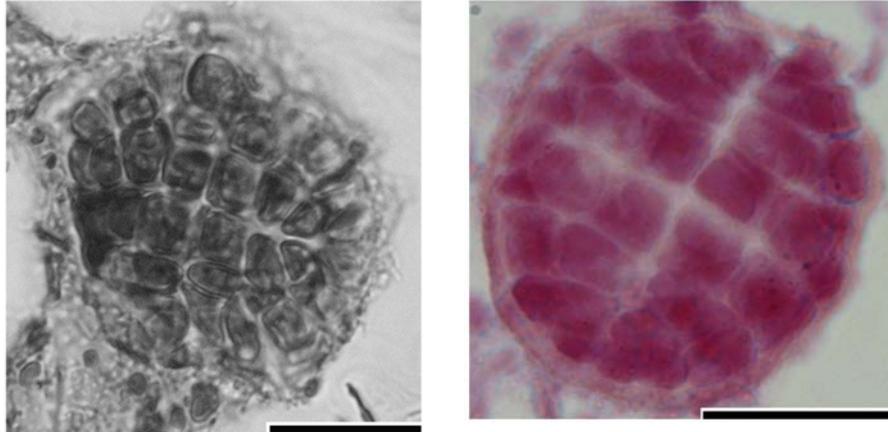


Figura 21. Estructuras encontradas en un cistocarpo. Preparaciones de dos ejemplares distintos, hechas con la técnica de "squash" y empleando tinción con orceína acetoclorhídrica. Fotografías en microscopio óptico a 400 y 1000 aumentos. La barra de referencia equivale a 20 micrómetros.

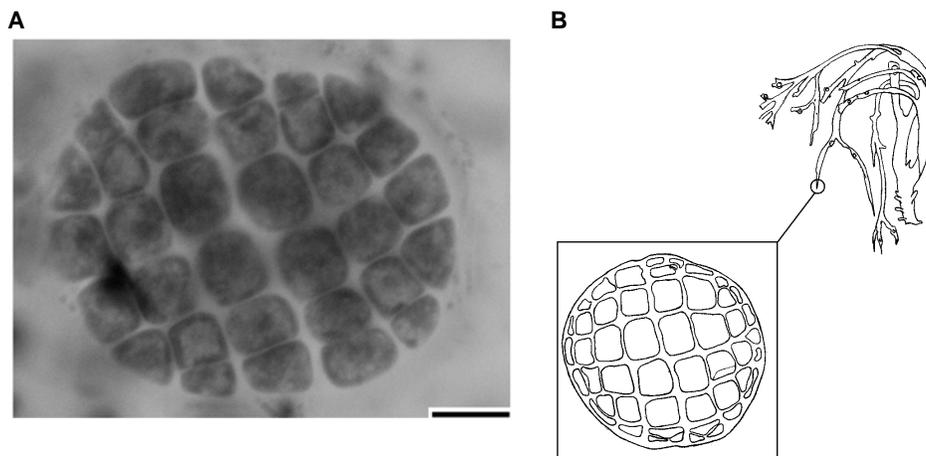


Figura 22. Estructuras encontradas sobre segmento superior de talos vegetativo y cistocárpico. **A.** Fotografía en microscopio óptico a 1000 aumentos, en preparación hecha con la técnica de "squash" y empleando tinción con orceína acetoclorhídrica. La barra de referencia equivale a 6 micrómetros. **B.** Esquema de ubicación y detalle de estructura encontrada sobre segmento superior de un talo cistocárpico. El detalle, dibujo elaborado en microscópico con cámara clara a 1000 aumentos.

En 36 muestras con *Gymnogongrus johnstonii* -representantes de diferentes estaciones de un año -, no fueron observados talos costrosos asociados a los talos, ni estructuras nemateciales sobre los ejemplares de la especie. Tampoco, fueron encontrados tetrasporangios en las observaciones hechas en microscopio óptico. Las frondas fueron colectadas junto con otras macroalgas determinadas como *Centroceras clavulatum* (C. Ag.) Montagne, *Chaetomorpha antennina*, *Chnoospora minima*, *Grateloupia versicolor*, *Hypnea pannosa*, *Hypnea spinella*, *Tayloriella dictyurus*, *Dermonema frappierii* (Mont. y Millard.) Borgesen; además, especies de *Amphiroa* Lamouroux, *Ceramium* Roth, *Ectocarpus* Lyngbye, *Jania* Lamouroux y *Ulva* Linnaeus (Tabla 5).

Tampoco se observaron estructuras de alguna fase tetrasporofítica costrosa, o fase tetrasporofítica nematecial.

Tabla 5. Observaciones en Puerto Escondido, Guerrero. Formas biológicas asociadas a *Gymnogongrus johnstonii* en 36 muestras observadas en diferentes temporadas de un período anual. #PTM= Número asignado en la Colección del Pacífico Tropical Mexicano a la muestra; #Campo= Número de referencia asociado a la muestra; A= zona con oleaje en forma de cubetazo; B= zona con oleaje en forma de barrido; C= zona con oleaje de golpeo directo; G= colecta general.

Temporada	Día	Mes	Año	Forma Biológica	# PTM	#CAMPO
Primavera	29 y 30	4	1997	<i>Chaetomorpha, antennina, Tayloriella dictyurus, Ulva sp</i>	-	-
Verano	28	7	1997	<i>Chaetomorpha antennina, Chnoospora minima, Grateloupia versicolor, Hypnea spinella, Ectocarpus sp, Jania sp</i>	6676	C1
	20	8	1997	<i>Chaetomorpha antennina, Chnoospora minima</i>	6699	B1
Otoño	1 y 27	11	1997	<i>Chaetomorpha antennina, Chnoospora minima, Dermonema frapperii, Ceramium sp, Ectocarpus sp, Jania sp, Tayloriella dictyurus</i>	6726-6730, 6763-6766, 6770	A5-A10
	29	11	2003	<i>Chaetomorpha antennina, Chnoospora minima, Centroceras sp, Gracilaria sp, Hypnea sp, Jania sp, Tayloriella dictyurus</i>	7364-7369	AG; BG, CG
	19	12	1997	<i>Chaetomorpha antennina, Chnoospora minima, Amphiroa sp, Centroceras sp, Grateloupia sp, Jania sp, Tayloriella dictyurus</i>	6802, 6806-6809	A1, A5-A8
Invierno	23 y 24	1	1998	<i>Chaetomorpha antennina, Chnoospora minima, Amphiroa sp, Centroceras sp, Ectocarpus sp, Grateloupia sp, Hypnea sp, Jania sp, Tayloriella dictyurus</i>	6835, 6836, 6839-6842, 6869	A1, A2, A5-A8', C7
	27	2	1998	<i>Chaetomorpha antennina, Chnoospora minima, Amphiroa sp, Ceramium sp, Ectocarpus sp, Grateloupia sp, Jania sp, Tayloriella dictyurus</i>	6912, 6913	C9, C10
Primavera	27 y 28	3	1998	<i>Chaetomorpha antennina, Chnoospora minima, Ectocarpus sp, Jania sp, Tayloriella dictyurus</i>	6940	BG4
	25	4	1998	<i>Chaetomorpha antennina, Chnoospora minima, Hypnea panosa, Ceramium sp, Ectocarpus sp, Grateloupia sp, Hypnea sp, Tayloriella dictyurus</i>	6957, 6965	B2, C11

## 7.4 OBSERVACIONES EN CARIOTIPO

En ápices de ramas principales y proliferaciones de ejemplares vegetativos y con cistocarpos, obtenidos en campo y en cultivo, se hallaron células corticales en proceso de división mitótica.

De las observaciones, puede deducirse que dicho fenómeno inicia con la formación de una línea tenue que corre diagonal a lo largo de la célula cortical más externa. Esta línea se observa translúcida y contrasta con el citoplasma marrón teñido por la orceina acetoclorhídrica. Posteriormente, esta línea divisoria se observa más marcada, hasta que finalmente se ven dos células separadas. Enseguida, la célula de mayor tamaño -relacionada con la célula medular externa- también sufre mitosis siguiendo el mismo proceso.

