

UNIVERSIDAD AUTONOMA METROPOLITANA

UNIDAD IZTAPALAPA

División de Ciencias Biológicas y de la Salud



Casa abierta al tiempo

Flora Monográfica de los géneros *Gracilaria* Greville e *Hydropuntia* Montagne (Gracilariaceae, Rhodophyta) en las costas mexicanas del Golfo de México y Caribe mexicano

T E S I S

Que para obtener el grado de
Doctor en Ciencias Biológicas

P R E S E N T A

M. en C. Kurt Martin Dreckmann Estay

Comité tutorial:

Tutor: Dr. Abel Sentfies Granados

Asesor: Dr. Francisco F. Pedroche

Asesor: Dra. Dení Claudia Rodríguez Vargas

México, D.F. Septiembre 2009

"El Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Posgrados de Excelencia del CONACyT y además cuenta con apoyo del mismo Consejo, con el convenio PFP-20-93"

El jurado designado por las Divisiones de Ciencias Biológicas y de la Salud
de las Unidades Cuajimalpa, Iztapalapa y Xochimilco
aprobó la tesis que presentó

Kurt Martin Dreckmann Estay

El día 17 de septiembre del año de 2009

Jurado:

Tutor: **Dr. Abel Sentíes Granados**

Asesor: **Dr. Francisco Flores Pedroche**

Asesor: **Dra. Dení Claudia Rodríguez Vargas**

Sinodal: **Dra. Alejandrina G. Avila Ortíz**

Sinodal: **Dra. Hilda León Tejera**

CONTENIDO

RESUMEN

ABSTRACT

1. INTRODUCCION

- 1.1. Delimitación y naturaleza del trabajo
- 1.2. La familia Gracilariaceae
- 1.3. Historia taxonómica de la familia Gracilariaceae

2. ANTECEDENTES

3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

4. HIPOTESIS

5. OBJETIVO GENERAL

6. OBJETIVOS PARTICULARES

7. MATERIAL Y METODO

- 7.1. Trabajo de campo y herbario
- 7.2. Análisis de caracteres
- 7.3. Procedimientos de laboratorio
- 7.4. Area de estudio
- 7.5. Análisis morfológico fenético
- 7.6. Análisis morfológico filogenético
- 7.6.1. Selección de caracteres, grupos interno y externo
- 7.7. Análisis de distribución (Biogeografía histórica)
- 7.7.1. Distribución local
- 7.7.2. Distribución mundial

8. AREA DE ESTUDIO

9. RESULTADOS

9.1. ANALISIS DE CARACTERES

- 9.1.1. Caracteres reproductivos
- 9.1.2. Caracteres externos
- 9.1.3. Caracteres internos
- 9.1.4. Caracteres eco-biogeográficos
- 9.1.5. Caracteres alternativos
- 9.1.6. Lista analítica de caracteres

9.2. FLORA MONOGRAFICA

- 9.2.1. Clave genérica
- 9.2.2. Género *Gracilaria* Greville

CONTENIDO

- 9.2.3. Clave para los subgéneros
- 9.2.4. Subgénero *Verrucosa* nom. nov. prop. (=Subgénero *Gracilaria* Yamamoto)
 - 9.2.4.1. *Gracilaria damaecornis* J. Agardh
- 9.2.5. Subgénero *Textoriella* Yamamoto y clave para las especies
 - 9.2.5.1. *Gracilaria blodgettii* Harvey
 - 9.2.5.2. *Gracilaria cervicornis* (Turner) J. Agardh
 - 9.2.5.3. *Gracilaria mammillaris* (Montagne) M. Howe
 - 9.2.5.4. *Gracilaria tikvahiae* McLachlan
- 9.2.6. Género *Hydropuntia* Montagne y clave para las especies
 - 9.2.6.1 *Hydropuntia caudata* (J. Agardh) Gurgel et Fredericq
 - 9.2.6.2. *Hydropuntia cornea* (J. Agardh) M.J. Wynne
 - 9.2.6.3. *Hydropuntia crassissima* (P. Crouan et H. Crouan in Mazé y Schramm)
M.J. Wynne
 - 9.2.6.4. *Hydropuntia usneoides* (C. Agardh) Gurgel et Fredericq
- 9.3. MATRIZ FENÉTICA Y FENOGRAMAS
- 9.4. CARACTERES, MATRICES Y CLADOGRAMAS
- 9.5. MAPAS DE DISTRIBUCIÓN MUNDIAL
- 10. DISCUSION**
 - 10.1. FENÉTICA
 - 10.2. FILOGENÉTICA
 - 10.3. BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA DE LOS GENEROS *GRACILARIA*
E *HYDROPUNTIA*
 - 10.3.1. Biogeografía del Género *Gracilaria* Greville
 - 10.3.1.1. Biogeografía del subgénero *Verrucosa*
 - 10.3.1.2. Biogeografía del subgénero *Textoriella*
 - 10.3.2. Biogeografía del Género *Hydropuntia* Montagne
- 11. CONCLUSIONES**
- 12. AGRADECIMIENTOS**
- 13. BIBLIOGRAFIA**
- 14. Anexo 1. Artículo derivado de la tesis**
- 15. Anexo 2. Coordenadas de las localidades citadas**

RESUMEN

El motivo del presente estudio fue que, hasta muy recientemente, la identificación de las especies de Gracilariaceae (Rhodophyta) en las costas mexicanas del Golfo de México y Caribe Mexicano se basaba, exclusivamente, en un número reducido de caracteres morfológicos (forma y tamaño de ramas y talos y tipo de ramificación). Esto provocó una aplicación excesiva de nombres y la consecuente confusión taxonómica. De acuerdo a un análisis morfológico, anatómico, reproductivo y biogeográfico detallado (60 caracteres), en lugar de los 30 epítetos específicos, previamente publicados, se reconocen 9 especies distribuidas en dos géneros: *Gracilaria blodgettii* Harvey, *G. cervicornis* (Turner) J. Agardh, *G. damaecornis* J. Agardh, *G. mammillaris* (Montagne) M. Howe, *G. tikvahiae* McLachlan, *Hydropuntia caudata* (J. Agardh) Gurgel et Fredericq, *H. cornea* (J. Agardh) M.J. Wynne, *H. crassissima* (P. Crouan et H. Crouan in Mazé et Schramm) M.J. Wynne e *H. usneoides* (C. Agardh) Gurgel et Fredericq.

La estructura de los conceptáculos espermatangiales y la evidencia biogeográfica, permite dividir el género *Gracilaria* en dos subgéneros: *Textoriella* (*Gracilaria blodgettii*, *G. cervicornis*, *G. mammillaris*, *G. tikvahiae*) y *Verrucosa* (*Gracilaria damaecornis*).

La morfología, anatomía, biología molecular publicada y la evidencia biogeográfica, indican que los géneros *Gracilaria* e *Hydropuntia* son dos taxa evolutiva y taxonómicamente independientes.

ABSTRACT

This study was done because, until recently, the taxonomic identification of Gracilariaceae in the Mexican coasts of the Gulf of Mexico, and Mexican Caribbean was based, almost exclusively, on a very limited number of morphological characters (shape and size of branches, and habit). This gives place to an over utilization of names, and the subsequent taxonomic confusion. Based on a morphological, anatomical, reproductive, and biogeographical detailed analysis (60 characters), instead of the 30 specific names previously reported for the area, here we recognized 9 species distributed among two genera: *Gracilaria blodgettii* Harvey, *G. cervicornis* (Turner) J. Agardh, *G. damaecornis* J. Agardh, *G. mammillaris* (Montagne) M. Howe, *G. tikvahiae* McLachlan, *Hydropuntia caudata* (J. Agardh) Gurgel et Fredericq, *H. cornea* (J. Agardh) M.J. Wynne, *H. crassissima* (P. Crouan et H. Crouan in Mazé et Schramm) M.J. Wynne, and *H. usneoides* (C. Agardh) Gurgel et Fredericq.

Spermatangial anatomy and biogeographical evidence, allows the splitting of *Gracilaria* into two sub genera: *Textoriella* (*Gracilaria blodgettii*, *G. cervicornis*, *G. mammillaris*, *G. tikvahiae*), and *Verrucosa* (*Gracilaria damaecornis*).

Morphology, anatomy, published data on molecular biology, and biogeographic evidence, suggests that genera *Gracilaria* and *Hydropuntia* are evolutionary and taxonomically independent.

1. INTRODUCCION

1.1. Delimitación y naturaleza del trabajo

El estudio de las algas mexicanas está por cumplir 70 años de una importante trayectoria científica. Han sido setenta años de una intensa actividad taxonómica. Los estudios monográficos se empezaron a publicar en la última década del siglo XX. Esto ubica, sin embargo, a la Ficología en un lugar bastante rezagado con respecto al resto de la Botánica nacional.

El conocimiento contemporáneo de la biodiversidad en una región implica, en primer lugar, el estudio taxonómico de sus componentes. Esto es nombrar y clasificar los taxa en un sistema y, luego, analizar las relaciones evolutivas de esos nombres para establecer la máxima correspondencia entre el sistema y las relaciones filogenéticas. La idea es producir un sistema de clasificación que refleje las relaciones evolutivas de los taxa clasificados.

De acuerdo a Davis y Heywood (1963), Pedroche (1981), Stuessy (1990), Maxted (1992), y Winston (1999), para enfrentar el estudio taxonómico de un grupo botánico hay 3 posibles alternativas.

(1). Revisión taxonómica. Implica toda la discusión nomenclatural alrededor del nombre de una especie y su tipo nomenclatural. Desde el momento en que ésta fue nombrada hasta su uso en el discurso de la biodiversidad. Este tipo de investigación involucra el estudio de la historia de un nombre, o taxón. Incluye nuevos arreglos, cambios o transferencias de categoría o posición de algunos o todos los taxa incluidos y normalmente hay descripciones completas para cada categoría y especie.

(2). Monografía. Una monografía estudia la sistemática de un taxón de la manera más completa y detallada posible. Incluye, comunmente, además de descripciones, todo lo que sea conocido de la fisiología, embriología, ecología, paleontología y distribución de un grupo. Además de un resumen de todo lo publicado acerca del

mismo. La monografía de un género, con capítulos introductorios, más descripciones completas y detalladas de todas las especies, bien puede representar el trabajo de toda una vida y, normalmente, son publicados como libros, series o varios volúmenes. Generalmente, aunque no siempre, son mundiales en cobertura geográfica.

(3). Floras y Faunas. En éstas también se proporcionan descripciones completas. Difieren de monografías y revisiones, en que las características se restringen a poblaciones locales y la discusión se limita a una región geográfica particular. Stace (1989) advierte, con justa razón, que las floras (que frecuentemente se limitan a un grupo de plantas dentro de una región) y las monografías sobre un grupo particular pueden ser difíciles de distinguir en algunos casos; la diferencia está en el énfasis. La flora es escrita con el propósito de identificar, o describir, todas las plantas de un grupo particular en determinada región, mientras que la monografía es escrita para sintetizar toda la información acerca del grupo.

Si bien el presente trabajo incorpora una discusión nomenclatural e historia taxonómica del grupo de interés, no es una revisión completa. Sin embargo, reúne la mayoría de los elementos característicos de una monografía y una flora. Por ello entonces, de acuerdo a Pedroche (1981), constituye una Flora Monográfica.

1.2. La familia Gracilariaceae

Los miembros de la familia poseen un talo bien definido en ejes, ramas y un pie de fijación. Los ejes son producidos a partir de una germinación esporica tipo *Dumontia* (Coomans & Hommersand 1990, Guiry 1990); es decir, una vez adherida al sustrato, la espora se divide una o más veces en un plano perpendicular al sustrato y luego se producen divisiones horizontales que producen una masa hemisférica de células dentro de la pared celular original, lo que a su vez, dá lugar a la costra polistromática de la que surgen uno o más ejes erectos (Coomans & Hommersand 1990). Los ejes o ramas del talo pueden (en corte transversal) ser cilíndricos, completamente aplanados, laminares, o presentar la condición intermedia o complanada. La estructura anatómica es pseudoparenquimatosa y con desarrollo

de corteza. La arquitectura es uniaxial; o sea, el crecimiento es a partir de una célula apical (Graham & Wilcox 2000). Se presentan dos tipos de esporas (Guiry 1990): (a) tetrasporas producidas meióticamente (meiosporas) en tetrasporangios cruzados corticales y (b) carposporas producidas mitóticamente en el cistocarpo del carposporofito. El sistema reproductivo femenino es el característico para la subclase Florideophycidae (Pueschell 1990), compuesto de una rama carpogonial de tres células y un tricógino conspicuo, o protricógino, ubicado en el extremo distal de la célula femenina, oogonio, o carpogonio (Hommersand & Fredericq 1990). En los miembros de la familia, el gonimoblasto se forma directamente después de la fertilización del núcleo femenino o carpogonial, sin mediar ni un filamento o célula conectiva, ni una célula auxiliar; es decir, el desarrollo es tipo *Nemalion* (Hommersand y Fredericq 1990). En términos embrionarios, el desarrollo es de tipo somático (Buss 1987); es decir, no hay una línea germinal distintiva. En cambio, tenemos linajes celulares que dan lugar tanto a células somáticas como a células gaméticas.

En la familia se presentan géneros de vida libre (*Curdiea*, *Hydropuntia*, *Gracilaria*, *Gracilariopsis* y *Melanthalia*) y adelfoparásitos (filogenéticamente relacionados al hospedero. *Congracilaria* y *Gracilariophyla*).

La historia de vida, o estrategia reproductiva, característica de la familia Gracilariaceae incluye (Bold & Wynne 1985, South & Whittick 1987, Hawkes 1990, Van Den Hoek *et al.* 1995): singamia oogámica (célula femenina, oogonio o carpogonio sésil y espermacios no flagelados), haplobióntica (dos adultos de vida libre involucrados, un gametofito y un tetraesporofito), haplodiploide (el gametofito es n y el tetraesporofito es $2n$), cariológicamente trigénica o trifásica (un haploide –gametofito- y dos diploides –tetrasporofito y carposporofito- Tipo *Polysiphonia*), isomórfica (ambos adultos de vida libre son similares en forma), con meiosis esporica (en el tetrasporangio del tetrasporofito) y distribución sexual dioica (plantas femeninas y masculinas separadas). La fertilización es interna o *in situ* (“brooding-type”); es decir, como en el reino Plantae, la célula masculina (espermacio) fertiliza una célula femenina sésil (oogonio), a diferencia de la fertilización difusa, o externa

("broadcasting-type"), en la que ambas células germinales son planctónicas, característica de Chlorophyta y Phaeophyta (Santelices, 2002). Los miembros de la familia son autoreplicantes o clonales (Santelices & Varela, 1993). Asimismo, el crecimiento es de tipo modular (Harper, 1985, Jackson *et al.* 1985).

1.3. Historia taxonómica de la familia Gracilariaceae

La familia Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta. Véase Ragan, 1998 y Ragan & Gutell, 1995, para una revisión de la historia taxonómica de las algas en general y de Rhodophyta en particular) fué establecida, usando el epíteto 'Gracilariaceae', por Nägeli (1847) y redefinida por Kylin (1932: 57). Así, en su obra clásica, Kylin (1956), propone ocho géneros para la familia Gracilariaceae: 1) *Gracilaria* Greville (1830, incluyendo a *Cordylecladia* J. Agardh, 1852), *Coralloopsis* Greville (1830, incluyendo a *Hydropuntia* Montagne, 1842), 3) *Melanthalia* Montagne (1843), 4) *Tyleiophora* J. Agardh (1890, como *Tylothus* J. Agardh, 1876; véase Liao & Hommersand, 2003), 5) *Curdiea* Harvey (1855b, incluyendo *Sarcocladia* Harvey 1855a), 6) *Gelidiopsis* Schmitz (1895), 7) *Ceratodictyon* Zanardini (1878) y 8) *Gracilariophyla* Setchell et Gardner in Wilson (1910).

Harald Kylin falleció en 1949, el mismo año en que Dawson (1949) propuso el género *Gracilariopsis* para reunir a un grupo de especies de *Gracilaria* caracterizado por la ausencia de células tubulares nutricias o conectivas en el cistocarpo. Por esta razón, *Gracilariopsis* no forma parte del esquema familiar de Kylin en su texto clásico. Elsa Kylin, sin embargo, tomó en cuenta la propuesta de Dawson y, con motivo de la edición póstuma, agregó una actualización al final del libro escrito por su marido (Kylin, 1956); ahí, en la página 578, aparece incorporado el género propuesto por Elmer Yale Dawson.

