



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

“Variación morfológica de *Hypnea pannosa*  
(Cystocloniaceae, Rhodophyta) en condiciones ambientales  
contrastantes del litoral marino”

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
**MAESTRO(A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

BIOL. ERIKA FABIOLA VÁZQUEZ DELFÍN

TUTOR PRINCIPAL: DRA. DENÍ CLAUDIA RODRÍGUEZ VARGAS

COMITÉ TUTOR: DRA. LAURA SANVICENTE AÑORVE  
DR. DANIEL LEÓN ÁLVAREZ

MÉXICO, D.F.

ABRIL 2011



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/0235/11

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **31 de enero de 2011** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del (la) alumno (a) **VÁZQUEZ DELFÍN ERIKA FABIOLA** con número de cuenta **98264533** con la tesis titulada **"Variación morfológica de *Hypnea pannosa* (Cystocloniaceae, Rhodophyta) en condiciones ambientales contrastantes del litoral marino."**, realizada bajo la dirección del (la) **DRA. DENÍ CLAUDIA RODRÍGUEZ VARGAS:**

Presidente: DR. ISAÍAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE  
Vocal: DR. ABEL SENTÍES GRANADOS  
Secretario: DRA. LAURA SANVICENTE AÑORVE  
Suplente: DR. JAVIER CARMONA JIMÉNEZ  
Suplente: DR. DANIEL LEÓN ÁLVAREZ

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

Atentamente

"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 14 de abril de 2011

*María del Coro Arizmendi*

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga  
Coordinadora del Programa



MCAA/MJFM/ASR/ mmm

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por la oportunidad de realizar el presente estudio y permitirme continuar con mi formación profesional.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico otorgado, sin el cual no hubiera sido posible la realización del presente estudio.

En especial a la Dra. Dení Claudia Rodríguez Vagas por su interés y dedicación en el desarrollo del presente trabajo, así como por la confianza y apoyo brindado no sólo académicamente sino moralmente. Por compartir sus conocimientos y ser además una mujer admirable cuyos pasos en la vida dan ejemplo y ganas de seguir.

Al comité tutor la Dra. Laura Sanvicente Añorve y el Dr. Daniél León Álvarez por su constante apoyo, interés y valiosa contribución a lo largo del desarrollo de la tesis.

A los miembros del jurado el Dr. Abel Sentíes, Dr. Isaías Granados y Dr. Javier Carmona por su tiempo e interés, y por sus sugerencias que contribuyeron sustancialmente a mejorar la tesis.

Al M. en C. Carlos Candelaria por todo el apoyo brindado en el trabajo de campo, por los conocimientos y las experiencias compartidas y por su interés a lo largo del desarrollo del presente trabajo.

A la Dra. Norma López por su apoyo e interés, así como por compartir desinteresadamente sus conocimientos.

Al M. en C David Salinas por su apoyo constante y desinteresado que contribuyó a la realización de esta tesis. Gracias por hacer divertido el trabajo y por la amistad brindada.

A la Biol. Lucero Ugalde por el apoyo brindado en el campo y las experiencias compartidas.

Un especial agradecimiento a mis padres, mi hermana y mi hijo quienes con su paciencia, apoyo y amor son los principales responsables de la conclusión de este logro. Gracias por todo.

A la amiga incondicional que siempre me ha impulsado para seguir, Lizbeth.

---

## CONTENIDO

1. RESUMEN.....	1
2. INTRODUCCIÓN.....	3
1.1 Marco teórico .....	5
1.2 Antecedentes.....	8
3. OBJETIVOS.....	18
4. ÁREA DE ESTUDIO .....	19
5. METODOLOGÍA.....	22
6. RESULTADOS ... ..	29
7. DISCUSIÓN.....	55
8. CONCLUSIÓN.....	64
9. PERSPECTIVAS.....	65
10. REFERENCIAS .....	66

---

## RESUMEN

Dentro del género *Hypnea* J.V. Lamouroux se han presentado una gran cantidad de confusiones taxonómicas debido a que sus integrantes presentan una amplia variación morfológica y hay solapamiento de caracteres. En *H. pannosa* los límites no están bien definidos generando confusión con otras especies como *H. spinella* e *H. nidulans*. El presente estudio caracteriza la variación morfológica de *H. pannosa* en diferentes condiciones ambientales de luz, temperatura y movimiento de agua en la zona intermareal de Zihuatanejo, Gro. Dicha caracterización morfológica incluye el uso de caracteres cualitativos, cuantitativos y análisis morfométricos.

A partir de la inclusión de todos los caracteres mediante un análisis de agrupamiento fue posible la segregación de dos grupos morfológicos que se encuentran distribuidos en diferentes condiciones ambientales. Los caracteres de importancia taxonómica que permiten la separación de estos dos grupos son la forma del parche, la forma de las ramas, la forma de los ápices, el tipo de ramificación y el tipo de células pericentrales. Los caracteres continuos como diámetro y longitud no permitieron separar a estos grupos debido a la gran variabilidad que presentan y a sus amplios intervalos de variación. Estos caracteres exhiben alta variación probablemente relacionada con las condiciones microambientales.

La evaluación cuidadosa de caracteres morfoanatómicos en los ejemplares, a nivel de parche y de rama, permitió determinar que los grupos morfológicos encontrados probablemente pertenecen a especies distintas: *Hypnea pannosa* y *H. spinella*. Se presenta la descripción de estos dos morfos incluyendo datos morfométricos e información ecológica de las mismas. La distribución de las especies difirió en los ambientes intermareales estudiados. *H. pannosa* se encontró distribuida tanto en condiciones protegidas al oleaje como expuestas y en zonas con altos valores de luz y temperatura. Por otro lado, *H. spinella* se localizó en ambientes con exposición moderada al oleaje y condiciones bajas de luz y temperatura. La existencia de parches mixtos, encontrados en este estudio, que contienen a ambas especies mezcladas y anastomosadas ha podido ser la principal causa de la confusión taxonómica entre estas dos especies y parece tener implicaciones ecológicas importantes. En el presente estudio la presencia de parches mixtos permitió que *H. spinella* aumentara su presencia en las zonas donde se presentaba escasamente en parches simples o monoespecíficos.

Resulta necesario continuar con estudios de tipo molecular que permitan conocer la identidad genética de estos grupos morfológicos y ratifiquen que se trata de dos especies diferentes. Así mismo es importante evaluar la interacción entre ambos grupos con el fin de conocer cómo funciona este sistema biológico cuando ambas especies se encuentran mezcladas y cuáles son sus consecuencias a nivel genético, morfogenético y ecológico.

## ABSTRACT

The genus *Hypnea* J.V. Lamouroux exhibit large morphological variation. Most of the species present characters overlap causing a great confusion in the taxonomy of the group. This is the case of *H. pannosa* whose limits are not well defined causing confusion with other species like *H. spinella* and *H. nidulans*. The present work characterizes the morphological variation of *H. pannosa* in the intertidal zone of Zihuatanejo, Gro under different conditions of light, temperature and water movement. The morphological characterization includes quantitative and qualitative characters.

Two morphologic groups differently distributed on the study zone were obtained from the morphoanatomical data. The characters that have taxonomic relevance for split up both groups are the habit growth, color, axes and apex shape, branching pattern and pericentral cell type. Quantitative characters like length and diameter did not permit the segregation of the groups due to the great variability and wide ranges of variation exhibited. The variation of these characters was related with the microhabitat conditions.

The careful analysis of morphoanatomical characters in the patches and axes of the specimens led to identify the taxonomical identity of the groups, which corresponds to different species: *Hypnea pannosa* and *H. spinella*. The study presents the description of these species. It includes morphometric and ecological data. The distribution of the species was different in the study zone. *H. pannosa* was found in protected and expose sites to wave action with high exposure to light intensity and temperature. In contrast, *H. spinella* was found in sites with moderate wave action exposition and low intensity of light-temperature conditions.

The principal cause of taxonomical confusion is probably the existence of mixed patches containing both species. The presence of mixed patches, whose axes are anastomosed, seems to have significant ecological implications. The mixed patches led to expand the presence of *Hypnea spinella* to the sites where it growth poorly as monoespecific patches.

It is necessary to continue with molecular probes that ratify the taxonomic identity of these morphological groups and to evaluate the interaction between these species in the mixed patches with the aim of determine the genetic, morphogenetic and ecological consequences.

## INTRODUCCIÓN

El género *Hypnea* se encuentra ampliamente distribuido en una gran variedad de ambientes tropicales, subtropicales y templados, éste presenta una gran abundancia y permanencia a lo largo del ciclo estacional y se ha reportado como uno de los géneros con altos niveles de polimorfismo (Mshigeni, 1978; Mshigeni & Chapman 1994). Esto ha generado diversas confusiones taxonómicas entre sus especies ya que no hay discontinuidades morfológicas claras que permitan separarlas consistentemente. Los caracteres morfológicos usados en la taxonomía del grupo en muchos casos se sobreponen, por lo que resulta muy difícil establecer los límites entre la variación intraespecífica y la interespecífica.

Esta problemática ha llevado a la realización de diferentes trabajos sobre la taxonomía del grupo como son el de Magalhaes (2006) en el Océano Atlántico que describe 14 especies de *Hypnea* y menciona otras cuya presencia debe ser confirmada en esa región; los de Yamagishi y Masuda (1997), Bangmei y Yongqiang (1997), Chiang (1997), Lewmanomont (1997) y Abbott (1999) que describen diversas especies de *Hypnea* en las costas asiáticas del Océano Pacífico y el de Mshigeni (1978) que realiza una revisión de los caracteres de importancia taxonómica para el género. Sin embargo, hay carencia de información en otras regiones y muchas de las especies descritas en los trabajos mencionados están en revisión.

La variación morfológica exhibida en este grupo podría estar relacionada con diferentes factores tales como el dimorfismo sexual, las fases alternantes heteromórficas, la polipliodía, la plasticidad fenotípica, la variación geográfica y morfogénesis (Dixon, 1974). En el caso de las especies del género *Hypnea* diversos estudios han sugerido que se trata de plasticidad fenotípica, es decir, que las diferentes expresiones morfológicas observadas están influidas por las condiciones ambientales (Mshigeni, 1978; Masuda *et al.*, 1997; Taylor, 1928; Dawson, 1961). Lo anterior tiene fuertes implicaciones taxonómicas, ya que en muchos casos se ha detectado que lo que se había clasificado como dos especies diferentes son en realidad ecomorfos.

Por lo tanto, resulta muy importante que las propuestas taxonómicas estén soportadas por un amplio conocimiento de los intervalos de variación morfológica que presentan las poblaciones bajo diferentes condiciones ambientales y en consecuencia se obtengan los elementos para reevaluar los caracteres de importancia taxonómica.

Un ejemplo claro de la problemática del género *Hypnea*, se presenta con la especie *H. pannosa* cuyos límites no están bien definidos debido a la amplia gama de expresiones morfológicas que presenta, lo cual ha generado diversas confusiones con otras especies del mismo género (Dawson, 1961; López, 2001; Geraldino *et al.*, 2010).

El presente estudio pretende caracterizar la variación morfológica de *Hypnea pannosa* en diferentes condiciones ambientales. Esta especie es representativa del Pacífico tropical mexicano (PTM) por su amplia distribución, abundancia y permanencia a lo largo del ciclo estacional, tanto en ambientes intermareales como en submareales. Se ha observado que presenta una gran variación morfológica en la mayoría de los caracteres utilizados en su descripción. Se ha reportado superposición de los límites entre la variación morfológica intra e interespecífica según las descripciones de especies cercanas como *H. spinella* e *H. nidulans* principalmente, impidiendo en muchos casos identificarla de forma precisa.

Es por eso que este estudio, insertado dentro del Programa “Biodiversidad marina de la región de Zihuatanejo, Guerrero” (Laboratorio de Ficología y Herbario FCME, Facultad de Ciencias, UNAM), tiene como objetivos principales conocer la variación morfológica reportada en *Hypnea pannosa*, evaluar dicha variación mediante ejemplares colectados en diferentes condiciones ambientales de luz, temperatura y movimiento de agua y detectar los caracteres morfoanatómicos con valor taxonómico, así como realizar una primera aproximación a las relaciones entre las especies que se reportan con sobreposición de caracteres. Es importante mencionar que dicha caracterización morfológica incluye el uso de análisis cuantitativos morfoanatómicos, así como descripciones de las diferentes morfologías encontradas.

## MARCO TEÓRICO

El nivel taxonómico de “especie” es la unidad básica sobre la cual se realizan diversos estudios ecológicos, de biodiversidad, conservación y legislación ambiental. Sin embargo, su definición y delimitación ha sido un tema controversial desde hace mucho tiempo. El tema central de debate se ha enfocado en primer lugar en si las especies son entidades reales o conjuntos artificiales y en segundo a si éstas son entidades fijas o cambiantes a través del tiempo (Llorente & Michán, 2000). Como resultado de dichos debates han surgido diversos conceptos que intentan definir y delimitar a las especies, tales como el morfológico, biológico, ecológico, filogenético, evolutivo y de cohesión (unifica criterios morfológicos, ecológicos, genéticos, de comportamiento, historias de vida y aislamiento reproductivo) entre otros (Mallet, 2007). Cada uno de ellos presenta dificultades conceptuales y de aplicación debido a la complejidad, dinamismo y variabilidad (espacio-temporal) de los propios organismos.

Entre todos estos conceptos de especie, el morfológico ha sido principalmente utilizado por la taxonomía de ciertos organismos como las algas. La mayoría de las especies de algas han sido reconocidas, en principio, por discontinuidades en los caracteres morfológicos. Sin embargo, en algunos casos los intervalos de variación entre aparentes especies diferentes son continuos y los juicios taxonómicos para determinar los caracteres importantes y determinar cuando las diferencias son suficientes o no para separar especies son difíciles e incluso subjetivos (John & Maggs, 1997).

Diferentes factores tanto genéticos como ambientales pueden influenciar los patrones morfológicos y dificultar la clasificación con base en la morfología. Por lo que el concepto morfológico de especie enfrenta diferentes problemas tanto conceptuales como prácticos.

Por un lado, se han detectado individuos morfológica y/o fisiológicamente similares que corresponden a especies distintas (especies crípticas). Los análisis moleculares han permitido identificar que lo que en un momento se identificó como variabilidad intraespecífica corresponde en realidad a especies distintas que no habían sido reconocidas (Massardo & Anderson, 2001). Esto tiene implicaciones sobre las estimaciones de diversidad y rangos de distribución de las especies, entre otras cosas.

En otros casos se ha clasificado como especies diferentes a individuos morfológicamente distintos que en realidad pertenecen a la misma especie. La variabilidad morfológica entre estos individuos puede deberse a diferentes factores como fases alternantes heteromórficas, dimorfismo sexual, polipliodía, plasticidad fenotípica, variación geográfica y por el proceso de desarrollo de los individuos (morfogénesis) (Dixon, 1993; Massardo & Anderson, 2001) que en ocasiones es difícil de estimar en la práctica.

En el caso de las algas, diversos estudios experimentales en campo y en el laboratorio han demostrado que exhiben una amplia variación morfológica que está relacionada con factores ambientales. En las macroalgas bentónicas, el hábito sésil las enfrenta a factores ambientales en continuo cambio, sobre todo en los ambientes intermareales, incrementando los niveles de plasticidad fenotípica. A pesar de esto, la morfología externa del talo ha sido el principal criterio para la clasificación de estos organismos y se ha centrado en reconocer las discontinuidades morfológicas (Dixon, 1970).

Las especies definidas morfológicamente son entonces más consistentes si se ha evaluado la variabilidad de los caracteres de importancia taxonómica. En muchos casos esto se ha abordado a través de estudios morfométricos (John & Maggs, 1997). La evaluación de caracteres cuantitativos y cualitativos con valor taxonómico y el empleo de criterios estadísticos ha permitido la discriminación entre especies (Llorente & Michán, 2000). Aunque los rangos de variación de algunos caracteres se sobrepone, los análisis multivariados han permitido agrupar las poblaciones de una especie y separarlas de otra a partir de la comparación de las combinaciones de caracteres. Tal es el caso del trabajo de Necchi y Zucchi (1995), que a través de un estudio morfológico cuantitativo permitió la discriminación de cinco especies en poblaciones de *Audouinella* (Rhodophyceae). Otro ejemplo es la discriminación de especies en el género *Cladophora* (Clorophyceae) que presenta solapamiento de caracteres cuantitativos. En este caso las tablas de combinación de caracteres han resultado ser una herramienta mucho más útil que las claves (John & Maggs, 1997).

Todo lo anterior pone de manifiesto la necesidad de conceptualizar a las especies como el conjunto de poblaciones con variación. Éstas no sólo se definen por sus propiedades intrínsecas sino también por su relación con el ambiente (Llorente & Michán, 2000), ya que existe un alto

grado de relación entre los parámetros morfológicos y las características ecológicas, fisiológicas y del desarrollo de los organismos (Koehl, 1996; Koehl & Wainwright, 1985; Perreta & Vegetti, 2005).

Debido a esto es necesario realizar estudios que permitan describir, cuantificar y analizar dicha variación en la morfología (Dixon, 1973). Este tipo de estudios permitirán un mayor conocimiento sobre la biología y ecología de los organismos. Gracias a lo anterior será posible la adición progresiva o modificación de criterios que permitan una clasificación más consistente de las especies sujetas a continuo cambio (John & Maggs, 1997).

## ANTECEDENTES

### Implicaciones taxonómicas de la variación morfológica

Como se mencionó anteriormente la expresión morfológica de las macroalgas depende de diferentes factores genéticos y de desarrollo, ecológicos, de estacionalidad o posición geográfica (Lüning, 1990; John & Maggs, 1997). Esto tiene un significado ecológico importante en muchas especies (Dudgeon *et al.*, 1995) porque permite que una misma especie sobreviva en un amplio rango de ambientes físicos y sea productiva (Fowler-Walker *et al.*, 2006).

Se ha observado que los principales factores ambientales que afectan la morfología de las macroalgas son la temperatura, la luz, el movimiento de agua, la concentración de nutrientes, salinidad, sustrato y algunos factores bióticos como la competencia y la depredación (Lüning, 1990). En sitios de aguas tranquilas o protegidos del oleaje se ha observado que los individuos de una misma especie pueden presentar atributos morfológicos como ondulaciones, un radio de la superficie área/volumen alto y mayor longitud con respecto a los individuos de sitios mayormente expuestos a la fuerza del oleaje. En estos últimos las variaciones morfológicas incluyen hojas en forma de tiras planas y frondas con un bajo radio de la superficie área/volumen, lo cual decrece el daño y la posibilidad de que el alga sea separada del sustrato (Lüning, 1990).

Por ejemplo, se ha observado que en el alga *Turbinaria ornata* (Turner) J.Agardh se modifica la longitud y ondulación de las láminas y la relación área-volumen a lo largo de una barrera arrecifal con diferentes condiciones de movimiento de agua (sitios expuestos y protegidos al movimiento de agua) (Stewart, 2006). Lo mismo sucede con *Ecklonia radiata* (C.Agardh) J.Agardh que presenta un talo amplio y delgado en los sitios protegidos maximizando el área para la absorción de nutrientes y de luz. Por otro lado se desarrolla un talo grueso con un estipe grueso en los sitios expuestos, lo que permite decrecer el arrastre y el rompimiento (Fowler-Walker *et al.* 2006).

Otras estrategias en función de la variación de la luz en aguas profundas o sitios sombreados son el crecimiento lento (baja respiración) y almacenamiento desproporcionado de carbón como material de reserva. Esto hace necesario una larga vida del talo. Como consecuencia

se puede dar la formación de hojas delgadas y talos reducidos permitiendo la reducción del tejido no fotosintético y la reducción de las presiones de herbivoría. Así mismo la proporción y composición de pigmentos puede variar en función de las condiciones de luz y generar diferentes coloraciones del talo. En la zona submareal profunda las algas rojas se caracterizan por tener un mayor contenido de ficoeritrina que de ficocianina, mientras que en el submareal somero y la zona intermareal presentan un alto contenido de ficocianinas (Lüning, 1990). Otro ejemplo se da en especies del género *Audouinella* donde los filamentos se ramifican menos y las células son más cortas y anchas con altas temperaturas (Garbary, 1979).

En ciertos casos toda esta variación morfológica hace difícil establecer un límite que separe la variabilidad propia de cada especie de aquella que se presenta entre las distintas especies, sugiriendo que son ecomorfos y no especies distintas. Esto tiene fuertes implicaciones taxonómicas, sobre todo si los caracteres usados para las clasificaciones son vulnerables a dichas variaciones. Por ejemplo, el número de especies en algunos géneros puede estar sobreestimado. Pocos estudios han evaluado de forma cuantitativa este tipo de cuestiones. Littler & Littler (1992) revisaron cerca de 1500 ejemplares de herbario del género *Avrainvillea* (Rhodophyceae) y mediante un análisis cuantitativo de la morfología demostraron que varios de los caracteres considerados de importancia taxonómica (ej. la longitud del estípide) carecían de valor real pues estaban influidos por las condiciones de luz y profundidad.

Sin embargo, el patrón morfológico exhibido no sólo es resultado de las condiciones ambientales sino que también está limitado y controlado genéticamente. En este sentido es muy importante identificar la secuencia endógena de desarrollo y diferenciarla de los efectos debidos a la influencia del medio ambiente. Es importante determinar el complejo de caracteres vegetativos y reproductivos genéticamente constantes y cuantificar su variación para caracterizar el intervalo de plasticidad fenotípica propio de cada especie (Perreta & Vegetti, 2005).