Se distinguieron 8 cromosomas como pequeñas esferas rojas refringentes, alineadas al centro de la célula en división y siguiendo el contorno de la línea divisoria. Una vez constituida la división celular, 4 cromosomas se vieron desplazados hacia el centro de su respectiva célula (Figs. 23 y 24). Este procedimiento forma la rama más externa de la capa cortical.

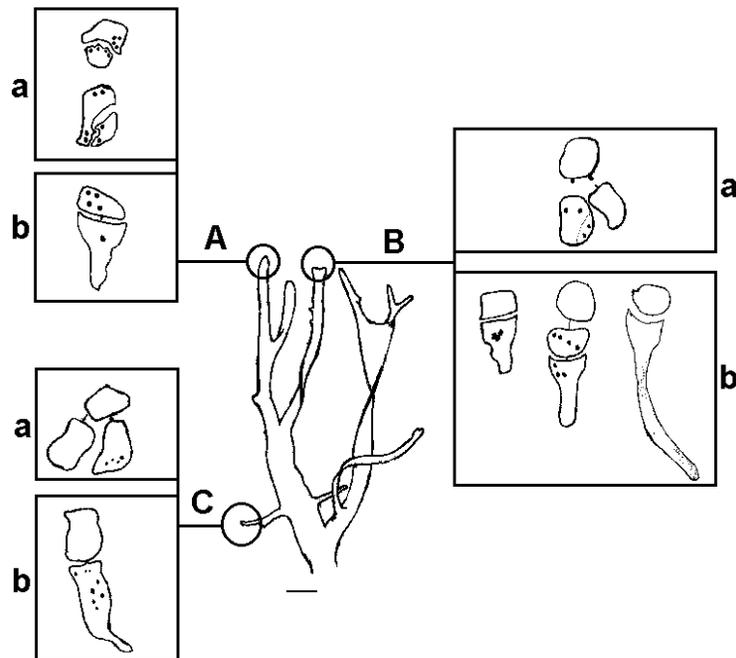


Figura 23. Cariotipos en ápices de ramas principales (A y B) y proliferación lateral (C) de un ejemplar vegetativo (sin cistocarpos). Se exhiben cromosomas en células corticales (a) y carpogonios (b). En **Aa** se muestra una célula medular y una cortical en proceso de división. En **Bb** se muestran tres carpogonios en diferentes etapas de maduración. Las observaciones y dibujos fueron hechos a 1000 aumentos, en preparaciones teñidas con orceina acetoclorhídrica y usando un microscopio con cámara clara. Los esquemas celulares son proporcionales en tamaño.

También, se observaron algunas células medulares redondeadas en proceso mitótico. En éstas, los cromosomas se vieron desplazados hacia la parte central de la célula y formados a lo largo de la línea de división. En este caso, la línea divisoria se observó corriendo en la parte central, haciendo evidente la formación de dos células iguales con 4 cromosomas cada una (Fig. 24Aa).

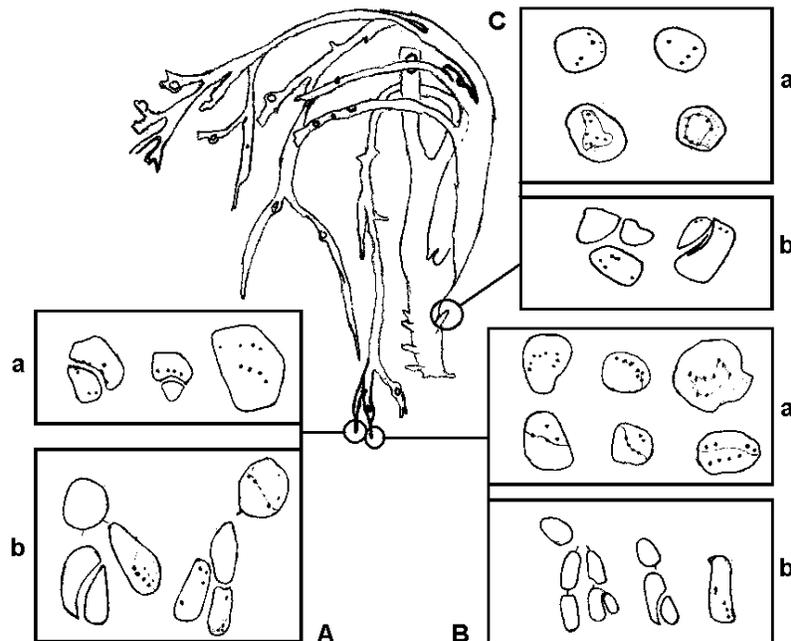


Figura 24. Cariotipos en ápices de ramas principales (A y B) y proliferación lateral (C) de un ejemplar cisticárpico. Se exhiben cromosomas en células medulares (a) y corticales (b). Las observaciones y dibujos fueron hechos a 1000 aumentos, en preparaciones teñidas con orceina acetoclorhídrica y usando un microscopio con cámara clara. Los esquemas celulares son proporcionales en tamaño.



## 8 DISCUSIÓN

### 8.1 GAMETOFITO

La existencia de cistocarpos en ejemplares de apariencia madura, y la presencia de carpogonios en talos a simple vista vegetativos, permiten establecer que los ejemplares revisados corresponden a gametófitos. El cariotipo de células corticales y medulares en ápices de proliferaciones nuevas y en ramas principales de estos mismos ejemplares, hace evidente un número cromosómico de cuatro para esta fase morfológica.

Las observaciones en crecimientos naturales y en cultivo, confirman la alta variación morfológica en las frondas de *Gymnogongrus johnstonii* (Candelaria, 1985; Hernández, 2003). Las proliferaciones en los márgenes, en las caras de la rama, en el estípote, en la base del talo y en regiones dañadas, modifican el patrón de ramificación (de dicotómica a subdicotómica), aumentan el número de dicotomías y el ángulo de ramificación de las ramas; en conjunto, estas características alteran la apariencia general del gametofito. Además, la forma aguda de los ápices de proliferaciones en desarrollo y el crecimiento "torcido" de las ramas, también influyen en la apariencia general del talo.

Las alteraciones antes mencionadas, pueden explicarse como manifestaciones morfológicas ante las condiciones ambientales imperantes durante el desarrollo de los talos. Estas modificaciones ambientales han sido probadas en cultivos de laboratorio para otras rodofitas tropicales de la zona intermareal (Yokoya y Oliveira, 1992). Por ejemplo, la combinación de factores físicos parece tener efectos en el desarrollo de *Gymnogongrus giffithsiae*, pues observaciones de campo en poblaciones de Carolina del Norte, Estados Unidos, mostraron que el tamaño del talo parece disminuir a medida que la temperatura del agua aumenta y la calidad de luz disminuye (Breden y Bird, 1994), confirmando que el buen desarrollo en cultivo está más en función de características físicas como la luz y la temperatura, que en los nutrientes.

La apariencia general del talo es de particular interés taxonómico, porque la sinonimia taxonómica entre *Gymnogongrus hancockii* y *Gymnogongrus johnstonii* se sustenta en la apariencia dada por características en la ramificación. Además, el

tipo de ramificación y la abundancia de ramas son características que se emplean durante la determinación de especies de *Gymnogongrus*, como en una de las claves dicotómicas de Dawson (1961a).

Si las proliferaciones, el patrón y ángulo de ramificación, el número de dicotomías, la forma de las ramas y los ápices son manifestaciones morfológicas ante las variaciones ambientales, podrían considerarse como características descriptivas de la capacidad de variación fenotípica de la especie. Pero su carácter diagnóstico -en un sentido taxonómico- tendría que ser evaluado particularmente y en un contexto de comparación morfológica con otras especies de *Gymnogongrus*. Además, esta evaluación de caracteres morfológicos debe considerar que las formas ambientales pueden tener una apariencia muy distinta -incluso una historia de vida diferente- pero una información genética idéntica, como sucede con formas descritas para *Gymnogongrus* sp y para *Ahnfeltiopsis devoniensis* (Maggs *et al.*, 1992).