Los géneros *Cordylecladia*, *Gelidiopsis* y *Ceratodictyon* fueron, posteriormente, reasignados al orden Rhodymeniales (Price & Kraft, 1991). El género *Gracilariocolax* Weber-van Bosse (1928) fué tratado, en su momento (Kylin, 1956), como un género parásito de ubicación taxonómica incierta (Liao & Hommersand 2003). El género

Corallopsis fue reducido a sinónimo taxonómico de *Gracilaria* por Dawson (1954), dado que las constricciones basales en las ramas de plantas representativas del género no justifican una separación genérica. Después de cerca de cincuenta años, Price & Kraft (1991) logran definir los caracteres que permiten la reubicación de *Ceratoduction* y *Gelidiopsis* en la familia Rhodymeniaceae (Rhodymeniales).

Después del libro de Kylin (1956), fueron descritos otros dos géneros basados en especímenes asignables a la familia Gracilariaceae: *Hydropuntia* Montagne (1842) y *Congracilaria* Yamamoto (1986).

Hasta aquí, la historia taxonómica de la familia, aunque compleja, se presenta sin mayores sobresaltos, (Silva 1996, Liao & Hommersand 2003). Sin embargo, las diferencias de opinión entre los ficólogos se centraría en el estudio de los géneros *Gracilariopsis* e *Hydropuntia*, por algunos, o a la reincorporación de éstos en el género *Gracilaria*. A continuación se describe brevemente dicha controversia.

Algunos autores (Papenfuss 1966, Yamamoto 1975, 1978, Abbott & Norris 1985, Abbott 1988a, Zhang & Xia 1988, Gargiulo *et al.* 1992) concluyeron que la presencia de células tubulares entre el gonimoblasto y el pericarpo no es constante en las especies y, consecuentemente, propusieron la reincorporación de *Gracilariopsis* en *Gracilaria*. Sin embargo, Fredericq & Hommersand (1989b) observaron que éste, ni es un carácter único de delimitación, ni es el más significativo. Importantes diferencias en el desarrollo reproductivo masculino (espermatangial) y femenino (sobre todo en los eventos *post* fertilización) indican que ambos géneros son taxa independientes.

El género *Gracilaria* Greville *sensu lato* (incl. *Gracilariopsis* E.Y. Dawson, e *Hydropuntia* Montagne), es peculiar, entre el resto de las algas gracilarioides, en cuanto a la estructura y organización de las células masculinas o espermácios. Se presentan cuatro arreglos: en soros superficiales o epicorticales, conocidos como tipo *Chorda* (por *Gracilaria chorda* Holmes); en depresiones cóncavas corticales, tipo *Textorii* (por *Gracilaria textorii* (Suringar) De Toni), en depresiones corticales

profundas ovas, urciformes, tipo *Verrucosa* (por *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss) que, a su vez, pueden ser aisladas o confluentes y en conceptáculos subcorticales, múltiples o multicavitarios, conocidos como tipo multicavitario, tipo *Policavernosa*, tipo *Hydropuntia* o tipo *Henriquesiana* (el primero por su descripción, los dos siguientes por los géneros en los que se han descrito y el último por *Gracilaria henriquesiana* Hariot).

Debido a la distribución diferencial de los primeros tres patrones anatómicos al interior del género, Yamamoto (1975) los usó como una homología suficiente, y propuso el establecimiento de tres subgéneros: (1) *Gracilariella* (espermatangios superficiales, distribuidos por la superficie del talo; el tipo es *Gracilaria chorda* Holmes); (2) *Textoriella* (conceptáculos espermatangiales en depresiones someras, cada primordio de célula madre espermatangial dá lugar a un sistema ramificado que cubre el piso del conceptáculo en la madurez, cada célula madre espermatangial produce espermacios; el tipo es *Gracilaria textorii* (Suringar) De Toni) y (3) *Gracilaria* (espermatangios en conceptáculos ovas profundos, cada primordio de célula madre espermatangial dá lugar a un sistema ramificado que cubre toda la superficie interna del conceptáculo, cada célula madre espermatangial produce espermacios; el tipo es *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss). En lo subsecuente, usaremos el epíteto subgenérico *Verrucosa* (en lugar de *Gracilaria*) por tratarse de un nombre tradicional en la nomenclatura del grupo y para evitar la reiteración del epíteto genérico.

Independientemente de la evidencia morfológica aportada por Fredericq y Hommersand (1989b), Bird *et al.* (1990, 1992) demostraron, mediante un estudio comparativo de secuencias de ADN ribosomal 18S, que ambos géneros difieren lo suficiente como para ser considerados taxonómicamente distintos; sugieren, incluso, que el género *Gracilariopsis* constituye un grupo tan aislado que podría ser el tipo de una nueva familia. Goff *et al.* (1994), usando secuencias de 5.8S ribosomal y de las regiones espaciadoras (ITS), Fredericq *et al.* (1996), ésta vez con regiones codificantes del cloroplasto (*rbcL*) y Byrne *et al.* (2002), utilizando secuencias de ADN mitocondrial y cloroplástico (con espaciadores RuBisCo),

llegan a las mismas conclusiones. En todos los cladogramas presentados por los citados autores, los géneros *Gracilaria* y *Gracilariopsis* divergen como grupos evolutivamente independientes.

Mientras el asunto *Gracilariopsis* puede ser considerado como resuelto, no ha ocurrido lo mismo con *Hydropuntia*. Zhang & Xia (1963) establecieron el género *Polycavernosa*, caracterizándolo por la presencia de espermatangios en cavidades múltiples (el cuarto patrón anatómico descrito más arriba) y células tubulares nutricias originadas en la base del gonimoblasto; es decir, en contacto con el pericarpo interno. También mostraron que *Hydropuntia urvillei* Montagne (1842: 7), el tipo que seleccionaron para su género, era asignable a *Polycavernosa*; sin embargo, no adoptaron el nombre genérico disponible (Silva 1996). Esta eventualidad nomenclatural puso al nombre *Polycavernosa* en estado de nombre ilegítimo, lo cuál es sancionado por el código de nomenclatura botánica (McNeill *et al.* 2006). Esta situación sería detectada por Wynne (1989), quien procedió a reestablecer *Hydropuntia* Montagne y a proponer las nuevas combinaciones.

Tras un largo período de estudio morfológico en miembros de Gracilariaceae, Fredericq & Hommersand (1990a) presentan una integración en la que las diferencias de los eventos posteriores a la fecundación (formación de célula de fusión y gonimoblasto) entre *Gracilaria* e *Hydropuntia* son lo suficientemente robustas como para reconocerlos como taxa independientes. Sus conclusiones confirman, de igual modo, la independencia taxonómica de *Gracilariopsis*.

Apesar de lo anterior, el mismo año en que Price y Kraft (1991) reubican *Ceratodyction* y *Gelidiopsis* (Price & Kraft, 1991), Abbott *et al.* (1991) publican la descripción de *Gracilaria mixta* I.A. Abbott, Zhang et Xia para el sur de China. *G. mixta*, como su nombre sugiere, presenta conceptáculos espermatangiales tipo *verrucosa* cerca del ápice (a 1 cm) y tipo *Hydropuntia* (multicavitarios, *Polycavernosa* o *Henriquesiana*) más abajo (a 3 cm) (Abbott *et al.* 1991, figs. 20-25). La consecuencia lógica fue proponer la reintegración de *Hydropuntia* en *Gracilaria* dado que los conceptáculos multicavitarios, el principal carácter de delimitación genérica para *Hydropuntia*, no

son constantes para todas las especies. Como argumento, citan una publicación de Reading & Schneider (1986), en la que estos autores describen, e ilustran, la presencia de conceptáculos espermatangiales tipo *textorii* y conceptáculos tipo *Verrucosa* (Reading & Schneider 1986, fig. 3) en un espécimen masculino, identificado por ellos como *Gracilaria verrucosa*, proveniente de Carolina del Norte (N=100 conceptáculos). Ahora, la fig. 3, en el artículo de Reading & Schneider (1986), es una gráfica del número de conceptáculos (eje de "y") vs. la relación profundidad:ancho de los mismos (eje de "x"). Desde luego, aquellos conceptáculos más anchos que profundos (*textorii*) se agrupan a la izquierda de la relación; rápidamente, antes del centro de la curva, llegan a una condición profundidad=ancho y, paulatinamente, descienden hacia la derecha de la relación, hasta llegar a conceptáculos más profundos que anchos (*verrucosa*). Esto no ocurre en una misma rama, como en el caso de *G. mixta*, sino que en muchas ramas diferentes de un mismo espécimen. La diferencia podría parecer una sutileza; sin embargo, las ilustraciones de la forma de los conceptáculos, ilustradas por Reading & Schneider (1986) arriba de la curva, no corresponden a una transición de tipos conceptaculares; de hecho, todos los conceptáculos ilustrados (independientemente de la relación profundidad:ancho) son tipo *textorii* en estructura. En ese sentido, una diferencia entre los tipos *textorii* y *verrucosa* es que las células espermatangiales se producen en la base del conceptáculo, en el primero, y por toda la superficie conceptacular interna, en el segundo; incluso, ésta anatomía da lugar a la presencia de células piriformes laterales en el primero y, lógicamente, a la ausencia de las mismas en el segundo tipo (vease Yamamoto 1975, 1978).

Lo que Reading & Schneider (1986) observaron, entonces, no es más que la distribución de edades de los conceptáculos en ramas de, también, diferentes edades. En otras palabras, la interpretación de la estructura de un tipo conceptacular y otro, de Reading & Schneider (1986), no constituye un argumento para negar el estatus genérico a un grupo de especies caracterizado por otros rasgos igualmente importantes. Pero las interpretaciones desafortunadas no se quedan ahí. Otra característica distintiva entre los tipos *Textorii*, *Verrucosa* y *Polycavernosa*, diferente de la estructural, y que pasó desapercibida para Reading & Schneider (1986) y Abbott

et al. (1991), es el origen, u ontogenia, de unos y otros. Mientras los tipos *Textorii* y *Verrucosa* se originan de la corteza hacia la subcorteza, el tipo *Polycavernosa* tiene su inicio en la subcorteza; o sea, en un tejido diferente. Esto da lugar, en el caso de los tipos *Textorii* y *Verrucosa*, a la presencia de una comunicación abierta y permanente con el exterior desde un principio de su desarrollo. Por el contrario, en el caso del tipo *Polycavernosa*, esta comunicación se forma después del inicio del desarrollo y, en lugar de ser abierta, se trata de un poro, o canal, por el cual los espermacios son liberados al exterior.

En conclusión, Abbott *et al.* (1991), aparentemente, confundieron los primeros estadios en la ontogenia de los conceptáculos *Polycavernosa* con la ontogenia de los de tipo *Verrucosa*. Como se verá en la discusión filogenética, la información molecular (Gurgel *et al.* 2004b, Gargiulo *et al.* 2006, Kim *et al.* 2008) reflejan la independencia filogenética de los géneros *Hydropuntia* y *Gracilaria*.

Dada la argumentación morfológica anterior, el género *Hydropuntia* debería ser reconocido como un taxón independiente al interior de Gracilariaceae. Sin embargo, autores como Bellorin *et al.* (2004) continúan considerándolo parte de *Gracilaria*.

Los estudios de Bellorin *et al.* (2004, SSU rDNA, ITS) y Gurgel *et al.* (2003b, rbcL DNA cloroplástico) coinciden en que la familia es monofilética y que en ella se reconocen tres clados, el primero formado por *Curdiea* y *Melanthalia*, el segundo por *Gracilariopsis* y el tercero por *Gracilaria sensu lato* (ésto es, incluyendo *Hydropuntia/Polycavernosa*). El clado correspondiente a *Gracilariopsis* obtenido por Bellorin *et al.* (2004) contiene, a su vez, un subclado que incluye a *Gracilariophyla oryzoides* Wilson (cuyo hospedero es *Gracilariopsis lemaneiformis* E.Y. Dawson, Acleto et Foldvik). Esto es consistente con lo hallado por Goff *et al.* (1994) en su estudio sobre la evolución del parasitismo en algas rojas. De hecho, para establecer una comparación molecular entre adelfoparásitos y sus hospederos, usaron los mismos marcadores que la mayoría de los autores antes citados (SSU de ADN ribosomal y ITS).

Por último, a pesar de los argumentos en contra del status subgenérico de *Gracilariella* y de la independencia taxonómica de *Gracilariopsis* e *Hydropuntia*, Tseng & Xia (1999) insisten en el esquema subgenérico para el género *Gracilaria* y proponen el establecimiento de un cuarto subgénero: *Hydropuntia* Tseng et Xia, basado en *Gracilaria edulis* (Gmelin) P.C. Silva. A lo largo del presente trabajo nos quedará claro la independencia taxonómica de los géneros *Gracilariopsis*, *Gracilaria* e *Hydropuntia*. Así mismo, reconoceremos, únicamente, los subgéneros *Textoriella* y *Verrucosa* (esto será abordado con más detalle cuando discutamos los aspectos fenéticos, filogenéticos y biogeográficos).

Finalmente, de acuerdo a Fredericq & Hommersand (1989a,1990a, 1990b) y a lo anteriormente expuesto, los géneros actualmente reconocidos para la familia Gracilariaceae son: *Congracilaria*, *Curdiea*, *Gracilaria*, *Gracilariopsis*, *Gracilariophyla*, *Hydropuntia* y *Melanthalia*.

2. ANTECEDENTES

Los únicos antecedentes taxnómicos del género *Gracilaria*, disponibles para el área de estudio (Golfo de México y Caribe mexicano), los encontramos en listados, catálogos, inventarios florísticos e informes técnicos. Por esta razón, aquí presentamos estos antecedentes bajo la forma de listados integrales (Listas 1-5).

Lista 1. Especies de *Gracilaria* registradas para el Caribe mexicano.

1. *Gracilaria blodgettii*. Muelle y Playa Los Cocos en Isla Mujeres, Puerto Morelos. (1, 3, 7, 10).
2. *Gracilaria bursa-pastoris*. Playa San Juan, Muelle, Caletilla, Playa Caracol en Cozumel. (6).
3. *Gracilaria cervicornis*. Faro de Xcalak, Puerto Morelos, Cayo Rojo Gómez en Bahía de la Ascensión en Sian Ka'an, Muelle y Playa los Cocos en Isla Mujeres; Playa San Juan, Muelle, Caletilla, Playa Maya, Playa Caracol, El Mirador, Punta Chiquero, Chen Río y Punta Morena en Cozumel. (2, 3, 4, 5, 6, 7, 10).
4. *Gracilaria compressa*. Puerto en Xcalak, Cozumel*. (3).
5. *Gracilaria cornea*. Puerto Morelos. (1, 3, 9, 11).

6. *Gracilaria crassissima*. Isla Cancún, Puerto Morelos, Punta Estrella, Puerto en Xcalak, Hualapich, Extremo Norte y Punta Este en Isla Mujeres; Playa San Juan, Muelle, Caletilla, Playa Maya, Playa Caracol, El Mirador, Punta Chiquero, Chen Río y Punta Morena en Cozumel. (3, 5, 6, 7, 9, 10, 11).
7. *Gracilaria cuneata*. Muelle y Playa Los Cocos en Isla Mujeres; El Mirador, Punta Chiquero, Chen Río y Punta Morena en Cozumel. (3, 6, 7).
8. *Gracilaria cylindrica*. Muelle y Playa Los Cocos en Isla Mujeres; Playa San Juan, Muelle y Caletilla en Cozumel. Laguna Nichupté. (3, 6, 7, 8).
9. *Gracilaria damaecornis*. Puerto en Xcalak, Isla de La Pasión y Playa Caracol en Cozumel. (3, 6).
10. *Gracilaria debilis*. Cayo Norte en el Banco Chinchorro, Isla Cancún, Puerto Morelos, Punta Piedras, Puerto en Xcalak, Isla Mujeres*, Cozumel*. (1, 2, 3).
11. *Gracilaria dominguensis*. Playa San Juan, Muelle, Caletilla y Playa Maya en Cozumel. (6).
12. *Gracilaria ferox*. Faro, Puerto y Bajos en Xcalak. (2, 3).
13. *Gracilaria foliifera*. Isla Mujeres*, Isla Contoy; Puerto Morelos, Playa San Juan, Muelle y Caletilla en Cozumel. (1, 6).
14. *Gracilaria mammillaris*. Muelle y Playa Los Cocos en Isla Mujeres, Playa San Juan, Muelle y Caletilla en Cozumel. (6, 7).
15. *Gracilaria ornata*. Isla Mujeres*. (3).
16. *Gracilaria sjoestedtii*. Puerto en Chetumal. (3).
17. *Gracilaria usneoides*. Playa Caracol en Cozumel. (6).
18. *Gracilaria verrucosa*. Puerto en Xcalak, Banco Chinchorro*, Muelle y Playa Los Cocos en Isla Mujeres; Playa San Juan, Muelle y Caletilla en Cozumel. (3, 6, 7).
19. *Gracilaria wrightii*. Muelle y Playa Los Cocos en Isla Mujeres; Playa San Juan, Muelle, Caletilla, Playa Maya y Playa Caracol en Cozumel. (6, 7).