En el género *Hypnea* se ha reportado un alto grado de polimorfismo. Es decir, variación morfológica discontinua dentro de una población, refiriéndose a diferentes morfos en el mismo estadio ontogenético. Dicho polimorfismo se ha asociado a factores ambientales y no genéticos (distribución discontinua de material genético en la población, sin influencia del ambiente en la expresión de morfos, ej. dimorfismo sexual). Si bien hay una base genética, la expresión de los

diferentes morfos está relacionada con el ambiente, que determina el “encendido o apagado” de los alelos de forma diferencial en la población (Clark, 1976).

Mucha de la variación en *Hypnea* se ha observado en caracteres morfológicos utilizados en la clasificación de sus especies, por lo que han surgido diversas confusiones en la taxonomía del grupo. Además se ha mencionado la carencia de estudios cuantitativos que permitan evaluar la variabilidad de caracteres con valor taxonómico y la necesidad de realizarlo mediante estudios experimentales o métodos morfométricos (Masuda *et al.*, 1997).

### **Polimorfismo y taxonomía en *Hypnea***

El género *Hypnea* (Cystocloniaceae, Rhodophyta) incluye cerca de 55 especies (Guiry y Guiry, 2011) y presenta una alta distribución tanto en ambientes tropicales como en subtropicales e incluso en ambientes templados. Presenta alta abundancia y permanencia a lo largo del ciclo estacional.

Existen algunos trabajos específicos del género *Hypnea* entre los que destacan el de Mshigeni (1978) que incluye una revisión sobre los caracteres con valor taxonómico para el género; la recopilación de Mshigeni y Chapman (1994) que contiene la distribución de 55 especies por océanos (Atlántico, Índico y Pacífico); el estudio monográfico de Magalhaes (2006) para el Océano Atlántico cuyos resultados determinaron la presencia de 14 especies para las cuáles se incluye descripción y otros que se han centrado en ciertas regiones limitándose a las especies ahí presentes. En el Océano Pacífico se han realizado estudios taxonómicos detallados en Asia para las costas de Japón, China, Taiwán, Tailandia y Hawái (Yamagishi & Masuda, 1997; Bangmei & Yongqiang, 1997; Chiang, 1997; Lewmanomont, 1997; Abbott, 1999 respectivamente). En las costas pacíficas de América no existen trabajos de revisión sobre el género. En esta región sólo se han realizado estudios florísticos y catálogos que incluyen descripciones de algunas especies de *Hypnea*, como el de Taylor (1945), Dawson (1944, 1961), Abbott y Hollenberg, 1976, Wynne (2005) y Skelton y South (2007).

En las costas de México se ha reportado la presencia de 15 especies de *Hypnea* de las cuales sólo 7 han sido encontradas en el Pacífico Mexicano. En esta región el género ha sido poco estudiado (Guiry & Guiry, 2011) (Tabla 1).

Los altos niveles de polimorfismo reportados para *Hypnea*, resultado de las condiciones ambientales donde se desarrollan sus representantes, ha ocasionado que la taxonomía del grupo sea confusa (Mshigeni, 1978; Mshigeni & Chapman, 1994). Algunos autores mencionan que varias de las especies descritas podrían ser diferentes formas de la misma planta (Borgesen, 1920).

Lamouroux estableció el género *Hypnea* en 1813 con seis especies y el tipo *H. musciformis* (Wulfen) J.V.Lamouroux. Gradualmente se fueron añadiendo especies y en 1852 J. Agardh dividió el grupo en tres secciones basadas sólo en caracteres vegetativos: Virgatae, Spinuligeriae y Pulvinatae (Agardh, 1852). La sección Virgatae incluye a los talos con un eje principal y rámulas laterales densas, cespitosas, erectas, pero no intrincadas como *H. chordacea* o *H. spicifera* (Suhr) Harvey. La sección Spinuligeriae contiene talos intrincados-cespitosos, ramificados alternamente y con rámulas llenas de pequeñas ramitas cortas en forma de espina como *H. nidifica* J.Agardh. Finalmente, la sección Pulvinatae incluye los talos con un cojín o mata intrincado en la base formado con rámulas anastomosadas y que presentan ramas fértiles erectas como *H. pannosa* y *H. spinella*.

**Tabla 1. Especies de *Hypnea* presentes en las costas mexicanas.** Con negritas las especies presentes en el Pacífico Mexicano (Estatus taxonómico: S = sinónimo, C = nombre correcto)

Estatus Tax.	Especie	Referencia
S	<b>1. <i>Hypnea californica</i> Kylin</b>	México (Taylor 1945)
S	<b>2. <i>Hypnea cervicornis</i> J.Agardh</b>	México (Taylor 1960, Dawson 1961)
C	3. <i>Hypnea cornuta</i> (Kützing) J.Agardh	México (Taylor 1960)
C	4. <i>Hypnea esperi</i> Bory de Saint-Vincent	Golfo de California (Dawson 1944)
C	5. <i>Hypnea evermannii</i> Setchell & N.L.Gardner	Isla Guadalupe (Setchell & Gardner 1930)
C	<b>6. <i>Hypnea johnstonii</i> Setchell &amp; Gardner</b>	<b>Golfo de California (Dawson 1944), Baja California (Taylor 1945), México (Dawson 1961)</b>
C	7. <i>Hypnea musciformis</i> (Wulfen) J.V.Lamouroux	México (Taylor 1960)
C	8. <i>Hypnea nidifica</i> J.Agardh	Golfo de California (Dawson 1944)
C	9. <i>Hypnea nidulans</i> Setchell	Golfo de California (Dawson 1944)
C	<b>10. <i>Hypnea pannosa</i> J.Agardh</b>	<b>Golfo de California (Dawson 1944), México (Taylor 1945, Dawson 1961)</b>
C	11. <i>Hypnea spicifera</i> (Suhr) Harvey	México (Dawson 1961)
C	<b>12. <i>Hypnea spinella</i> (C.Agardh) Kützing</b>	<b>México (Taylor 1945, Dawson 1961, Castaneda-Fernández de Lara <i>et al.</i> 2010)</b>
C	<b>13. <i>Hypnea valentiae</i> (Turner) Montagne</b>	<b>México (Dawson 1961, Castaneda-Fernández de Lara <i>et al.</i> 2010)</b>
C	<b>14. <i>Hypnea variabilis</i> Okamura</b>	<b>México (Dawson 1961)</b>
C	15. <i>Hypnea volubilis</i> Searles	Golfo de California (Schneider & Searles 1991).

La taxonomía de *Hypnea* se ha basado principalmente en características morfológicas externas y algunos datos anatómicos. La identificación de las especies al interior de cada grupo se ha realizado en función de diversos caracteres tales como el hábito de crecimiento, el sistema

basal de fijación, la talla, la textura, coloración de algas recién colectadas y herborizadas, iridiscencia, presencia de eje principal, forma de las ramas o ejes principales, la abundancia de ramas laterales y proliferaciones, presencia de ramas especiales (ej. en forma de zarcillo) o la forma de las espinas en el talo, el patrón de ramificación del talo, la presencia y frecuencia de engrosamientos lenticulares en la pared de células medulares, la presencia de pequeñas células que rodean a la célula central o axial, la disposición de los tetraesporangios, las características de los cistocarpos (talla, disposición, forma, presencia-ausencia de ostiolo) e incluso las características de los ficocoloides presentes (Mshigeni, 1978; Mshigeni & Chapman, 1994; Masuda *et al.*, 1997; Magalhaes, 2006). Sin embargo, se ha observado que la mayoría de estos caracteres presentan variación en función de diversos factores, por lo que se ha cuestionando su valor taxonómico.

Por ejemplo, *Hypnea pannosa*, *H. spinella* y *H. nidulans* se distinguen del resto de las especies por mostrar hábito anastomosado que forma una mata postrada sobre el sustrato. Estas especies con hábito de crecimiento similar han sido separadas por su talla. Sin embargo, no se ha evaluado si las diferencias en la talla se deben a la edad y el estado de desarrollo de los parches, siendo algunas “especies” los estados juveniles de otras. *H. nidulans* presenta un talo de 3 a 6 cm de alto, *H. pannosa* forma matas de 2 a 6 cm de grosor con ramas de 2 a 4 cm de alto y *H. spinella* forma matas de 2.5 cm de grosor y ramas de menos de 2 cm de alto. Mshigeni (1978) sugiere que *H. spinella* podría ser una forma joven de las otras dos y que conforme se desarrolla puede aumentar en talla hasta dar la apariencia de *H. nidulans*.

Se ha observado que las condiciones ambientales también pueden afectar la forma, talla y coloración de algunas especies de *Hypnea*. Taylor (1928) encontró que los ejemplares de aguas profundas de *H. cervicornis* son más altos y laxos y desarrollan un patrón de ramificación dicotómico mientras que aquellos de aguas someras desarrollan un patrón alterno. Así mismo varios autores consideran que *H. cervicornis* es una variante ecológica de *H. spinella* cuya sinonimia fue establecida en 1998 por Yoshida (Guiry & Guiry, 2011). Mientras la primera desarrolla un talo esbelto y pequeño en ambientes protegidos, la última es de mayor tamaño en ambientes expuestos a oleaje intenso. Por otro lado, en Tanzania, en ambientes intermareales expuestos a insolación intensa, los individuos de *H. pannosa* presentan una coloración

amarillenta mientras que los que se desarrollan en condiciones protegidas a la luz presentan pigmentación más oscura (Mshigeni & Chapman, 1994).

Los patrones de ramificación son otro carácter variable en función del ambiente. En el sur de África, el talo de *Hypnea spicifera* es delgado y escasamente ramificado en áreas expuestas a la acción del oleaje mientras que en áreas protegidas el talo crece espeso, muy ramificado y alto (Mshigeni, 1978)

También se presenta variación en la forma y talla de las espinas en el talo de especies como *Hypnea valentiae* o *H. cornuta*. Sin embargo, se desconoce si dicha variación está relacionada con la edad o estado de desarrollo del talo o con las condiciones ambientales. Lo mismo sucede con los engrosamientos lenticulares observados en algunas especies como *H. nidulans* y escasamente en *H. pannosa* ya que se desconoce si pueden estar influidos por factores como el movimiento de agua, la edad o la estacionalidad (Mshigeni, 1978).

Con respecto a las estructuras reproductivas hay carencia de información. Aunque se conoce que hay predominancia de tetraesporofitos, no se sabe si la talla de los tetraesporangios puede tener valor taxonómico por lo que Mshigeni (1978) sugiere evaluar dicho carácter. En otros casos algunas fases no han sido descritas, como las cistocárpicas en *H. pannosa*, *H. nidulans* y *H. japonica*. Finalmente, Masuda *et al.* (1997) mencionan la importancia de evaluar la variabilidad de todos estos caracteres en las diferentes especies de *Hypnea* con el fin de determinar si poseen un verdadero valor taxonómico.

### **Problemática de *Hypnea pannosa***

La variabilidad de los caracteres usados en la clasificación de especies de *Hypnea* dificulta el establecimiento de límites entre la variabilidad intraespecífica y la interespecífica. Esto ha provocado que algunas de sus especies no estén bien delimitadas. Éste es el caso de *H. pannosa* que presenta un amplio rango de distribución y amplia variación morfológica. Debido a esto sus límites no están bien establecidos (Mshigeni & Chapman, 1994; Geraldino *et al.* 2010) y presenta sobreposición de caracteres con otras especies del género con un hábito de crecimiento similar.

Algunos autores han sugerido que no existen límites claros entre *Hypnea pannosa* e *H. nidulans* (Mshigeni & Chapman, 1994) y las consideran como sinónimos (Dawson, 1961; Mshigeni, 1978b; Yamagishi & Masuda, 1997; Chiang, 1997; Lewmanomont, 1997; South & Skelton, 2003). Ambas especies presentan distribución similar y caracteres parecidos. Cuando se han encontrado creciendo juntas, han sido distinguidas por la iridiscencia que presenta *H. pannosa* cuando está sumergida y que *H. nidulans* no presenta (Mshigeni & Chapman, 1994). Sin embargo, se ha reportado iridiscencia en especímenes frescos de *H. nidulans* (Dawson, 1944), por lo que es necesario evaluar si la iridiscencia es un carácter que permita la segregación de estas especies o si simplemente son variantes ecológicas de la misma especie.

Por otro lado, Dawson (1944) menciona que *Hypnea pannosa* se distingue por ser mucho más pequeña y compacta que *H. nidulans*. En 1961, el mismo autor sugiere que *H. pannosa* e *H. nidulans* representan ejemplares poco desarrollados y bien desarrollados (respectivamente) de la misma especie. Otros autores por su parte, las mantienen como especies distintas (Silva *et al.*, 1996; Littler & Littler, 2003).

También se ha reportado sobreposición entre *Hypnea spinella* e *H. pannosa*, que son las especies de mayor distribución reportadas para el Pacífico tropical mexicano. López (2001) señala que los caracteres usados para diferenciar a estas especies como el hábito, tipo de ramificación y forma de las ramas son similares, hay carencia de información sobre estructuras reproductivas y no existen descripciones claras que definan a las especies.

De acuerdo a López (2001), en la mayoría de los caracteres usados en la descripción y clasificación de *Hypnea pannosa* se ha observado variación causando confusión taxonómica (Tabla 2).

**Tabla 2. Variación morfológica en *Hypnea pannosa* (López, 2001)**

Carácter	Observaciones
Coloración	Incluye el guinda, rojo intenso, rojo marrón, rojo brillante, rosa pálido, verde oscuro y verde azul brillante
Hábito	Se reporta como matas o cojines enmarañados postrados cuya densidad y grado de anastomosis varía ampliamente. Se señala que incluso se presentan partes erectas.
Ramificación	Abundante, irregular y en todos los planos. Puede ser alterna, pinada, pinada alterna irregular y pectinada a opuesta.
Forma de las ramas	Se reporta de cilíndrica a subcilíndrica. En ocasiones son contorsionadas
Talla de ramas	Gran variedad en su longitud (0.5-5cm) y ancho (0.5-2 mm)
Rámulas especiales	Puede haber pequeñas ramitas cortas y agudas en forma de espina a lo largo de las ramas y en la punta de las ramas largas. Se reporta la presencia de ramas fértiles erectas.
Anatomía interna	Gran variación en el tamaño de las células corticales de 5-45µmm de diámetro y con células medulares de 41-189µmm de diámetro.

Por su parte, Chiang (1997) señala que en Taiwán, *Hypnea pannosa* puede ser distinguida de *H. spinella* por el color y textura de las plantas. Mientras que la primera es rojo verdoso y es difícil separar las ramas, la segunda con color rojo violeta es fácil de separar. Además menciona que las r mulas de *H. pannosa* son gruesas y los  pices divaricados a diferencia de *H. spinella* en la que las r mulas son esbeltas y se estrechan hacia el  pice. En  sta  ltima los tetraesporangios se desarrollan sobre todo el eje f ertil y en la primera s lo de forma unilateral en las r mulas.

En 1983, Cribb sugiri  a *Hypnea saidana* como sin nimo de *H. pannosa*. Sin embargo, Yamagishi y Masuda (1997) las mantienen como separadas y las distinguen por los ejes aplanados a comprimidos de *H. saidana* los cu les se ramifican en un solo plano, y por el tama o que es mayor en  sta  ltima especie.

Recientemente Geraldino *et al.* (2010) reportaron la filogenia del grupo en la región pacífica basada en análisis moleculares de las regiones *rbcL*, *cox1* y *psaA*. *Hypnea caespitosa* es reportada como especie nueva a partir de la reevaluación de la amplia distribución de *H. pannosa*. En el trabajo se resalta como especies cercanas pero bien definidas molecular y morfológicamente a *H. pannosa*, *H. nidulans* y *H. caespitosa* pertenecientes a la sección Pulvinatae. Sin embargo, en el caso de *H. viridis* también de la sección Pulvinatae existe confusión taxonómica ya que se encontró altamente relacionada con *H. pannosa*.

El objeto del presente estudio es caracterizar la variación morfológica de *Hypnea pannosa* en el ambiente intermareal con el fin de reevaluar los caracteres con valor taxonómico en ésta especie y realizar una primera aproximación a las relaciones entre las especies afines. El estudio parte de la idea de que la variación morfológica de *H. pannosa* se debe a variación intraespecífica.

## OBEJTIVOS

- Caracterizar la variación morfológica exhibida por *Hypnea pannosa* en condiciones ambientales contrastantes en la zona intermareal del litoral rocoso de la región de Ixtapa-Zihuatanejo, Guerrero con el fin de reevaluar los caracteres con valor taxonómico en ésta especie y contribuir a la taxonomía del grupo.

### Objetivos particulares

- Recopilar y analizar las descripciones de *Hypnea pannosa* y especies con las que hay sobreposición de caracteres (*H. nidulans*, *H. spinella*) con el fin de conocer la variación morfológica reportada de ésta especie y afines.
- Determinar los caracteres morfológicos cualitativos y cuantitativos que permitan evaluar la variación morfológica de *H. pannosa* y aquellos con valor taxonómico potencial.
- Realizar análisis morfométricos de los caracteres morfológicos externos y anatómicos determinados con el fin de definir diferentes morfos.
- Describir los morfos encontrados
- Evaluar las condiciones ambientales del sitio de estudio con el fin de conocer si en *H. pannosa* la variación morfológica está relacionada con los factores físicos (movimiento de agua, luz y temperatura).

## ÁREA DE ESTUDIO

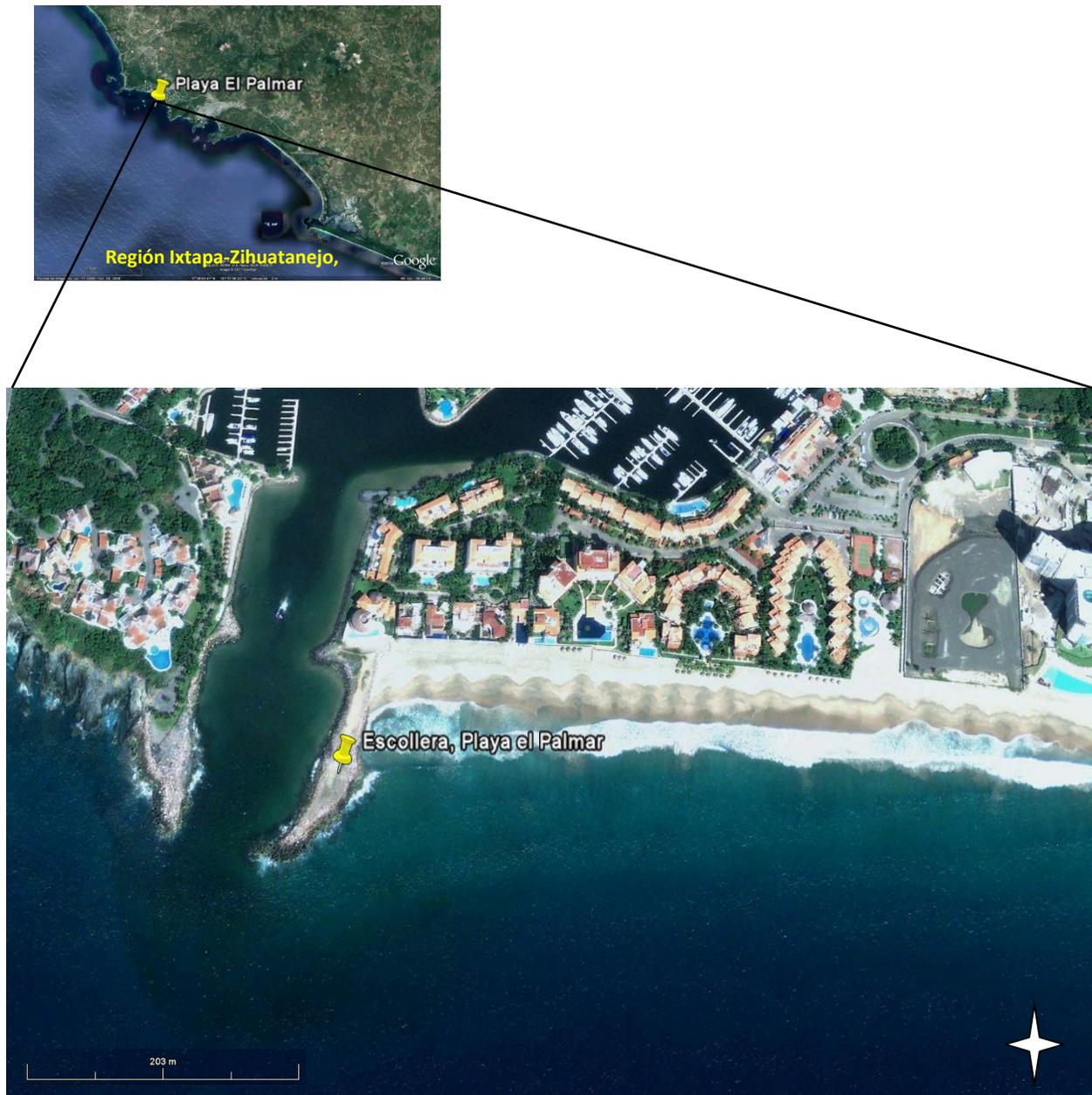
La región de Ixtapa-Zihuatanejo (Fig.1) se localiza en la porción NW del litoral del estado de Guerrero, dentro de la Costa Grande, y se ubica dentro del Municipio de Zihuatanejo de Azueta. Esta región está comprendida dentro del Pacífico tropical mexicano.