En las observaciones de este estudio no pudieron ubicarse los espermatangios. Sin embargo, podría suponerse que *Gymnogongrus johnstonii* es una especie dióica a partir de las notas de Dawson (1954) sobre el material tipo, donde señala la existencia de un ejemplar anteridial y dos ejemplares cistocárpicos.

## **8.2 CARPOSPORFITO**

La presencia de carpogonios manifiesta la condición reproductiva de los segmentos jóvenes en talos maduros, de igual manera que en las proliferaciones nuevas de apariencia vegetativa.

Las observaciones indican que cuando la rama del talo gametofítico madura, también lo hace gradualmente el carposporofito, y que las ramas al crecer y sufrir bifurcaciones, posibilitan el desarrollo de los cistocarpos. La existencia de procarpos en ramas juveniles, supone una maduración simultánea (post-fertilización) de las fases gametofítica y carposporofítica.

La fase carposporofítica, siempre es de origen medular y prominente. La prominencia a un solo lado, y particularmente su exposición en la cara no convexa, es decir, la expuesta al arrastre de la ola en su retirada, supone una interacción física con el oleaje. El abultamiento en ambas caras del segmento, se explica si consideramos un crecimiento filiforme de los segmentos superiores, y un desarrollo simultáneo de la estructura cistocárpica.

En todos los casos, los cistocarpos al llegar al máximo de maduración, liberan gradualmente su contenido a través de grietas en la superficie de la estructura y terminan destruyéndose, dejando una oquedad redonda y una cicatriz oscura. Esto deteriora a la rama y da posibilidades para la fragmentación de segmentos.

La prominencia de los cistocarpos ha sido un carácter importante durante la determinación taxonómica (Dawson 1961a, Silva y DeCew, 1992). Si su abultamiento puede explicarse como un desarrollo ante las condiciones ambientales, entonces, su carácter diagnóstico tendría que ser evaluado junto con la variación morfológica del gametofito.

Bajo una perspectiva evolutiva, una fase carposporofítica desarrollada sobre el gametofito y una alta producción de esporas, pudieran interpretarse como respuestas evolutivas a presiones de selección ejercidas por un medio distinto al acuático (Graham, 1985). Esto parece confirmarse para el caso de *Gymnogongrus johnstonii*, pues su presencia en la zona intermareal supone un ambiente acuático, pero a la vez de exposición al aire.

Además, esta estrecha relación física gametofito-carposporofito, puede considerarse como una estrategia para llegar a tener éxito reproductivo (Santelices, 2002). En este sentido ecológico, las observaciones sobre el crecimiento de las ramas y el desarrollo de proliferaciones en *Gymnogongrus johnstonii*, permiten especular que a mayor número de ramas más posibilidades de desarrollo de cistocarpos, y, por tanto, mayor número de carposporas, es decir, más individuos potenciales.

### **8.3 ESTRUCTURAS EMBRIONARIAS**

La morfología de las estructuras celulares encontradas en cistocarpos, recuerda la fase embrionaria producto de la germinación de esporas, como las observadas por Maggs *et al.* (1992) en *Gymnogongrus sp.* y *Ahnfeltiopsis devoniensis*.

Los lugares donde fueron encontradas, coinciden con el desarrollo de ejes desde y junto a cistocarpos, y con el desarrollo de ejes en oquedades de cistocarpos. A partir de esto, es posible suponer que el desarrollo del embrión forma un talo erecto, cilíndrico en la base y complanado hacia el ápice, como los pequeños ejes crecidos de manera independiente sobre rocas.

### **8.4 GERMINACIÓN *in situ***

Los ejes sobre cistocarpos y en huecos dejados por estas estructuras recuerdan la germinación de esporas *in situ*.

El término *in situ*, es aplicado a la germinación de una spora dentro del esporangio o sobre el talo progenitor, de manera normal o porque falla la liberación. En ambos casos, el nuevo talo termina por fusionarse con el tejido del talo progenitor haciendo difícil la distinción entre ambas generaciones (Dixon, 1973).

Tal fenómeno, frecuente entre las rodofitas, se considera más habitual en condiciones de cultivo que en campo (Dixon, 1973). Sin embargo, las observaciones de ejemplares de colección hacen evidente que el desarrollo *in situ* podría ser muy frecuente en crecimientos naturales de *Gymnogongrus johnstonii*.

Presuntos ejes desarrollados *in situ*, cercanos a cistocarpos, aún siendo de pequeña talla, mostraron la capacidad de desarrollar cistocarpos, suponiendo un desarrollo directo de los gametófitos.

## 8.5 TETRASPOROFITO

La falta de evidencia de una fase tetrasporofítica en observaciones morfológicas hechas en crecimientos naturales, durante 178 días de cultivo y en muestras representes del Pacífico tropical mexicano (de Oaxaca a Nayarit) en diferentes períodos anuales (entre 1978 y 2003), conduce a la opinión de que *Gymnogongrus johnstonii* es una especie con historia de vida directa, en la que los gametofitos se desarrollan desde esporas producidas en el cistocarpo. Sin embargo, estos resultados no rechazan la hipótesis plantada para esta investigación, es decir, no descartan la existencia de una fase tetrasporofítica frondosa de vida libre.

La única descripción de nematecios tetrasporangiales desarrollados en frondas (Dawson, 1961a) y el registro de ocho cromosomas en talos de la especie (Ponce, 1999), parecen estar relacionadas con el actual registro de cuatro cromosomas en el gametofito, y podrían apoyar la existencia de un esporofito ( $2n=8$ ) independiente, frondoso y poco frecuente, coincidiendo con la propuesta de Ponce (1999).

Cuando Ponce (1999) registró un número cromosómico de ocho en células uninucleadas y multinucleadas de ápices de ejemplares de las cuatro estaciones anuales (obtenidos en la playa Las Cuatas, Ixtapa Zihuatanejo, Guerrero), no pudo determinar la fase morfológica a la que pertenecía dicha carga genética porque los talos no presentaron estructuras reproductoras que las identificaran. A partir de sus resultados y considerando la descripción de Dawson (1961a), la autora conjeturó la existencia de un tetrasporofito erecto isomórfico con respecto al gametofito.

Por otro lado, la descripción de tres fases morfológicas en ejemplares tipo (obtenidos de Isla Tortuga en el Golfo de California [localidad tipo]), y el desarrollo directo de los ejemplares del Pacífico tropical mexicano, son hechos que podrían suponer dos posibles historias de vida, tal vez, relacionadas a la distribución geográfica de la especie.

Dicho fenómeno no es raro, hay registros de variación intraespecífica en historias de *Gymnogongrus* presumiblemente correspondientes a una distinta distribución geográfica, tal es el caso de los dos distintos patrones en *Gymnogongrus*

*griffithsiae* -tetrasporoblástico en ejemplares del Atlántico norte, y con carposporofito en el Atlántico sur- y en *Gymnogongrus* sp -historia directa apomictica- (Maggs *et al.*, 1992; Silva y DeCew, 1992). Sin embargo, para confirmar esta variación en el patrón de historia de vida en *Gymnogongrus johnstonii*, es necesario el estudio de poblaciones de la especie distribuidas en la región del Golfo de California y del Pacífico californiano, donde Dawson (1961a) reporta el óptimo desarrollo en talla.

## 8.6 HISTORIA DE VIDA DIRECTA

A partir de las observaciones obtenidas en el presente trabajo, puede postularse el desarrollo de historia de vida directa en talos de *Gymnogongrus johnstonii*, distribuidos en el Pacífico tropical mexicano.