Fuentes: (1) Garza-Barrientos (1976), (2) Huerta & Garza (1980), (3) Huerta-Muzquiz *et al.* (1987), (4) Aguilar Rosas *et al.* (1989), (5) Aguilar Rosas (1990), (6) Mateo-Cid & Mendoza-González (1991), (7) Mendoza-González & Mateo-Cid (1992), (8) Jordan *et al.* (1978), (9) Dreckmann *et al.* (1996), (10) Gómez-Pedroso (1987), (11) Castillo-Arenas & Dreckmann (1995). El asterisco (*) significa *sine locus*, o sea: sin localidad precisa.

Con respecto a la Lista 1, resulta interesante ver que en el sistema lagunar de Nichupte, adyacente a la barra o Isla Cancún, a pesar de que en colectas efectuadas desde noviembre de 1971 a febrero de 1972, Jordan *et al.* (1978) encontraron *Gracilaria cylindrica*, mientras que Serviere-Zaragoza *et al.* (1992), Collado-Vides & González-González (1993, 1995) y Collado-Vides *et al.* (1994) no encontraron especies de *Gracilaria*. Lo anterior sugiere dos cosas: 1) que Nichupte puede haber sufrido alguna severa alteración medio ambiental durante los 10 años transcurridos entre ambos estudios y, 2) que la identidad taxonómica no sea la correcta. La segunda alternativa puede no ser factible pues, como se verá más adelante, *G. cylindrica*, reconocida aquí como sinónimo de *G. blodgettii*, es una planta muy característica y difícil de confundir con alguna otra alga roja de la región.

Lista 2. Especies de *Gracilaria* registradas para el Caribe mexicano presentes en el Mar Caribe.

1. *Gracilaria blodgettii*. Guánica y Loiza, Puerto Rico; Ward's Bay, Montego Bay, Morant Cays, Jamaica; Port-au-Prince, Haiti. (2, 7, 17, 20).
2. *Gracilaria bursa-pastoris*. Puerto Vargas, Costa Rica. (21).
3. *Gracilaria cervicornis*. Portete (Puerto Limón), Puerto Vargas, Cahuita y Manzanillo, Costa Rica; Kingston, Palisadoes, Port Royal, Calabash Bay, Scott's Cove, Robin's Bay, Morant Bay, White Horses, Jamaica; Acandí, Colombia; Puerto Rico; St. Martin, Antillas Holandesas. (6, 7, 16, 20, 21, 22, 23).
4. *Gracilaria compressa*. Annotto Bay, Jamaica; Playa Tamarindo (Guánica) y Punta Arenas (Mayagüez), Puerto Rico; Isla Galeta, Panama. (7, 8, 13).
5. *Gracilaria crassissima*. Isla Uvita (Puerto Limón), Cahuita y Puerto Vargas, Costa Rica; Runaway Bay, Ocho Rios, Sylvia Lawn, Robin's Bay, Jamaica; Puerto Guánica, Puerto Rico; Playa Grandi (Wacao), Curazao; Miragoane, Haiti. (4, 6, 7, 10, 17, 20, 21, 22).
6. *Gracilaria cuneata*. Isla Galeta, Panama; Portete (Puerto Limón), Cahuita y Puerto Vargas, Costa Rica; Isla Coche, La Isleta, Punto Mosquito y Puerto Fermin en la Isla de Margarita, Venezuela; Puerto Rico. (6, 13, 15, 20, 21).
7. *Gracilaria cylindrica*. Bahía de Santiago de Cuba, Cuba; Palisadoes, Scott's Cove, Runaway Bay, Roaring River, Oracabessa en Gibraltar Beach, Morant Bay, Jamaica; Isla Galeta, Panama;

- Puerto Vargas y Cahuita, Costa Rica; Sapzurro, Colombia; Puerto Rico. (6, 7, 9, 13, 16, 20, 21).
8. *Gracilaria damaecornis*. Playa Tamarindo (Guánica) y Playa El Jobo (San Antonio), al este de la Bahía de Guánica, camino a Caña Gorda y Ventana (todas en la Bahía de Guánica), Islas de Ratones y Cayos Caribe (Bahía de Jobos), Puerto Rico; Isla Galeta, Panama; Runaway Bay, Robin's Bay, Annoto Bay, Manchioneal, Jamaica; Punta Arenas, Isla Tortuga, Península de Araya, Buchuaco, Falcón, Venezuela; Cahuita, Costa Rica. (4, 5, 7, 8, 13, 14, 20, 21).
 9. *Gracilaria debilis*. Puerto, Tamarindo y Caña Gorda (en la Bahía de Guánica), Club Náutico, Cayo Caribe y Pozuelo (Bahía de Jobos), Puerto Rico; Conaree Beach y North Friars Bay, St. Kitts. Red Cliff, Nevis; Grenada Bay, Grenada; Anguillas y St. Martin, Antillas Holandesas. (4, 5, 19, 20, 23).
 10. *Gracilaria domingensis*. Cabo Rojo, Malecón, Punta Arenas (Mayagüez), Bahía de Ballenas, Playa Tamarindo (Bahía de Guánica), Bahía Limon, Caña Gorda, Tamarindo y Ventana (todas en la Bahía de Guánica), Puerto Rico; Manchioneal, Jamaica. Isla Galeta, Panama; Acandí, Colombia; Conaree Beach, St. Kitts; Grenada Bay, Grenada; Portete, Costa Rica; St. Martin, Antillas Holandesas. (1, 4, 7, 8, 13, 16, 19, 20, 21, 22, 23).
 11. *Gracilaria ferox*. Cayo Don Luis y Cayo Terremoto II (Arrecife La Parguera), Puerto (Bahía de Guánica), Puerto Rico. Lime Cay, Roaring River, Robin's Bay, Port Antonio, Retreat y Morant Bay, Jamaica; Puerto Vargas y Puerto Limón, Costa Rica; Blauw Baai, St. Michiel y Piscadera-Willemstad, Curazao; Miragoane y Petit Goave, Haiti; Middle Ground en St. Croix, Islas Virgenes; Fort de France, Martinica. Conaree Beach y North Friars Bay, St. Kitts; Marquis Bay, St. Lucia; St. Martin, Antillas Holandesas. (3, 4, 6, 7, 10, 17, 18, 19, 20, 23).
 12. *Gracilaria foliifera*. Puerto Barrios, Guatemala; Palisadoes, Port Henderson, Fort Clarence, Little Bay, Calabash Bay, Montego Bay, Runaway Bay, Ocho Rios, Oracabessa, Robin's Bay, Port Antonio, Port Morant, Morant Bay, Morant Cays, Jamaica; Puerto Vargas, Puerto Limón y Cahuta, Costa Rica. Playa Bajura (Isabela) y Playa Tamarindo (Bahía de Guánica), Cayo Caribe (Bahía de Jobos), Puerto Rico; Piscadera-Willemstad, Curazao; Sapzurro y Aguacate, Colombia; True Blue, Grenada; Man-of-War Bay, Tobago. (4, 5, 6, 7, 8, 10, 12, 16, 19, 20, 21).
 13. *Gracilaria mammillaris*. Kingston Harbour, Port Henderson, Scott's Cove, Sylvia Lawn, Morant Cays, Jamaica; Cabo Rojo, Cayo Terremoto II (Arrecife La Parguera), Puerto, El Faro, Tamarindo, Caña Gorda, Ventana (todas en la Bahía de Guánica), Cayo Caribe y Pozuelo (Bahía de Jobos), Puerto Rico; Puerto Limón, Isla Pájaros, Cahuita, Manzanillo, Puerto Viejo y Portete, Costa Rica; Middle Ground en St. Croix, Islas Virgenes; St. Barts, St. Eustatius y St. Martin, Antillas

Holandesas. (1, 3, 4, 5, 6, 7, 18, 20, 21, 23).

14. *Gracilaria ornata*. Puerto Vargas, Costa Rica. (6, 21).
15. *Gracilaria sjoestedtii*. El Faro, Caña Gorda (Bahía de Guánica), Cayo Caribe (Bahía de Jobos), Puerto Rico; Spaase Baai, Playa Grandi (Wacao) y Santa Cruz, Curazao. (4, 5, 10, 20).
16. *Gracilaria usneoides*. Punta Mona, Costa Rica. (21).
17. *Gracilaria verrucosa*. Portete, Puerto Vargas, Cahuita y Puerto Viejo, Costa Rica; Bahía Pardas, Bahía Salinas al oeste de Punta Brea, Tamarindo, Caña gorda (todas en la Bahía de Guánica), Club Náutico y Cayo Caribe (Bahía de Jobos), Puerto Rico; Playa Grandi (Wacao) y St. Joris Baai, Curazao; Discovery Bay, Kingston, Palisadoes, Lime Cay, Alligator Pond Bay, Negril en Long Bay Beach, Montego Bay, St. Ann's Bay, Oracabessa en Gibraltar Beach, Manchioneal, Bowden, Jamaica; Puerto Barrios, Guatemala; Pinorroa, Colombia; Conaree Beach, Grenada; Charlestown, Nevis; Man-of-War Bay, Tobago; St. Martin, Antillas Holandesas. (4, 5, 6, 7, 10, 11, 12, 16, 19, 20, 21, 23).
18. *Gracilaria wrightii*. Cahuita y Puerto Viejo, Costa Rica. (21).

Fuentes: (1) Almodovar & Blomquist (1961), (2) Almodovar & Blomquist (1965), (3) Almodovar (1962), (4) Almodovar (1964a), (5) Almodovar (1964b), (6) Dawson (1962), (7) Chapman (1963), (8) Díaz-Piferrer (1963) (9) Díaz-Piferrer (1964a), (10) Díaz-Piferrer (1964b), (11) Reising (1973), (12) Bird & McIntosh (1979), (13) Hay (1981), (14) Ganesan (1993), (15) Ganesan (1994), (16) Bula-Meyer & Schnetter (1988), (17) Taylor & Arndt (1929), (18) Taylor (1940-42), (19) Taylor (1962), (20) Ortiz Sotomayor & Almodovar (1982), (21) Soto & Ballantine (1986), (22) Smith (1989), (23) Vroman (1968).

Como veremos más adelante, varios de estos nombres han caído en sinonimia durante la última década.

Lista 3. Especies de *Gracilaria* registradas para el Mar Caribe pero no registradas

en el Caribe mexicano.

1. *Gracilaria caudata*. Bahía de Cabañas, Cuba. Port Antonio, Jamaica. Piscadera-Willemstad, Curazao. Cabo Rojo, Puerto Rico. (2, 4, 6, 7).
2. *Gracilaria curtissiae*. Annotto Bay, Jamaica. Playa Tamarindo (Guánica), Puerto Guánica, ambas en Puerto Rico. Grenada Bay, Grenada. Puerto Vargas y Puerto Viejo, Costa Rica. (3, 4, 5, 6, 8).
3. *Gracilaria divaricata*. Rio Bueno y Port Antonio, Jamaica. (4).
4. *Gracilaria lemneiformis*. Portete y Cahuita, Costa Rica. (8).
5. *Gracilaria linearis*. Sapzurro, Colombia. (9).
6. *Gracilaria multipartita*. Kingston y Chitty, Jamaica. (4).
7. *Gracilaria venezuelensis*. Cahuita y Puerto Viejo, Costa Rica. (8).

Fuentes: (1) Almodovar & Blomquist 1961, (2) Taylor 1962, (3) Chapman 1963, (4) Díaz-Piferrer 1963, (5) Díaz-Piferrer 1964a, (6), Díaz-Piferrer 1964b, (7) Soto & Ballantine 1986, (8) Bula-Meyer & Schnetter 1988.

Del mismo modo que para la Lista 2, algunos de estos nombres han caído en sinonimia, otros han cambiado su circunscripción genérica y los menos han demostrado ser nombres aplicables a taxa europeos.

Lista 4. Especies de *Gracilaria* registradas para las costas mexicanas del Golfo de México.

1. *Gracilaria armata*. Laguna Madre, Tamaulipas. Laguna de Tampamachoco, litoral de Tampamachoco, Veracruz. (2, 3, 5, 6).
2. *Gracilaria blodgettii*. Altamira y ciudad Madero, Tamaulipas. Litoral de Tampamachoco, laguna de Pueblo Viejo, laguna de Tamiahua, playa Mocambo, playa Hotel Pensiones, arrecife los Hornos y Barra de Czones, Veracruz. Laguna de Mecocacán, Tabasco. La Puntilla, laguna Azul y Puerto Real, Campeche. Arrecife Alacrán, Puerto Progreso-isla Mujeres/banco de Campeche, Yucatán. (5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 26).
3. *Gracilaria bursa-pastoris*. Litoral de Tampamachoco, laguna de Tamiahua, playa Hotel Pensiones y Boca del Río, Veracruz. (6, 9, 10).

4. *Gracilaria caudata*. Laguna Madre, Tamaulipas. Playa Boca del Río, Veracruz. Laguna de Términos, Campeche. (3, 4, 5).
5. *Gracilaria cervicornis*. Altamira y ciudad Madero, Tamaulipas. Laguna de Tamiahua, Tuxpan, playa Hotel Pensiones, playa Mocambo, barra de Cazones, Villa Rica, playa Escondida, Isla Sacrificios, playa el Morro, playa Boca Andrea, Laguna Verde, playa Paraiso y Monte Pío, Veracruz. Escollera Sánchez Magallanes, Tabasco. Laguna de términos, Puerto Real, Sabancuy y playa Bonita, Campeche. (3, 4, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18).
6. *Gracilaria curtissiae*. Laguna de Términos, Campeche. (4).
7. *Gracilaria cylindrica*. Laguna de Términos, Campeche. (4).
8. *Gracilaria damaecornis*. Tuxpan, playa Hotel Pensiones, arrecife Pescadores, playa Boca de Río, playa Mocambo, Veracruz. Escollera Sánchez Magallanes, Tabasco. Laguna Chinchorro y laguna de Términos, Campeche. (4, 9, 12, 13, 19).
9. *Gracilaria debilis*. Puerto Progreso, puerto Yucaltepec y puerto Chelem en Yucatán. (1).
10. *Gracilaria dominguensis*. Ciudad Madero, Tamaulipas. Arrecife los Hornos, playa el Morro, playa Boca Andrea, laguna Verde, Villa Rica, playa Paraiso, Monte Pío, Veracruz. Laguna de Términos, Campeche. (4, 5, 8, 16).
11. *Gracilaria foliifera*. Altamira, Ciudad Madero, Soto la Marina, San Fernando, puerto El Mezquital, Laguna Madre, Tamaulipas. Litoral de Tampamachoco, arrecife Los Hornos, punta Hornos, Barra de Cazones, Veracruz. La Puntilla y Sabancuy, Campeche. (5, 6, 7, 8, 11, 13, 20, 21, 22).
12. *Gracilaria mammillaris*. Altamira y Ciudad Madero, Tamaulipas. Barra de Cazones y playa Escondida, Veracruz. (7, 8, 11, 17).
13. *Gracilaria lemneiformis*. Laguna de Términos, Campeche. (4).
14. *Gracilaria multipartita*. Laguna Madre, Tamaulipas. (3).
15. *Gracilaria aff. pacifica*. Laguna de Mecoacán, Tabasco. (3).
16. *Gracilaria tikvahiae*. Laguna Madre, Tamaulipas. Laguna de Términos, Campeche. (4, 23).
17. *Gracilaria venezuelensis*. Playa Hotel Pensiones, playa Boca del Río, laguna de Tampamachoco, Veracruz. Laguna de Términos, Campeche. (2, 4, 19).
18. *Gracilaria verrucosa*. Soto la Marina, San Fernando y Puerto el Mezquital, Tamaulipas. Litoral de Tampamachoco, Tuxpan, laguna de Pueblo Viejo, Laguna de Tamiahua, Isla Sacrificios, playa Hotel Pensiones, arrecife Pescadores, playa Boca del Río, playa Mocambo y playa Paraiso-Morro de la Mancha, Veracruz. Laguna de Términos, Campeche. (4, 6, 9, 10, 19, 20, 21, 22, 24, 25).

Fuentes: (1) Garza-Barrientos & González-Alanis 1981, (2) Dreckmann & Pérez-Hernández 1994, (3) Orozco-Vega & Dreckmann 1995, (4) Ortega 1995, (5) Humm & Hildebrand 1962, (6) Anónimo 1990, (7) Martínez-Lozano *et al.* 1992, (8) Garza *et al.* 1984, (9) De la Campa 1965, (10) Huerta 1960a, (11) Castañeda 1985, (12) Ramírez López 1996, (13) Huerta & Garza 1965, (14) Kim 1964, (15) Ramírez 1975, (16) Sánchez 1980, (17) Valenzuela 1987, (18) Mendoza-González & Mateo-Cid 1985, (19) Huerta 1960b, (20) Martínez-Lozano & López-Bautista 1991, (21) Martínez-Lozano & Villareal-Rivera 1991, (22) Martínez & Guajardo 1991, (23) Zamora-Tovar 1990, (24) Castillo Rivera 1996, (25) Quintana *et al.* 1987, (26) Sanchez Alfaro 1977.