Las características fisiográficas de la zona corresponden a un litoral rocoso con acantilados encontrando una gran heterogeneidad ambiental en esta zona. La plataforma continental es angosta con un promedio de 10 km, como en el resto del estado de Guerrero, de relieve suave, con una pendiente que oscila entre 0°15' y 1°54' y tiene una extensión de 420km aproximadamente (Lankford, 1974).

Los fenómenos productores de nubes y de precipitación en el área varían notablemente en el transcurso del verano a invierno, ocasionando dos temporadas bien definidas, una lluviosa y otra seca. El principal fenómeno productor de precipitación en el Estado de Guerrero es el monzón, enriquecido en contenido de humedad por la zona intertropical de convergencia y los ciclones tropicales, de cuya presencia, número e intensidad depende que unos años sean más lluviosos que otros. El clima del área es cálido subhúmedo con dos períodos de lluvias, uno máximo en verano (mayo-agosto) y otro con lluvias invernales ocasionales (diciembre-enero), separados por sequías intraestivales (García, 1973). La precipitación promedio anual en el área de estudio es de 1,085.5 mm.

Según los registros de la estación meteorológica Zihuatanejo, la temperatura promedio anual es de 26.4°C, la del año más frío es de 25.4°C y la del más caluroso es de 28°C.

Las corrientes que ejercen influencia sobre el litoral de esta región son la Corriente de California y la Norecuatorial que inicia su manifestación en noviembre y termina en mayo.



**Figura 1. Escollera en Playa el Palmar, Región Ixtapa-Zihuatanejo**

La localidad de estudio se ubica en la Escollera localizada en el extremo de la Playa el Palmar, Ixtapa-Zihuatanejo (Fig.1). Cabe resaltar que hasta el momento no hay trabajos específicos sobre la biota de esta zona. La Escollera es una construcción artificial que permite la formación de una pequeña bahía utilizada como marina. En ambas caras de la escollera el relieve es rocoso y se observa una diferencia en el grado de exposición al oleaje entre ellas. A su vez, en ambas caras se observa un gradiente en la intensidad del oleaje, siendo más fuerte en el extremo

externo de la escollera y reduciendo su intensidad conforme se mueve hacia el interior produciendo un efecto de barrido (Fig. 2).



**Figura 2. Detalle de Escollera, Playa el Palmar**

Se definieron 3 sitios de trabajo en función de las diferencias observadas en el grado de exposición al oleaje. El sitio Protegido y Semiprotegido en la cara interna de la escollera y el sitio Expuesto en la cara externa que se continúa con la playa arenosa El Palmar (Fig. 3).



**Figura 3. Sitios de estudio en la escollera de Playa el palmar**

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Trabajo de campo.

La colecta de muestras intermareales de *Hypnea pannosa* se realizó mediante tres salidas a la zona de estudio entre 2009 y 2010. La primera salida se llevó a cabo en marzo de 2009 con el objeto de realizar una prospección de la zona de estudio, caracterización ambiental y toma y revisión de muestras preliminares. Lo anterior permitió diseñar el plan de trabajo.

Durante la segunda salida correspondiente a la época de lluvias (agosto del 2009) se llevó a cabo el primer muestreo. Se definieron tres sitios de trabajo en la escollera localizada en Playa el Palmar correspondientes a diferentes condiciones ambientales. Los sitios fueron definidos como sitio expuesto (E) ubicado en la cara externa de la escollera, sitio protegido (P) y sitio semiprotectado (S) en la cara interna de la escollera (Fig. 3). En cada sitio se colectaron nueve muestras potencialmente representativas de *Hypnea pannosa*, obteniendo un total de 27 muestras.

La tercera salida se llevó a cabo en la época de secas (marzo 2010). Durante esta salida se colectó un total de 90 muestras (30 de cada sitio de estudio). Se tomaron datos de movimiento de agua, luz y temperatura lo más cercano posible a las colectas.

Todas las muestras colectadas fueron fijadas en formol marino al 4% y depositadas en el herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM para su posterior revisión.

En relación con los parámetros ambientales, la intensidad luminosa y temperatura se midió cada 30 segundos por 6 hrs (de 10 am a 4 pm) mediante sensores HOBO. Se colocaron 6 sensores en cada sitio, lo más cercano posible a donde fueron recolectadas las muestras. La intensidad luminosa fue convertida a radiación fotosintéticamente activa (irradiación) (Thimijan & Heins, 1983).

El movimiento de agua se midió utilizando el método de las esferas de escayola, que consiste en la elaboración previa de las esferas mediante una mezcla de yeso piedra Super Dent (tipo alfa). Una vez hechas las esferas se dejaron secar en horno a 60° durante 24 h. Posteriormente se marcaron y se pesaron, considerando este peso como el inicial. Se colocaron

24 esferas en cada sitio de estudio durante un periodo de 24 h. Posteriormente se secaron a 60°C por 24 h y se pesaron, considerando este peso el final. A continuación se calculó el porcentaje de desgaste debido al movimiento de agua.

Para obtener dicho porcentaje, se calculó primero la pérdida de peso por esferas y a este valor se le restó la pérdida de peso de las esferas debido a su capacidad de disolución (Mt):

$$Mt = 0.0178 (T^\circ) + 3.7337, \text{ d\u00f3nde } T^\circ \text{ es la temperatura del medio donde fueron expuestas}$$

El valor obtenido se transform\u00f3 a porcentaje, considerando el peso inicial de la esfera como el 100%. Este valor se considera como el **desgaste neto** causado por el movimiento de agua.

Es importante mencionar que se hizo una prueba control dejando una esfera por 48 h en lugar de 24 h, con el fin de conocer si las esferas soportaban el golpe del oleaje en el ambiente intermareal, ya que com\u00fanmente la t\u00e9cnica es usada en ambientes submareales.

A partir de los datos obtenidos de luz, temperatura y movimiento de agua, se evalu\u00f3 la variaci\u00f3n ambiental tomando dos niveles de an\u00e1lisis: a nivel de micrositio (por punto de colecta) y a nivel de sitio (protegido, semiprotectado y expuesto) dentro de la zona de estudio.

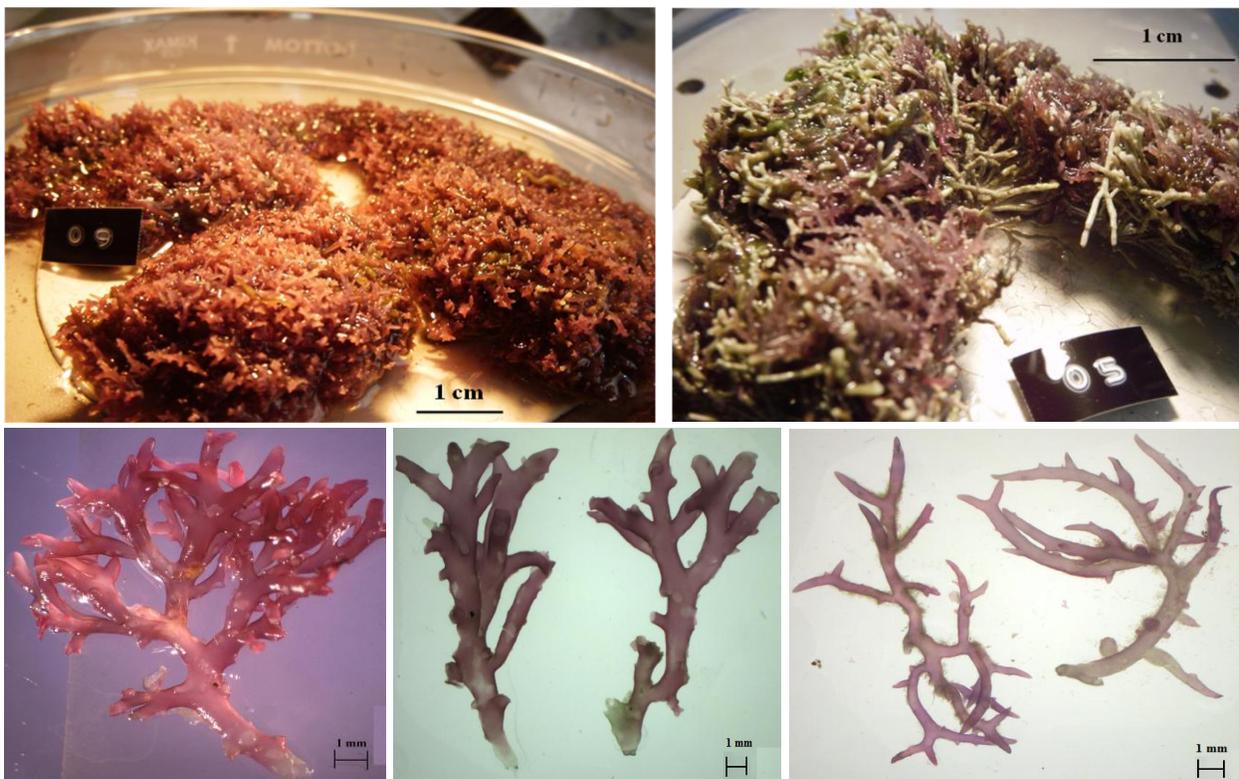
### **Caracterizaci\u00f3n de la variaci\u00f3n morfol\u00f3gica (reportada y observada)**

Con el fin de determinar la variaci\u00f3n morfol\u00f3gica reportada en la literatura, se recopilaron y revisaron todas las descripciones posibles de ejemplares de *Hypnea pannosa*. As\u00ed mismo se revisaron las descripciones de las especies cercanas que se han reportado con sobreposici\u00f3n de caracteres y que se distribuyen en el Pac\u00edfico Mexicano: *H. spinella* e *H. nidulans*.

A partir de variaci\u00f3n reportada en las descripciones y la variaci\u00f3n observada en la revisi\u00f3n de las muestras preliminares (marzo 2009), se definieron caracteres morfol\u00f3gicos externos y an\u00e1tomos, cuantitativos y cualitativos para ser evaluados en cada muestra a nivel de

parche y a nivel de rama. La clasificación de estas variables y los estados de carácter de aquellas cualitativas se muestra a continuación (Tabla 3 y 4).

Es importante definir en este punto cada unidad de muestreo y de estudio. Cuando se habla de “parche” se refiere a la unidad de muestra que fue tomada en campo y que corresponde a una porción del talo. El nivel de análisis siguiente es a nivel de “rama”, es decir, se separaron ramas individuales a partir del talo mencionado anteriormente (Fig.4). A estas ramas se les realizaron cortes transversales (a mano) con el fin de evaluar los caracteres anatómicos.



**Figura 4. Parches y ramas de ejemplares colectados.**

A nivel de parche, todos los caracteres mencionados en la Tabla 3 fueron evaluados en las 117 muestras colectadas. A nivel de rama, éstos fueron evaluados en un total de 129 ramas separadas. Los caracteres anatómicos se cuantificaron a partir de cortes transversales a mano de la porción intermedia de las ramas. Las medidas se tomaron mediante microscopio óptico y estereoscópico con una pieza ocular con micrómetro. Así mismo, se tomaron fotografías de algunos ejemplares con microscopio óptico y estereoscópico Olympus equipados con un sistema fotomicrográfico.

**Tabla 3. Clasificación de caracteres morfológicos**

Variable o carácter	Cualitativa	Cuantitativa continua	Cuantitativa discreta
<b>A NIVEL DE PARCHE</b>			
Grosor del parche máximo y mínimo		X	
Forma del parche	X		
Tipo de parche	X		
Coloración	X		
<b>A NIVEL DE RAMA</b>			
<b>Morfología externa:</b>			
Forma de las ramas	X		
Tipo de ramificación	X		
Forma de rámulas	X		
Forma de los ápices	X		
Longitud máxima		X	
Número total de divisiones en el eje principal			X
Número total de ramas laterales			X
Número total de rámulas y espinas			X
Número de puntas divididas en 2 o más ápices			X
Presencia-ausencia de estructuras reproductivas	X		
Tipo de estructura reproductiva	X		
<b>Anatomía interna:</b>			
Diámetro (zona basal a intermedia)		X	
Número de células centrales			X
Tipo de células pericentrales	X		
Diámetro zona medular		X	
Grosor de la zona subcortical		X	
Grosor de la zona cortical		X	
Diámetro célula central		X	
Diámetro de la célula medular de mayor tamaño		X	
Diámetro de la célula medular de menor tamaño		X	
Diámetro de célula subcortical		X	
Diámetro de célula cortical		X	
Tamaño de tetraesporangios (largo y ancho)		X	
Diámetro de cistocarpos		X	

**Tabla 4. Estados de carácter de las variables cualitativas**

<b>Carácter</b>	<b>Estado de carácter</b>
Tipo de parche	Simple (cojín postrado o mata erecta) Mixto (cojín postrado con porciones erectas)
Forma de parche	Mata erecta Cojín postrado Cojín postrado con partes erectas
Color	Rojo intenso Rojo-vino Púrpura
Forma de ápices	Entero puntiagudo Dividido grueso postrado Dividido agudo erecto
Forma de ramas	Cilíndricas Aplanadas
Tipo de ramificación	Dicotómica regular Dicotómica irregular
Estructuras reproductivas	Presentes Ausentes
Forma de rámulas	Rámulas cortas espiniformes Rámulas filiformes Mixto
Tipo de células pericentrales	Grandes: 5 o 6 células pericentrales de mayor tamaño que la central Pequeñas: varias células más pequeñas con respecto a la célula central
Presencia de células pericentrales	Presentes Ausentes
Tipo de estructuras reproductivas	Tetraesporangios Cistocarpos Espermatangios Más de un tipo en la misma rama

## **Análisis estadísticos**

La caracterización de la variación morfológica encontrada se realizó mediante el análisis de las variables antes mencionadas. Debido a que la mayoría las variables cuantitativas no presentaron una distribución normal, se calculó el intervalo total y los valores máximos y mínimos como medidas de dispersión para cada variable.

Para determinar la existencia de grupos morfológico a partir de la información morfológica obtenida, se realizaron análisis de agrupamiento usando la distancia euclidiana normalizada y el método de ligamiento promedio. En el primer análisis se incluyeron las variables continuas, discretas y cualitativas. Éstas últimas fueron codificadas para su inclusión en los análisis. Posteriormente se realizó un segundo análisis de agrupamiento incluyendo sólo las variables cuantitativas (continuas y discretas) con el fin de detectar que tipo de variables permiten la segregación de grupos. Los análisis de agrupamiento fueron realizados con el paquete estadístico Primer 5.

Los análisis de agrupamiento son técnicas de clasificación que permiten evaluar las diferencias entre muestras, individuos o grupos expresadas en distancias entre las mismas en un espacio multivariado. El resultado es una clasificación de las muestras, en donde los grupos generados contienen muestras afines o similares. Dicha clasificación puede ser visualizada a través de un fenograma (Gotelli & Ellison, 2004).

Posterior al análisis de agrupamiento se aplicó la prueba de Mann-Whitney para evaluar las diferencias en los caracteres cuantitativos de los grupos segregados. Esto permitió detectar que variables son significativamente diferentes entre grupos y por lo tanto permiten su segregación. Las diferencias de las variables cualitativas entre grupos fueron analizadas usando tablas de contingencia, utilizando el estadístico de chi-cuadrada.

La asociación entre las variables morfométricas y los parámetros ambientales fue evaluada mediante una prueba de correlación usando el coeficiente de correlación de Spearman.

Los datos ambientales luz, temperatura y movimiento de agua fueron analizados haciendo uso de la estadística descriptiva. A nivel de sitio se obtuvo la media, el intervalo y los valores máximos y mínimos. Para evaluar si existían diferencias ambientales significativas entre los sitios de estudio se aplicó la prueba de Kruskal-Wallis. Finalmente se evaluaron las relaciones entre los parámetros ambientales mediante la correlación de Spearman. Todos los análisis se realizaron con el paquete estadístico SPSS 17.

## RESULTADOS

### CARACTERIZACIÓN DE LA VARIACIÓN MORFOLÓGICA

#### Variación morfológica reportada en literatura

A continuación se presenta la variación morfológica de *Hypnea pannosa* y especies afines cuya identidad taxonómica es confusa (Tabla 5).

**Tabla 5. Variación morfológica en *H. pannosa* y especies afines**

Carácter / Especie	<i>Hypnea pannosa</i>	<i>Hypnea spinella</i>	<i>Hypnea nidulans</i>
Hábito	Cojines postrados o matas de 1 a 6 cm de grosor. Cespitoso, erecto, escasa a densamente intrincado. Ramas anastomosadas cartilaginosas a subcartilaginosas, quebradizas. Unido a sustrato por disco de fijación.	Cojines, matas o ramilletes erectos o postrados. De 1 a 3 cm de grosor. Intrincado poco denso a denso. Ramas anastomosadas	Matas erectas enmarañadas de hasta 6 cm de alto
Coloración	Verde olivo, verde oscuro, rosa, rojizo, rojo intenso, rojo purpúreo, púrpura verde o rojo oscuro a claro, guinda, marrón, gris azulado. Iridiscentes	Verde, verde oscuro, rosa, rojo intenso, rojo guinda, rojo oscuro, rojo-café, pardo, negro.	Rojo-púrpura, rojo brillante, café. Iridiscente
Forma de las ramas	Comprimidas, aplanadas, subcilíndricas y algunas cilíndricas. Contorsionadas	Principalmente cilíndricas, algunas subcilíndricas	Cilíndricas, comprimidas o aplanadas
Ramificación	Abundante y densa, irregular, pinada, alterna irregular o en espiral, perctinada a opuesta en ápices.	Dicotómica, pseudodicotómica, abundante, irregular, radial	Alternada irregular
Tamaño de las ramas	Longitud de 0.5 a 5 cm Diámetro de 0.5 a 2 mm	Longitud de 1 a 18 cm Diámetro de 70 µmm a 1 mm	Diámetro de 1 mm
Ramas especiales y ápices	Ramas cortas y agudas, rámulas en forma de espina. Rámulas con uniones secundarias a sustrato por disco de fijación. Ápices agudos, cónicos, espiniformes en forma de media estrella	Rámulas cortas en forma de espiniformes o foliformes, en forma de cuerno con constricciones en las bases, en forma de zarcillo. Rizoides a todo lo largo del talo. Ápices puenteagudos o cónicos, punteagudos bifurcados.	Rámulas en forma de espina numerosas. Ocasionalmente bifurcadas. Ápices en punta afilada

<p>Anatomía interna</p>	<p>Un solo eje central en corte transversal rodeado de 5 a 6 células pericentrales, engrosamientos lenticulares raramente observados en células medulares. Células medulares de 115 a 189 <math>\mu\text{mm}</math> de diámetro. Células corticales de 8 a 45 <math>\mu\text{mm}</math>.</p>	<p>Célula axial grande, células medulares grandes e incoloras en forma de óvalo, irregulares rodeando el filamento central, 1 a 2 capas de células corticales redondas a irregulares densamente pigmentadas. También se reporta con célula central pequeña rodeada de pericentrales de mayor tamaño. Engrosamientos lenticulares en células medulares. Células medulares de 45-100 <math>\mu\text{mm}</math> Células pericentrales de 18 350 <math>\mu\text{mm}</math> Célula central de 19-80 <math>\mu\text{mm}</math> Células corticales de 5.25-20 <math>\mu\text{mm}</math></p>	<p>No se encontró información</p>
<p>Estructuras reproductivas</p>	<p>Soros tetraesporangiales sobre râmulas cubriendo sus partes basales, medias o apicales. Primero unilaterales o en forma de silla de montar y posteriormente rodeando por completo a la râmula. Largo de tetraesporangios de 62.5-30 <math>\mu\text{m}</math> y ancho de 12-27.5 <math>\mu\text{m}</math>. Espermatangios y cistocarpos no descritos ni observados.</p>	<p>Soros nemateciales con tetraesporangios zonados cubriendo râmulas total o parcialmente, sobre la base, la punta. Cistocarpos esféricos solitarios o en grupos en la base de las râmulas, fijos con un pequeño pedúnculo. Espermatangios se desarrollan como tetraesporangios sobre râmulas infladas. Tetraesporangios de 10-20 <math>\mu\text{m}</math> de diámetro y 25-30 <math>\mu\text{m}</math> de longitud. Cistocarpos de 100-450 <math>\mu\text{m}</math> de diámetro.</p>	<p>No se encontró información</p>
<p>Ambiente o ecología</p>	<p>Sobre rocas o coral, sujetas a la acción moderada del oleaje, arrastre lateral del oleaje, turbulencia y exposición directa al sol. Presentes en intermareal y submareal hasta una profundidad de 15 m. Asociada a <i>Gymnogongrus johnstonii</i>, <i>Gymnogongrus gudalupensis</i>, <i>Chaetomorpha antennina</i>, <i>Chnoospora minima</i>, <i>Amphroa mexicana</i>, <i>Grautelopia versicolor</i>, <i>Grautelopia filicina</i> y epifitada por <i>Ceramiales</i>.</p>	<p>Sobre rocas, corales o epifitando otras macroalgas, expuesta a acción moderada o directa del oleaje. Presente en intermareal y submareal hasta 30 m. Asociada a <i>Chaetomorpha antennina</i>, <i>Grautelopia filicina</i>, <i>G. doryphora</i>, <i>G. martinensis</i>, <i>G. versicolor</i>, <i>Tayloriella dictyurus</i></p>	<p>Sobre coral</p>