En este patrón, gametofito-carposporofito-gametofito, la fase morfológica gametofítica –en concordancia con lo propuesto por Ponce (1999) y que por definición es haploide ( $n= 4$ )- empieza a desarrollarse cilíndrica y se va complanando hacia el ápice, a medida que crece se ramifica dicotómicamente en ángulos agudos manteniendo su forma complanada.

En los segmentos superiores se presentan carpogonios que exponen su tricógino a través de la parte más externa del talo. Posteriormente, se forman cistocarpos que contienen gran cantidad de carposporas. Estas carposporas, al germinar, desarrollan nuevamente gametofitos haploides ( $n= 4$ ) que frecuentemente crecen sobre el gametofito paterno.

La ausencia del tetrasporofito y el evidente desarrollo del cistocarpo, podrían ser explicados por alguna de las siguientes posibilidades:

- 1) El cistocarpo supone, en su definición más general, su origen a partir de un proceso de fecundación que conduce a la formación de un filamento gonimoblástico, a partir del cual, se forman carposporangios y posteriormente carposporas. La ausencia de la fase tetrasporofítica -en la que típicamente acontece la meiosis-, ubicaría el proceso meiótico en dos posibles momentos: a) durante la formación de las carposporas, fenómeno para el cual no hay registro en taxones de Phylloporaceae; o, b) la meiosis ocurre una vez que germina la carpospora.

Este último proceso de meiosis somática fue propuesto para explicar la ploidia en la historia de vida directa de *Mastocarpus stellatus* –basandose en características químicas de la pared celular (Güiry y West, 1983 en Maggs, 1988)-, pero estudios de cariotipo rechazaron esta explicación y demostraron igual carga genética en todo el talo (Maggs, 1988).

- 2) El cistocarpo podría ser originado sin un proceso de fecundación, es decir, de modo apomíctico (fenómeno para el cual hay más de un referente en Phylloporaceae). En este caso la formación de la fase cistocárpica podría

acontecer de dos maneras: a) de modo apógamo, en el que las carposporas se originarían a partir de células medulares, en ausencia de carpogonios y espermacios (como fue descrito, por ejemplo, para *Ahnfeltiopsis leptophylla* y *Mastocarpus stellatus*); o, b) de modo partenogenético, en el que las carposporas se originarían a partir de carposporangios en ausencia de elementos masculinos (como fue descrito, por ejemplo, para *Ahnfeltiopsis devoniensis* y *Gymnogongrus* sp).

La existencia de carpogonios, la presumible ausencia de gametofitos masculinos y el cariotipo de gametófitos, parecen apoyar un desarrollo apomíctico partenogenético de los talos estudiados.

El reconocimiento de dos fases morfológicas (gametofito y carposporofito) en *Gymnogongrus johnstonii*, permite explicar que parte de la diversidad de formas reportadas en las frondas, se debe a respuestas de condiciones ambientales en la fase gametofítica y no a diferencias morfológicas relacionadas las fases gametofítica y tetrasporofítica. Esta variabilidad morfológica en el gametofito y la secuencia directa (gametofito-carposporofito-gametofito) -variante de una historia de vida trifásica-, hacen evidentes los amplios márgenes en la expresión del genotipo de la especie.

Estos hallazgos adquieren relevancia si consideramos que este es el único registro de historia de vida directa en *Gymnogongrus*, lo cual, en un contexto taxonómico -considerando las historias de vida conocidas para taxones de Phylloporaceae- subraya que el patrón secuencial en la historia de vida, por sí mismo, no puede ser considerado como un carácter diagnóstico en la determinación de taxones en la familia.

Además, un historia de vida directa en *Gymnogongrus johnstonii*, genera interrogantes ecológicas, biogeográficas y genéticas que involucran, al menos, a especies del género reportadas en nuestro país.



## 9 CONCLUSIONES

Las observaciones del presente trabajo, proponen que *Gymnogongrus johnstonii* es una especie con historia de vida directa en el Pacífico tropical mexicano, en la que su fase gametofítica haploide posee un número cromosómico de cuatro. La fase carposporofítica desarrollada sobre el gametofito y originada a partir de un proceso de apomítico, que presume una carga haploide.

Las estructuras embrionarias encontradas, suponen una germinación *in situ* de las carposporas, lo que da una fase alternante desarrollada sobre la fronda gametofítica monoica.

*Gymnogongrus johnstonii* pudiera presentar una historia trifásica, en la que talos gametofíticos ( $n= 4$ ), alternan con una fase tetrasporofítica ( $2n= 8$ ). Este tipo historia pudiera existir si consideramos el registro de carga genética  $2n= 8$ , la descripción original y los registros de diversidad de historias de vida dependientes de la distribución geográfica.

Las condiciones de cultivo indican la capacidad del desarrollo de ramas superiores alargadas con ápices aguzados, y del crecimiento de proliferaciones en la base de los talos y en los márgenes de las frondas. Además, se hace evidente la facultad de reproducción vegetativa mediante fragmentación.



## 10 PERSPECTIVAS

Los datos que aporta este estudio de historia de vida en *Gymnogongrus johnstonii*, son fundamentales para continuar estudios de orientación sistemática en ésta y otras especies de *Gymnogongrus* reportadas para México. Para ello, habría que llevar a cabo revisiones del material tipo de la especie, de material de la localidad tipo y de zonas norteñas en el Golfo de California y el Pacífico californiano. Así mismo, tendrían que realizarse estudios moleculares para revisar la filogenia del género.

Por otro lado, permanece en cuestión la descripción de la fase tetrasporofítica y la confirmación de la cualidad monoica de la fase carposporofítica. También, la variación morfológica del gametofito -explicada por condiciones ambientales- abre interrogantes sobre factores (¿físicos o químicos?) que provocan la variación, y su relación con la distribución de posibles formas (ecotipos).

Este trabajo -la primera aplicación de cultivo a la especie-, proporciona datos básicos para: Continuar con pruebas técnicas (iluminación, aireación, movimiento del medio, etc.), que mejoren el procedimiento y permitan un óptimo desarrollo de los organismos; Experimentos de desarrollo, que descubran detalles precisos sobre el desarrollo fenológico de la especie; Experimentos morfológicos sobre la variación de la forma en condiciones y regiones geográficas; Experimentos embriológicos sobre la germinación de carposporas, seguimiento del desarrollo del embrión, y el crecimiento *in situ*.

Finalmente, en la revisión bibliográfica se halló que dos especies de *Gymnogongrus* (*G. crustiforme* y *G. martinensis*) presentan una historia heteromórfica, en la que se agrupan especies de *Ahnfeltiopsis*. Esto indica la necesidad de hacer estudios particulares para estas especies y revisar su ubicación taxonómica.

## 12 ANEXOS

### 12.1 ANEXO I: Medios de cultivo.

#### 12.1.1 Medio Bold-Basal

Para elaborar el medio se requiere ( Bold y Wynne, 1978):

$\text{NaNO}_3$ (5.0 g/200 ml)	10.0 ml
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (1.5 g/200 ml)	10.0 ml
$\text{NaCl}$ (0.5 g/200 ml)	10.0 ml
$\text{K}_2\text{HPO}_4$ (1.5 g/200 ml)	10.0 ml
$\text{KH}_2\text{PO}_4$ (3.5 g/200 ml)	10.0 ml
$\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ (0.5 g/200 ml)	10.0 ml
$\text{H}_3\text{BO}_3$ (1.14 g/100 ml)	1.0 ml
Solución de elementos traza	1.0 ml
<b>Stock EDTA</b>	1.0 ml
Solución Fe	1.0 ml
Agua destilada	1.0 L

*Para agar, adicionar 15.0 g/L Agar Bacteriológico. Autoclave a 15 psi por 15 minutos.*

#### Solución de Elementos traza:

$\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	8.82 g
$\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	1.44 g
$\text{MoO}_3$	0.71 g
$\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$	1.57 g
$\text{Co}(\text{NO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$	0.49 g
Agua destilada	1.0 L

*Puede requerirse de autoclave para disolver.*

#### Stock EDTA:

$\text{EDTANa}_2$	5.0 g
$\text{KOH}$	3.1 g
Agua destilada a	100 ml

#### Solución de Fe:

$\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	4.98 g
$\text{H}_2\text{SO}_4$	1.0 ml
Agua destilada	1.0 L

### 12.1.2 Medio ES-Enriquecido

Modificación del enriquecimiento-ES de Provasoli [1963] para agua marina (Stein, 1973; Anónimo, 2003).