De acuerdo a las listas precedentes y a la reciente contribución de Dreckmann (1998), en la que se resuelven problemas nomenclaturales y el reconocimiento del género *Hydropuntia* en la región, la Lista 5 contiene los binomios de *Gracilaria* e *Hydropuntia* registrados para las costas mexicanas del Golfo de México y Caribe mexicano:

Lista 5. Binomios de *Gracilaria* e *Hydropuntia* registrados para las costas mexicanas del Golfo de México y Caribe mexicano.

1. *Gracilaria armata* (C. Agardh) J. Agardh
2. *Gracilaria blodgettii* Harvey
3. *Gracilaria bursa-pastoris* (S.G. Gmelin) P.C. Silva
4. *Gracilaria caudata* J. Agardh
5. *Gracilaria cervicornis* (Turner) J. Agardh
6. *Gracilaria compressa* (C. Agardh) Greville
7. *Gracilaria cornea* J. Agardh
8. *Gracilaria crassissima* P. Crouan et H. Crouan
9. *Gracilaria cuneata* Areschoug
10. *Gracilaria curtissiae* J. Agardh
11. *Gracilaria cylindrica* Børgesen
12. *Gracilaria damaecornis* J. Agardh
13. *Gracilaria debilis* (Forsskål) Børgesen
14. *Gracilaria divaricata* Harvey

15. *Gracilaria dominguensis* Sonder ex Kützing
16. *Gracilaria gracilis* (Stackhouse) Steentoft, Irvine et Farnham
17. *Gracilaria ferox* J. Agardh
18. *Gracilaria foliifera* (Forsskål) Børgesen
19. *Gracilaria lacunculata* (P. Crouan et H. Crouan) Piccone
20. *Gracilaria mammillaris* (Montagne) M. Howe
21. *Gracilaria multipartita* (Clemente y Rubio) Harvey
22. *Gracilaria sjoestedtii* Kylin
23. *Gracilaria usneoides* (Mertens) J. Agardh
24. *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss
25. *Gracilaria ornata* Areschoug
26. *Gracilaria* aff. *pacifica* I.A. Abbott
27. *Gracilaria tenuifrons* Bird et Oliveira
28. *Gracilaria tikvahiae* McLachlan
29. *Gracilaria venezuelensis* W.R. Taylor
30. *Gracilaria wrightii* (Turner) J. Agardh
31. *Hydropuntia crassissima* (P. Crouan et H. Crouan in Scramm et Mazé) M.J. Wynne

3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

La lista 5 es una hipótesis taxonómica para la familia Gracilariaceae en el área de estudio. Constituye una especie de vaciado histórico instantáneo. En ella destaca la gran cantidad de nombres asignados a *Gracilaria* (30), muchos de ellos invalidados por sinonimia taxonómica o nomenclatural, o por su transferencia a otros géneros de la familia (*Gracilariopsis* o *Hydropuntia*) también presentes en el área.

Mientras que para el Pacífico mexicano contamos con avances en la sistemática de la familia (Dawson 1949, Abbot y Hollenberg 1976, Norris 1985, Dreckmann 2002), los antecedentes para las costas mexicanas del Golfo de México y Caribe mexicano, basados únicamente en el texto de Taylor (1960), revelan la necesidad de un estudio monográfico de los taxa presentes en el área.

4. HIPÓTESIS

Si el análisis morfológico y anatómico contemporáneo brinda una idea más real de las relaciones de similitud para los miembros de un grupo determinado, entonces su aplicación en los géneros *Gracilaria* e *Hydropuntia* nos permitirá formular un modelo de clasificación que aclare la confusión presente en las costas mexicanas del Golfo de México y Caribe mexicano.

5. OBJETIVO GENERAL

Elaboración de una Flora Monográfica para los géneros *Gracilaria* e *Hydropuntia* en las costas mexicanas del Golfo de México y Caribe mexicano.

6. OBJETIVOS PARTICULARES

- Mediante un análisis morfológico y anatómico comparativo, determinar los caracteres taxonómicos necesarios para la delimitación genérica y específica de los taxa en el área de interés.
- Desarrollo de diagnóstico, actualización nomenclatural y sistemática de los taxa presentes en el área de interés.

7. MATERIAL Y METODO

7.1. Trabajo de campo y herbarios

El material algal fue recolectado, manualmente, en las zonas intermareal y sumergida, usando buceo libre y autónomo, a lo largo de 150 localidades en las costas del Golfo de México y Caribe mexicano durante los últimos 10 años. El material fué almacenado en una solución al 3% de formol y agua marina para su análisis morfológico y anatómico. Los ejemplares herborizados se encuentran depositados en UAMIZ. Otros ejemplares estudiados provienen de AHFH, CIQRO,

ENCB, FCME, MEXU, UAT, UC, UNL y US (acronimos de acuerdo a Holmgren *et al.*, 1990). Se revisaron aproximadamente 3500 ejemplares. ! = ejemplar visto.

7.2. Morfología y anatomía (análisis de caracteres)

El procedimiento fué el siguiente:

1° Revisión detallada de la literatura (tanto clásica -siglo XIX- como reciente) de donde se tomaron aquellos trabajos que incluyen descripciones. La literatura seleccionada para ésto fué la siguiente: J. Agardh (1876, 1880, 1901), Setchell & Gardner (1924), Dawson (1944, 1949, 1961), Ohmi (1958), Yamamoto (1975, 1978, 1985, 1986), Edelstein *et al.* (1978), Bird & McLachlan (1982a y b), Chang & Xia Bangmei (1984), Zhang & Xia (1963), Oliveira (1984), Xia Bangmei (1985), Meng Chiang (1985), Norris (1975, 1985), Fredericq & Hommersand (1989a y b, 1990a y b), Gurgel *et al.* (2004a, b), Schneider & Searles (1991), Gargiulo *et al.* (1992), Steentoft *et al.* (1995), Plastino & Oliveira (1996, 2002) y Womersley (1996).

2° Se vaciaron los caracteres utilizados en dichos trabajos en una lista crítica (Lista 6).

3° Se confrontaron los ejemplares con la lista anterior.

7.3. Procedimientos de laboratorio

Los caracteres morfológicos externos fueron observados directamente, sin aumentos o con un microscópio estereoscópico. Los cortes transversales y longitudinales fueron hechos con navajas de rasurar de doble filo. Después de ensayar con varias técnicas de tinción, Dreckmann (1997) encontró que la apropiada era la que usa verde luz y, por lo tanto, fué la utilizada en este estudio. Una vez teñidas, las secciones fueron montadas en glicerina pura para obtener el máximo de transparencia al microscopio compuesto (Fredericq *et al.* 1992). Posteriormente, las mejores secciones fueron montadas en miel Karo natural diluida en agua al 70% y selladas con barniz transparente. Todas las ilustraciones de estructuras

internas fueron elaboradas usando un accesorio de *camara lucida* o siguiendo los procedimientos recomendados por Cook (1998). Para ilustrar las plantas prensadas (caracteres externos) se hicieron dibujos calcados, en papel albanene, de fotografías B & N. La razón para esto es sencilla, los dibujos constituyen la mejor manera de hacer evidentes y claros los caracteres (Cook 1998); las fotografías, por el contrario, dificultan la interpretación taxonómica de los mismos dada la nula profundidad de campo permitida por las preparaciones. Para medir conceptáculos masculinos, cistocarpos, tetrasporangios y células vegetativas se usó el método convencional propuesto por Yamamoto (1978). Este consiste, simplemente, en tomar las longitudes, anchos o diámetros máximos de células individuales o estructuras; las medidas diagnósticas fueron el resultado del promedio del máximo de mediciones que permitió el material disponible (en general nunca menos de veinte). Los cortes o secciones se hicieron alrededor de las porciones medias de los ejes primarios y ramas. Dado que los cistocarpos son estructuras evidentes, su localización no constituyó un inconveniente. Por el contrario, los tetrasporangios y espermatogios fueron ubicados mediante un exámen superficial con el mayor aumento disponible en el microscopio estereoscópico (frecuentemente 4X).

7.4. Area de estudio

La caracterización del área de estudio se hizo tomando en cuenta las contribuciones de Britton & Morton (1989), Gutiérrez *et al.* (1993), Jordan (1993), Contreras Espinoza (1993), Arriaga Cabrera *et al.* (1998), Merino (1986) y García (1988).

7.5. Análisis morfológico fenético

El método seguido para la obtención de un fenograma consistió en (Eldredge & Cracraft 1980):

1. Contar con la mayor cantidad de caracteres posible (en este caso la lista analítica de caracteres, LAC, de la sección 9.1.6, obtenida mediante el procedimiento descrito anteriormente).

2. Los estados de carácter de éstos se codifican para cada taxon; es decir, la lista analítica de caracteres fué transformada a una lista de caracteres binarios, incorporada a una matriz $n \times t$ de taxa vs. caracteres y su distribución de acuerdo a presencia (1) o ausencia (0).

3. Con dicha matriz se alimentó un programa computacional de análisis exploratorio de datos, en este caso: PC-ORD, desarrollado por McCune y Mefford (1995), que proporcionará un dendrograma basado en relaciones de similitud total. Se trata de dos operaciones computacionales para manipular estos datos (estados de carácter debidamente codificados): Primero, la estimación de la similitud entre los taxa calculando un coeficiente de similitud usando uno de muchos algoritmos designados con dicho propósito; en este caso la distancia de Sørensen (Average $[2W/(A+B)]$ en el menú de clasificación de PC-ORD). Segundo, la agrupación de los taxa en un arreglo jerárquico (un fenograma o dendrograma. Ver figura 94) mediante la aplicación de un algoritmo de agrupación a la matriz de similitud producida por la primera operación; en este caso: UPGMA de PC-ORD.

Los fundamentos, métodos y técnicas específicas han sido ampliamente expuestas por Sneath & Sokal (1973), Crisci & López Armengol (1983) y Kohlmann (1994).

7.6. Análisis morfológico filogenético

Para ésto se usó el programa PAUP (Swofford, 1991). El programa se alimenta con los datos correspondientes a los caracteres (lista analítica de caracteres, LAC, sección 9.1.6) y los grupos externos (necesarios para que PAUP determine la polaridad; en éste caso el género *Laurencia* Lamouroux y *L. brongniartii* J. Agardh) e internos (o grupos de interés; en éste caso el orden Gracilariales y la familia Gracilariaceae).

7.6.1. Selección de caracteres, grupos interno y externo

Los caracteres usados para esta parte del trabajo son aquellos que forman la lista crítica de caracteres (LAC) y aparecen en la sección 9.1.6.

El grupo interno queda conformado por las especies tradicionalmente incluidas en el género *Gracilaria sensu lato*, es decir: aquellas que después de su descripción (Greville 1830) han sido asignadas a los géneros *Gracilariopsis* e *Hydropuntia*. En este caso, y para evitar un análisis extenso, se seleccionaron 5 especies representativas de *Gracilaria* registradas para el área de interés (*Gracilaria caudata*, *G. cervicornis*, *G. blodgettii*, *G. mammillaris* y *G. tikvahiae*), una especie registrada para Brasil (*Gracilaria cearencis*), otra para el Golfo de California (*Gracilaria symmetrica*), otra representativa de una región templada típica como es el Pacífico de América del sur (*Gracilaria chilensis*), una última representativa del hemisferio norte templado (*Gracilaria gracilis*) dos especies bien conocidas de *Gracilariopsis* (*Gracilariopsis lemneiformis* y *G. longissima*) y dos especies de *Hydropuntia* bien delimitadas y registradas para la zona de estudio (*H. cornea* y *H. crassissima*). Esto es, el grupo interno queda compuesto de la siguiente manera (codificación entre paréntesis):

Gracilaria caudata (cau)
Gracilaria cearencis (cea)
Gracilaria cervicornis (cer)
Gracilaria chilensis (chi)
Gracilaria blodgettii (blo)
Gracilaria mammillaris (mam)
Gracilaria symmetrica (sym)
Gracilaria tikvahiae (tik)
Gracilariopsis lemneiformis (lem)
Gracilariopsis longissima (lon)
Hydropuntia cornea (cor)
Hydropuntia crassissima (cra)
Gracilaria gracilis (gra)

Grupo externo

Como grupo externo fué seleccionada una especie del género *Laurencia*, *L. brongniartii* J. Agardh, cuya localidad tipo se encuentra en el Mar Caribe. Su descripción (Sentíes 2000) es la siguiente:

Hábito: Plantas erectas, arqueadas o semidecumbentes, rojas a rojo-cafés. Consistencia cartilaginosa, adherida al papel de herbáreo cuando esta seca. Talo con ejes comprimidos, hasta 4-5 cm de altura y de 1-2 mm de diámetro, naciendo de un pie de fijación discoide, algunos ejes con estolones accesorios. Ramificación pinada, alterna u opuesta, de crecimiento limitado, hasta 4 ordenes de ramificación.

Estructura vegetativa: Talo en vista superficial, células poligonales, a menudo hexagonales, ligeramente alargadas hacia los ápices, con 25-40 μm de diámetro en la región media. En corte transversal de la región media del eje principal, células corticales con una a dos hileras, pigmentadas, células de la camáda externa sin proyectarse, cuadradas o radialmente alargadas, ocasionalmente dispuestas como palizada, con 35-60 μm de diám.; ausencia de uniones intercelulares secundárias entre las células corticales adyacentes. Células de la hilera cortical interna redondeadas, no dispuestas en palizada. Región medular con 3-4 hileras de células intermedias, incoloras, poligonales y redondeadas, disminuyendo gradualmente de tamaño en dirección a la periferia del talo, con 50-145 x 40-125 μm , pared celular espesa con 7-9 μm de grosor. Células pericentrales incoloras, redondeadas, mayores que las de la camáda intermedia, con 70-120 x 60-130 μm . Con uno o dos cuerpos en cereza por cada célula cortical. Engrosamientos lenticulares presentes.

7.7. Análisis de distribución (Biogeografía histórica)

El objetivo de la biogeografía histórica es el análisis de la distribución de los taxa en relación a la filogenia de los mismos y la historia geológica de las áreas (Humphries & Parenti, 1999). Humphries & Parenti (1999) definen a las áreas de endemismo

como hipótesis acerca de las unidades de análisis biogeográfico histórico. Las áreas de endemismo se obtienen: (1) graficando la distribución mundial de los taxa en mapas individuales, (2) encontrando las coincidencias entre ellos y (3) elaborando los mapas generales correspondientes (Craw *et al.*, 1999; Morrone, 2009).

7.7.1. Distribución local

Los mapas de distribución de las especies en el área de estudio se hicieron extrayendo la información de los antecedentes, del trabajo de campo y de los ejemplares de herbario examinados.

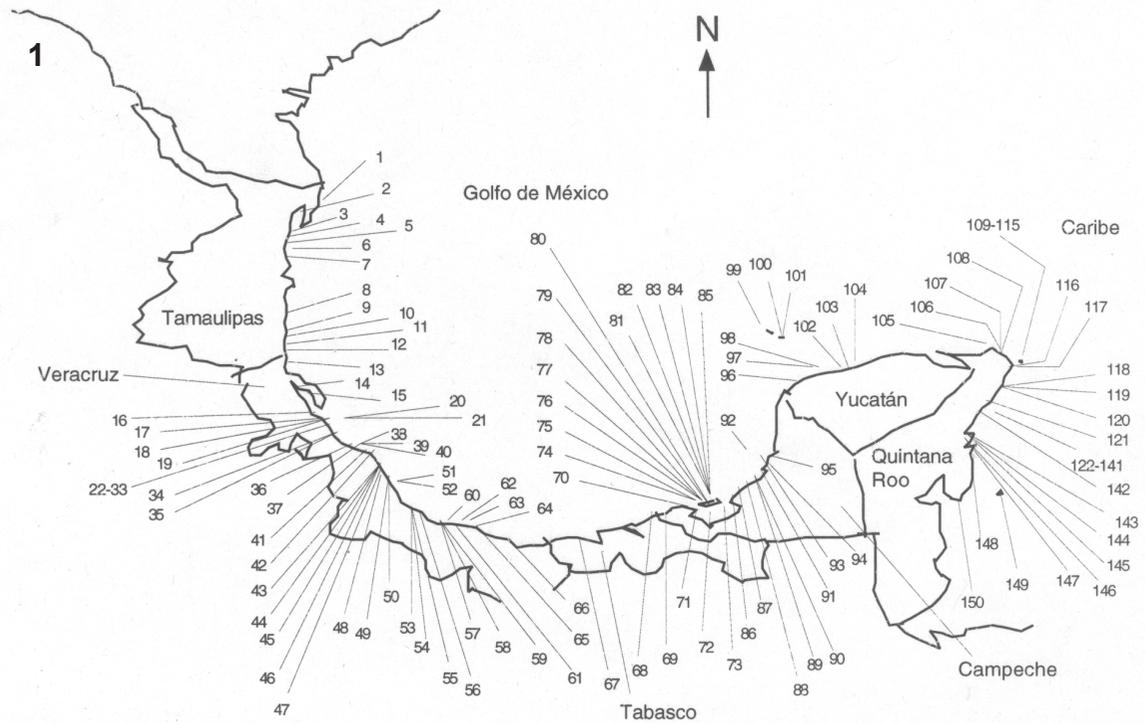
7.7.2. Distribución mundial

Para la elaboración de mapas individuales y generales, fueron usados los catálogos, inventarios, listados, revisiones y monografías disponibles a nivel mundial, en los cuales fueran explícitos los caracteres diagnósticos genericos y sub genericos.