<p>Referencias consultadas y distribución</p>	<p>Abbott, 1999 (PT, Hawaii)                  Agardh, 1847                  Candelaria, 1985 (PM)                  Chiang, 1997 (OP, Taiwan)                  Dawson, 1944 y 1961 (PM)                  Flores-Pedroche, 1978 (PM)                  Geraldino et al., 2010 (PM)                  Lewmanomont, 1997 (OP, Thailandia)                  Littler y Littler, 2003 (OI, PT, Australia)                  López, 1993 y 2001 (PM)                  Setchell y Gardner 1924                  Sprung, 2002                  Taylor, 1945 (OP)                  Treviño, 1986                  Womersley y Bailey, 1970 (Australia)                  Yamagishi y Masuda 1997 (OP, Japón)</p>	<p>Abbott, 1999 (PT, Hawaii)                  Bangmei y Yongquiang, 1997 (OP, China)                  Borgesen, 1985 (OI)                  Chiang, 1997 (OP, Taiwan)                  Dawson, 1961 (GC)                  Dreckman, 1987 (PM)                  León, 1986 (PM)                  Littler y Littler, 2003                  Littler, 2000 (GM, C)                  López, 1993 (PM)                  Magalhaes, 2006 (OA, PT, OI, Mar Rojo)                  Martinell, 1986 (PM)                  Taylor, 1960 (OA)                  Yamagishi y Masuda 1997 (OP, Japón)</p>	<p>Dawson, 1944 (GC)                  Littler y Littler, 2003 (OP)</p>
---	---	---	--

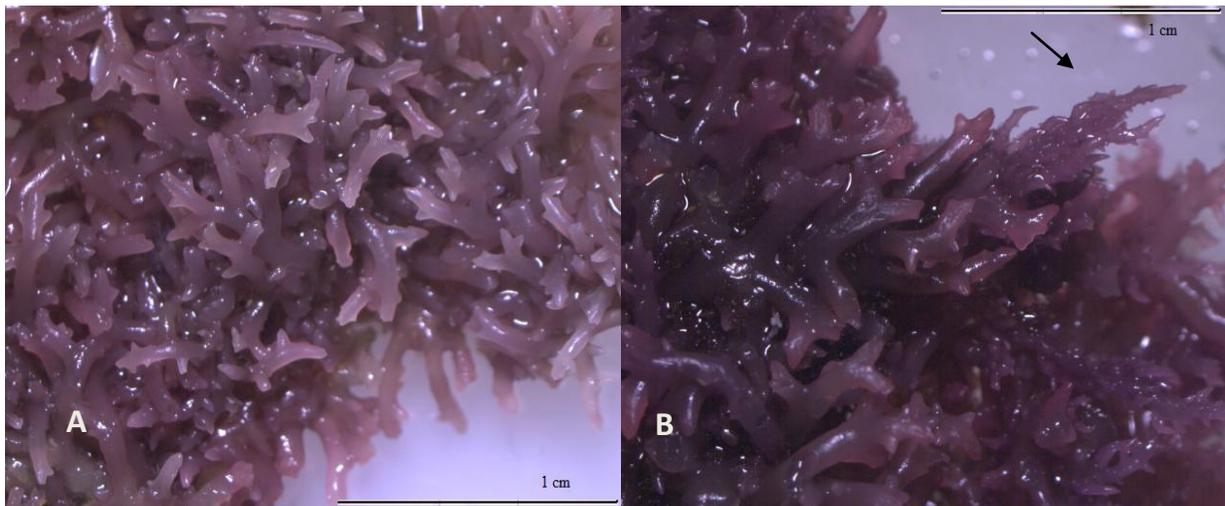
## Variación morfológica de los ejemplares colectados

A partir de la evaluación de ejemplares intermareales colectados en Ixtapa-Zihuatanejo, se presenta de forma descriptiva la variación de los caracteres cualitativos observada, así como el intervalo de variación de caracteres cuantitativos con sus respectivos valores de máximos y mínimos (Tabla 6 y 7).

**Tabla 6. Variación morfológica cualitativa**

Caracter	Variación y observaciones
Forma del parche (Hábito)	Se observaron 3 diferentes formas de parche: cojín postrado, matas erectas y cojines postrados con porciones erectas. Se observó anastomosis entre las ramas, siendo más abundante en los parches en forma de cojín postrado.
Tipo de parche	Con respecto al tipo de parche, se encontraron simples o mixtos como se muestra en la figura 5. Los simples presentan forma de cojín postrado o de mata erecta, sin observar ambas formas en un mismo parche. Los mixtos son una mezcla de ambas formas, dando como resultado cojines postrados con partes erectas. Todos los parches colectados en época de lluvias fueron simples. En secas el 66.7% de los parches fueron simples y 33.3% mixtos.
Coloración	Verde, vino-rojizo y morado o púrpura
Estructuras reproductivas	Las estructuras reproductivas que se observaron fueron soros nemateciales con tetraesporangios zonados y cistocarpos. La posición de los nematecios varió dentro de una misma rama cubriendo totalmente o parcialmente (lateral o basal) las rámulas, y/o sobre el eje principal. Esto indica que su posición depende sólo del estado de desarrollo de esta estructura. Los cistocarpos son de forma esférica, se presentan de forma agregada (comúnmente 2 o 3) en las bases de las rámulas.
Forma de las ramas	Aplanadas o cilíndricas.
Tipo de ramificación del eje principal	Dicotómica regular a irregular
Tipo de rámulas y presencia de rámulas especiales	Rámulas cortas espiniformes y largas filiformes, espinas sobre eje principal y ramas laterales, a lo largo de toda la rama o concentradas en las porciones apicales. Rizoides generalmente en partes basales con puntos de unión al sustrato. En ocasiones rámulas de la porción apical con discos de fijación y puntos de unión al sustrato.
Forma de ápices	Enteros agudos erectos a divididos gruesos (postrados o erectos)

Morfología interna	Se observó célula central rodeada de pericentrales. Zona medular y subcortical de diferentes grosores. De 1 a 2 capas de células corticales pigmentadas.
Tipo de células pericentrales	Se observaron dos patrones claramente diferentes: De 5 a 6 células pericentrales más grandes que la central y rodeándola De 1 a 4 células pericentrales de mucho menor tamaño que la central. Raramente se observó una mezcla de ambas o en otros casos fue imposible distinguir a la célula central.
Forma de las células internas	No se observó gran variación en la forma de las células. Se observan células centrales, medulares y subcorticales circulares irregulares. Las células corticales son ligeramente alargadas con forma ovalada.



**Figura 5. Parche simple (A) y parche mixto (B, la flecha indica el detalle de una rama erecta de morfología diferente).**

**Tabla 7. Variación morfológica cuantitativa (\*= estructuras observadas sólo en algunas muestras)**

Variables	N	Intervalo	Valor mínimo	Valor máximo
<b>Nivel Parche</b>				
Grosor mínimo (mm)	117	9.0	4.0	13.0
Grosor_máximo (mm)	117	15.0	4.0	19.0
<b>Nivel Rama</b>				
Longitud (mm)	129	51.0	6.0	57.0
No. de divisiones del eje principal	129	15	0	15
No. de ramas laterales	129	76	1	77
No. de râmulas y espinas	129	158	5	163
No. de puntas divididas	129	17	0	17
No. de células axiales	129	4	0	4
Diámetro máx. en corte de porción central ( $\mu\text{m}$ )	129	1011.0	539.0	1550.0
Diámetro mín. en corte de porción central ( $\mu\text{m}$ )	129	1052.0	98.0	1150.0
Diámetro de zona medular ( $\mu\text{m}$ )	129	979.0	441.0	1420.0
Grosor de zona subcortical ( $\mu\text{m}$ )	129	100.0	25.0	125.0
Grosor de zona cortical ( $\mu\text{m}$ )	129	40.0	10.0	50.0
Diámetro de célula central ( $\mu\text{m}$ )	127	107.8	24.5	132.3
Diámetro máx. de célula medular grande ( $\mu\text{m}$ )	129	211.0	107.5	318.5
Diámetro máx. de célula medular pequeña ( $\mu\text{m}$ )	129	127.0	48.0	175.0
Diámetro máx. de célula subcortical grande ( $\mu\text{m}$ )	129	80.0	27.5	107.5
Diámetro máx. de célula subcortical pequeña ( $\mu\text{m}$ )	129	63.0	12.0	75.0
Diámetro máx. de célula cortical ( $\mu\text{m}$ )	129	13.6	6.0	19.6
Tamaño de tetraesporangios *				
Largo ( $\mu\text{m}$ )	65	38.5	28.4	67
Ancho ( $\mu\text{m}$ )	65	18.4	9.6	28
Diámetro de cistocarpos ( $\mu\text{m}$ )*	10	215.6	539	754.6
Diámetro de las carposporas ( $\mu\text{m}$ )*	10	9.6	24	33.6

### **Determinación de grupos morfológicos**

El análisis de agrupamiento basado en la inclusión de todos los caracteres (cualitativos y cuantitativos) permitió detectar dos grupos morfológicos (GP1 y GP2) con 92% de similitud (Fig. 6). El fenograma muestra que la segregación de estos dos morfos no está relacionada con la época de colecta, el tipo del parche o la presencia de estructuras reproductivas, ya que es posible observar que ambos grupos están conformados por ejemplares de diferentes épocas (lluvias y secas), con parches tanto simples como mixtos y en ambos grupos se presentan ramas reproductivas (con tetraesporangios o cistocarpos) y vegetativas. Con respecto a las ramas con cistocarpos, éstas se presentaron sólo en el GP2.

También se observa que ambos grupos están formados por ejemplares de los tres sitios de estudio. Sin embargo, si existen diferencias ya que el GP1 se encuentra distribuido predominantemente en la zona protegida y semiprotegida (cara interna de la escollera) y sólo algunos ejemplares están presentes en la zona expuesta. Éstos provienen principalmente de parches mixtos de la época de secas. Por otro lado, el GP2 se encuentra principalmente en la zona expuesta (cara externa de la escollera) y sólo pocos ejemplares en la cara interna provenientes de parches mixtos de secas. La forma del parche también se distribuye de forma diferente entre los grupos encontrados. Mientras que en el GP1 la forma predominante es el cojín postrado encontrando algunos cojines con partes erectas, en el GP2 es la mata erecta y sólo se presentan algunos cojines con porciones erectas. En el GP1 sólo se encontraron dos ramas provenientes de matas erectas y en el GP2 sólo una de cojín postrado.

Es importante notar que en ambos grupos podemos encontrar parches en forma de cojín postrado con partes erectas. Sin embargo, las ramas de estos parches en forma de cojín postrado con porciones erectas, fueron segregadas en diferentes grupos a pesar de provenir del mismo parche. Lo que indica que a pesar de encontrarse en el mismo parche, poseen una morfología muy diferente. Aquellas ramas de las porciones erectas (se indica en el fenograma como “e”) se encuentran en el GP2, mientras que las de porciones postradas son más parecidas al GP1.

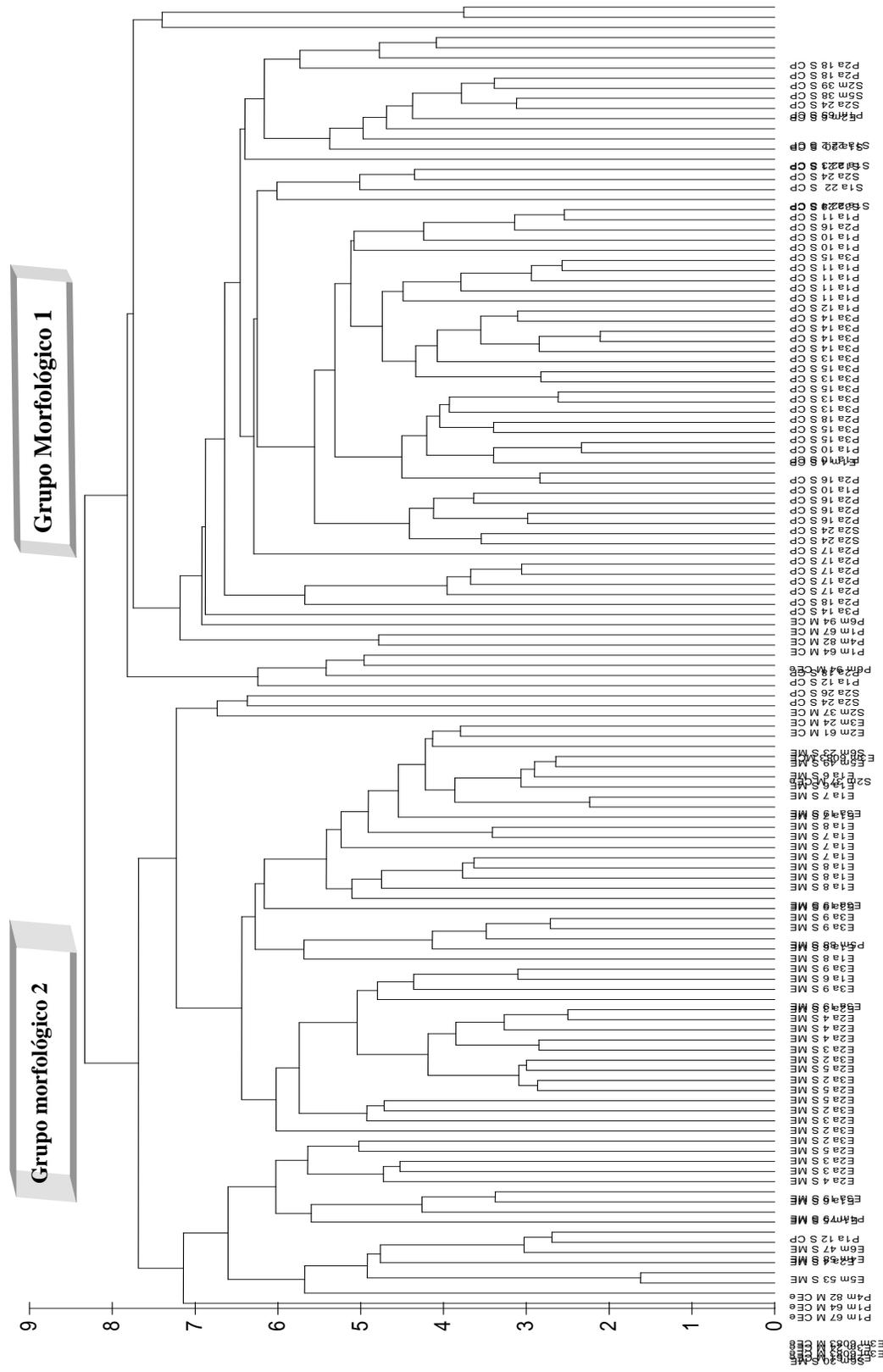
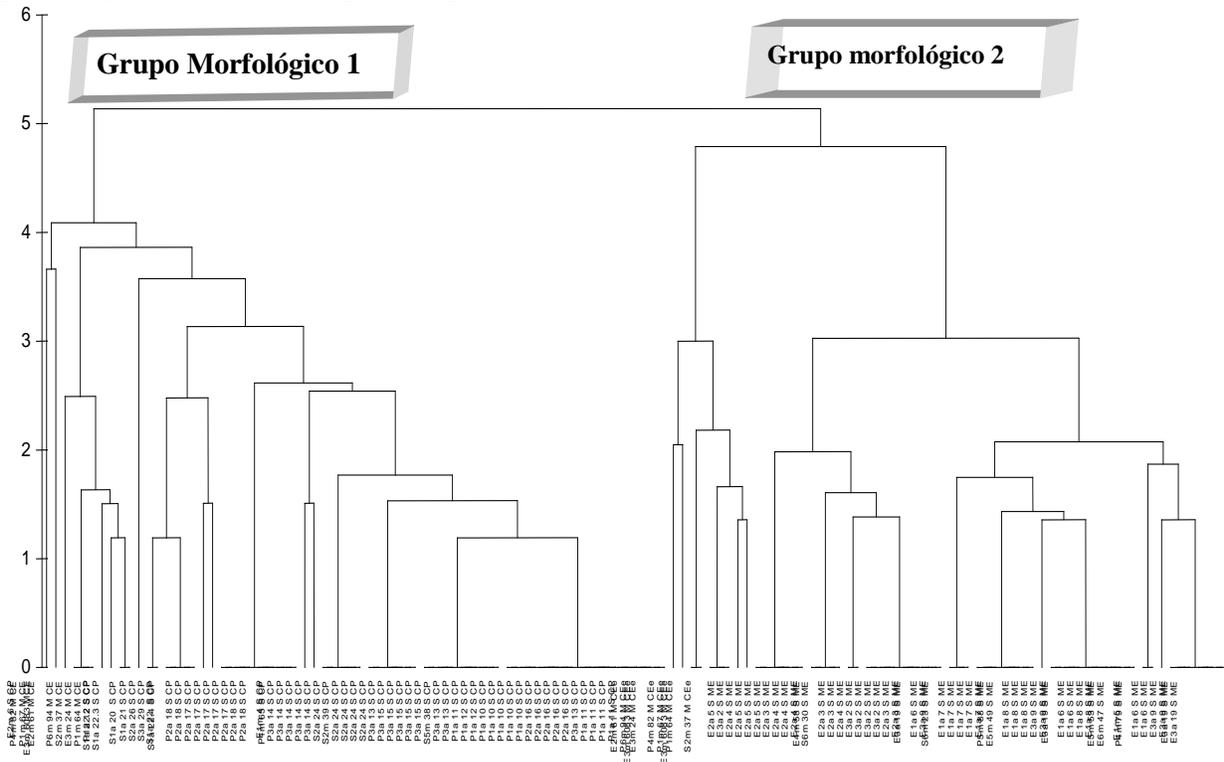


Figura 6. Fenograma de ejemplares colectados en Playa el Palmar, Zihuatanejo. Se incluyen tanto caracteres cualitativos como cuantitativos. Cada muestra corresponde a una rama, se indica el sitio de colecta (E: expuesto, P: protegido, S: semiprotectado; Puntos de colecta: 1, 2, 3, 4, 5 y 6) época de colecta (a: agosto-lluvias, m: marzo-secas), número de muestra, tipo de parche de donde proviene la rama (S: simple, M: mixto) y forma del parche (CP: cojin postrado, ME: mata erecta, CE: cojin postrado con partes erectas, en este último caso la "e" indica que es una rama de la porción erecta de estos parches y su ausencia indica que proviene de la porción postrada).

El análisis de agrupamiento con base en las variables cualitativas mostró que con 95% de similitud se formaron también dos grupos (Figura 7). Al igual que en el análisis anterior se observa que los grupos difieren en la forma del parche y el sitio donde se encontraron. El patrón es muy parecido al análisis donde se incluyen todas las variables. Sin embargo, aquí se notan mejor definidos a los grupos y se observa menor variación en su interior. Además en este caso en el GP1 no hay ninguna rama que provenga de matas erectas, este grupo está exclusivamente formado por cojines postrados y cojines con porciones erectas. Lo mismo sucede con el GP2 formado exclusivamente por matas erectas y cojines con porciones erectas.

El análisis de agrupamiento con las variables cuantitativas continuas y discretas muestra una gran variación y es posible observar una gran cantidad de pequeños grupos. No se observó ningún patrón que permita la separación de grupos morfológicos (Fig. 8).

**Figura 7. Fenograma de ejemplares colectados en Playa el Palmar, Zihuatanejo. Se incluyen sólo caracteres cualitativos. Cada muestra corresponde a una rama, se indica al inicio el sitio de colecta (E: expuesto, P: protegido, S: semiprotegido; Puntos: 1,2,3,4,5 y 6), época de colecta (a: agosto-lluvias, m: marzo-secas), número de muestra, tipo de parche de dónde proviene la rama (S: simple, M: mixto) y forma del parche (CP: cojín postrado, ME: mata erecta y CE: cojín postrado con partes erectas, en éste último caso la “e” indica que es una rama de la porción erecta de estos parches y su ausencia de la porción postrada)**





### Diferencias en los caracteres morfológicos de los grupos encontrados

En relación con los caracteres cualitativos, se encontraron diferencias significativas entre los grupos morfológicos en la forma del parche ( $X^2= 108.06$ ,  $gl = 2$ ,  $p < 0.05$ ), el color ( $X^2= 60.11$ ,  $gl = 2$ ,  $p < 0.05$ ), forma de las ramas ( $X^2= 121.13$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0.05$ ), ramificación ( $X^2= 106.78$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0.05$ ), forma del ápice ( $X^2= 91.61$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0.05$ ), tipo de rámulas ( $X^2= 50.16$ ,  $gl = 2$ ,  $p < 0.05$ ) y tipo de células pericentrales ( $X^2= 52.94$ ,  $gl = 2$ ,  $p < 0.05$ ). A nivel del parche no fue posible separar a los grupos en función del tipo, ya que en ambos se presentan tanto parches mixtos y simples en los mismos porcentajes (Fig. 9).

A continuación se presentan los porcentajes de los caracteres cualitativos en los grupos morfológicos (Tabla 8, Fig. 9).