Preparación: adicionar 20 mL de enriquecimiento-ES a 1000 mL de agua marina purificada y pasteurizada.

Para la solución de enriquecimiento-ES, adicionar lo siguiente a 100 ml de agua destilada:

$\text{NaNO}_3$  350 mg

$\text{Na}_2$  glicerofosfato  $\cdot 5\text{H}_2\text{O}$  50 mg

**Solución-Fe** 25 mL

**Metales PII** 25 mL

Vitamina B<sub>12</sub> 10  $\mu\text{g}$

Tiamina 0.5 mg

Biotina 5  $\mu\text{g}$

Buffer Tris (Sigma Co.) 500 mg

*Ajustar a pH 7.8, vaciar en tubos (20 mL/tubo) y meter al autoclave. Almacenar a 10° C.*

#### **Solución-Fe.**

*Disolver 351 mg de  $\text{Fe}(\text{NH}_4)_2(\text{SO}_4)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$  y 300 mg de  $\text{Na}_2\text{EDTA}$  en 500 mL de agua destilada.*

#### **Solución de Metales PII.**

A 100 mL de agua destilada adicionar:

$\text{Na}_2\text{EDTA}$  100.0 mg

$\text{H}_3\text{BO}_3$  114.0 mg

$\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$  4.9 mg

$\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$  16.4 mg

$\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  2.2 mg

$\text{CoSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  0.48 mg

## 12.2 ANEXO II: Formato para registro de datos.

Formato para registrar datos morfo-anatómicos de ejemplares de *Gymnogongrus johnstonii* (Setchell y Gardner) Martius.

No. Muestra y ejemplar			
Hábito			
Talla (mm)			
Color			
Patrón de ramificación			
Número de dicotomías			
Ángulo de ramificación			
Proliferaciones laterales			
Forma del ápice			
Forma segmentos superiores			
Largo-ancho-grosor Segmentos superiores (mm)			
Forma segmentos inferiores			
Largo-ancho-grosor Segmentos inferiores (mm)			
Relación largo segmentos superiores/inferiores			
Longitud del estípite (mm)			
Estado fenológico			
Distribución de estr. reproductoras en el talo			
Posición de estr. reproductoras en ramas			
Referencia fotográfica			
Diámetro Cels. Medulares Centrales ( $\mu\text{m}$ )			
Diámetro Cels. Medulares Periféricas ( $\mu\text{m}$ )			
Número Capas de Cél. Corticales			
Número Cél. Cort. en Última ramificación			
Longitud de Cél. Corticales ( $\mu\text{m}$ )			
Diámetro Cels. Corticales ( $\mu\text{m}$ )			
Posición Cistocarpos según origen			
Diámetro Cistocarpos ( $\mu\text{m}$ )			
Forma principal Cels. Medulares Centrales			
Forma principal Cels. Medulares Periféricas			

Patrón de ramificación: a) dicotómico, b) subdicotómico, c) tricotómico, d) policotómico. Ángulo entre las ramas: a)  $<45^\circ$ , b)  $45^\circ \leq \_ < 90^\circ$ , c)  $>90^\circ$ . Forma de los ápices: a) agudos, b) obtusos, c) redondeados, d) romos. Relación de longitud entre segmentos superiores (S) e inferiores (I): a)  $S > I$ , b)  $S = I$ , c)  $S < I$ . Forma de segmentos: a) cilíndricos, b) complanados, c) aplanados, d) comprimidos, e) aplanados proximalmente y cilíndricos distalmente, f) cilíndricos proximalmente y aplanados distalmente. Estado fenológico: a) gametangial masculino, b) gametangial femenino, c) cistocárpico, d) vegetativo. Distribución de estructuras reproductoras en el talo: a) en partes superiores princ., b) en partes inferiores princ., c) en todo el talo. Prominencia y posición de las estructuras reproductoras en la rama: a) no prominentes, b) princ. prominentes a ambos lados de la rama, c) principalmente prominentes a un solo lado de la rama. NA = no aplicable, NC = no considerado. Posición de cistocarpos según origen: a) medular, b) cortical. Forma principal de las células medulares: a) circulares, b) subcirculares, c) elípticas, d) elipsoidales. NA = no aplicable, NC = no considerado.

### **12.3 ANEXO III: Desarrollo de cultivos.**



Días de cultivo	Fecha	Cultivo						Temperatura	Humedad (%)	Iluminación (Lx)	L/O
		A1	A2	B1	B2	C1	C2				
61	30-Ene.-04	blanquecina en el fondo de los frascos. Fragmentos oscuros. Pardo oscuros Ápices agudos creciendo Capa mucosa oscura	Pardo claros Ápices agudos creciendo, algunos oscuros Algunas zonas con capa verde intenso	Verdosos rojizos Ápices rojizos y agudos Desarrollo de algunas proliferaciones	Verdosos amarillentos Ápices largos y agudos Desarrollo de proliferaciones en la base del talo	Verdosos amarillentos Ápices agudos, en forma de segmentos largos y delgados	Verdosos amarillentos Ápices agudos, en forma de segmentos largos y delgados Desarrollo de proliferaciones en la base del talo	24.6 °C	47	2070-malla	16:8
71	09-Feb.-04	Pardo amarillentos Ápices con buena apariencia Red de fibras oscuras Algunas zonas de los talos translúcidas Cultivos con Bold Basal: los fragmentos se observan en mal estado, blanquecinos, los cistocárpos muy oscuros.	Pardo amarillentos Ápices filiformes largos claros. Algunos oscuros Red de fibras oscuras Algunas zonas con capa verde intenso	Verdosos rojizos Ápices rojizos Capa mucosa sobre algunos	Pardo amarillentos Ápices agudos rojizos Red de fibras oscuras Segmentos de la base del talo bifurcando	Pardo amarillentos Ápices rojizos oscuros Crecen proliferaciones con Ápices rojizos en ramas	Pardo amarillentos Ápices largos agudos rojizos oscuros Proliferaciones en base del talo y en bordes de rama	24.8 °C	43	2070-malla	16:8
75	13-Feb.-04	Pardo amarillentos Ápices engrosando, filiformes agudos	Pardo amarillentos Ápices agudos filiformes	Verdosos rojizos Ápices rojizos pequeños filiformes	Pardo amarillentos Ápices filiformes agudos de puntas oscuras rodeadas	Pardo verdosos Ápices filiformes con puntas oscuras	Pardo verdosos Ápices filiformes con puntas oscuras	24.7 °C	47	2070-malla	16:8

Días de cultivo	Fecha	Cultivo						Temperatura	Humedad (%)	Iluminación (Lx)	L/O
		A1	A2	B1	B2	C1	C2				
95	04-Mar.-04	Red de fibras oscuras, casi negras  Se observan burbujas de aire en algunas partes  Cultivos con Bold Basal: los fragmentos se observan en mal estado, blanquecinos, algunos talos con tono verdoso y Ápices muy pequeños rojizos	Red de fibras oscuras, casi negras  Algunas zonas con capa verde intenso	Capa mucosa verdosa  Talos sueltos	de mucosidad  Se observan burbujas de aire en algunas partes	Capa mucosa reticulada y oscura adherida a la pared del matraz Proliferaciones creciendo en todo el talo	Proliferaciones en base del talo y en bordes de rama	25.3 °C	45	2070-malla	16:8
		Pardo oscuros  Algunas zonas completamente oscuras  Talos adheridos a las paredes del matraz  Cultivos con Bold Basal: los fragmentos se observan en mal estado, blanquecinos, con zonas desmembrándose. Eliminación de cultivos	Amarillentos  Capa mucosa blanquecina en algunas zonas  Segmentos con apariencia flácida	Verdosos  Ápices rojizos, algunos blanquecinos  Capa verdosa cubriendo algunas zonas	Amarillentos  Ápices oscuros con bolita negra  Capa translúcida cubre algunos talos y se adhiere al matraz	Amarillentos  Ápices muy oscuros  Proliferaciones de la base con buena apariencia	Amarillentos  Capa translúcida cubre algunos talos y se adhiere al matraz  Proliferaciones se observan desarrollándose				