8. AREA DE ESTUDIO

Golfo de México. Corre desde la frontera del estado de Tamaulipas con los Estados Unidos de Norteamérica (23° 48' N, 97° 23' W) hasta el Cabo Catoche en el Canal de Yucatán; queda compuesta por el litoral de los estados de Tamaulipas, Veracruz, Tabasco, Campeche y Yucatán. Caribe mexicano. Se extiende desde el Cabo Catoche hasta la frontera del estado de Quintana Roo con Belice (18° 20' N, 88° 23' W) e involucra exclusivamente la costa de Quintana Roo. En conjunto, las costas mexicanas del Golfo de México y Caribe mexicano (Fig. 1) tienen una extensión de aproximadamente 2300 km de costa.

Dada la alta biodiversidad, el uso de los recursos y la falta de información biológica, en 1998 la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) propuso para el Atlántico mexicano 27 Areas Prioritarias Marinas.



Tamaulipas:

- 1. Puerto El Mezquital
- 2. Laguna Madre
- 3. Los Legales
- 4. Punta Piedra
- 5. San Fernando (24°30'-25°18' N, 97°60'-98°50' W)
- 6. La Pesca
- 7. Soto La Marina (23°30' N, 98°30' W)
- 8. Escolleras de Altamira (20°28'28" N, 97°51'05" W)
- 9. Playa Miramar
- 10. Ciudad Madero
- 11. Escollera Norte (22°15' N, 97°51' W)
- 12. Escolleras del río Pánuco

Veracruz:

- 13. Laguna de Pueblo Viejo
- 14. Isla de Juana Ramirez, La Laja
- 15. Laguna de Tamiagua
- 16. Barra de Cazonces, Lag. de Tamiagua
- 17. Litoral marino de Tampamachoco
- 18. Oro Negro, Lag. de Tampamachoco
- 19. Laguna de Tampamachoco
- 20. Isla Lobos
- 21. Arrecife Isla Lobos
- 22. Tuxpan de Rodríguez Cano
- 23. Escolleras de Tuxpan
- 24. Escollera Norte, Tuxpan
- 25. Escolleras de la termoeléctrica, Tuxpan
- 26. Barra de Tuxpan
- 27. Playa de Cocoteros en la Barra de Tuxpan
- 28. Bajo Tuxpan
- 29. Bajo de Jacome
- 30. Escollera Norte de la Barra de Tuxpan
- 31. Km 6 al Norte de la Barra de Tuxpan
- 32. Km 11 al Norte de la Barra de Tuxpan
- 33. Km 15 al Norte de la Barra de Tuxpan
- 34. Punta Limón
- 35. Tecolutla
- 36. Laguna Verde
- 37. Playa Boca Andrea
- 38. Playa Playa El Morro
- 39. Playa El Paraíso
- 40. Morro de La Mancha

Veracruz:

- 41. Playa Paraíso
- 42. Playa Paraíso-Morro de La Mancha
- 43. Arrecife Pescadores
- 44. Villa Rica de la Veracruz
- 45. Arrecife Hornos
- 46. Isla Verde
- 47. Punta Hoños
- 48. Isla Sacrificios
- 49. Malecón, calle Colón
- 50. Balneario Villa del Mar
- 51. Playa Hermosa
- 52. Costa de Oro
- 53. Mocambo
- 54. Escolleras de Mocambo
- 55. Playa Mocambo
- 56. Playa Hotel Pensiones
- 57. Mocambo-Boca del Río
- 58. Boca del Río-Mocambo
- 59. Playa Boca del Río
- 60. Escolleras del Río Blanco, Boca del Río
- 61. Antón Lizardo
- 62. Isla de Enmedio
- 63. Monte Pio
- 64. Playa Escondida
- 65. Municipio de Catemaco (Playa Escondida)
- 66. Costzacoclos

Tabasco:

- 67. Escollera Sánchez Magallanes
- 68. El Bellote
- 69. Laguna de Mecoacán

Campeche:

- 70. Desembocadura de Atasta
- 71. Laguna Chichorro (Isla Chichorro)
- 72. Desembocadura de Balchahach
- 73. Frente a la Laguna Pantao
- 74. Ciudad del Carmen
- 75. Desembocadura Ciudad del Carmen
- 76. Playas cercanas a Ciudad del Carmen
- 77. La Puntilla
- 78. Laguna Azul
- 79. En la Laguna de Términos (18°25'-19°00'N, 91°15'-92°00'W)

- 80. Centro de la Laguna
- 81. Parte Oriental
- 82. Laguna frente a Ensenada
- 83. Desembocadura de Paso Real
- 84. Puerto Real
- 85. Puerto Real
- 86. Isla Aguada
- 87. Sabancuy
- 88. 25 km al N.E. de Isla Aguada, sobre la carretera a Champolón
- 89. 69 km al N.E. de Isla Aguada, sobre la carretera a Champolón
- 90. Costa de Campeche, km 69
- 91. Carretera Sabancuy-Campeche
- 92. Sonda de Campeche
- 93. Playa Sonita, Lerma
- 94. Lerma
- 95. Puerto Campeche

Yucatán:

- 96. Yucalpetén
- 97. Al poniente del muelle de Puerto Progreso
- 98. Puerto Progreso
- 99. Puerto Progreso-Isla Mujeres/Banco de Campeche
- 100. Arrecife Alacranes
- 101. Isla Chica en el Arrecife Alacranes
- 102. Chicxulub
- 103. Río San Miguel
- 104. El Chalco
- 105. Cabo Catoche

Quintana Roo:

- 106. Isla Contoy
- 107. Entre Puerto Juárez y Punta Sam
- 108. Puerto Juárez
- 109. Isla Mujeres
- 110. Extremo Norte
- 111. Parte Este
- 112. Playa Lancheros
- 113. Muelle de Isla Mujeres
- 114. Playa Los Cocos
- 115. Bajo Pepilo (21°12'21" N, 86°44'39.8" W - GPS-)

- 116. Isla Cancun
- 117. Laguna de Nichuplé
- 118. Estación ICMYL-CRIP Puerto Morelos (1 km al norte de El Jardín)
- 119. El Jardín, Puerto Morelos (20°51'13" N, 87°04'06" W -GPS-)
- 120. Puerto Morelos
- 121. Playa del Carmen (20°37'08" N, 87°04'06" W - GPS-)
- 122. Cozumel
- 123. Muelle de la Isla
- 124. 2.5 km al sur del muelle de la Isla
- 125. 2.5 - 4.5 km al sur del muelle
- 126. Isla de la Pasión
- 127. Chen-Río
- 128. Recorrido del muelle hacia el sur de la Isla
- 129. Recorrido del muelle hacia el Sur (km 3 a 7)
- 130. Punta Chiquero
- 131. Playa Maya
- 132. Playa Caracol
- 133. Playa Encantada
- 134. Playa Encantada-Caracol, cerca de Punta Celsarín
- 135. Playa Caletilla
- 136. Playa San Juan
- 137. Playa San Juan-Caletilla
- 138. Punta Morena
- 139. El Mirador-Punta Morena
- 140. Km 2.5-3.5 al sur del Faro Nuevo
- 141. Punta Tunis
- 142. Xel-Ha
- 143. Huastapich
- 144. Bahía de la Ascensión
- 145. Punta Pájaros
- 146. Punta Piedras
- 147. Punta Estrella
- 148. Playa El Ubero, Cafetal-Ubero, a 67 km al Sur de Carrillo Puerto
- 149. Banco Chinchorro
- 150. Xcalak

9. RESULTADOS

9.1. ANALISIS DE CARACTERES

El concepto de carácter es el tema más polémico de la Biología Comparada o Sistemática (Hennig, 1968; Wiley, 1981; Stuessy, 1990; Mayr & Ashlock, 1991; Hall, 1994; Kitching *et al.*, 1998; Schlichting & Pigliucci, 1998; Winston, 1999; Schuh, 2000; Pigliucci, 2001; Wagner, 2001; Dunn & Everitt, 2004; Hallgrímsson & Hall, 2005). Prácticamente todos estos autores coinciden en que: un carácter taxonómico es cualquier atributo físico (macroscópico, microscópico o molecular) o conductual que permite establecer que un miembro de un taxón difiere o puede diferir del miembro de otro taxón. A grandes rasgos, se trata de todos y cada uno de los atributos perceptibles, directa o indirectamente, que permiten describir la organización tridimensional, función y conducta de los organismos. El análisis de caracteres permite, por un lado, establecer clasificaciones (cuando se relacionan por similitud-diferencia) y, por otro, inferir filogenias (cuando la relación es de parentesco). La filosofía tras unas y otras, los métodos y técnicas usados para construir unas y otras, el que unas reflejen o no a las otras, la probable irrelevancia de unas y otras son algunos de los motivos de la controversia (Ridley, 1986; Panchen, 1992).

De acuerdo a Stuessy (1990), Mayr & Ashlock (1991) y Dunn & Everitt (2004), tenemos los siguientes dos grandes grupos:

1. Caracteres estructurales. Morfológicos, anatómicos, citológicos, ultraestructurales y bioquímicos –proteínas, bases nucleotídicas-.

2. Carácter biogeográficos. En este caso, se trata de la afinidad de los taxa por determinada región geográfica (fría, templada o tropical), ambiente (marino o mixohalino), o incluso hábitat (intermareal expuesto o protegido del oleaje, sumergido). Los caracteres biogeográficos han demostrado ser fundamentales en el estudio de la clasificación, filogenia y sistemática de los organismos (Craw *et al.*, 1999).

A su vez, para ellos, hay dos posibilidades:

1. Cualitativos, los que pueden subdividirse en:

1.1. Binarios (presencia o ausencia) y

1.2. Multiestado (varias manifestaciones, por ejemplo los colores)

2. Cuantitativos, los que pueden subdividirse en:

2.1. Discretos (número de repeticiones) y

2.2. Continuos (intervalos de medida)

No todos los caracteres tienen el mismo valor a lo largo de las categorías taxonómicas. Por ejemplo, los caracteres fisiológicos (rutas metabólicas – autótrofos, heterótrofos), los estructurales bioquímicos (en algunos casos), los ultraestructurales (procariontes, eucariontes), los caracteres conductuales (el comportamiento reproductivo en lo referente a historia de vida) y los caracteres ecológicos generales son poco variables a nivel específico o de grupos de especies; por ello, son más importantes macrotaxonómicamente.

Los caracteres tradicionales en la taxonomía hasta hace algún tiempo fueron los estructurales. Los caracteres morfológicos y anatómicos (sobre todo de estructuras reproductivas) han sido el ingrediente fundamental de la taxonomía lineana o tradicional. Actualmente, tanto la clasificación como la sistemática filogenética se basan, en gran medida, en caracteres moleculares (Givnish & Sytsma, 1997; Salemi & Vandamme, 2003) y los métodos de análisis e inferencia son exclusivamente computacionales (Felsenstein, 2004).

Sin embargo, como la taxonomía lineana o tradicional continúa teniendo vigencia para el estudio de la biodiversidad y su conservación (Leadlay & Jury, 2006; Brodie & Lewis, 2007; MacLeod, 2008), en este trabajo se hace énfasis en caracteres estructurales morfo anatómicos y estos son usados para una discusión sobre fenética y filogenética morfológica (Ridley, 1986). A continuación se describen los caracteres detectados, en la literatura y los ejemplares revisados, como útiles en

la taxonomía de los géneros *Gracilaria* e *Hydropuntia* (incluyendo su manifestación –estados de carácter- en los ejemplares).

9.1.1. Caracteres reproductivos

Cistocarpio. Como consecuencia de los eventos previos y posteriores a la fertilización, las especies de Gracilariaceae presentan cistocarpos externos relativamente parecidos. Las medidas (ancho, largo o diámetro en corte longitudinal o transversal) son relativamente constantes entre las especies y, por tanto, carecen de valor diagnóstico. Sin embargo, por constituir caracteres informativos de variación, en el presente estudio anotamos los intervalos. Si éste es sésil o constreñido en la base (pedicelo o estípote). Si tiene un *apiculum* (elevación o engrosamiento del pericarpio en la región ostiolar) o no, y si tienen o no un ostiolo evidente. Todos los cistocarpos tienen un pericarpio celular externo (rodeando a la masa de carposporas y separándolas del exterior); el número de capas celulares es bastante constante entre las especies. Del mismo modo, mientras las células adyacentes al exterior son anticlinales, las vecinas a la cavidad del cistocarpio son periclinales en todas las especies.

El pericarpio interno (ubicado en la base del gonimoblasto), constituye una pequeña zona de transición celular entre el cistocarpio y el carposporofito; como se presenta en todas las especies no tiene mayor valor taxonómico.

Los cistocarpos presentan un gonimoblasto compuesto de filamentos pseudoparenquimatosos ramificados, terminados en series de carposporas. Hay dos tipos: (i) las carposporas maduras se organizan en racimos y el gonimoblasto es columnar (constreñido y con rostrum) y (ii) en el que las carposporas maduras forman una “media luna” claramente delimitada de la zona estéril o inter fértil del gonimoblasto; éste es amplio y masivo. Externamente es sésil y sin rostrum.

En todas las especies se presentan células tubulares nutricias en contacto con el pericarpio externo e interno. Sin embargo, hay dos diferencias: mientras los

cistocarpos tipo (ii) presentan células tubulares en contacto con ambos pericarpos, los cistocarpos tipo (i) las tienen en contacto con el externo.

Estados empleados en el presente estudio:

Cistocarpo constreñido (Fig. 2).

Cistocarpo sésil (Fig. 3).

Cistocarpo apiculado o con rostrum (Fig. 3).

Carposporas en racimos (Fig. 2).

Carposporas en “media luna” (Fig. 4).

Gonimoblasto columnar (Fig. 2).

Gonimoblasto amplio y masivo (Fig. 4).

Desarrollo del gonimoblasto directo

Desarrollo del gonimoblasto indirecto

Pericarpo interno presente (Fig. 5) o ausente (Fig. 6).

Células tubulares en contacto con ambos pericarpos (Fig. 6).

Células tubulares en contacto sólo con el pericarpo externo (Fig. 2).

Espermacios y espermatangios. Se localizan en concavidades visibles en corte transversal o longitudinal denominadas conceptáculos. Para los generos *Gracilaria* e *Hydropuntia*, hay tres tipos posibles:

1) En depresiones conceptaculares cóncavas y someras. Los espermacios se originan, apicalmente, a partir únicamente de las células basales ubicadas en el fondo o piso del conceptáculo; presentan una pared interna compuesta por células alargadas y piriformes; se encuentran delimitados del resto de la corteza por células corticales alargadas y delgadas. La comunicación con el exterior es del mismo tamaño que el diámetro del conceptáculo.

2) En conceptáculos urciformes, más profundos que la o las capas corticales constituyentes. Los espermacios se originan en el ápice de todas las células de la superficie interna del conceptáculo. Se encuentran delimitados del resto de la corteza por filamentos de células corticales alargadas. La comunicación con el

exterior es ligeramente menor al ancho o diámetro del conceptáculo. A su vez, pueden ser simples o aislados, o confluentes.

3) En conceptáculos ovoidales, piriformes, multicavitarios y profundos. Los espermacios se originan en el ápice de todas las células de la superficie interna del conceptáculo. Se encuentran delimitados del resto de la corteza por filamentos de células muy alargadas. Todas las cavidades asociadas, una vez maduro el conjunto (frecuentemente en las porciones medias de los ejes), convergen en un corto canal que se comunica con el exterior por medio de un poro.

Estados empleados en el presente estudio:

Conceptáculos ursiformes o tipo *verrucosa* (aislados o confluentes. Fig. 7).

Conceptáculos concavos o tipo *textorii* (Fig. 8).

Conceptáculos multicavitarios o tipo *hydropuntia* (Fig. 9).

Tetrasporangios. Estos son siempre de tipo cruzado y se localizan en la corteza. Pueden ser esféricos o generalmente ovoidales (Fig. 10 y 11). Una posible variación puede darse en el largo y ancho, pero no ha demostrado ser constante.

9.1.2. Caracteres externos

Forma biológica. Esto se refiere a la forma general del talo.

Estados empleados en el presente estudio:

Talo erecto.

Talo decumbente.