**Tabla 8. Tipo y porcentajes de los caracteres cualitativos por grupo morfológico**

Carácter	Gpo. Morf. 1	Gpo. Morf. 2
Tipo de parche	86.8% parches simples 13.2% parches mixtos	86.9% parches simples 13.1% parches mixtos
Forma del parche	86.8% cojines postrados 13.3% cojines postrados con partes erectas	85.2% matas erectas 1.6% cojines postrados 13.1% cojines postrados con partes erectas
Color	69.1% rojo intenso 19.1% rojo vino 11.8% púrpura	3.3% rojo intenso 72.1% rojo vino 24.6% púrpura
Forma de las ramas	98.5% aplanadas 1.5% cilíndricas	100% cilíndricas
Ramificación	7.4% dicotómica regular 92.6% dicotómica irregular a subdicotómica	100% dicotómica regular
Forma del ápice	16.2% entero punteagudo 38.2% dividido grueso 45.6% dividido agudo	100% entero punteagudo
Tipo de rámulas	16.2% rámulas filiformes 75% rámulas cortas espiniformes 8.8% mixto con rámulas filiformes y espiniformes	45.9% rámulas filiformes 13.1% rámulas cortas espiniformes 41% mixto con rámulas filiformes y espiniformes
Tipo de células pericentrales	91.2% pericentrales más grandes que la central 4.4% pericentrales más pequeñas que la central 4.4% pericentrales pequeñas y grandes	29.5% pericentrales más grandes que la central 55.7% pericentrales más pequeñas que la central 14.8% pericentrales pequeñas y grandes

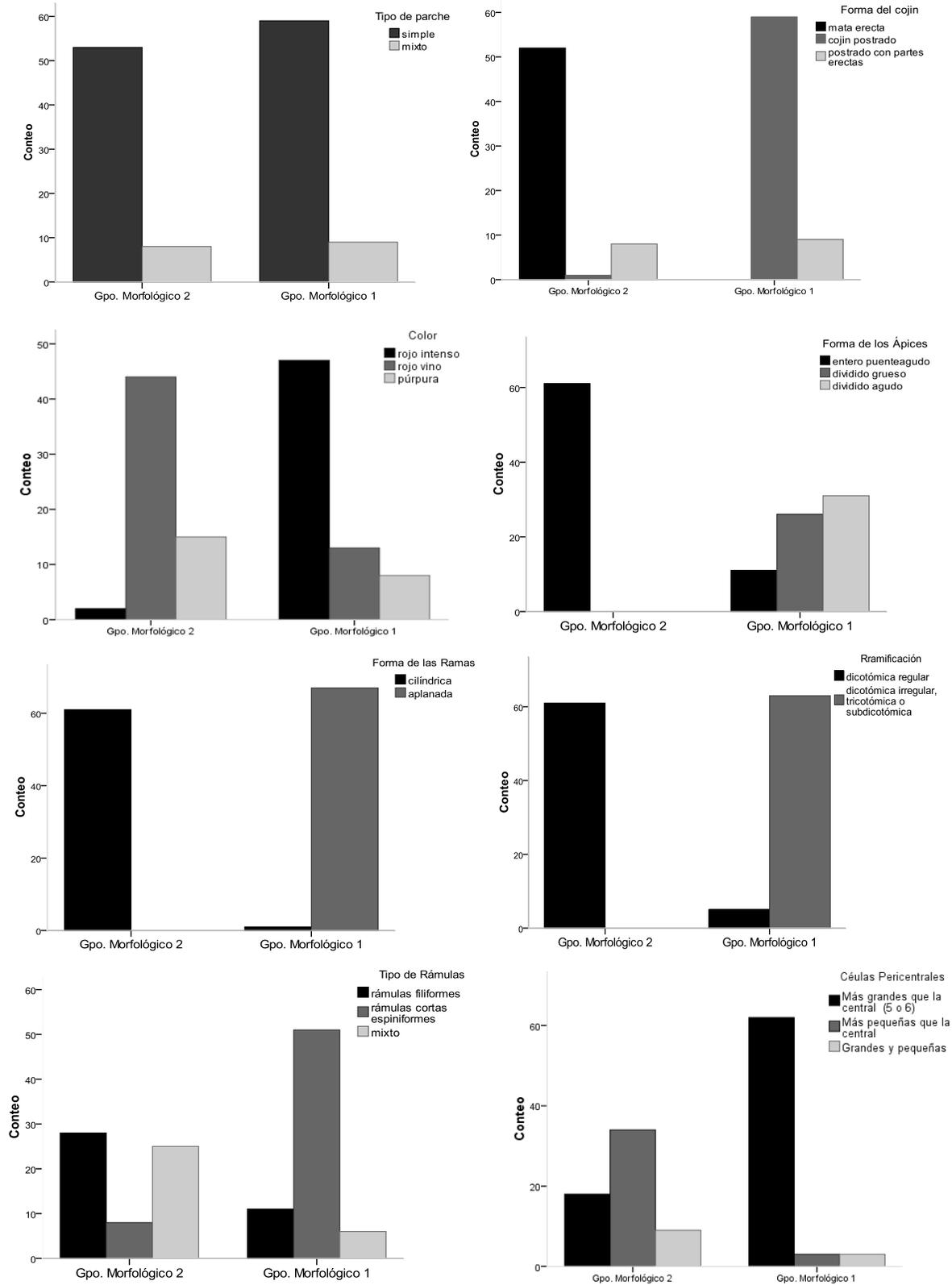


Figura 9. Distribución de las variables cualitativas por grupo morfológico

La prueba de Mann y Whitney aplicada entre los dos grupos morfológicos mostró diferencias significativas en el grosor mínimo del parche ( $z = -2.055$ ,  $p < 0.05$ ), la longitud de las ramas ( $z = -8.400$ ,  $p < 0.05$ ), el diámetro máximo y mínimo de la porción central de las ramas ( $z = -2.655$ ,  $p < 0.05$  y  $z = -2.940$ ,  $p < 0.05$  respectivamente), el diámetro de la zona medular ( $z = -3.739$ ,  $p < 0.05$ ), el grosor de la zona cortical ( $z = -2.484$ ,  $p < 0.05$ ), el diámetro de la célula central ( $z = -2.022$ ,  $p < 0.05$ ), el diámetro de las células subcorticales grandes ( $z = -2.849$ ,  $p < 0.05$ ) y chicas ( $z = -3.214$ ,  $p < 0.05$ ), el diámetro de las células corticales ( $z = -2.190$ ,  $p < 0.05$ ), el número de divisiones del eje principal ( $z = -6.005$ ,  $p < 0.05$ ), el número de ramas laterales ( $z = -4.470$ ,  $p < 0.05$ ), el número de râmulas y espinas ( $z = -4.190$ ,  $p < 0.05$ ) y el número de puntas divididas ( $z = -7.556$ ,  $p < 0.05$ ). El resto de las variables (grosor máximo del parche, grosor de la zona subcortical, diámetro de las células medulares y número de células centrales) no mostraron diferencia significativa entre los dos grupos morfológicos.

Con respecto a las estructuras reproductivas, se encontró diferencia significativa en el largo y ancho de los tetrasporangios entre los dos grupos ( $z = -6.021$ ,  $p < 0.05$ ).

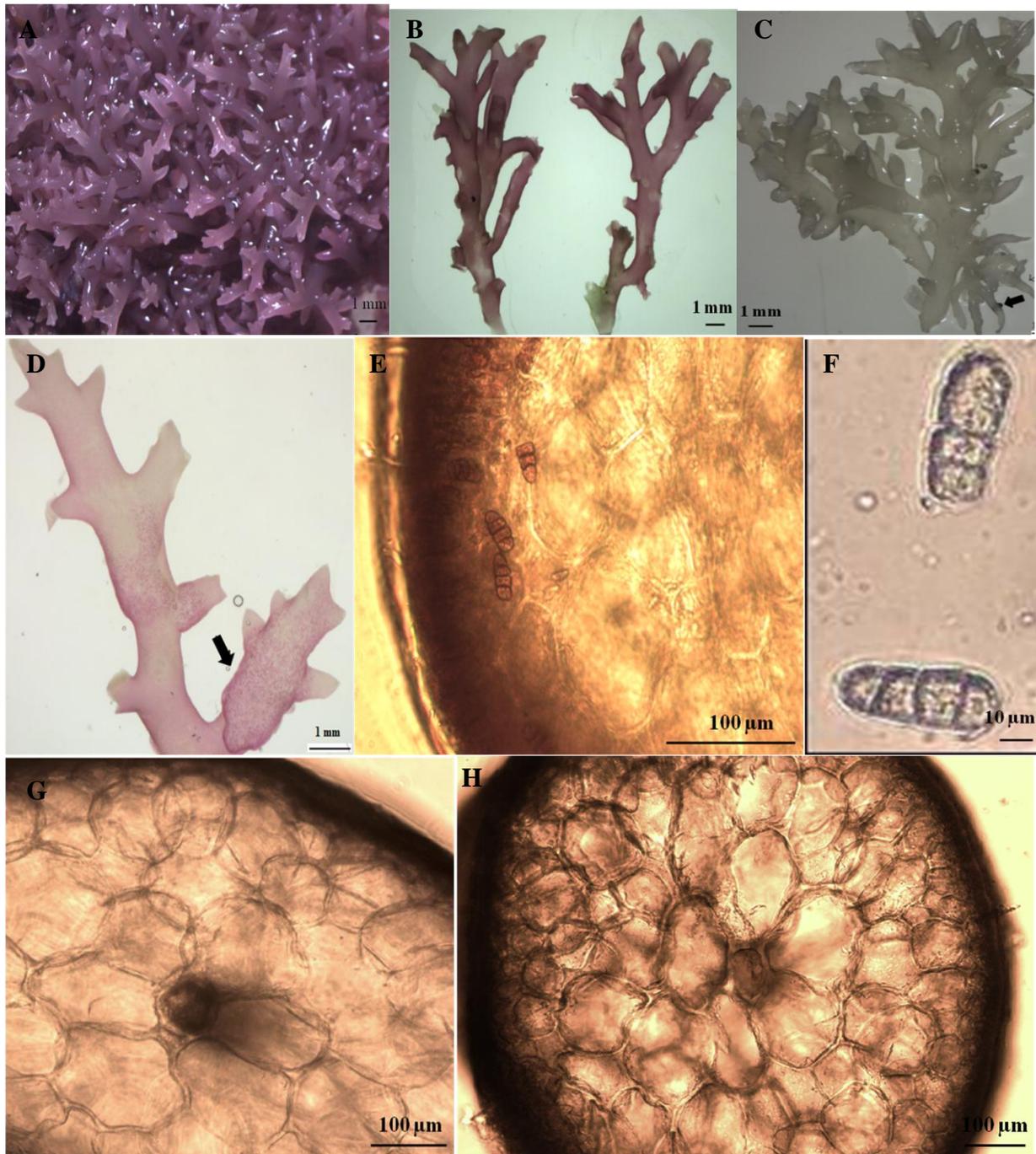
### Descripción de los grupos morfológicos determinados

A continuación se presenta la descripción de los dos grupos morfológicos encontrados. Como se mencionó anteriormente estos grupos no siempre se encuentran en parches diferentes. Puede haber parches mixtos que presenten a los morfos mezclados cuyas ramas pueden estar enredadas y anastomosadas y están ubicadas en diferentes grupos morfológicos.

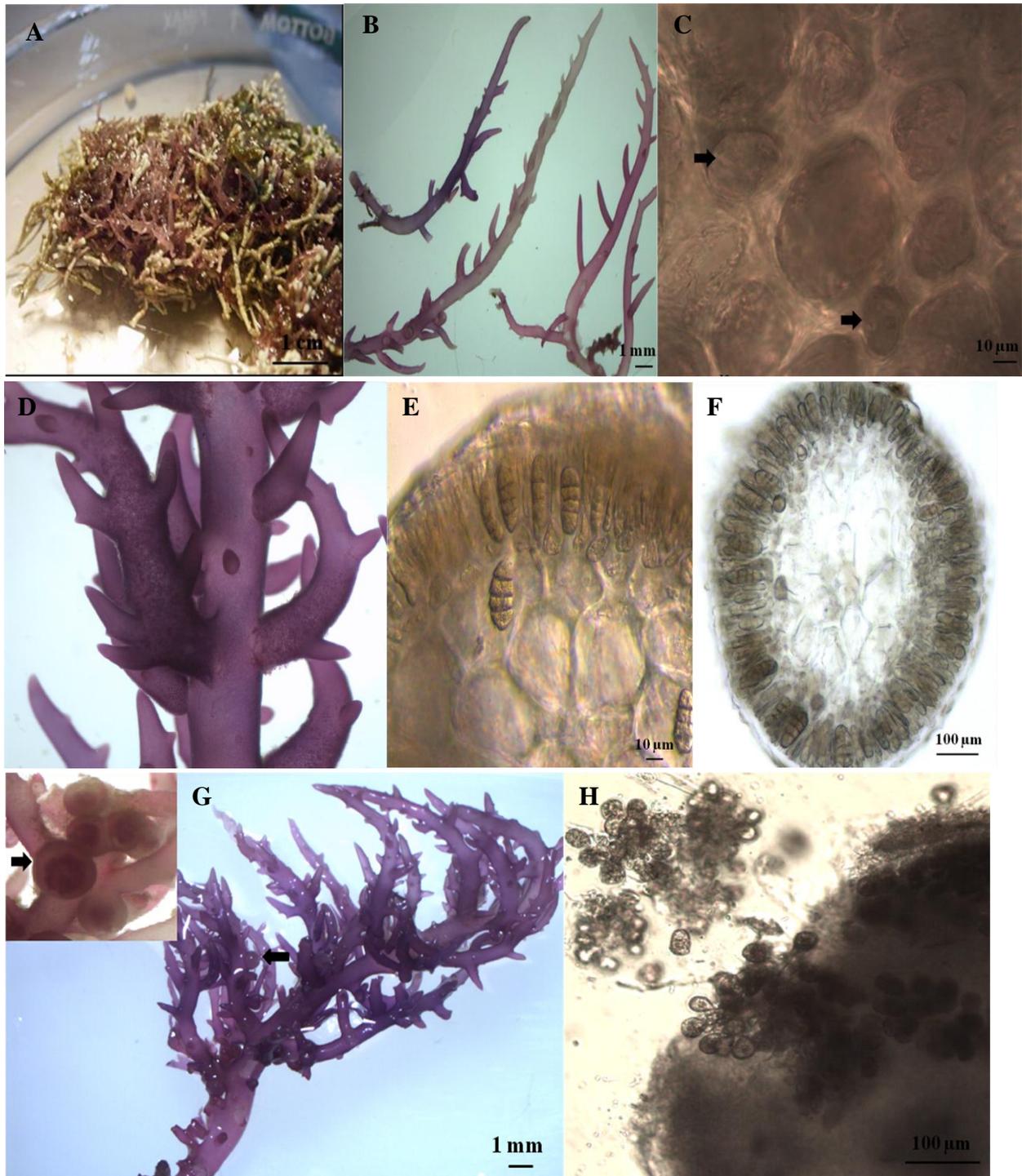
**Tabla 9. Morfos detectados a partir de muestras intermareales colectadas en Ixtapa-Zihuatanejo**

<i>Caracter</i>	<i>Grupo morfológico 1 (Fig 10)</i>	<i>Grupo morfológico 2 (Fig 11)</i>
Tipo de parche	Simple o mixto	Simple o mixto
Forma y color del parche	Cojines postrados y cojines postrados con porciones erectas. Entramado denso y compacto, ramas anastomosadas. El color varía de verde a vino-rojizo.	Cojines postrados con porciones erectas y matas erectas. Ramas anastomosadas, el entramado no se observa tan denso. El color es vino, morado o púrpura.
Grosor parche	Varía de 4 – 19 mm	Varía de 5 – 19 mm
Ramas	Aplanadas. La longitud de las ramas es de 6 - 25 mm. Delgadas a gruesas con un diámetro en corte transversal de la porción intermedia de la rama de 686 – 1550 $\mu\text{m}$ en el plano máximo y 98 – 1100 $\mu\text{m}$ en el plano mínimo.	Cilíndricas. La longitud de las ramas es de 10 - 57 mm. Delgadas a gruesas con un diámetro en corte transversal de la porción intermedia de la rama de 539 – 1530 $\mu\text{m}$ en el plano máximo y 509.6 – 1150 $\mu\text{m}$ en el plano mínimo.
Ramificación	Eje principal muy ramificado de forma dicotómica regular a irregular en ángulo agudo, con pocas ramas laterales de primer orden. El número de divisiones del eje principal varió de 0 – 15, el número de ramas laterales de 1 – 40 y el número de râmulas y espinas va de 5 a 84.	Eje principal bien definido y poco dividido, el número de ramas laterales de primer orden varía de escasas a abundantes. El número de divisiones del eje principal varió de 0 – 10, el número de ramas laterales de 2 – 77 y el número de râmulas y espinas va de 8 a 163.
Tipo de râmulas y ramas especiales	En ocasiones muchas râmulas cortas espiniformes sobre el eje principal o ramas laterales, principalmente ubicadas cerca de los ápices, dándoles aspecto estrellado. Se observaron rizoides en la base de las ramas o a lo largo de ellas.	Râmulas filiformes y estructuras en forma de espinas (conspicuas) a lo largo de toda la rama. Se observaron rizoides con puntos de adherencia al sustrato.
Ápices	Espinass en las partes apicales y gran cantidad de ápices divididos en 2 o más puntas, lo que seguramente da origen al eje principal tan dividido. Las puntas de los ápices son en general gruesas. El número de puntas divididas fue de 0 – 17.	Los ápices son enteros punteagudos principalmente. Algunos divididos con puntas angostas también punteagudas. El número de puntas divididas fue de 0 -10

<p>Anastomosis</p>	<p>Gran cantidad de marcas de anastomosis a lo largo de toda la rama</p>	<p>Se observa una gran cantidad de marcas de anastomosis, sobre todo en los ápices de las rámulas y espinas, en donde además se observan puntos de adherencia con granos de arena.</p>
<p>Estructuras reproductivas</p>	<p>Sólo se observaron soros nemateciales con tetraesporangios zonados sobre rámulas (cubriéndolas parcial o totalmente) y eje principal. E largo de los tetraesporangios varió de 28.4 – 50.4 <math>\mu\text{m}</math> y el ancho de 9.6 – 26.4 <math>\mu\text{m}</math>. Estas estructuras se observaron tanto en secas como en lluvias, y en ramas de parches simples y mixtos.</p>	<p>Se observaron soros nemateciales con tetraesporangios zonados generalmente rodeando la base de las rámulas o cubriéndolas en su totalidad, raramente soros sobre eje principal. Se observaron cistocarpos esféricos, de forma agregada (2 a 4) en las bases de las ramas laterales o rámulas. E largo de los tetraesporangios varió de 38 – 67 <math>\mu\text{m}</math> y el ancho de 15 – 28 <math>\mu\text{m}</math>. Los cistocarpos presentaron un diámetro máximo de 539 - 754.6 y las carposporas de 24 – 33.6 <math>\mu\text{m}</math>. Los tetraesporangios fueron observados tanto en lluvias como en secas, en ramas de parches simples y mixtos. Los cistocarpos sólo se observaron en secas (marzo 2010), en parches simples y mixtos.</p>
<p>Anatomía interna</p>	<p>Generalmente 1 célula central grande de 48 – 132.3 <math>\mu\text{m}</math> de diámetro máximo, raramente 2 o 3 centrales. 5 o 6 células pericentrales de mayor tamaño que la central rodeándola. La zona medula tiene un diámetro de 563 – 1420 <math>\mu\text{m}</math>, cuyas células medulares varían en tamaño de 49 – 279.3 <math>\mu\text{m}</math>. Se forma una capa subcortical de 25 a 112.5 <math>\mu\text{m}</math> de grosor cuyas células varían en diámetro de 12 – 105 <math>\mu\text{m}</math>. La porción cortical va de 10 – 50 <math>\mu\text{m}</math>, formada de 1 a 2 capas de células cuyo diámetro máximo va de 7.2 – 19.6 <math>\mu\text{m}</math>.</p>	<p>Generalmente 1 célula central pequeña de 24.5 – 125 <math>\mu\text{m}</math> de diámetro máximo, raramente 2 a 4 centrales o sin célula central evidente. Se observaron de 3 a 4 células pericentrales más pequeñas que la central. La zona medula tiene un diámetro de 441 – 1300 <math>\mu\text{m}</math>, cuyas células medulares varían en tamaño de 48 – 318.5 <math>\mu\text{m}</math>. Se forma una capa subcortical de 32.5 a 125 <math>\mu\text{m}</math> de grosor cuyas células varían en diámetro de 15 – 107.5 <math>\mu\text{m}</math>. La porción cortical va de 15 – 49 <math>\mu\text{m}</math>, formada de 1 a 2 capas de células cuyo diámetro máximo va de 6 – 17 <math>\mu\text{m}</math>.</p>
<p>Ambiente</p>	<p>Colectado principalmente en la cara interna de la escollera.</p>	<p>Colectado en la cara externa de la escollera. Es importante resaltar que en este sitio se observó una gran cantidad de sedimento suspendido y cubriendo los parches.</p>