Días de cultivo	Fecha	Cultivo						Temperatura	Humedad (%)	Iluminación (Lx)	L/O
		A1	A2	B1	B2	C1	C2				
124	02-Abr.-04	Recuperación de un fragmento, eliminación de los deteriorados Amarillentos con zonas translúcidas y apariencia flácida	Eliminado  Amarillentos con zonas translúcidas y apariencia flácida	Pardo rojizos  Contaminación	Recuperación de un fragmento, eliminación de los deteriorados Amarillentos con zonas translúcidas y apariencia flácida	Verdosos oscuros	Amarillentos  Ápices filiformes	76.9 °F	46	2070	16:8
141	19-Abr.-04	Sobre talo pardo rojizo crecen pequeñas proliferaciones con Ápices oscuros		Pardo verdosos oscuros  Proliferaciones desarrollándose  Talos aislados verde amarillentos  Ápices decolorados  Proliferaciones rojizas desarrollándose Adherido al vidrio	Pardo verdoso  Ápices filiformes desarrollándose Proliferaciones desarrollándose	Pardo amarillentos  Ápices rojizos aguzados  Proliferaciones de la base verdosas creciendo y engrosándose, los ejes con bifurcaciones  Ápices rojizos	Amarillentos  Proliferaciones filiformes con puntas rojizas  Proliferaciones desarrollándose en la base de un talo  Verdosas amarillentas de puntas rojizas menos aguzadas Apariencia cilíndrica	77.4 °F	50	2070-malla	16:8

Días de cultivo	Fecha	Cultivo						Temperatura	Humedad (%)	Iluminación (Lx)	L/O
		A1	A2	B1	B2	C1	C2				
171	19-May.-04	Pardo amarillento  Ápices amarillo pálidos			Amarillentos verdosos  Ápices muy agudos	Pardo amarillentos  Ápices filiformes  Ejes de la base verdosos cilíndricos Dos dicotomías Zonas como puntos blancos	Talos aislados verde amarillentos filiformes de puntas rojizas  Amarillentos muy pálidos  Ápices filiformes	26.2 °C	49	444  Una semana con poca luz (cámara descompuesta)	16:8
177	25-May.-04	Pardo amarillento Ápices amarillo pálidos			Amarillentos verdosos Ápices muy agudos	Contaminación  Pálidos Capa verdosa cubriendo	Contaminación  Pálidos Capa verdosa cubriendo	27.8 °C	40	2070	16:8
178	26-May.-04	Pardo amarillento  Ápices con desarrollo lento		Amarillento verdoso Proliferaciones oscuras muy pequeñas		Pálidos Proliferaciones pálidas, delgadas, aguzadas y retorcidas		28.3 °C	37	2070	16:8



## 11 REFERENCIAS

- Abbott, I.A. y G.J. Hollenberg (1976). Marine algae of California. Stanford University Press, California. 827 pp.
- Allen, C.E. (1937). Haploid and Diploid Generations. *American Naturalist* 71(734): 193-205.
- Anderson, R.J. y J.J. Bolton (1990). Reproductive morphology and life histories of Southern African *Gymnogongrus* species (Rhodophyta, Phylloporaceae). *British Phycological Journal* 25: 381-390.
- Anónimo (2003). Media recipes & Culture maintenance. UTEX Culture Collection of Algae at the University of Texas at Austin, USA.  
Publicación electrónica ([www.bio.utexas.edu/research/utex/media/media.html](http://www.bio.utexas.edu/research/utex/media/media.html)).
- Ardre, F. (1978). Sur les cycles morphologiques du *Gymnogongrus crenulatus* (Turn.) J. Ag. et du *Gymnogongrus devoniensis* (Grev.) Schott. (Gigartinales, Phylloporacées) en culture. *Revue algologique* N. S. 13: 151-176.
- Begon, M., J.I. Harper y C.R. Townsend (1986). Ecology: Individuals, population and communities. Blackwell Scientific, Oxford. 876 pp.
- Bold, H.C. y M.J. Wynne (1978). Introduction to the algae. Structure and reproduction. Prentice-Hall Inc., New Jersey. 706 pp.
- Breden, C.P. y K.T. Bird (1994). Effects of environmental factors on carrageenan from *Gymnogongrus griffithsiae* (Gigartinales, Rhodophyta). *Journal of Applied Phycology* 6: 371-380.
- Candelaria, C.S. (1985). Caracterización de la ficoflora de la localidad de Puerto Escondido, Guerrero. Tesis de Licenciatura (Biología), Fac. Ciencias, UNAM, México. 189 pp.
- Chapman, A.R.O. (1979). Biology of Seaweeds. Levels of Organization. Edward Arnold (Publisher) Ltd., University Park Press, Maryland. 134 pp.
- Chávez, M.L. (1972). Estudio de la flora marina de la Bahía de Zihuatanejo y lugares adyacentes. *Memorias del IV Congreso Nacional de Oceanografía* (México). 265-271 pp.
- Cohn, N.S. (1964). Elements of Cytology. Harcourt, Brace & World Inc., New York. 368 pp.
- Cordeiro, M.M. y A.P. Candia (1981). Life history of *Gymnogongrus griffithsiae* (Turner) Martius (Phylloporaceae, Gigartinales). *Proceedings of the International Seaweed Symposium* 10: 155-161.
- Cronquist, A. (1986). Introducción a la botánica. 2ª ed. Editorial CECSA, México. 848 pp.
- Dawson, E.Y. (1944). The marine algae of the Gulf of California. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 3: i-v+189-432, Plates 31-77.
- Dawson, E.Y. (1945). Pacific Marine Algae of the Allan Hancock Expeditions to the Galapagos Islands. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 12: i-iv + 528.