Color. Para las gracilarias, como para otras rodofitas, el color está determinado, en primer lugar, por la cantidad de los pigmentos accesorios (R-ficoeritrina y R-ficocianina) y, en segundo, por la dominancia de las clorofilas a y d. El resultado es una gama de colores que van desde el amarillo pálido al amarillo verdoso, del verde amarillento o amarillo verdoso al verde pálido y verde clorofita, del rojo bronceado al rojo púrpura.

Ramificación. Todas las especies de *Gracilaria* presentan una forma de ramificación que va desde la estrictamente dicotómica a una ostensiblemente irregular. Esta última puede ser descrita toda vez que el ejemplar presenta ramas solitarias que surgen de un eje central hacia ambos lados de él, ya sea de manera alterna o unilateral. Desde luego, es fundamental tener muchos ejemplares herborizados (bien prensados) y frescos para apreciar una dicotomía o politomía. Se ha sugerido (Santelices *et al.* 1996) que los patrones de ramificación de las especies de *Gracilaria* están o pueden estar alterados por procesos de germinación *in situ*. La germinación *in situ* dá lugar a talos de la especie epífitos del talo parental, a la alteración de los patrones de ramificación, y a quimeras genéticas en el talo. Debido a que son rasgos indistinguibles, ésto no pudo ser observado en el material examinado.

Estados empleados en el presente estudio:

Ramificación dicotómica (Fig. 12).

Ramificación irregular (Figs. 13, 14, 15 y 16).

Planos de ramificación. Una diferencia importante en cuanto a la ramificación, se establece por la orientación de las ramas a partir del eje principal. Es decir, en algunas especies, las ramas pueden surgir, sólomente, hacia la derecha e izquierda del eje (ramificación en un sólo plano), en otras pueden surgir también y simultáneamente hacia adelante o hacia atrás del mismo eje (ramificación en dos o varios planos). El primer caso lo encontramos en las especies complanadas-aplanadas. El segundo lo podemos encontrar en las especies de ejes cilíndricos.

Estados empleados en el presente estudio:

Ramificación en un plano (Fig. 17).

Ramificación en dos o varios planos (Fig. 18).

Segmentos. Otra diferencia específica que emana de la ramificación, se refiere al largo de los segmentos entre una y otra rama. La consecuencia directa de lo anterior es la aparente abundancia de ramas a partir de determinada porción del talo, ya sea basal, media o superior. Por ejemplo, hay especies con segmentos de

longitud constante a lo largo del talo y otras con segmentos cada vez más cortos conforme nos aproximamos al ápice. Lo importante estriba en la constancia de los segmentos entre ramificaciones sucesivas y, como consecuencia, en el aspecto de la ramificación a partir de determinada porción del talo (basal, media o superior).

Estados empleados en el presente estudio:

Segmentos de longitud constante (Fig. 19).

Segmentos de longitud variable (Fig. 20).

Ejes. Existen fundamentalmente, tres tipos fácilmente visibles cuando se hace un corte transversal: cilíndricos, complanados o comprimidos y aplanados. En realidad, hay muy pocas especies de *Gracilaria* que tengan sólo un tipo de forma a todo lo largo de sus ejes y en todo el hábito. Excluyendo a las estrictamente cilíndricas, tenemos las siguientes variables:

1) especies con ejes cilíndricos en su mayor parte, pero ligera a acentuadamente complanados en las ramificaciones (Fig. 21A);

2) especies complanadas en su mayor parte, pero con las porciones superiores o apicales ligera a decididamente aplanadas (Fig. 22A) y,

3) especies con ejes aplanados en su mayor parte, pero con la base de las ramificaciones y pedicelos (estípites) complanados o cilíndricos (Fig. 23A).

En general, la dominancia de alguno de estos estados de carácter definirá el tipo de forma de los ejes en el hábito. El ancho de los ejes (medido, en las especies aplanadas, de un borde o margen al otro), puede ser constante en algunas especies, a altamente irregular en otras. El grosor de los mismos (medido desde una superficie a la otra en corte transversal, en especies complanado-aplanadas) varía de una especie a otra y, generalmente, es constante a partir de la porción media. En especies con ejes cilíndricos, en lugar de medir ancho, se utiliza el diámetro de los ejes. En realidad, es difícil encontrar una especie de *Gracilaria* que sólo tenga un

tipo de forma a todo lo largo de sus ejes y en todo el hábito. Las únicas excepciones se dan en las costas del Atlántico mexicano y Pacífico de Baja California. En *Gracilaria blodgettii* Harvey, *G. pacifica* I.A. Abbott e *Hydropuntia caudata* (J. Agardh) Gurgel et Fredericq los ejes son estrictamente cilíndricos a todo lo largo. Las demás presentan con frecuencia una mezcla o la dominancia de una de las formas. En el Pacífico Centro-Sur mexicano, Dreckmann (1997, 1999) pudo formar tres grupos de especies con base en este carácter: 1) cilíndricas (*G. parvispora* I.A. Abbott), 2) complanadas (*G. pachydermatica* Setchell et Gardner) y 3) comprimidas o aplanadas (*G. crispata* Setchell et Gardner y *G. veleroae* E.Y. Dawson).

Estados empleados en el presente estudio:

Ejes cilíndricos (Fig. 21).

Ejes complanados o comprimidos (Fig. 22).

Ejes aplanados (Fig. 23).

Ejes de ancho constante (Fig. 24).

Ejes de ancho variable (Fig. 25).

Consistencia. Este atributo se refiere al grado de cohesión estructural del talo algal. En este sentido, los hábitos de las especies de *Gracilaria*, pueden poseer una consistencia turgente (firme, rígida, robusta etc.) o flácida. En el primer caso pueden tener un cuerpo torcido o ser rectas. De acuerdo a la consistencia de los talos, en el Pacífico Centro-Sur mexicano Dreckmann (1997, 1999) formó dos grupos: 1) turgentes y 2) flácidas

Este carácter, en el Pacífico tropical Mexicano, está fuertemente relacionado al tipo de ambiente y habitat (Dreckmann 1997). Mientras las tres especies turgentes se encuentran en el intermareal rocoso expuesto del ambiente marino, las dos especies flácidas viven en el inframareal protegido de ambientes mixohalinos.

Estados empleados en el presente estudio:

Consistencia firme (turgente, rígida) (Fig. 26).

Consistencia flácida (Fig. 27).

Adherencia. En las descripciones que aparecerán más adelante, hemos agregado la buena o mala adherencia al papel de herbario como un rasgo meramente informativo. Este es un atributo que probablemente este asociado al contenido de polisacaridos con características adhesivas. Este no es constante a lo largo de la literatura por lo que no posee, hasta ahora, importancia de delimitación específica. Como lo hemos podido registrar para todos los taxa presentes en el Atlántico mexicano, sin duda podemos otorgarle estados de carácter que nos permita un subsecuente análisis numérico más robusto.

Estados empleados en el presente estudio:

Buena adherencia al papel.

Mala adherencia al papel.

Constricciones en la base de las ramas. Las ramas pueden o no presentar una disminución en el diámetro cerca de la base de las mismas; es decir, pueden o no estar constreñidas. A veces, es posible encontrar constricciones muy evidentes en todas las bases o sólo en algunas; en ambos casos se considera que el talo presenta constricciones.

Estados empleados en el presente estudio:

Bases constreñidas (Figs. 28 y 29).

Bases no constreñidas (Fig. 30).

Ápices. Estos pueden ser redondeados o agudos en todas las ramas de un hábito. Sin embargo, también es posible encontrar hábitos con una mezcla de ambos tipos. Ambas posibilidades suponen ápices lisos, existiendo la posibilidad de que los ápices tengan proliferaciones.

Estados empleados en el presente estudio:

Apices redondeados (Fig. 31).

Apices agudos (Fig. 32).

Apices con proliferaciones (Fig. 33).

Pedicelos o estípites. Como la gran mayoría de las macroalgas marinas bentónicas, las especies de *Gracilaria* presentan un pie de fijación; en este caso no es rizoidal sino discoidal y pseudoparenquimatoso en construcción. De él surgen uno o varios ejes erectos, éstos tienen un segmento antes de la primera ramificación, que puede diferir notablemente del resto del talo y que se denomina pedicelo o estípite. Tanto en el material de herbario como en la literatura (especialmente en las ilustraciones) se aprecian algunas diferencias en cuanto a la forma del mismo (cilíndrico o complanado), la consistencia (si robusto o flácido) y largo. Este es un carácter no usado con constancia en la bibliografía (Dreckmann 1997).

Estados empleados en el presente estudio:

Estípite corto (Fig. 31).

Estípite largo (Fig. 34).

Márgenes. En muchas especies es posible la presencia de proliferaciones en los bordes o márgenes de los ejes. Estas pueden ser cortas, cilíndricas, espinosas y/o cervicornes, largas y divididas o lobuladas. También es posible que sean evidentes pequeñas puntas a intervalos irregulares, en ese caso se trata de un margen dentado. Por último, las proliferaciones no se restringen a los márgenes. Al menos una especie descrita para el Golfo de California (*Gracilaria spinigera* E.Y. Dawson) las presenta también en las superficies, por lo que es un estado de carácter que debe ser tomado en cuenta. En el caso de especies cilíndricas, sobre todo en *H. caudata*, es común la presencia de proliferaciones delgadas y pequeñas, fáciles de detectar con ayuda de una lupa.

Estados empleados en el presente estudio:

Márgenes lisos (Figs. 24 y 25).

Márgenes con proliferaciones (Figs. 32, 35 y 36).

9.1.3. Caracteres internos

Médula. Todas las especies de la familia Gracilariaceae revelan, en corte transversal o longitudinal, una médula pseudoparenquimatosa compuesta de células grandes, generalmente esféricas y sin contenido celular aparente. Las diferencias interespecíficas se dan en cuanto al tamaño de las mismas y, principalmente, al número de capas celulares. Estas características obscurecen la construcción uniaxial del orden Gracilariales (Fritsch 1945, Kylin 1956, Schneider & Searles 1991, Fredericq & Hommersand 1989a) y han llevado a autores como Joly (1965, 1967) y Abbott y Hollenberg (1976) a establecer que Gracilariaceae no posee un eje central, dando a entender, equivocadamente, que la construcción es multiaxial. Otros autores, aunque inseguros, son más cuidadosos (p. ej. Dixon & Irvine 1977) y describen la médula como "...without an obvious axial filament...". Algunos autores (Xia Bangmei 1985, Meng Chiang 1985, Norris 1985) han hecho referencia al grosor de la pared de las células medulares. Sin embargo, unos dan las medidas y otros sólo dicen que son "gruesas" o "delgadas", restándole así utilidad al rasgo como carácter taxonómico.

Estados empleados en el presente estudio:

Menos de 10 capas de células medulares.

Más de 10 capas de células medulares.

Corteza. En todas las especies de *Gracilaria* la corteza está compuesta por filamentos dicotómicos de células pequeñas, esféricas a ovoidales y totalmente pigmentadas con respecto a las medulares. Las diferencias específicas se dan en cuanto al número de capas celulares visibles en corte transversal o longitudinal. La forma de las células corticales se puede modificar en gran medida por la presencia de tetrasporangios y conceptáculos espermatangiales. Tanto en la corteza de los ejes como en los cistocarpos es posible apreciar la orientación y forma de las células. Pueden tener forma alargada a comprimida y arreglarse a lo largo o paralelamente a la superficie de los ejes, recibiendo el nombre de periclinales (la única especie con esta característica es *G. veleroae* E.Y. Dawson, descrita para el

Golfo de California). O pueden ser también alargadas o redondas, pero orientarse perpendicularmente a la superficie de los ejes, denominándose anticlinales. Este es un carácter frecuente en las descripciones de las especies (Setchell & Gardner 1924, Norris 1985). Sin embargo, por este carácter se entienden varias posibilidades: número de capas, forma y arreglo de las células. Debe tomarse en cuenta que encontramos corteza no sólo en los ejes o ramas, sino también en los cistocarpos y asociada a conceptáculos espermatangiales y tetrasporangios. Por ejemplo, es frecuente que en los cistocarpos, mientras las células epidérmicas son anticlinales, las correspondientes al pericarpo externo, es decir de un poco más abajo, sean periclinales. Este carácter no es utilizado con constancia por los diferentes autores en las descripciones de la mayoría de las especies por lo que, desgraciadamente, no podemos evaluar su importancia taxonómica. Su estudio en los ejemplares de herbario disponibles para las especies del área de estudio resultó prácticamente imposible debido a las deformaciones producto de la deshidratación; ésto ya había sido notado por Oliveira (1984). En general el número de capas involucradas y si son periclinales o anticlinales son los dos atributos más constantes hasta ahora.

Estados empleados en el presente estudio:

Células anticlinales (Figs. 37-42).

Células periclinales (Fig. 43).

Una o dos capas celulares (Fig. 37).

Más de dos capas celulares (Fig. 42).

Subcorteza. En varias especies se presenta una zona de transición entre médula y corteza, compuesta por células de tamaño intermedio entre las medulares externas y las corticales, con contenido celular o pigmentación y formas aproximadas a la esférica. Cuando dicha zona se presenta, la transición entre médula y corteza es gradual. Por el contrario, si no es posible detectarla, entonces la transición es abrupta. El tamaño de las células comprometidas en este tejido, así como el número de las mismas, es altamente variable en un mismo eje. Agardh (1901) diferenció ésto y estableció las categorías *Macrocystideae*: equivalente a una transición abrupta, *Microcystideae*, *Platycystideae* y *Plectocystideae*: equivalentes

a una transición gradual. En ellas la variante es la forma y tamaño de las células de la subcorteza. En el trabajo citado, Agardh estableció dos subgéneros: *Plocaria* y *Podeum*, el primero compuesto de tres series (Macro, Micro y Plectocystideae) y el último por la serie Platycystideae. A pesar de esto, son contados los autores que han considerado dicha clasificación (p. ej. Oliveira 1984; vease Byrne *et al.*, 2002).

Estados empleados en el presente estudio:

Transición abrupta (Fig. 37).

Transición gradual (Fig. 38).

9.1.4. Caracteres eco-biogeográficos

Región-Ambiente-Hábitat. Saber por qué las especies viven en los lugares en los que viven, constituye un tema unificador en el estudio de la evolución, filogenia y clasificación de la vida (Llorente *et al.*, 1996; Lomolino *et al.*, 2004; Papavero *et al.*, 2004; Morrone, 2009). La historia de las cosas vivas en la tierra, está relacionada con la historia de la tierra misma. Pese a ésto, la distribución geográfica de los organismos (los caracteres conductuales han sufrido la misma suerte), no han sido tomados en cuenta como descriptivos en la historia evolutiva de los organismos, luego tampoco han sido considerados en su clasificación. Así, el solo hecho de que las especies no viven en el mismo lugar al mismo tiempo, nos sirve para usar la distribución como criterio de divergencia evolutiva. Como la divergencia evolutiva nos indica diferencia específica, entonces los taxa han evolucionado, especiado, desde un punto geográfico, ya sea por dispersión o vicarianza. Si esto es cierto, entonces la distribución puede ser un atributo, o carácter taxonómico. La distribución de los organismos es global en términos climáticos (regiones), ecosistémica a nivel de afinidades (ambientes), o ecofisiológica y local (hábitats).

Estados empleados en el presente estudio:

Región fría

Región templada

Región tropical

Ambiente marino

Ambiente mixohalino

Hábitat intermareal expuesto al oleaje

Hábitat intermareal protegido del oleaje

Hábitat sumergido expuesto al oleaje

Hábitat sumergido protegido del oleaje

9.1.5. Caracteres alternativos

Del mismo modo que con otros vegetales, las algas han sido objeto de un intenso estudio químico desde hace varios siglos. La razón es, por supuesto, la extraordinaria importancia que la enorme variedad de compuestos de origen vegetal tienen en la vida humana. Aprovechando la información disponible en campo de la química de algas y ante la dificultad para delimitar especies, numerosos investigadores se han preocupado por el estudio de rasgos que pudieran ser útiles para la clasificación algal, y han tratado de encontrar alguna correlación entre contenidos químicos (sobre todo sulfatos, esteroides, ácidos grasos y carotenoides) y dureza de los geles (agares) en las diferentes especies usadas, sin mayor éxito (Oliveira 1984). Stoloff & Silva (1957) intentaron determinar algún posible significado taxonómico de los diferentes polisacáridos encontrados en algunas algas rojas y aunque efectivamente vieron que ciertos grupos presentan sólo alguno de los constituyentes (agares, carragenanos o gelanos), en el caso del género *Gracilaria* todas las especies consideradas presentan agar en sus paredes celulares. Brown & McLachlan (1982), independientemente de encontrar dos carotenoides completamente inusuales en Rhodophyta (anteraxantina y vioflaccidantina) en ocho especies de *Gracilaria*, concluyen que estos pigmentos son de poco significado taxonómico ya que su presencia es, probablemente, más común entre las algas rojas de lo que se había pensado. Asimismo, con respecto a la estructura química de los agares, Mihghou *et al.* (1985) no encontraron diferencias taxonómicas significativas entre *G. verrucosa* (Hudson) Papenfuss, *G. tenuistipitata* Chang et Xia y *G. blodgettii* Harvey. Esta situación, aparentemente frustrante, se debe a que durante algún tiempo, la química de algas se ha centrado en pocos grupos químicos y pocos taxa. De ahí que cuando

la quimiotaonomía hace su aparición en la década de los sesenta, las técnicas no resultaban ser lo necesariamente homogéneas y precisas como para que los datos pudieran ser correlacionados consistentemente con los sistemas de clasificación. Es decir, durante veinte o treinta años la quimiotaonomía se mantuvo en una suerte de *in-pass* teórico dominado por grandes ideas, pero también por la ausencia de tecnología apropiada. Esta es también la razón de que la quimiotaonomía haya recibido críticas tan severas. Sin embargo, el desarrollo abrumador de la biología y genética molecular, a partir de los ochentas, está obligando a una estimulante reevaluación del enfoque o aproximación quimiotaonómico (Véase las revisiones de Harborne 2000 y Crawford 2000).