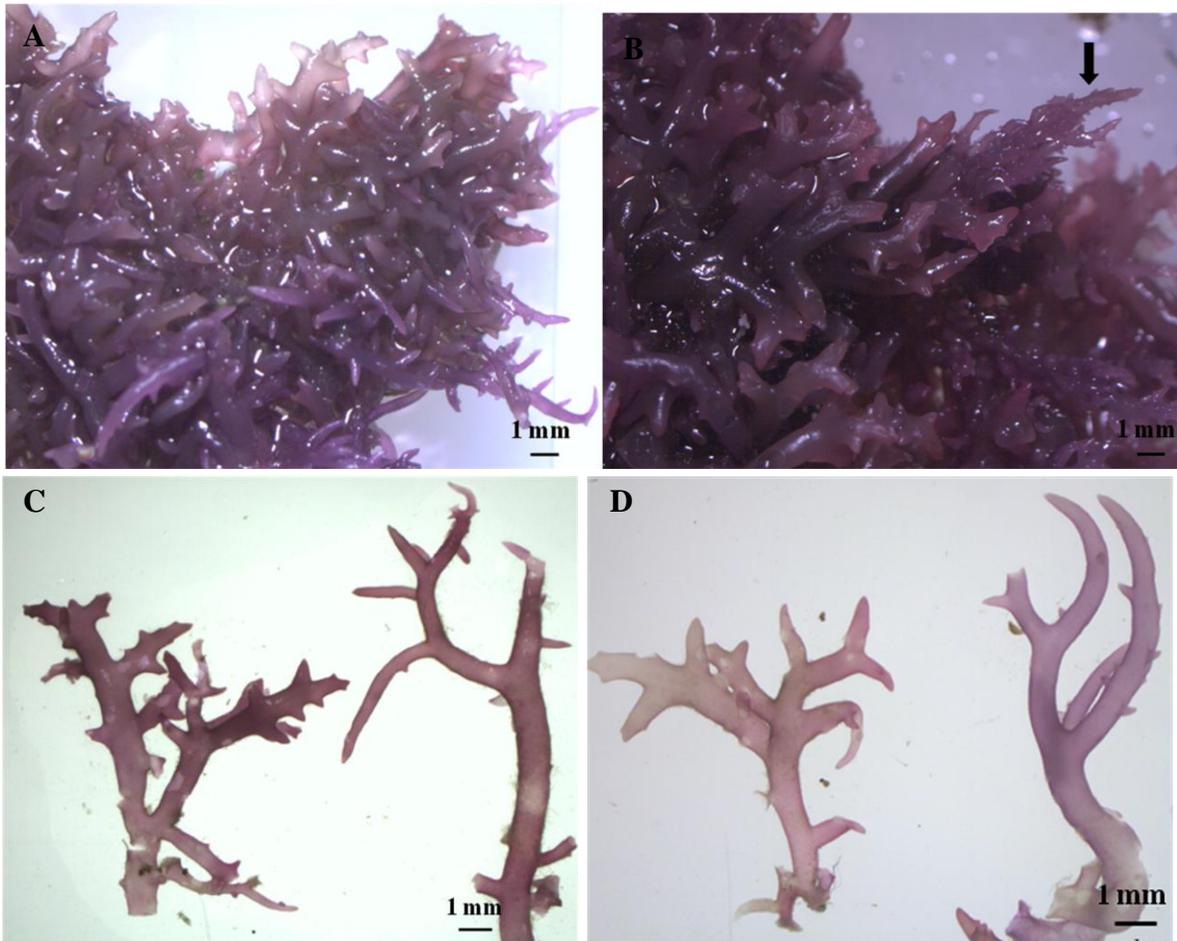


**Figura 10. Grupo morfológico 1.** (A) Parche simple postrado. (B) Ramas. (C) Ramas con rizoides (flecha). (D) Rama con nematecios tetraesporangiales (flecha). (E) Corte transversal con esporas zonadas. (F) Tetraesporas. (G y H) Cortes transversales de la región intermedia en donde es posible observar una célula axial pequeña rodeada de 5 a 6 periaxiales grandes.

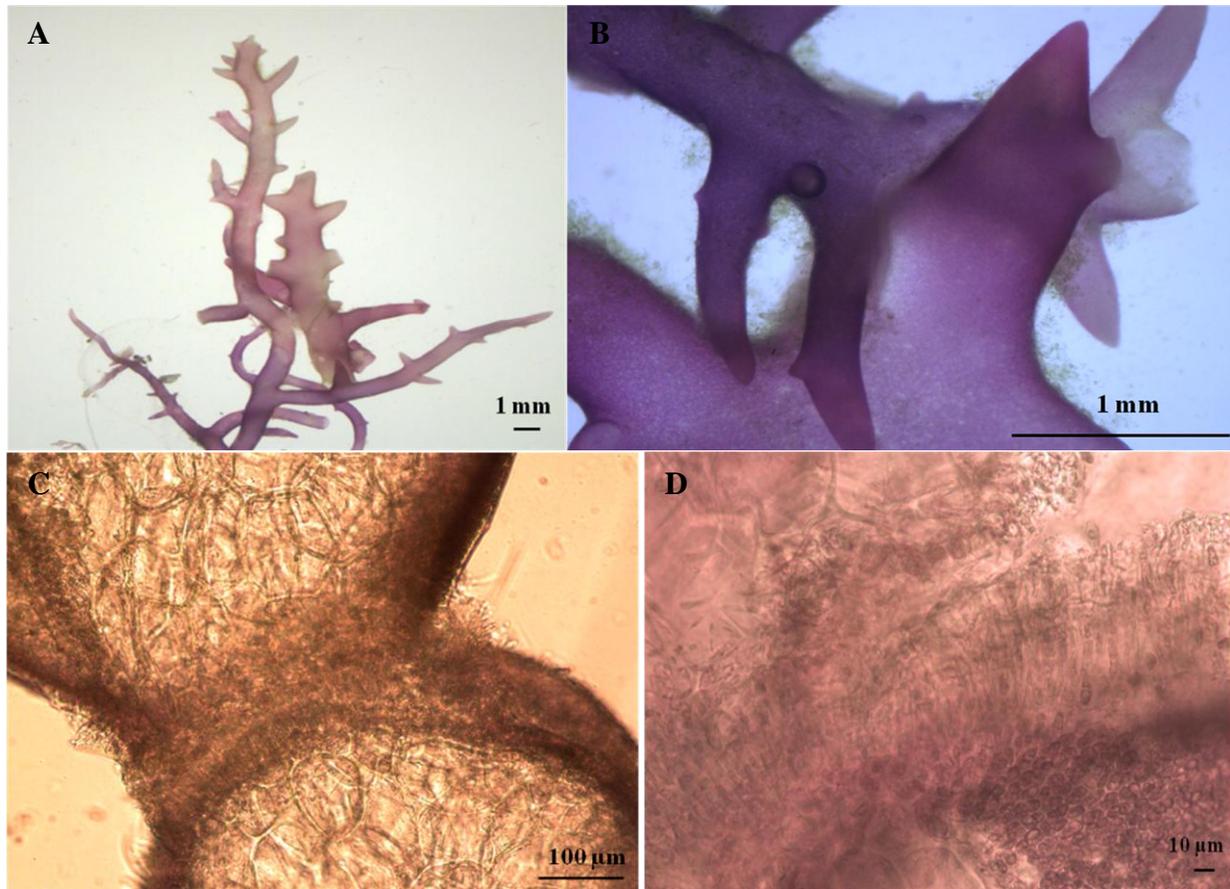


**Figura 11. Grupo morfológico 2. (A) Parche simple erecto. (B) Ramas. (C) Corte transversal de rama mostrando (con flechas) células pericentrales más pequeñas que la central. (D) Rama con nematecios tetraesporangiales sobre las r amulas. (E y F) Corte transversal de rama nematecial mostrando las tetraesporas zonadas. (G) Rama con cistocarpos (flechas). (H). Corte de los cistocarpos con carposporas liberadas.**

Los parches mixtos presentaron una forma de cojín postrado con partes erectas en dónde se encontraron ramas de diferentes grupos morfológicos anastomosadas entre sí (Fig. 12). Al realizar cortes de las porciones anastomosadas entre éstas sólo se observó que las células corticales se alargan en la zona de unión (Fig. 13).



**Figura 12. Parches mixtos. (A y B) Parches postrados con algunas ramas erectas (flecha). (C y D) Ramas de diferente morfología provenientes de parches mixtos.**



**Figura 13. Anastomosis. (A y B) Ramas de grupos morfológicos diferentes anastomosadas. (C y D) Corte transversal de la región con anastomosis evidenciando el alargamiento de las células corticales.**

## VARIACIÓN AMBIENTAL Y DISTRIBUCIÓN DE GRUPOS MORFOLÓGICOS

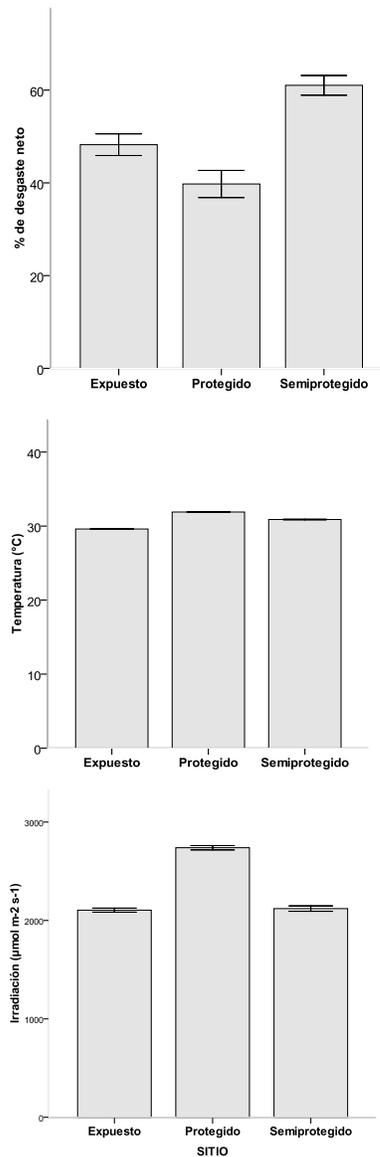
### Variación de los parámetros ambientales en los sitios de estudio

Los datos de luz, temperatura y movimiento de agua tomados en marzo de 2010 sugieren que hay diferencias tanto entre sitios (expuesto, protegido y semiprotegido), como entre los puntos de colecta al interior de los sitios. A nivel de sitios se encontraron diferencias tanto en los valores máximos y mínimos del intervalo de variación de la luz y la temperatura, como en las medias de dichas variables (Tabla 10, Fig. 14). La prueba de Kruskal-Wallis permitió determinar que existen diferencias significativas en la temperatura y luz entre los sitios ( $X^2= 1185.6$ ,  $gl= 2$ ,  $p < 0.05$  y  $X^2= 389.14$ ,  $gl= 2$ ,  $p < 0.05$  respectivamente).

En general, en la zona protegida se presentan las mayores temperaturas con una media de 31.8°C y un intervalo de variación de 4.6°C, que va de los 28.7 a 33.4°C. La zona semiprotegida presenta una media de 30.8°C y un intervalo menor que la protegida (3.9°C), cuyo valor mínimo y máximo es de 28.4 a 32.4°C respectivamente. En la zona expuesta aunque el intervalo de variación en la temperatura también es de 3.9°C, las temperaturas son menores y van de los 27.2 a 31.1°C como máximo, con una media de 29.6°C (Tabla 10).

Con respecto a la luz medida como radiación fotosintéticamente activa también se presentan valores altos en la zona protegida cuya media es de 2739  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y presenta un intervalo de variación cuyos límites van de los 927.3 a los 3781.2  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . En la zona semiprotegida los valores son menores con una media de 2120.3  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  cuyo intervalo va de los 655.8 a 3342  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . En la zona expuesta se registraron los menores valores de irradiación, con una media de 2104  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y un intervalo de los 546.2 a 3085.9  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Tabla 10).

Se encontró correlación entre la luz y la temperatura en los tres sitios de estudios: zona expuesta ( $r_s = 0.871$ ,  $p < 0.01$ ), semiprotegida ( $r_s = 0.910$ ,  $p < 0.01$ ) y protegida ( $r_s = 0.899$ ,  $p < 0.01$ ). Así mismo se encontró correlación negativa entre la temperatura y el porcentaje de desgaste ( $r_s = -0.45$ ,  $p < 0.05$ ). Conforme el movimiento de agua es mayor (% de desgaste) la temperatura disminuye, lo cual puede ser explicado por el recambio de agua. Por el contrario, cuando el movimiento de agua es menor, la temperatura aumenta.

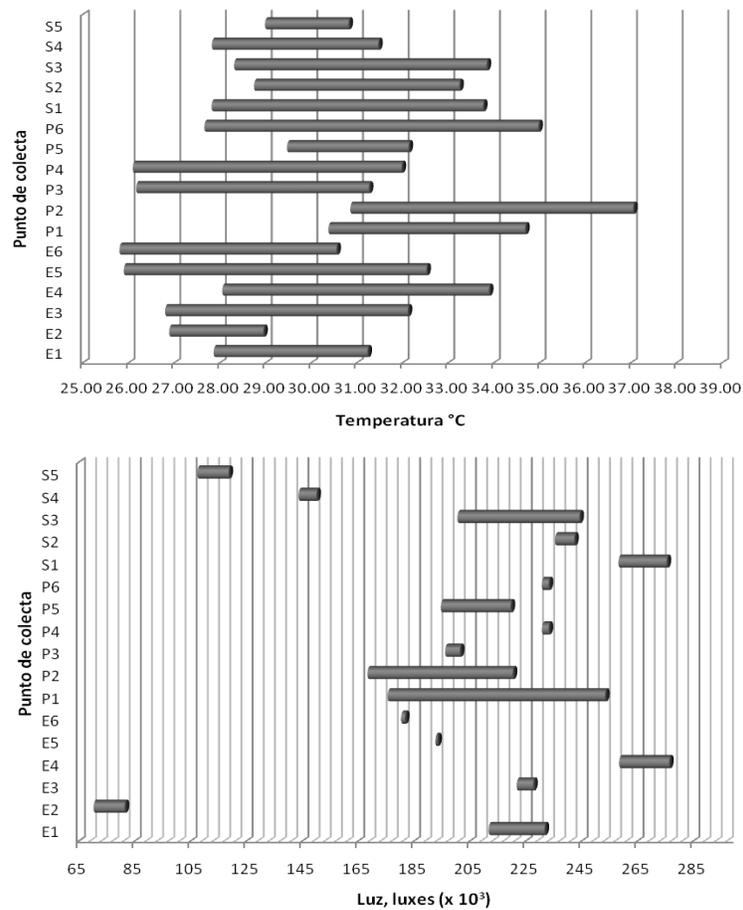


**Figura 14.** Media  $\pm$  error estándar de la irradiación, temperatura y % de desgaste neto en los 3 sitios de estudio (expuesto, protegido y semiprotegido).

**Tabla 10.** Características de los sitios de estudio en la Escollera, Playa el Palmar. Se presentan los valores mínimos y máximos, y la media  $\pm$  el error estándar para cada sitio.

Sitio	Irradiación ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ )	% de desgaste neto
Expuesto	546.2 – 3085.9	27.24 - 31.19	30.34 - 63.02
	2104.6 $\pm$ 20.5	29.60 $\pm$ 0.03	48.23 $\pm$ 2.34
Protegido	927.3 – 3781.2	28.7965 - 33.40	14.23 - 56.95
	2739 $\pm$ 21.8	31.89 $\pm$ 0.03	39.75 $\pm$ 2.92
Semiprotegido	655.8 - 3342	28.48 - 32.47	43.76 - 74.00
	2120.3 $\pm$ 27.2	30.88 $\pm$ 0.03	61.03 $\pm$ 2.12

A nivel de microambiente se observó variación de la temperatura y la luz en los diferentes puntos de colecta. Los intervalos de variación de la luz y la temperatura a los que se encuentran expuestas las especies son muy diferentes de un punto a otro. Como puede observarse en la Figura 6 hay puntos donde la temperatura varía en sólo 2.0°C a lo largo del día, mientras que en otros puede variar hasta en 7.3°C en el mismo día. Lo mismo sucede con la luz, en donde las diferencias entre puntos en los intervalos de variación son mayores. En algunos puntos la luz sólo varía en 683.5 lux mientras que en otros el intervalo de variación a lo largo del día es de 77845.0 lux (Fig 15). A nivel microambiental no se encontró correlación entre los intervalos de luz y temperatura de los puntos.



**Figura 15. Intervalos de variación de temperatura y luz en cada punto de colecta (1 – 6) dentro de cada sitio (E=expuesto, P=protegido, S=semiprotectado).**

En relación con el movimiento de agua, el porcentaje de desgaste fue significativamente diferente en los sitios de estudio ( $X^2= 23.89$ ,  $gl=2$ ,  $p < 0.01$ ). Se encontró que el sitio con mayor desgaste debido al movimiento de agua fue el sitio semiprotegido cuya media fue de 61.0%. En este sitio los porcentajes de las esferas variaron del 43.7 al 74%. El sitio expuesto presentó una media de 48.2% y los porcentajes de desgaste variaron del 30.3% al 63%. El sitio protegido presentó los porcentajes de desgaste más bajos, indicando en general, poco movimiento de agua en este lugar. La media del porcentaje de desgaste en la zona protegida fue de 39.7% y varió del 14.2 al 56.9% (Tabla 10).

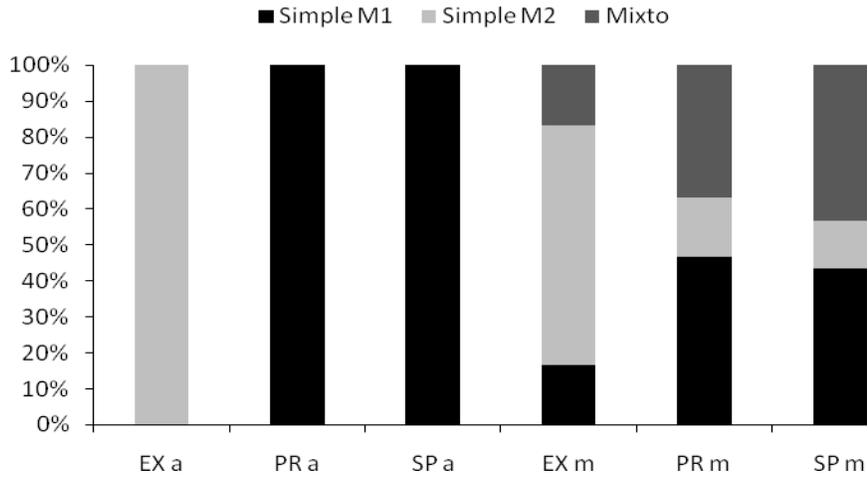
Es importante mencionar que algunas esferas se perdieron y sólo se encontró el alambre. Sin embargo, en la prueba que se realizó dejando una esfera 48 h para ver si soportaba el golpe del oleaje, se registró un desgaste del 75% aproximadamente. Aunque éste porcentaje es alto la esfera se encontró, por lo que se considera que las esferas ausentes se perdieron debido al golpe de las olas contra la roca y no por su disolución total. Éstas no se incluyeron en el análisis anterior aunque se debe considerar que su pérdida refleja de manera indirecta el efecto del oleaje.

En este sentido, aunque la zona expuesta presenta porcentajes de desgaste menores con respecto a la semiprotegida, en ella se perdieron 5 esferas mientras en la semiprotegida sólo se perdieron 2. Las observaciones realizadas en campo permiten mencionar que en la zona expuesta el oleaje golpeaba de frente en muchos de los puntos, lo que probablemente ocasionó que las esferas se rompieran y se soltaran del alambre.

### **Distribución de los grupos morfológicos en los sitios de estudio**

Se observaron diferencias en la distribución de los morfos dentro de la zona de estudio. El grupo morfológico 1 se distribuyó de forma dominante en la cara interna de la escollera (sitios protegido y semiprotegido) tanto en la época de lluvias como de secas, donde se presentan los mayores valores de luz y temperatura. El grupo morfológico 2 se encontró predominantemente en la cara externa (sitio expuesto) en ambas temporadas de muestreo, donde los valores de luz y temperatura son menores. Los parches mixtos, en donde ambos morfos se encuentran mezclados, sólo se observaron durante la época de secas durante marzo de 2010 y se encontraron

principalmente en la cara interna de la escollera (sitios protegido y semiprotegido) (Fig. 16 y 17, Tabla 11).