- Dawson, E.Y. (1948). Resultados preliminares de un reconocimiento de las algas marinas de la costa pacífica de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 9(3-4): 215-254.
- Dawson, E.Y. (1949). Studies of northeast Pacific Gracilariaceae. *Allan Hancock Foundation Publications, Occasional Papers* No. 9: 1-105.
- Dawson, E.Y. (1950). A note on the vegetation of a new coastal upwelling area of Baja California. *Journal Marine Research* 9: 65-68.
- Dawson, E.Y. (1953). Resumen de las investigaciones recientes sobre algas marinas de la costa pacífica de México, con una sinopsis de la literatura, sinonimia y distribución de las especies descritas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 13: 97-197.
- Dawson, E.Y. (1954). Marine red algae of Pacific Mexico. Part 2. Cryptonemiales (cont.). *Allan Hancock Pacific Expeditions* 17(2): 241-397.
- Dawson, E.Y. (1959). Marine algae from the 1958. Cruise of the Stella Polaris in the Gulf of California. *Los Angeles County Museum of Natural History, Contributions in Science* 27: 1-39.
- Dawson, E.Y. (1961a). Marine red algae of Pacific Mexico. Part 4. Gigartinales. *Pacific Naturalist* 2: 191-343.
- Dawson, E.Y. (1961b). A guide to the literature and distributions of Pacific benthic algae from Alaska to the Galapagos Islands. *Pacific Science* 15: 370-461.
- Dawson, E.Y. (1966). New records of marine algae from the Gulf of California. *Journal of the Arizona Academy of Science* 4(2): 55-66.
- DeCew, T.C. y J.A. West (1981). Life histories in the Phylloporaceae (Rhodophyta: Gigartinales) from the Pacific Coast of North America. I. *Gymnogongrus linearis* and *G. leptophyllus*. *Journal of Phycology* 17: 240-250.
- Dixon, P.S. (1973). Biology of the Rhodophyta. Otto Koeltz Science Publishers, Koenigstein/W-Germany. 285 pp.
- Dreckmann, K. (1987). Algas marinas bénticas de playa San Telmo, Michoacán, México. Tesis de Licenciatura (Biología), Fac. Ciencias, UNAM, México. 170 pp.
- Drew, K.M. (1955). Life histories in the algae with special reference to the Chlorophyta, Phaeophyta and Rhodophyta. *Biological Reviews* 30: 343-390.
- Environmental Systems Research Institute [ESRI]. (1999). ArcView GIS 3.2. Environmental Systems Research Institute Inc. [Parte de los derechos de autor: Applegate, A.D. (1991-1995)], California, E.U.A.
- Flores, M.M.C. (1986). Patrón de distribución de la ficoflora de las Plataformas de Santa Elena, Oaxaca. Tesis de Licenciatura (Biología), Fac. Ciencias, UNAM, México. 82 pp.
- Font-Quer, P. (1982). Diccionario de Botánica. Editorial Labor S.A., España. 1244 pp.
- Fragoso, D.T. (1991). Ficoflora de la localidad de Caleta de Campos, Michoacán, México. Tesis de Licenciatura (Biología), Fac. Ciencias, UNAM, México, 149 pp.
- Fredericq, S. y M.E. Ramírez (1996). Systematic studies of the antarctic species of the Phylloporaceae (Gigartinales, Rhodophyta) based on *rbcl* sequence analysis. *Hydrobiologia* 326/327: 137-143.
- Fredericq, S., Anderson, R.J., and J. B. Lopez (2002). Systematic circumscription of some Phylloporaceae (Gigartinales, Rhodophyta) from the Cape region, South Africa, based on molecular evidence. *Proceedings of the XVIIth International Seaweed Symposium*, Oxford University Press. 263-274 pp. [accesible en: <http://morayeel.louisiana.edu/SeaweedsLab/Fredericq/Phylloporaceae.pdf>]

- Fredericq, S. y J.M.B. Lopez (2002). Characterization and Phylogenetic Position of the Red Alga *Besa papillaeformis* Setchell: An Example of Progenetic Heterochrony?. *Constancea* 83: s/p.  
Publicación electrónica (<http://ucjeps.berkeley.edu/constancea/83/index.html>).
- García, V.A. (1977). Manual de técnicas citogenéticas. Colegio de Posgraduados, México. 118 pp.
- Gold, M.M. y J.G. González (1998). Conceptos de especie en algas. *Anais do IV Congresso Latino-Americano, II Reuniao Ibero-Americana, VII Reuniao Brasileira. Sociedade Ficológica da América Latina e Caribe, Sociedade Brasileira de Ficología*. 209-221 pp.
- González, J.G. (1991). Los procesos transformados y los procesos alterados. Fundamentos para una teoría procesual del conocimiento biológico. *UROBOROS* 1(2): 45-90.
- González, J.G. (1992). Estudio florístico ecológico de ambientes y comunidades algales del litoral rocoso del PTM. Tesis de Doctorado, Fac. Ciencias, UNAM, México. 167 pp.
- González, J.G. (1993). Comunidades algales del Pacífico tropical. pp 420-443. *En: Salazar-Vallejo, S.I. y N.E. González (Eds.). Biodiversidad Marina y Costera de México. Comisión Nacional de Biodiversidad [CONABIO] y Centro de Investigaciones de Quintana Roo A.C. [CIQRO], México*. 865 pp.
- González, J.G., M.M. Gold, H. León-Tejera, C.S. Candelaria, D. León-Álvarez, E.Z. Serviere y D.T. Fragoso (1996). Catálogo onomástico (Nomenclátor) y bibliografía indexada de las algas bentónicas marinas de México. Cuaderno IBUNAM 29, Instituto de Biología, UNAM, y CONABIO, México. 492 pp.
- Graham, L.E. (1985). The origin of the life cycle of land plants. *American Scientist* 73: 178-186.
- Graham, L.E. y L.W. Wilcox (2000). Algae. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey. 640 + 59 pp.
- Güiry, M.D. y E. Nic-Dhonncha (2002). AlgaeBase. Publicación electrónica ([www.algaebase.org](http://www.algaebase.org)).
- Güiry, M.D. y J.A. West (1983). Life history and hybridization studies on *Gigartina stellata* and *Petrocelis cruenta* (Rhodophyta) in the North Atlantic. *Journal of Phycology* 19: 474-494.
- Hawkes, M.W. (1990). Reproductive strategies. pp 455-476. *En: Cole, K.M. y R.G. Sheath (Eds.). Biology of the red algae*. Cambridge University Press, Cambridge. ix + 517 pp.
- Henry, E.C. (1988). Algal cultures. pp 7-15. *En: Lobban, C.S., D.J. Chapman y B.P. Kremer (Eds.). Experimental phycology. A laboratory manual*. Cambridge University Press, Cambridge. xiii +295 pp.
- Hernández, P.A. (2003). Variación morfológica anual de *Gymnogongrus johnstonii* (Setchel & Gardner) Dawson (Phylloporaceae, Gigartinales) en Puerto Escondido, Guerrero, México. Tesis de Licenciatura (Biología), Fac. Ciencias, UNAM, México. 154 pp.
- Hernández-González, M.C. y M.C. Gil-Ramírez (1994). Existence of plants bearing tetrasporangia and spermatangial receptacles (mixed phases) in the genus *Laurencia* Lamouroux (Rhodomelaceae). *Nova Hedwigia* 59(1-2): 189-194.
- Hoek, C. van den, D.G. Mann y H.M. Jahns (1995). Algae. An Introduction to Phycology. Cambridge, University Press. xiii + 627 pp.
- Hollenberg, G.J. (1971). Phycological notes. VI. New records, new combinations and noteworthy observations concerning marine algae of California. *Phycologia* 10(2-3): 281-290