Considerando que las especies de *Gracilaria* son dioicas, éstas pueden ser objeto de estudios de hibridación que se pueden dirigir hacia dos fines eminentemente taxonómicos: (1) demostrar la interfertilidad y posible sinonimia de plantas con diferentes formas y nombres y (2) detectar la incompatibilidad sexual o genética entre plantas similares con el mismo nombre (pero de diferentes regiones geográficas). Los pocos intentos sobre esto, documentados en la literatura (Bird & McLachlan 1982a y b, Bird *et al.* 1982, Plastino & Oliveira 1989, Plastino 1985, 1991), han arrojado buenos resultados. Sin embargo, hay que recordar que las algas en general, como una gran cantidad de plantas, presentan alto grado de hibridación espontánea, en consecuencia, las especies deben mantenerse interfértiles, en condiciones de laboratorio, por lo menos hasta F₂ o F₃ (Oliveira & Plastino 1984, Plastino 1985, 1991).

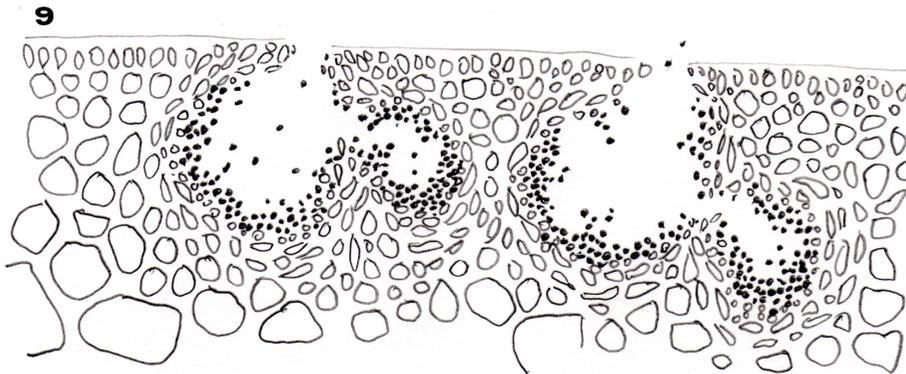
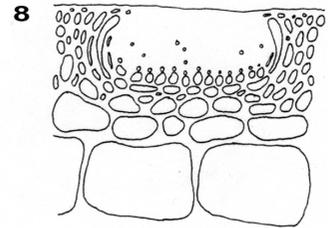
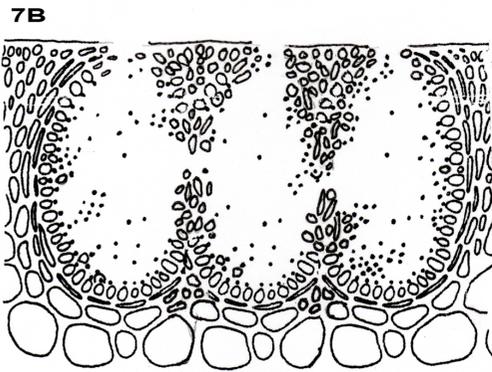
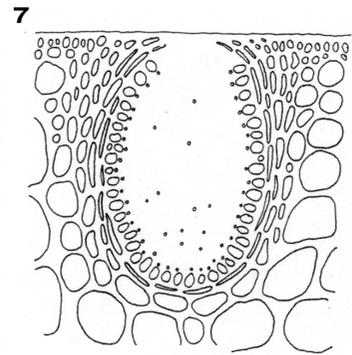
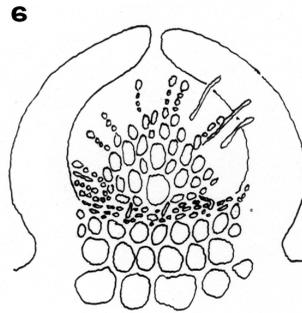
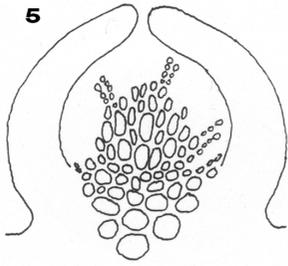
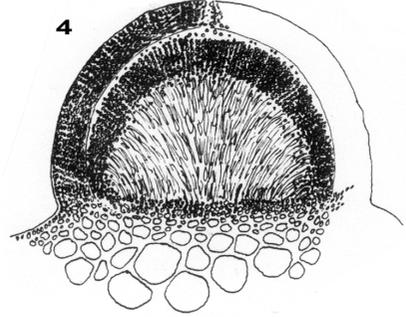
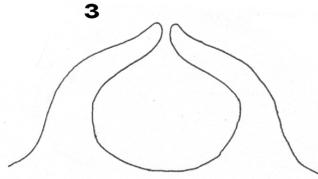
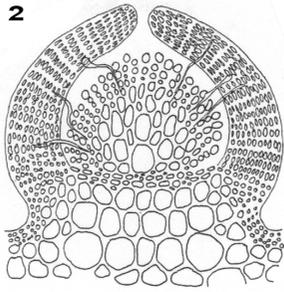
Un rasgo mencionado con frecuencia en la mayoría de las descripciones, es la presencia de “pelos” unicelulares apoplastídicos (con núcleo y vacuola, pero sin cloroplastos) en muchas especies de *Gracilaria* y de otros géneros de la familia. Estos se desarrollan a partir de células corticales altamente modificadas, generalmente de mayor tamaño y densidad que las corrientes. Dependiendo de la morfología de los talos, pueden diferir en localización (apicales o a lo largo de los ejes), largo, diámetro y abundancia. A pesar de esto, la presencia de ellos en un gran porcentaje de las cerca de 4000 rodofitas descritas (Oates & Cole 1994)

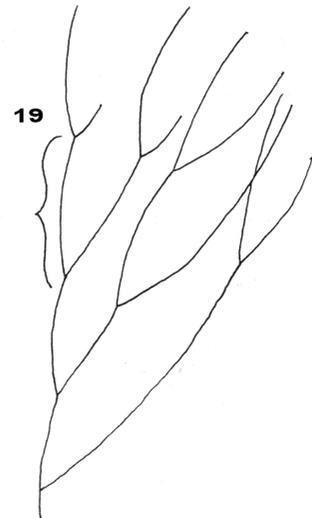
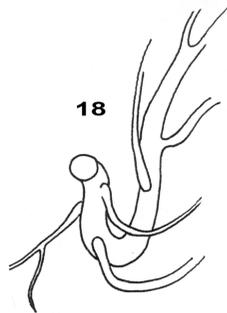
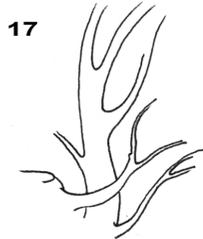
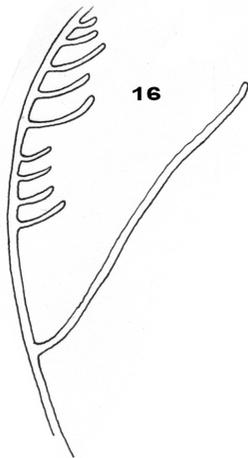
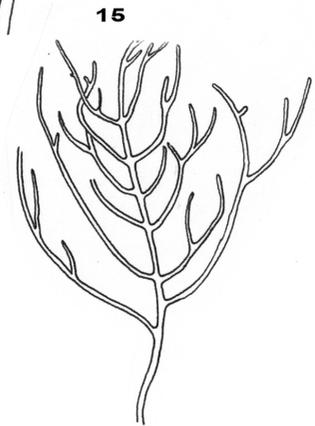
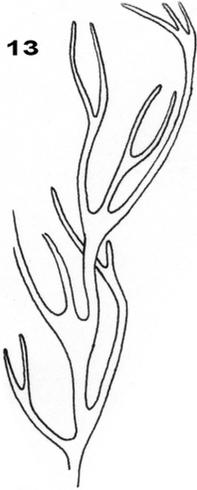
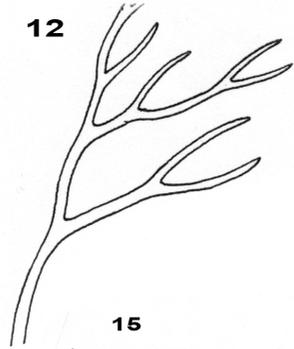
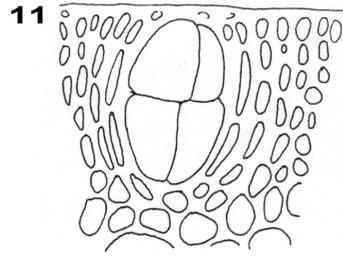
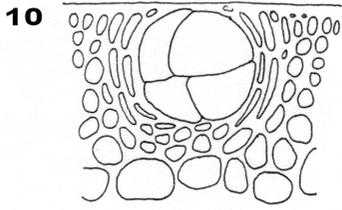
les resta, por ahora, importancia como carácter taxonómico. Dichos autores hicieron un estudio comparativo del desarrollo y citología de las células pilíferas de *Gelidium vagum* Santelices y *Gracilaria pacifica* I.A. Abbott y, aunque encontraron interesantes diferencias, vieron que éstas se relacionan a aspectos como demanda de nitrógeno e iluminación. La presencia de pelos es, posiblemente, resultado de variaciones ecofisiológicas.

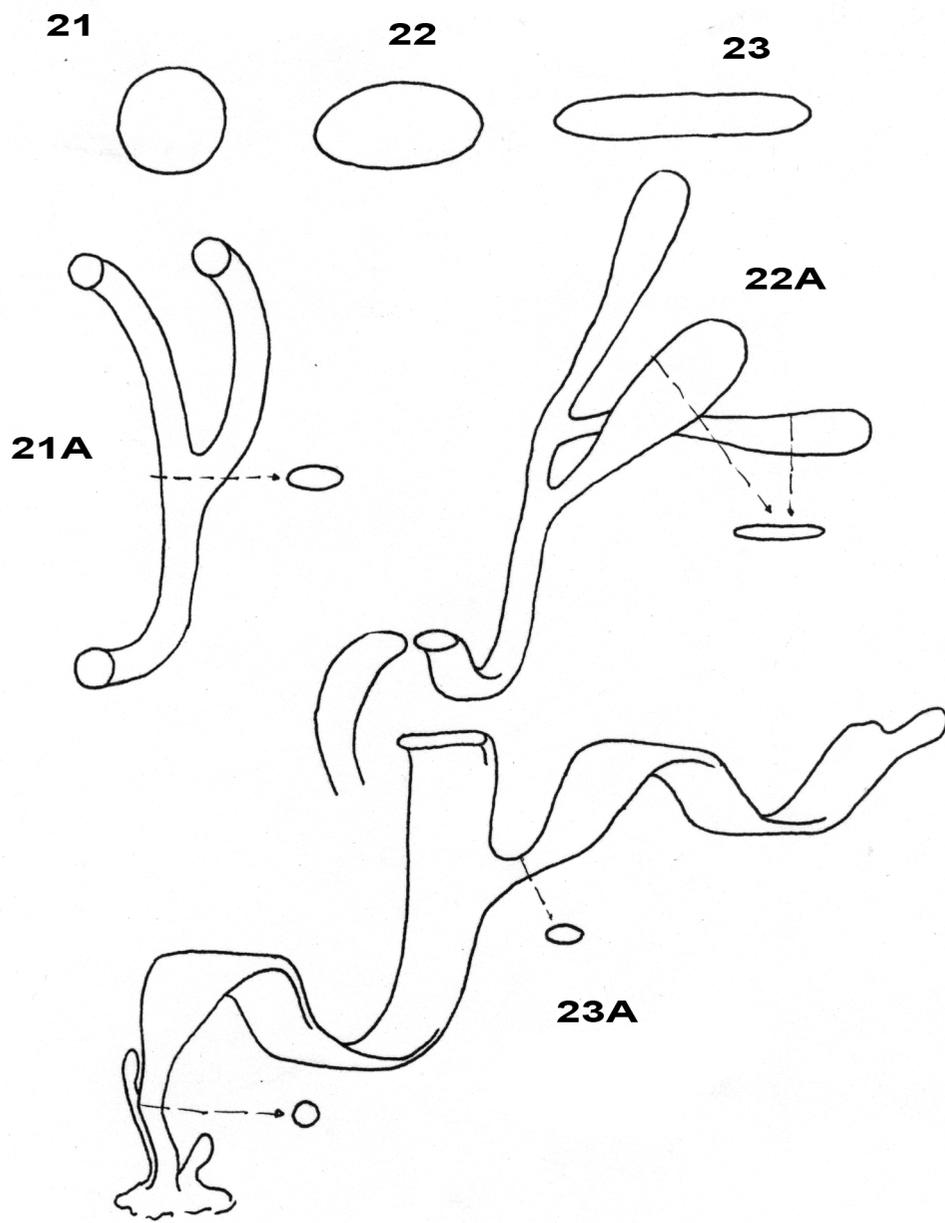
Desde hace algunos años, la técnica de contar cromosomas ha sido usada para encontrar una posible “huella de identidad” en numerosas especies (Cole 1990). Bird y McLachlan (1982b) y Bird *et al.* (1982) documentan el caso de siete especies de *Gracilaria* y Cole (1990) aumentó el número a cerca de once. Sin embargo, Godin *et al.* (1993), usando material de localidades dentro del intervalo de distribución de *G. verrucosa* (Gales, Noruega, Japón y Francia), encontraron diferentes números cromosómicos. Lo mismo se ha presentado en *Polysiphonia ferulacea* J. Agardh, *P. harveyi* Bailey, *Porphyra leucostica* Thuret in LeJolis y *P. spiralis* E.C. Oliveira et Coll var. *amplifolia* E.C. Oliveira et Coll (Kapraun 1977, 1978, Kapraun *et al.* 1991). Por el contrario, tanto en *Gracilaria foliifera* (Forskal) Børgesen como en *G. tikvahiae* McLachlan el número es $n=24$, sin embargo, éstas no son interfértiles (McLachlan *et al.* 1977, McLachlan 1979). Algo que es necesario evaluar es si las similitudes y diferencias cuantitativas cromosómicas equivalen cualitativamente a la información genética en ellos contenida. Aunque Kapraun *et al.* (1993, 1996) han demostrado que la cuantificación y caracterización de ADN nuclear permite delimitar al género *Gracilaria* de *Gracilariopsis*, lo mismo no es posible para delimitar especies al interior de los géneros *Gracilaria* y *Gelidium*. A lo anterior se puede agregar que la poliploidía frecuente en células vegetativas, endopoliploidía en células apicales y aneuploidía, presente en muchas algas rojas, complica bastante la determinación de los números cromosómicos diploides ($2n$) y básicos (x) (Godin *et al.* 1993). Finalmente, como revela la revisión de Stace (2000), tanto el número cromosómico como el tamaño genómico, la morfología cromosómica, las características de tinción cromosómica, la disposición de cromosomas y genoma en la célula y la conducta y homología cromosómicas, son herramientas con un mayor significado para la ecología evolutiva que para la taxonomía.