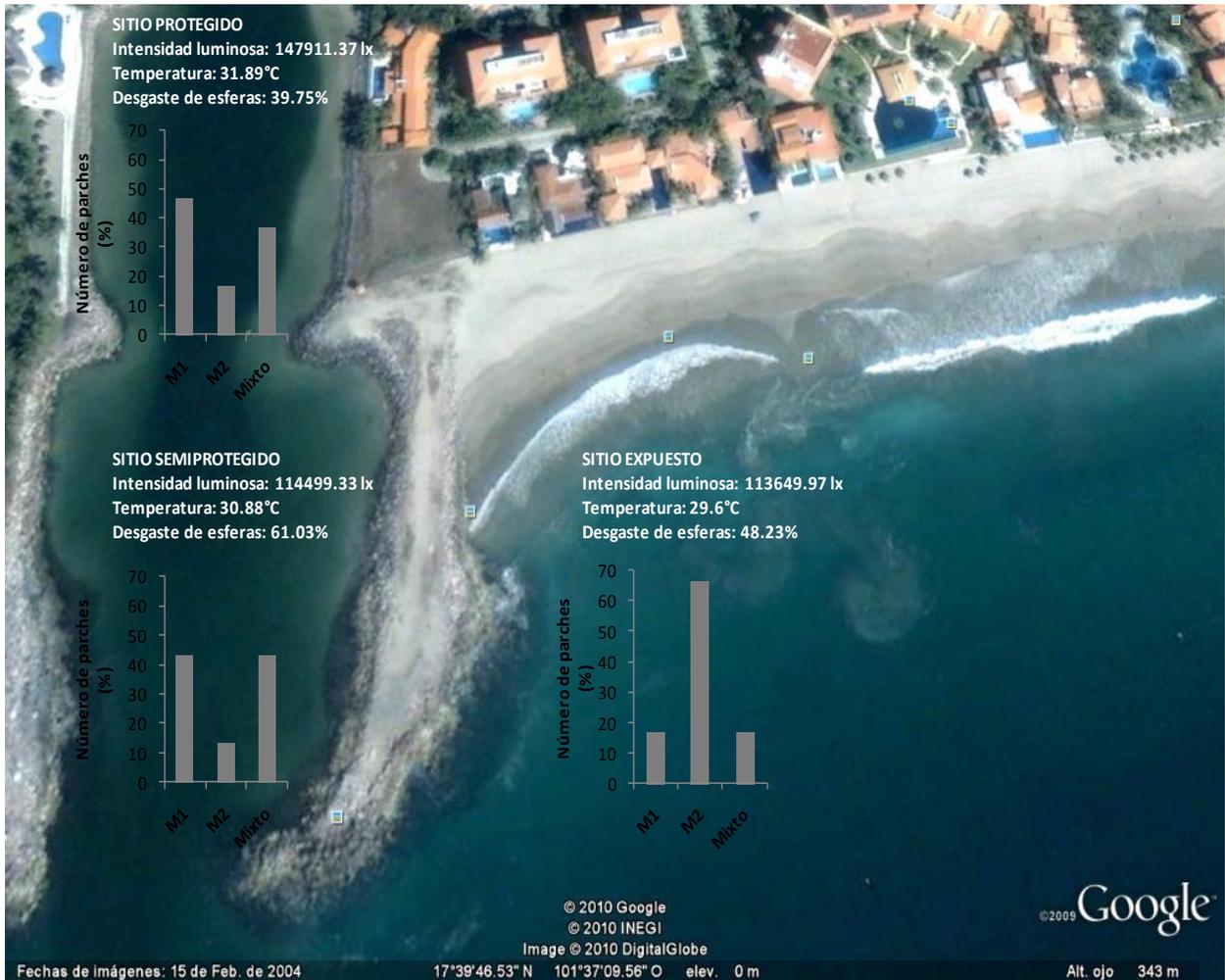


**Figura 16. Porcentaje del número de parches por grupo morfológico por sitio y época del año. (Simple M1=parche simple de Morfo 1, Simple M2= parche simple de morfo 2, Mixto= parche mixto. EX= sitio expuesto, PR= sitio protegido, SP= sitio semiprotegido, a= agosto o época de lluvias, m= marzo o época de secas)**

**Tabla 11. Porcentaje de distribución de los grupos morfológicos por sitio de estudio. Se presenta en porcentaje el número de parches de cada grupo morfológico por sitio de estudio.**

	<b>Agosto</b>	<b>Marzo</b>
<b>Sitio Expuesto</b>	100% parches simples de tipo M2	16.7% parches simples de tipo M1 66.6% parches simples de tipo M2 16.7% parches mixtos
<b>Sitio Protegido</b>	100% parches simples de tipo M1	46.7% parches simples de tipo M1 16.6% parches simples de tipo M2 36.7% parches mixtos
<b>Sitio Semiprotegido</b>	100% parches simples de tipo M1	43.3% parches simples de tipo M1 13.4% parches simples de tipo M2 43.3% parches mixtos

**Figura 17. Distribución de los morfos en la zona de estudio y caracterización ambiental de los sitios.**



### Correlaciones entre variables morfológicas y ambientales

Se encontraron algunas correlaciones entre las condiciones ambientales y los datos morfométricos de los ejemplares colectados en marzo de 2010 (Tabla 12).

**Tabla 12. Correlaciones significativas entre datos ambientales y morfométricos ( $r_s$ = coeficiente de correlación de Spearman, \* < 0.05, \*\* < 0.01, 1 cola)**

Variable	Carácter	$r_s$
<b>Temperatura</b>	Diámetro célula central	.356*
	Diámetro célula medular grande	.427*
	Diámetro célula medula chica	.385*
	Número de células centrales	-.481**
<b>Luz</b>	Número de rámulas y espinas	.331*
<b>% de desgaste</b>	Grosor mínimo del parche	.499**
	Grosor máximo del parche	.537**
	Diámetro de la zona medular	.312*
	Grosor de la zona subcortical	.496**
	Grosor de la zona cortical	.392*
	Diámetro de la célula central	-.408*
	Diámetro de célula subcortical	.376*
	Diámetro de la célula cortical	.372*
	Número de ramas laterales	-.318*
Número de células centrales	.555**	

## DISCUSIÓN

Existe una gran variabilidad de los caracteres morfológicos de *Hypnea pannosa* e *H. spinella* de acuerdo a la revisión sus descripciones taxonómicas. En *Hypnea nidulans* hay escasas de información y es necesario realizar la reevaluación de esta especie. Las descripciones revisadas indican una morfología muy similar a la de *H. pannosa*.

Las descripciones revisadas de *Hypnea pannosa* e *H. spinella* no permitieron definir a las especies de forma consistente ni separarlas. Como menciona López (2001) no existen caracteres claros de delimitación entre ellas, por lo que su identidad taxonómica es dudosa. Los caracteres como hábito, color, forma de las ramas, ramificación, longitud y diámetro de las ramas y de las células medulares presentan sobreposición entre las especies. Para otros caracteres hay carencia de información como es el caso de las células corticales y subcorticales de *H. pannosa* y los cistocarpos que no han sido descritos en esta especie. Sólo algunos caracteres están bien definidos y son diferentes en ambas especies como son las células pericentrales y el tamaño de los tetraesporangios cuando han sido observados. Sin embargo, estas estructuras reproductivas no siempre están presentes para su identificación. Debido a esto se ha sugerido la necesidad de evaluar la variabilidad de los caracteres taxonómicos a través de métodos morfométricos en estas especies (Mshigeni, 1978; Masuda *et al.* 1997).

Los datos morfoanatómicos aquí obtenidos permitieron caracterizar la variación morfológica de *Hypnea pannosa* en diferentes condiciones ambientales y determinar los caracteres taxonómicamente importantes que permiten separar a esta especie de *H. spinella*.

### **Análisis de la variación morfológica**

El análisis de agrupamiento a partir de todos los datos morfoanatómicos obtenidos (cualitativos y cuantitativos) señaló la presencia de dos grupos morfológicos bien definidos. En ambos grupos hay representantes vegetativos y reproductivos, de diferentes épocas de muestreo (secas y lluvias) y de diferentes sitios de muestreo (protegido, semiprotectado y expuesto), lo que indica que estos factores no están relacionados con la segregación de estos grupos.

Los análisis de agrupamiento que se realizaron con caracteres cualitativos y cuantitativos por separado permitieron identificar los caracteres que tienen mayor influencia en la separación de los grupos. Al realizar el análisis sólo con los caracteres cuantitativos se observó la formación de una gran cantidad de grupos pequeños mientras que los cualitativos segregaron de forma consistente a los dos grupos antes mencionados. Esto refleja de forma indirecta la gran variación de los caracteres cuantitativos entre los ejemplares y la relativa estabilidad de los cualitativos que parecen estar poco o en algunos casos nada influenciados por las condiciones ambientales.

En el caso de los caracteres cualitativos, en ambos morfos es posible encontrar ejemplares con diferentes estados de carácter, por ejemplo, coloración rojo intenso, rojo vino y púrpura, râmulas cortas espiniformes y filiformes y diferentes tipos de células centrales. Sin embargo, las proporciones son muy diferentes para ambos morfos predominando algunos estados de carácter. Sólo en el GM2 absolutamente todas las ramas son cilíndricas con ápices enteros y ramificación dicotómica regular, a pesar del ambiente en que se encuentran, sugiriendo que estos caracteres no son plásticos. Por otro lado en el GM1, aunque hay predominancia de ramas aplanadas pueden encontrarse algunas cilíndricas, lo mismo pasa con los ápices predominantemente divididos encontrando algunos erectos y la ramificación principalmente dicotómica irregular que puede llegar a ser dicotómica regular. Lo anterior refleja sobreposición entre los morfos, sin embargo, es posible separarlos si se considera a estos caracteres en conjunto, así como sus proporciones en cada grupo. También indica que el GM1 es un grupo con una variación morfológica más amplia que el GM2.

Además en el caso de la forma del parche resulta que todos los parches simples del GM1 presentan un hábito en forma de cojín postrado mientras que el GM2 forma matas erectas, siendo el hábito un carácter importante para la segregación de estas especies. Sin embargo, para evitar confusiones es necesario tener en cuenta la existencia de parches mixtos. En éstos ambos morfos se encuentran mezclados y anastomosados, formando cojines con una porción postrada y una porción erecta. Sin importar esta situación, las ramas de la porción postradas corresponden con los caracteres descritos para el GM1 y las de la porción erecta con aquellos del GM2.

Por el contrario, los caracteres cuantitativos mostraron una gran variación en ambos grupos y no permitieron su segregación mediante los análisis de agrupamiento. Aunque se

encontró diferencia significativa entre ambas especies en el grosor mínimo del parche ( $z = -2.055$ ,  $p < 0.05$ ), la longitud de las ramas ( $z = -8.400$ ,  $p < 0.05$ ), el diámetro máximo y mínimo de la porción central de las ramas ( $z = -2.655$ ,  $p < 0.05$  y  $z = -2.940$ ,  $p < 0.05$ , respectivamente), el diámetro de la zona medular ( $z = -3.739$ ,  $p < 0.05$ ), el grosor de la zona cortical ( $z = -2.484$ ,  $p < 0.05$ ), el diámetro de la célula central ( $z = -2.022$ ,  $p < 0.05$ ), el diámetro de las células subcorticales grandes ( $z = -2.849$ ,  $p < 0.05$ ) y chicas ( $z = -3.214$ ,  $p < 0.05$ ), el diámetro de las células corticales ( $z = -2.190$ ,  $p < 0.05$ ), el número de divisiones del eje principal ( $z = -6.005$ ,  $p < 0.05$ ), el número de ramas laterales ( $z = -4.470$ ,  $p < 0.05$ ), el número de râmulas y espinas ( $z = -4.190$ ,  $p < 0.05$ ) y el número de puntas divididas ( $z = -7.556$ ,  $p < 0.05$ ), los intervalos de variación de estos caracteres se sobrepone como se observa en las descripciones de los grupos morfológicos (Tabla 9).

La amplia variación de estos caracteres morfoanatómicos cuantitativos en ambos morfos les resta valor ya que no permiten la segregación de grupos. Esta amplia variación puede ser resultado de la variación en las condiciones microambientales, ya que se encontraron algunas correlaciones significativas entre los datos morfométricos y los ambientales a nivel de punto de muestreo. Por ejemplo, se encontró correlación entre la temperatura y el diámetro de la célula central, el diámetro células medulares grandes y chicas y el número de células centrales. El número de râmulas y espinas varió en función de la luz. Con respecto al porcentaje de desgaste debido al movimiento de agua se encontró correlación con el grosor mínimo y máximo del parche, el diámetro de la zona medular, el grosor de la zona subcortical, el grosor de la zona cortical, el diámetro de la célula central, el diámetro de célula subcortical, el diámetro de la célula cortical, el número de ramas laterales y el número de células centrales. Otra posibilidad como sugiere Mshigeni (1978), es que la amplia variación en estos caracteres sea resultado de diferencias en edad, es decir, debido al proceso de morfogénesis.

Por otro lado, los datos morfológicos de las estructuras reproductivas se analizaron por separado debido a que no en todos los casos estuvieron presentes. En la época de lluvias sólo se observaron tetraesporangios en el GM2. Sin embargo, en secas los tetraesporangios se encontraron en ambos morfos tanto en parches simples como en ramas de parches mixtos indicando que la ausencia de estructuras reproductivas de este tipo varía en función de la estacionalidad para el GM1, como es común en otras especies de *Hypnea*. Por ejemplo, en *H.*

*charoides* la presencia de individuos tetraesporicos se ha relacionado con la estacionalidad, en específico con la temperatura del mar que parece inducir el desarrollo de estas estructuras (Kong & Ang, 2004).

En relación con la forma y posición de los nematecios tetraesporangiales no se observó diferencia entre los morfos. En algunos casos los nematecios se encuentran en las rámulas rodeándolas parcial o totalmente y en otros sobre el eje principal. Ambos tipos fueron encontrados tanto en el GM1 como en el GM2. Además se encontró diferencia significativa ( $z = -6.021$ ,  $p < 0.05$ ) en el tamaño de los tetraesporangios (largo y ancho) entre ambos morfos. Por otro lado, sólo en el GM2 se observaron cistocarpos en la época de secas. Estas estructuras no se encontraron en el GM1 en ninguna de las dos épocas de muestreo por lo que las estructuras no pudieron ser comparadas.

### **Identidad taxonómica de los grupos morfológicos**

A pesar de la gran variabilidad cuantificada y descrita de los ejemplares colectados, se pudieron definir dos grupos morfológicos diferentes entre sí. Existen diferentes posibilidades para explicar la existencia de estos dos grupos, por ejemplo:

- Que los grupos sean ecotipos de la misma especie, es decir, variación intraespecífica debida a plasticidad fenotípica. En cuyo caso podría decirse que al encontrar diferentes morfologías asociadas a diferentes ambientes, tales diferencias sean resultado de las presiones ambientales generando la expresión de formas distintas.
- Que se trate de fases alternantes heteromórficas, en donde uno de los morfos correspondería a la fase gametofítica y la otra a la esporofítica.
- Que los grupos encontrados se deban a variación morfológica interespecífica, es decir, que se trate de dos especies involucradas.

A pesar de la existencia de estas posibilidades, la integración de la información obtenida señala que muy probablemente se trata de dos especies involucradas cuya variación

intraespecífica es amplia al igual que sus rangos de distribución. Las especies en cuestión corresponderían a *Hypnea pannosa* para el GM1 e *H. spinella* para el GM2. Al revisar las características de los dos grupos morfológicos aquí descritos se observa coincidencia de caracteres con las descripciones reportadas de las especies mencionadas. A continuación se presentan los argumentos a favor.

En primer lugar, en los análisis de agrupamiento y de distribución de los morfos se observa que ambos grupos se encuentran, en diferentes proporciones, en los tres sitios de estudio incluso mezclados y anastomosados en parches mixtos o bien creciendo lado a lado. Lo anterior demuestra que los dos grupos presentaron una morfología diferente a pesar de encontrarse en condiciones ambientales semejantes, sugiriendo una base genética para el polimorfismo y no una ambiental. A su vez cada grupo morfológico es capaz de mantener su morfología (en relación con sus atributos cualitativos) en diferentes condiciones ambientales, descartando nuevamente que la variación **entre** ellos sea intraespecífica y se deba a plasticidad. La variación entre ambos grupos se debe entonces a variación interespecífica y se trata por lo tanto de dos especies diferentes.

Segundo, se encontraron nematecios tetraesporangiales en ambos morfos, incluso en los parches mixtos tanto en las ramas del GM1 como en las del GM2. Esto refuerza el hecho de que se trata de especies distintas, cada una con sus propias estructuras reproductivas y cuyo tamaño es diferente en ambas especies. El largo y ancho de los tetraesporangios del GM1 es menor que para el GM2. Anteriormente se había sugerido la importancia de evaluar si el tamaño de los tetraesporangios podría ser considerado un carácter de importancia taxonómica en *Hypnea* (Mshigeni, 1978). En función de los resultados obtenidos, el tamaño de los tetraesporangios es un carácter taxonómicamente importante que permite la separación entre *H. pannosa* e *H. spinella*. Debido a esto es posible ratificar que la variación en la morfología no se debe a fases alternantes heteromórficas.

Por otro lado, los cistocarpos fueron observados sólo en el GM2. En el GM1 no se observaron estas estructuras y en las descripciones de *Hypnea pannosa* consultadas se menciona que los cistocarpos no han sido observados ni descritos. Diversos estudios han mostrado diferencias en la proporción de las fases, por ejemplo diferencias en el radio gametofitos:esporofitos. En algunas especies como *Chondrus crispus* Stackhouse éste ha

mostrado una igual proporción de fases (Lazo *et al.* 1989), mientras que en otros casos se ha observado dominancia del carposporofito como en *Gigartina skottsbergii* Setchell & N.L.Gardner (Piriz, 1996) o bien dominancia del gametofito como en *Mazzaella cornucopiae* (Postels & Ruprecht) Hommersand (Scrosati, 1998). Sin embargo, la rareza de la fase gametofítica y la predominancia de la tetraesporofítica ha sido un fenómeno bien documentado en diversas algas rojas (Vásquez *et al.* 1998), como es el caso de *Hypnea musciformis*, en Brazil, cuyos gametofitos femeninos han sido observados raramente y los masculinos nunca se han observado (Schenkman, 1989; Reis & Yoneshigue-Valentin, 2000). En otras especies de *Hypnea* como son *H. nidifica* e *H. cenomyce* los tetraesporofitos los la única fase que se ha encontrado (Mshigeni & Chapman, 1994).

La ausencia de cistocarpos en *Hypnea pannosa* puede explicarse por diversas teorías. Por un lado, se ha sugerido que los gametofitos pueden tener un periodo de vida extremadamente corto debido a lo cual sea difícil detectarlos en campo, o bien podría deberse a que las tetraesporas tienen una probabilidad de sobrevivencia extremadamente baja y las poblaciones se mantienen mediante propagación vegetativa como fragmentación (Reis & Yoneshigue-Valentin, 2000; Kong & Ang, 2004). Por otro lado, se ha sugerido una reducción en el ciclo de alternancia de tres generaciones como es común en Rhodophyta (Mshigeni & Chapman, 1994). Se sabe que en muchas especies el fenómeno de la reproducción sexual está reducido debido a los altos costos cuyas poblaciones pueden mantenerse de forma viable sólo mediante reproducción asexual. En cuyo caso, la formación de las tetraesporas en el tetraesporangio no implica la meiosis. Esto ha sido observado en otras especies, por ejemplo en *Lithophyllum corallinae* en donde sólo se han observado organismos tetraesporangiales y se ha reportado que algunos esporangios producen 4 esporas meióticas mientras que otros producen dos por división mitótica (Dixon, 1973). Debido a que como se mencionó en *H. pannosa* sólo se han observado estructuras tetraesporangiales, sería necesario evaluar si las esporas observadas en los tetraesporangios de esta especie son de origen meiótico o mitótico.

El origen de la confusión entre *Hypnea pannosa* e *H. spinella* puede deberse a la gran variabilidad morfológica exhibida por *H. pannosa*. Dicha variabilidad ha llevado a la confusión con otras especies cuyo hábito de crecimiento es similar. Incluso se ha llegado a la descripción de una nueva especie *H. caespitosa* a partir de la revisión cuidadosa de la amplia distribución de *H.*

*pannosa* (Geraldino *et al.*, 2010). Por otro lado, la existencia de parches mixtos donde las ramas de *H. pannosa* y *H. spinella* se encuentran mezcladas y anastomosadas ha sido probablemente otra fuente de confusión importante. El único reporte encontrado sobre éste fenómeno es el de Mshigeni (1978) que señala que *H. spinella* puede crecer como epífita sobre *H. pannosa*, sin embargo, es necesario evaluar el tipo de interacción entre estas especies en los parches mixtos aquí encontrados.

Al evaluar la variación morfológica de ambas especies estudiadas se encontraron caracteres que se superponen y que son altamente variables, sin embargo, también hay caracteres que **en conjunto** permiten separar a estas especies, es decir que poseen un valor taxonómico real. Los caracteres cualitativos de importancia taxonómica que permiten diferenciar a *Hypnea pannosa* de *H. spinella* son la forma del parche (tomando en cuenta su interacción con la otra especie al formar parches mixtos), la forma de las ramas, la forma de los ápices, coloración, ramificación y el tipo de células pericentrales.

Al comparar con las descripciones de las especies se encontraron algunas coincidencias a partir de estos caracteres cualitativos. Chiang (1977) señala que en las costas asiáticas las ramas de *Hypnea pannosa* son color rojo verde mientras que las de *H. spinella* son rojo violeta. En esta zona de Zihuatanejo, Gro se encontró que el color predominante de *H. pannosa* es el rojo intenso y el de *H. spinella* el púrpura o violeta. Por otro lado, el mismo autor menciona que las rámulas son gruesas y divaricadas en *H. pannosa* y esbeltas estrechándose hacia el ápice en *H. spinella*, lo que coincide con los datos aquí obtenidos en donde hay una predominancia de ápices divididos en *H. pannosa* que dan aspecto estrellado y enteros agudos en *H. spinella*. Aunque los de la primera pueden ser ápices divididos gruesos o divididos delgados. Esto demuestra que tanto la coloración como la forma del ápice pueden ser estables a pesar de la variación ambiental y geográfica, aunque es necesario evaluarlos más extensamente.