- Homedes, J. y J.A. Serra (1982). Meiosis. *Er*: Font-Quer, P. (Ed.). Diccionario de Botánica. Editorial Labor S.A., España. 1244 pp.
- Huerta, M.L.C. y M.A.B. Garza (1975). Contribución al conocimiento de la flora de las islas Socorro y San Benedicto del Archipiélago Revillagigedo, Colima, México. *Boletín Informativo. Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara, Departamento de Ciencias Biológicas, Escuela Nacional de Agricultura*. 16 pp.
- Huerta, M.L.C. (1978). Vegetación marina litoral. pp. 328-340. *Er*: Rzedowski J. (Ed.). Vegetación de México. Editorial Limusa, México. 432 pp.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática [INEGI] (1985). Carta geológica, Zihuatanejo E-14-7-10, 1:250 000.
- INEGI (2002). Publicación electrónica ([www.inegi.gob.mx](http://www.inegi.gob.mx)).
- Judd, W.S., C.S. Campbell, E.A. Kellogg, P.F. Stevens y M.J. Donoghue (2002). Plant Systematics. A phylogenetic approach. 2ª ed. Sinauer Associates Inc., Massachusetts. 576 pp.
- Kylin, H. (1956). Die Gattungen der Rhodophyceen. Lund: C.W.K. Gleerups Förlag. XV + 673 pp.
- Lee, R.E. (1999). Phycology. 3<sup>rd</sup> ed. Cambridge University Press, Cambridge. 614 pp.
- León-Tejera, H. y J.G. González (1993). Macroalgas de Oaxaca. pp. 486-498. *Er*: Salazar-Vallejo, S.I. y N.E. González. (Eds.). Biodiversidad Marina y Costera de México. CONABIO y CIQRO, México. 865 pp.
- León-Tejera, H., E.Z. Serviere y J.G. González (1996). Affinities of the marine flora of the Revillagigedo Islands, Mexico. *Hydrobiologia* 326/327: 159-168.
- López, N.G. (1993). Caracterización de la ficoflora sublitoral de Acapulco y Zihuatanejo, Gro. Tesis de Licenciatura (Biología), Fac. Ciencias, UNAM, México. 89 pp.
- Maggs, C.A. (1988). Intraspecific Life History Variability in the Florideophycidae (Rhodophyta). *Botanica Marina* 31(6): 465-490.
- Maggs, C.A. y C.M. Pueschel (1989). Morphology and development of *Ahnfeltia plicata* (Rhodophyta): proposal of Ahnfeltiales ord. nov.. *Journal of Phycology* 25: 333-351.
- Maggs, C.A., S.E. Douglas, J. Fenety y C.J. Bird (1992). A molecular and morphological analysis of the *Gymnogongrus devoniensis* (Rhodophyta) complex in the North Atlantic. *Journal of Phycology* 28: 214-232.
- Magruder, W.H. (1977). The life history of the red alga *Ahnfeltiopsis concinna* (Rhodophyta, Gigartinales). *Phycologia* 16(2): 197-203
- Martinell, L.B. (1983). Estudio prospectivo de las algas rojas (Rhodophyta) de las desembocaduras del río Balsas. Tesis de Licenciatura (Biología), Fac. Ciencias, UNAM, México. 97 pp.
- Martinell, L.B. (1986). Estudio ecológico de las algas de las desembocaduras de Michoacán. Tesis de Grado (Maestría), Fac. Ciencias, UNAM, México. 179 pp.
- Martius, C.F.P. (1833). Flora brasiliensis...Vol. 1. Pars prior. Algae, lichenes, hepaticae. Stuttgart, Tübingen. iv+390 pp.
- Masuda, M., K. Kogame y M.D. Guiry (1996). Life history of *Gymnogongrus griffithsiae* (Phylloporaceae, Gigartinales) from Ireland: implications for life history interpretation in Rhodophyta. *Phycologia* 35: 421-434.
- Mateo, L.E.C. y A.C.G. Mendoza (1991). Algas marinas bénticas de la isla Cozumel, Quintana Roo, México. *Acta Botánica Mexicana* 16: 57-87.
- Mateo, L.E.C. y A.C.G. Mendoza (1992). Algas marinas bentónicas de la costa sur de Nayarit, México. *Acta Botánica Mexicana* 20: 13-28.
- McCandless, E.L., J.A. West y M.D. Guiry (1982). Carrageenan patterns in the Phylloporaceae. *Biochemical Systematics and Ecology* 10: 275-284.

- Mendoza, A.C.G., L.E.C. Mateo y L.M. Huerta (1994). Algas marinas bentónicas de Mazatlán, Sinaloa, México. *Acta botánica mexicana* 27: 99-115.
- Necchi, O. y J.J. Carmona (2002). Somatic meiosis and development of the juvenile gametophyte in members of the Batrachospermales *sensu lato* (Rhodophyta). *Phycologia* 41(4): 340-347.
- Norris, J.N. (1972). Marine algae from the 1969 cruise of Makrele to the northern Gulf of California. *Boletín. Sociedad Botánica de México* 32: 1-30.
- Norris, J.N. (1975). Marine algae of the Northern Gulf of California. Ph D. Dissertation. University of California, Santa Barbara. 575 pp.
- Ortega, M.M., J.L. Godínez y G. Garduño (2001). Catálogo de algas bénticas de las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe. Cuadernos IBUNAM 34, Instituto de Biología, UNAM y CONABIO, México. 594 pp.
- Pedroche, F.F. y J.G. González (1981). Lista florística preliminar de las algas marinas de la región sur de la Costa de Jalisco, México. *Phycol. Lat-amer.* 1:60-71.
- Pedroche, F.F. y A.G. Senties (2003). Ficoflora marina mexicana. Diversidad y problemática actual. *Hidrobiológica* 13(1): 23-32.
- Plastino, E.M. y E.C. de Oliveira (1988). Deviations in the life-history of *Gracilaria* sp. (Rhodophyta, Gigartinales), from Coquimbo, Chile, under different culture conditions. *Hidrobiología* 164: 67-74.
- Ponce, E.M. (1999). Estudio citogenético en macroalgas marinas: Contribución al conocimiento de la biología de algunas especies y a la resolución de problemas taxonómicos. Tesis de Grado (Maestría), Fac. Ciencias, UNAM, México. 125 pp.
- Rodríguez, D.V. (1989). Gelidiales-Rhodophyta: una contribución a la flora tónica del Pacífico tropical mexicano. Propuesta teórica-metodológica a partir de la teoría de procesos alterados. Tesis de Grado (Doctorado), Fac. Ciencias, UNAM, México. 179 pp.
- Rodríguez, D.V. (1998). Importancia de la morfología frente a las nuevas técnicas taxonómicas. *Anais do IV Congresso Latino-Americano, II Reuniao Ibero-Americana, VII Reuniao Brasileira. Sociedade Ficológica da América Latina e Caribe, Sociedade Brasileira de Ficología.* 273-278 pp.
- Santelices, B. (2002). Recent advances in fertilization ecology of macroalgae. *Journal of Phycology* 38: 4-10.
- Serviere, E.Z., J.G. González y D.V. Rodríguez (1993). Ficoflora de la región de Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit. pp 457-485. *Err: Salazar-Vallejo, S.I, y González, N.E.* (Eds.). Biodiversidad Marina y Costera de México. CONABIO y CIQRO, México. 865 pp.
- Setchell, W.A. y N.L. Gardner (1924). Expedition of the California Academy of Sciences to the Gulf of California in 1921. The marine algae. *Proceedings. California Academy of Sciences (Ser. IV)* 12(29): 695-949.
- Setchell, W.A. y N.L. Gardner (1937). The Templeton Crocker Expedition of the California Academy of Sciences, 1932, No. 31. A preliminary report on the algae. *Proceedings. California Academy of Sciences* 22(2): 65-98.
- Silva P.C. y T.C. DeCew (1992). *Ahnfeltiopsis*, a new genus in the Phylloporaceae (Gigartinales, Rhodophyceae). *Phycologia* 31(6):576-680.
- South, R.G. y A. Whittick (1987). Introduction of Phycology. Blackwell Scientific Publications, Oxford. vii +341 pp.
- Stein, J.R. (1973). Handbook of Phycological methods. Culture methods and Growth measurements. Phycological Society of America Inc., Cambridge University Press, Cambridge. 448 pp.

- Stewart, J.G. y J.A. Stewart (1984). Algas marinas de Isla Guadalupe, México, incluyendo una lista de verificación. *Ciencias Marinas* 10(2): 135-148.
- Taylor, W.R. (1945). Pacific marine algae of the Allan Hancock Expeditions to the Galapagos Islands. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 12: iv + 528, 3 figs, 100 plates.
- Taylor, W.R. (1979). Marine algae of the Eastern tropical and subtropical coast of the Americas. The University of Michigan Press, Ann Arbor. 870 pp.
- Treviño, M.L. (1986). Estudio ficoflorístico del ambiente marino escollera en la zona costera de Lázaro Cárdenas, Michoacán. Tesis de Licenciatura (Biología), Fac. Ciencias, UNAM, México. 92 pp.
- West, J.A. y M.H. Hommersand (1981). Rhodophyta: Life Histories. pp. 133-193. *En*: Lobban, C.S. y M.J. Wynne (Eds.). The Biology of Seaweeds. University of California Press. Berkeley and Los Angeles.
- Yampolsky, L.J. (2001). Life History Theory. *En*: Nature Encyclopedia of Life Sciences. London: Nature publishing Group. Publicación electrónica (<http://www.els.net/>).
- Yokoya, N.S. y E.C. Oliveira (1992). Efectos de la salinidad en la tasa de crecimiento, morfología y contenido de agua en algunas algas rojas brasileñas de importancia económica. *Ciencias Marinas* 18(2): 49-64.