En el caso de la coloración también se ha mencionado que los ejemplares de *Hypnea pannosa* en ambientes intermareales expuestos a insolación intensa presentan un color amarillento y en zonas con poca luz un color oscuro (Mshigeni & Chapman, 1994). Sin embargo, en éste estudio se encontró que los ejemplares de la zona protegida donde hay altos

valores de intensidad luminosa muestran coloración rojo intenso a vino al igual que en los sitios donde ésta es menor.

Los caracteres cuantitativos presentaron intervalos de variación grandes, sobreponiéndose en muchos casos entre las especies, por lo que se considera que éstos no poseen valor taxonómico ya que algunos de ellos pueden estar influidos por las condiciones ambientales como se mencionó anteriormente. En otras especies de *Hypnea* se ha mostrado también la variación de caracteres cuantitativos en función del ambiente, por ejemplo, el tamaño de las ramas de *H. musciformis* es mayor en ambientes protegidos a la acción del oleaje que en ambientes expuestos a este factor (Mshigeni & Chapman, 1994). En el caso de *H. pannosa* e *H. spinella* no pueden ser diferenciadas basándose en la longitud de las ramas y el grosor del parche como se ha sugerido anteriormente por diferentes autores (Tabla 5). Además, Mshigeni (1978) sugiere que *Hypnea spinella* podría ser una forma joven de *H. pannosa*, sin embargo, dada la amplia variación encontrada en la talla de ambas especies, tanto en las ramas como en el grosor del parche, es posible rechazar esta idea.

Como se mencionó anteriormente, otra posible fuente de confusión son los parches mixtos ya que las ramas erectas de *Hypnea spinella* se han descrito como las estructuras reproductivas de tipo tetraesporangial de *H. pannosa* (Abbott, 1999). Sin embargo, en el presente estudio fue posible observar tetraesporangios en ambas especies e identificar que las correspondientes a *H. pannosa* se presentan en ramas postradas cuya morfología es igual a la de sus ramas vegetativas y que en *H. spinella* las ramas tetraesporangiales son erectas y sólo muestran diferencia en la cantidad de rámulas que es mucho mayor en las ramas fértiles que en las vegetativas. Además se encontró diferencia en el tamaño de los tetraesporangios, siendo más pequeños en *H. pannosa* cuyo intervalo en el largo de los mismos va de 28.4-50.4  $\mu\text{m}$  que en *H. spinella* que va de 34-67 $\mu\text{m}$ .

### **Distribución ambiental de las especies**

Con respecto a la distribución de las especies en las zonas de estudio, se observa que si bien ambas pueden encontrarse en los tres sitios, hay una marcada diferencia en su distribución dentro de los sitios.

Los parches simples de *Hypnea pannosa* se distribuyeron predominantemente en la cara interna de la escollera (sitio protegido y semiprotegido). Los patrones generales de luz y temperatura indican que en esta zona se observan los mayores valores (Tabla 10, Fig. 14). Con respecto al movimiento de agua, mientras que el sitio protegido muestra los valores más bajos de porcentaje de desgaste, el sitio semiprotegido presentó los valores más altos. En ambos se observó un efecto de oleaje de barrido. Esto sugiere que *H. pannosa* puede encontrarse en sitios con diferente grado de exposición al oleaje (desde bajo hasta alto) mostrando que es una especie con intervalos de tolerancia amplios a éste factor. Otros estudios han mostrado que *H. pannosa* es una especie tolerante que puede encontrarse en condiciones ambientales extremadamente variables (Mshigeni & Chapman, 1994; Candelaria, 1985), lo que probablemente es causa de la amplia variación morfológica reportada.

Por otro lado, los parches simples de *Hypnea spinella* se encontraron en mayor porcentaje en la cara externa de la escollera (sitio expuesto). Aquí se presentan los menores valores de luz y temperatura. En otros estudios se ha mostrado que esta especie es sensible a los altos valores de irradiancia, ya que pueden reducir su tasa de crecimiento en ambientes intermareales (Poll *et al.*, 2003). El porcentaje de desgaste en esta zona fue moderado (48.23%), sin embargo fue donde se perdieron la mayor cantidad de esferas debido a que el oleaje golpea de frente varios de los puntos de muestreo de este sitio.

A pesar de que ambas especies se distribuyeron predominantemente en una de las zonas, éstas pueden encontrarse en los tres sitios de estudio, lo que sugiere su alta tolerancia a diferentes condiciones de luz, temperatura y movimiento de agua.

A nivel de microambiente se observaron amplias variaciones con respecto a la luz y la temperatura de un punto de muestreo a otro. Los intervalos de variación de luz y temperatura que soportan estas especies son amplios. La amplia variabilidad intraespecífica en los caracteres morfológicos cuantitativos de estas especies puede ser resultado de las condiciones microambientales particulares en que se desarrollan.

Al comparar el porcentaje del número de parches por grupo morfológico en cada sitio de estudio, se observa que los parches mixtos permiten que *Hypnea spinella* aumente su presencia

en las zonas donde se presentaba escasamente cuando se encuentra sola en parches simples monoespecíficos. Algunos estudios han sugerido que la interacción entre algas con diferentes morfologías que forman céspedes resulta en un beneficio para las especies involucradas, amortiguando es estrés físico por desecación o golpeo del oleaje y permitiendo su coexistencia (Airoldi, 2001; Bertness & Leonard, 1997). Sería necesario continuar con el estudio de esta interacción entre *Hypnea pannosa* e *H. spinella* para evaluar sus consecuencias ecológicas, genéticas y morfogenéticas.

## CONCLUSIÓN

A pesar de la gran variabilidad morfológica reportada para *Hypnea pannosa* y la sobreposición de caracteres con *H. spinella* en el Pacífico Tropical Mexicano, los caracteres morfoanatómicos evaluados en el presente estudio permitieron la separación de estas dos especies. Los caracteres cuantitativos mostraron amplios rangos de variación en ambas especies y se sobrepone, por lo que no se consideran caracteres de importancia taxonómica. El único carácter cuantitativo que mostró diferencias entre especies fue el tamaño de los tetraesporangios. Por otro lado, los caracteres cualitativos evaluados como la forma del parche, forma de las ramas, forma de los ápices, tipo de ramificación y coloración permitieron la discriminación entre especies y se consideran taxonómicamente importantes.

La distribución de las especies fue diferente en los sitios de estudio, si bien ambas fueron encontradas en los tres sitios de estudio, las proporciones en las que se encontraron fueron marcadamente distintas. Mientras *Hypnea pannosa* predominó en la zona interna de la Escollera donde se presentan los valores mayores de luz y temperatura y diferentes condiciones de oleaje, *H. spinella* predominó en la cara externa con valores de luz y temperatura más bajos y efecto moderado del oleaje. El presente estudio permitió identificar que si bien las especies tienen preferencias por ciertas condiciones ambientales, ambas presentan rangos de tolerancia amplios a diferentes factores ambientales de luz, temperatura y movimiento de agua.

La existencia de parches mixtos donde coexisten ambas especies mezcladas y anastomosadas parece ser un fenómeno que permite aumentar la presencia de *Hypnea spinella* en los sitios donde su presencia era escasa en forma de parches monoespecíficos.

## **PERSPECTIVAS**

A partir de este estudio es posible detectar varias líneas de investigación que pueden ser abordadas. Por una parte, resulta necesario realizar estudios moleculares que permitan conocer la identidad genética de estos morfos y ratificar que se trata de especies diferentes. Así mismo sería interesante analizar el proceso de morfogénesis en *Hypnea pannosa* e *H. spinella*, ya que no hay información al respecto. La evaluación de dicho proceso podría ser abordada a través de cultivos y permitiría evaluar la relación entre la variación en los caracteres morfológicos y el estado de desarrollo de los organismos, lo que no fue tomado en cuenta en el presente estudio debido a la dificultad de determinarlo en campo y de la carencia de este tipo de información.

Otro punto sería evaluar el tipo de esporas tetraesporangiales que se presentan en *Hypnea pannosa* para conocer si son de origen meiótico o mitótico y saber si es posible explicar de esta manera la ausencia de estructuras de tipo sexual en esta especie.

Finalmente, en función de lo encontrado en el presente trabajo resulta muy importante evaluar la interacción entre las especies *Hypnea pannosa* e *H. spinella* para conocer el desarrollo, funcionamiento y consecuencias ecológicas de este sistema biológico en el que ambas especies se encuentran mezcladas.

## **Bibliografía**

Abbott, I.A. (1999). **Marine red algae of the Hawaiian Islands**. Bishop Museum Press. Hawaii. 477 pp.

Abbott, I.A. & Hollenberg, G.J. (1976). **Marine algae of California**. Stanford University Press. California

Agardh, J.G. (1847). **Nya alger från Mexico**. Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-Adademiens Förhandlingar, Stockholm 4: 5-17

Agardh, J.G. (1852). **Species Genera et Ordines Algarum**, Vol. 2. G. W. Gleerup, Lund, Sweden, pp. 701–86

Airoldi, L. (2001). Distribution and morphological variation of low-shore algal turfs. **Mar. Biol.** 138: 1233-1239

Bertness, M.D. & Leonard, G.H. (1997). The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats. **Ecology**. 78: 1976-1989

Boergesen, F. (1920). The marine algae of the Danish West Indies. Vol.II Rhodophyceae. Part. 6. **Dansk Bot. Ark.** 3: 359-504

Candelaria, C. (1985). **Caracterización de la ficoflora de la localidad de Puerto Escondido, Guerrero**. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.

Castaneda-Fernández de Lara, V. Reyes-Bonilla, H. & Serviere-Zaragoza, E. (2010). A tropical assemblage of benthic macroalgae on rocky reefs in a temperate zone on the western Baja California peninsula, Mexico. **Bot. Mar.** 53(3): 195-203.

Chiang, Y.M. (1997). Species of *Hypnea* Lamouroux (Gigartinales, Rhodophyta) from Taiwan. *In*: Abbott, I.A. (Eds.) **Taxonomy of Economic Seaweeds**. Vol.6, pp. 163-177. La Jolla, California: California Sea Grant College System.

Clark, W.C. (1976). The environment and the genotype in polymorphism. **Zool. J. Linn. Soc.** 58: 255–262

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. (1961). Marine red algae of Pacific Mexico. Part 4. Gigartinales. **Pacific Naturalist** 2: 191-343, 63 plates

Dixon, P.S. (1970). A critique of the taxonomy of marine algae. **Ann. N.Y. Acad. Sci.** 175: 617–622

Dixon, P. (1973). **Biology of the Rhodophyta**. Otto Koeltz Science Publishers. Gran Bretaña

Dreckman, K.M. (1987). **Algas marinas bénticas de Playa San Telmo, Michoacán, México**. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México

Dudgeon, S. Kübler, J. Vadas, R. & Davison, I. (1995). Physiological responses to environmental variation in intertidal red algae: does thallus morphology matter? **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 117: 193-206

Flores-Pedroche, F. (1978). **Estudio florístico preliminary de las macroalgas mesolitorales de las costas de la región de Chamela, Jalisco**. Tesis profesional. Facultad de ciencias. UNAM. 110 pp.

Fowler-Walker, M. Wernberg, T. & Connell, S. (2006). Differences in kelp morphology between wave sheltered and exposed localities: morphologically plastic or fixed traits?. **Mar. Biol.** 148: 755-767

García, E. (1973). **Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)** Inst. Geogr. Univ. Nal. Autón. México. 264 p.

Garbary, D. (1979). The effects of temperature on the growth and morphology of some *Audoniella* spp. (Acrochaetiaceae, Rhodophyta). **Bot. Mar.** 22: 493-498

Geraldino, P.J. Riosmena-Rodríguez, R. Liao, L.M. & Boo, S.M. (2010). Phylogenetic relationships within the genus *Hypnea* (Gigartinales, Rhodophyta), with a description of *H. caespitosa* sp nov. **J. Phycol.** 46: 336-345

Gotelli, N. & Ellison, A. (2004). **A primer of ecological statistics**. Sinauer Associates. USA

Guiry, M.D. & Guiry, G.M. (2011). **AlgaeBase**. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 15 March 2011.

John, D.M. & Maggs, C.A. (1997). Species problems in eukaryotic algae: a modern perspective. *In*: Claridge, M.F. Dawah, H.A. & Wilson, M.R. (Eds.) **Species, the units of biodiversity**. Chapmanm & Hall. London. 439 pp.

Koehl, M. (1996). Does morphology matter?. **Ann. Rev. Ecol and System.** 27: 501-542

Koehl, M. & Wainwright, S. (1985). Biomechanics. Pp. 292-313. *In*: Littler, M. & Littler, D. (Eds.). **Handbook of phycological methods. Ecological field methods: Macroalgae**. Cambridge University Press.

Kong, C.S.L. & Ang, P.O. (2004). Seasonal occurrence and reproduction of *Hypnea charoides* (Rhodophyta) in Tung Ping Chau, N.T., Hong Kong SAR, China. **Hydrobiologia.** 512: 63-78

Lamouroux, J.V.F. (1813). **Essai sur les genres de la famille des Thalassiophytes non articulées**. pp. 1-84, 7 Plates. Paris: C. Dufour

Lankford, R. (1974). Descripción general de la zona costera de Guerrero y Michoacán, Subprograma de Geología. *In*: **Informe final 1ra etapa programa uso de la zona costera de Michoacán y Guerrero**. Convenio Comisión del Río Balsas, S.R.H. y Centro de Cienc. del Mar y Limnol. UNAM. Contrato de estudios No. OC-E-0373, 42 p., 12 figs.

Lazo, M. L. Greenwell, M. & McLachlan, J. (1989). Population structure of *Chondrus crispus* Stackhouse (Gigartinales, Rhodophyta) along the coast of Prince Edward Island, Canada: distribution of gametophytic and sporophytic fronds. **J. exp. mar. Biol. Ecol.** 126: 45–48

León-Tejera, H. (1986). **Ficoflora de las pozas de marea de la costa de Oaxaca: Una proposición metodológica.** Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM

Lewmanomont, K. (1997). Species of *Hypnea* from Thailand. In: Abbott, I.A. (Ed.) **Taxonomy of Economic Seaweeds.** Vol.6, pp. 179-191. La Jolla, California: California Sea Grant College System

Littler, D.S. & Littler, M.M. (1992). Systematics of *Avrainvillea* (Bryopsidiales, Chlorophyta) in the tropical western Atlantic. **Phycologia** 31: 375-418.

Littler, D.S. & Littler, M.M. (2000). **Caribbean reef plants. An identification guide to the reef plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of Mexico.** pp. 1-542. Washington: Offshore Graphics

Littler, D.S. & Littler, M.M. (2003). **South Pacific Reef Plants. A diver's guide to the plant life of the South Pacific Coral Reefs.** pp. 1-331. Washington, DC: OffShore Graphics, Inc

Llorente, J. & Michán, L. (2000). El concepto de especie e implicaciones para el desarrollo de inventarios y estimaciones en biodiversidad. Memorias RIBES. In: Martín-Piera, F. Morrone, J.J. & Melic, A. (Eds.). **Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: Pribes-2000.** Monografías tercer milenio vol. 1, Zaragoza pp. 87-96

López-Gómez, N.A. (1993). **Caracterización de la ficoflora sublitoral de Acapulco y Zihuatanejo, Guerrero.** Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. 89 pp.

López-Gómez, N.A. (2001). **Variabilidad fenotípica e implicaciones taxonómicas en especies de algas submareales de Playa La Ropa, Zihuatanejo, Gro.** Tesis doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

Lüning, K. (1990). **Seaweeds. Their environment, biogeography and ecophysiology.** Jhon Wiley & Sons, Inc. EUA. 527 pp.

Magalhaes, L.A. (2006). **El género *Hypnea* (Rhodophyta) en las costas del Océano Atlántico.** Tesis Doctoral, Facultad de Biología, Universidad Complutense, Madrid.

Mallet, J. (2007). Species, concepts of. *In*: Levin, S.A. (ed.) **Encyclopedia of Biodiversity.** Elsevier. Oxford.

Martinell-Benito, L. (1986) **Estudio ecológico de las algas de las desembocaduras de Michoacán.** Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM

Massardo, F. & Anderson, G. (2001). Nominación y clasificación de los seres vivos. *In*: Primack, R. Rozzi, R. Feinsinger, P. Dirzo, R. & Massardo, F. (Eds.) **Fundamentos de conservación biológica, perspectivas latinoamericanas.** Fondo de Cultura económica. México. 797 pp.

Masuda, M., Yamagishi, Y., Chiang, Y.M., Lewmanomont, K. & Xia, B.M. (1997). Overview of *Hypnea* (Rhodophyta, Hypneaceae). *In*: Abbott, I.A. (Eds.) **Taxonomy of Economic Seaweeds.** Vol.6, pp. 127-133. La Jolla, California: California Sea Grant College System.

Mshigeni, K. E. (1978). The biology and ecology of benthic marine algae with special reference to *Hypnea* (Rhodophyta, Gigartinales). A review of the literature. **Bibl. Phycol.** 37:1–168.

Mshigeni, K. E. & Chapman, D. J. (1994). *Hypnea* (Gigartinales, Rhodophyta). *In*: Akatsuka, I. (Eds.) **Biology of Economic Algae.** SPB Academic Publishing, The Hague, the Netherlands, pp. 245–81.

Necchi Jr, O. & Zucchi, M.R. (1995). Systematics and distribution of freshwater *Audouinella* (Acrochaetiaceae, Rhodophyta) in Brazil. **Eur. J. of Phycol.** 30(3): 209 -218

Perreta, M.G. & Vegetti, A.C. (2005). Patrones estructurales en las plantas vasculares: una revisión. **Gayana Bot.** 62(1): 9-19

Piriz, M. L. (1996). Phenology of a *Gigartina skottsbergii* Setchell et Gardner population in Chubut Province (Argentina). **Bot. Mar.** 39: 311–316.

Poll van de, H. Bischof, K. Buma, A.G.J. & Breeman, A.M. (2003). Habitat related variation in UV tolerance of tropical marine red macrophytes is not temperature dependent. **Physiologia plantarum.** 118: 74-83

Reis, R. P. & Yoneshigue-Valentin, Y. (2000). Phenology of *Hypnea musciformis* (Wulfen) Lamouroux (Rhodophyta, Gigartinales) in Three Populations from Rio de Janeiro State, Brazil. **Bot. Mar.** 43: 299-304

Schenkman, R.P.F. (1989). *Hypnea musciformis* (Rhodophyta): ecological influence on growth. **J. Phycol.** 25: 192-196

Schneider, C.W. & Searles, R.B. (1991). **Seaweeds of the southeastern United States. Cape Hatteras to Cape Canaveral.** Duke University Press. Londres. 553 pp.

Scrosati, R. (1998). Population structure and dynamics of the clonal alga *Mazzaella cornucopiae* (Rhodophyta, Gigartinaceae) from Barkley Sound, Pacific Coast of Canada. **Bot. Mar.** 41: 483–493

Setchell, W.A. & Gardner, N.L. (1924). New marine algae from the Gulf of California. **Proceeding of the California Academy of Science**, Series 4 12: 695-949

Silva, P.C., Basson, P.W. & Moe, R.L. (1996). **Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean.** University of California Publications in Botany 79: 1-1259.

South, G.R. & Skelton, P.A. (2003). Catalogue of the marine benthic macroalgae of the Fiji Islands, South Pacific. **Aust. Syst. Bot.** 16: 699-758.

South, G.R. & Skelton, P.A. (2007). The benthic marine algae of the Samoan Archipelago, South Pacific, with emphasis on the Apia District. **Nova Hedwigia, Beih.** 132: 1-350

Sprung, J. (2002). **Algae, a problem solver guide.** Ricordea Publishing. EUA

Stewart, H.L. (2006). Morphological variation and phenotypic plasticity of buoyancy in the macroalga *Turbinaria ornata* across a barrier reef. **Mar. Biol.** 149:721-730

Taylor, W.R. (1928). The marine algae of Florida with special reference to the Dry Tortugas. **Publications of the Carnegie Institution of Washington** 379: [i-] v, [1]- 219

Taylor, W.R. (1945). **Pacific marine algae of the Allan Hancock Expeditions to the Galapagos Islands.** Allan Hancock Pacific Expeditions 12: i-iv, 1-528, 3 figs, 100 pls.

Taylor, W.R. (1960). **Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas.** pp. xi + 870, 14 figs, 80 plates. Ann Arbor: The University of Michigan Press

Thimijan, R.W. & Heins, R.D. (1983). Photometric, radiometric and quantum light units of measure: a review of procedures for interconversion. **Hortscience.** 18(6): 818:821

Treviño, M.L. (1986). **Estudio florístico del ambiente escollera en la zona costera de Lázaro, Michoacán.** Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM

Vásquez, J.A. Vega, A. Matsuhira, B. & Faúndez, C. (1998). Biomass, reproductive phenology and chemical characterization of soluble polysaccharides from *Rhodymenia howeana* Dawson, (Rhodymeniaceae, Rhodymeniales) in Northern Chile. **Bot. Mar.** 41: 235–242.

Womersley, H.B.S. & Bailey, A. (1970). Marine algae of the Solomon Islands. **Phil. Trans. R. Soc. B.** 259: 257-352.

Yamagishi, Y. & Masuda, M. (1997). Species of *Hypnea* from Japan. *In*: Abbott, I.A. (Ed.) **Taxonomy of Economic Seaweeds**. Vol.6, pp. 135-162. La Jolla, California: California Sea Grant College Syst