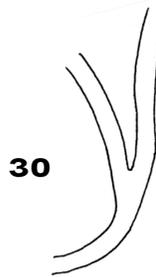
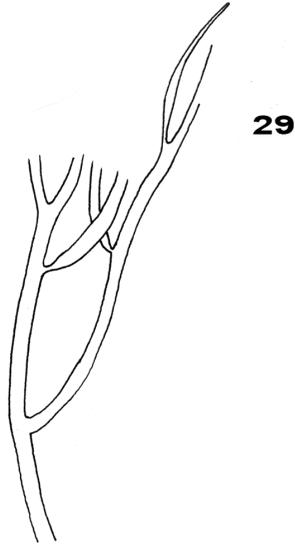
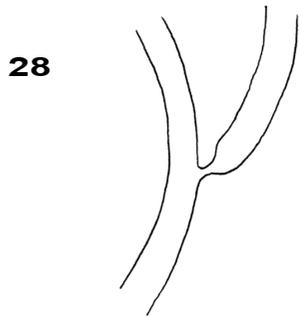
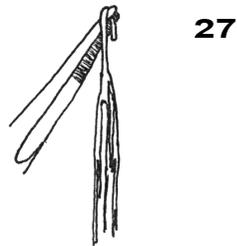
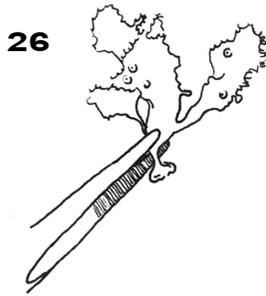
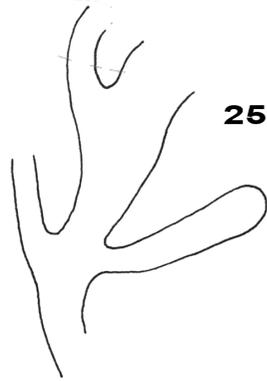
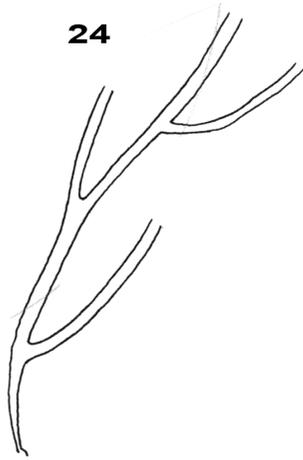
Como ya se mencionó, en menos de 15 años, la biología molecular ha desarrollado técnicas para aislar, cuantificar e identificar sectores génicos, proteínas y otras moléculas. La utilidad de esto fué entendida por biólogos preocupados por la taxonomía y sistemática de grupos particularmente difíciles de delimitar por la extrema intersección de caracteres morfológicos (Endress *et al.* 2000). En el caso concreto de *Gracilaria*, Goff y Coleman (1988) y Goff *et al.* (1994) encontraron que no sólo hay diferencias en los patrones de ADN plastidial entre géneros (*Gracilaria* y *Gracilariopsis*) sino que los fragmentos de restricción difieren entre especies del mismo género.

Los anteriores caracteres, debido a su inconstancia a lo largo de los tratamientos monográficos no fueron incorporados en el presente estudio. Los hemos mencionado para llamar la atención y, en el futuro, poder hacer un uso efectivo de ellos.

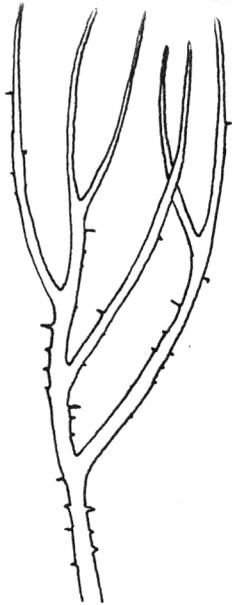








32



33



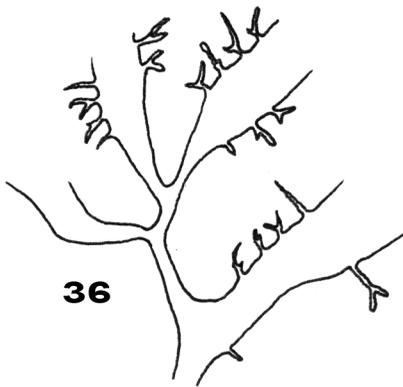
35

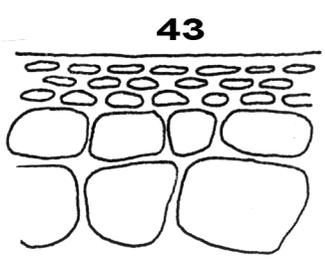
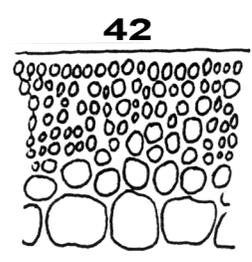
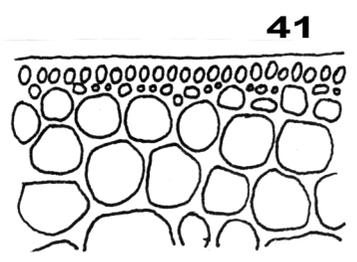
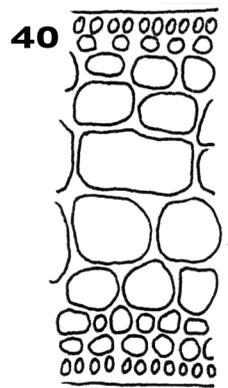
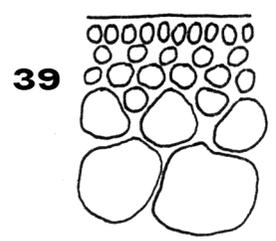
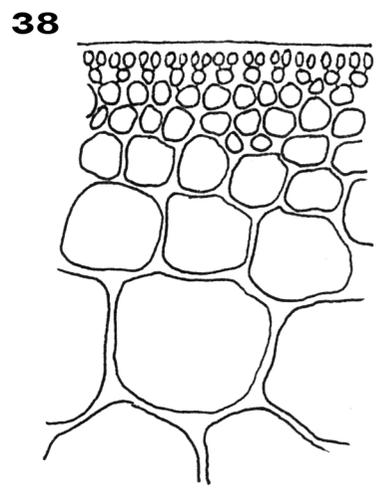
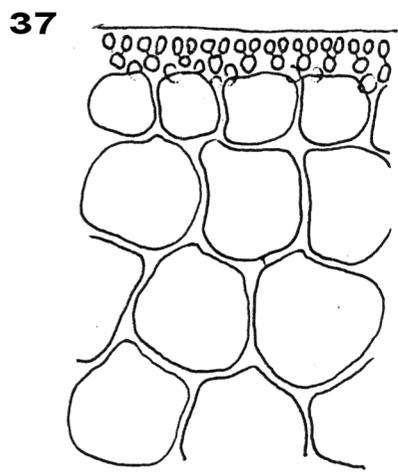


34



36





9.1.6. Lista analítica de caracteres

Lista 6. Lista de caracteres usada para el estudio monográfico y el análisis filogenético

- 1 Cistocarpo constreñido
- 2 Cistocarpo sésil
- 3 Cistocarpo con rostrum apiculado
- 4 Carposporas en racimos
- 5 Carposporas en “media luna”
- 6 Gonimoblasto columnar
- 7 Gonimoblasto amplio y masivo
8. Desarrollo del gonimoblasto directo
9. Desarrollo del gonimoblasto indirecto
- 10 Pericarpo interno
- 11 Células tubulares en contacto con ambos pericarpos
- 12 Células tubulares en contacto sólo con el pericarpo externo
- 13 Células tubulares en contacto sólo con el pericarpo interno
- 14 Conceptáculos espermatangiales tipo *Verrucosa*
- 15 Conceptáculos espermatangiales tipo *Textorii*
- 16 Conceptáculos espermatangiales tipo *Hydropuntia*
- 17 Espermatangios tipo *Gracilariopsis* o *Chorda*
- 18 Talo erecto
- 19 Talo decumbente
- 20 Ramificación dicotómica
- 21 Ramificación irregular
- 22 Ramificación en un plano
- 23 Ramificación en dos o varios planos
- 24 Segmentos de longitud constante
- 25 Segmentos de longitud variable
- 26 Ejes cilíndricos
- 27 Ejes complanados o comprimidos
- 28 Ejes aplanados

- 29 Ejes de ancho constante
- 30 Ejes de ancho variable
- 31 Consistencia firme (turgente, rígida)
- 32 Consistencia flácida
- 33 Buena adherencia al papel
- 34 Mala adherencia al papel
- 35 Bases constreñidas
- 36 Bases no constreñidas
- 37 Apices redondeados
- 38 Apices agudos
- 39 Apices con proliferaciones
- 40 Estípites cortos
- 41 Estípites largos
- 42 Margenes lisos
- 43 Margenes con proliferaciones
- 44 Menos de 10 capas de células medulares
- 45 Más de 10 capas de células medulares
- 46 Células anticlinales
- 47 Células periclinales
- 48 Una o dos capas celulares corticales
- 49 Más de dos capas celulares corticales
- 50 Transición abrupta en la corteza
- 51 Transición gradual en la corteza
- 52 Región fría
- 53 Región templada
- 54 Región tropical
- 55 Ambiente marino
- 56 Ambiente mixohalino
- 57 Habitat intermareal expuesto al oleaje
- 58 Habitat intermareal protegido del oleaje
- 59 Habitat sumergido expuesto
- 60 Habitat sumergido protegido

9.2. FLORA MONOGRAFICA

9.2.1. Clave genérica

1. Conceptáculos espermatangiales cóncavos o urciformes: *Gracilaria*

1'. Conceptáculos espermatangiales multicavitarios, confluyentes: *Hydropuntia*

9.2.2. Género *Gracilaria* Greville

Descripción (Fredericq y Hommersand 1990a y b). Organismos de vida libre. Talos erectos o decumbentes, fijos al sustrato por medio de un disco basal del que surgen dos o más ejes cilíndricos a aplanados. Corteza de células pequeñas y médula de células grandes. Con la excepción de *Gracilaria preissiana* (Sonder) Womersley in Min -Thein et Womersley, cuyos talos gametangiales pueden ser dioicos o monoicos (Womersley 1996), las plantas son dioicas (Womersley 1996), ocasionalmente con mezcla de fases reproductivas (gametofitos haploides + tetrasporofitos diploides). Rama carpogonial de dos células. Las células estériles adyacentes a la rama carpogonial entran en fusión con el carpógonio seguido de una fusión adicional de células vegetativas con la célula resultante del anterior proceso. Una vez madura, esta célula de fusión se ramifica. Cavidad del cistocarpo extensa. Ausencia de pericarpo interno. Fusiones secundarias por medio de células tubulares nutricias multinucleadas, éstas se fusionan con células del piso del cistocarpo y pericarpo externo. Los inicios carpogoniales se producen en racimos de cadenas irregulares. Cistocarpo prominente. Células del pericarpo más o menos isodiamétricas. Células parentales espermatangiales derivadas de células corticales intercalares, se producen filamentos ramificados que delinean un espacio intercelular que constituirá una cavidad o conceptáculo. Los espermatangios se

originan de una célula parental espermatangial por medio de una división cóncavo-convexa. Conceptáculos espermatangiales urciformes (solitarios o confluentes) o cóncavos. Tetrasporangios divididos en forma cruzada, superficiales.

9.2.3. Clave para los subgéneros

1. Conceptáculos espermatangiales urciformes: subgénero *Verrucosa*

1'. Conceptáculos espermatangiales cóncavos: subgénero *Textoriella*

9.2.4. Subgénero *Verrucosa* (= Subgénero *Gracilaria* Yamamoto, 1978: 128). Conceptáculos espermatangiales urciformes y profundos, confluentes, cada célula espermatangial parental forma un sistema ramificado que cubre completamente la superficie interna del conceptáculo maduro, cada célula espermatangial parental produce espermatangios. No hay células alargadas y piriformes que constituyan una verdadera pared conceptacular interna; las células corticales adyacentes son ligeramente alargadas (Dreckmann 1997).

9.2.4.1. *Gracilaria damaecornis* J. Agardh

Gracilaria damaecornis J. Agardh, 1852: 597 (tipo: "Atlántico de Norte América". Howe [1920] sugiere que podría tratarse de las Islas Vírgenes.

Lectotipo: Hoja #29861 en el Herbario Agardhiorum (LD), ilustrado por Ganesan (1993: 93, fig. 1. !).

Sinónimos taxonómicos: *Polycavernosa albornozii* Rodríguez, *Gracilaria albornozii* (Rodríguez) I.A. Abbott.

Descripción (Fig. 83). Plantas arbustivas de hasta 20 cm de altura, de color rojo oscuro a verdoso, de textura cartilaginosa y carnosa, mala adherencia al papel, pie de fijación pequeño y discoidal del que surgen uno o varios ejes erectos (uno de los cuales es dominante). Ramificación abundante y variable, generalmente dicotómica

irregular y unilateral, con proliferaciones. Los ejes son generalmente cilíndricos a ligeramente complanados, 1-2(3) mm de ancho. Los segmentos apicales con ligera tendencia a la unilateralidad. Apices redondeados a agudos, simples, bífidos o multifidos y subsecundos. Estípites largos y robustos. Pié de fijación discoidal similar a la variedad tipo. No se adhiere al papel de herbario. Corteza y subcorteza delgadas, ambas de pocas capas celulares. Médula de células poligonales. Espermatangios en conceptáculos urciformes y profundos, confluentes. Cistocarpos abundantes por toda la superficie del talo, sobre todo en las porciones medias y superiores, esféricos, sésiles, no apiculados. En corte la masa carposporangial tiene aspecto de media luna, y se distingue claramente de la zona estéril o interfertil del gonimoblasto, escasa luz entre carposporas y pericarpo externo. Células tubulares nutricias comunes entre el gonimoblasto externo e interno. Tetrasporangios presentes a todo lo largo del talo (incluyendo ejes y ramas), células corticales adyacentes poco o no modificadas.

Ecología Marina. Esta variedad crece sumergida, sobre rocas u otro sustrato duro, en áreas someras, cercanas a la playa, y expuestas a un oleaje débil. Tropical.

Material examinado:

UAMIZ: 490, Cozumel, Q.Roo, Leg.: M. Gallegos #THT-1, 25.11.88, líquido THT-10.

ENCB:1641, Hotel Pensiones, Veracruz, Leg.: Laura Huerta, 13.05.59. 6671, Playa San Juan, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 07.09.85, Hab.: Arrojado por las olas, Obs.: Con cistocarpos. 6672, Isla de la Pasión, Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 08.09.85, Hab.: Sobre costales con arena, piso infralitoral superior, Obs.: Con tetrasporas. 6673, Playa Encantada, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 11.09.85, Hab.: Sobre rocas con arena. 8792, Playa Caracol, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: L. Huerta & C. Mendoza, 16.10.83, Hab.: Playa rocosa, piso infralitoral superior, con fuerte oleaje. 273, Playa Bonita, Campeche, Leg.: J. Luis C.A. #3, 22.09.63, Hab.: Fondo arenoso, a 30 m de la playa, 1.8 m de profundidad. 2129, Playa Bonita, Lerma,

Campeche, Leg.: A. Vargas & Dilio Fuentes #RHP-1805, 01.09.65.

US: 69956, Key West, Florida, Leg.: G.H. Hall, abril de 1897. 94638, Playa Rincón, Rincón, Puerto Rico, Leg.: M. Díaz-Piferrer, 03.04.1963, Hab.: rocas a dos o tres metros de prof. 26600, Bahía Honda Key, Florida, Leg.: K-71-95, 27.03.1971, liquid material preserved in Vial 6717, Jar 645.

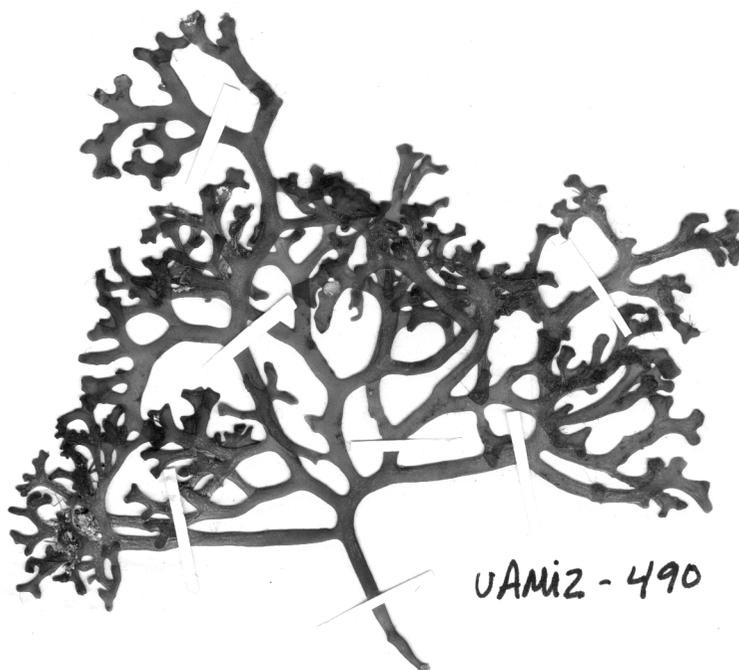
MEXU: 1305, Cozumel, Quintana Roo. Leg.: L. Wolfgang Boege #3272, 00.07.1974.

Distribución en el Atlántico mexicano (Fig. 83):

Veracruz: Tuxpan; Playa Hotel Pensiones; Arrecife Pescadores; Playa Boca del Río; Playa Mocambo. Tabasco: Escollera Sánchez Magallanez. Campeche: Laguna Chinchorro; Laguna de Términos; Playa Bonita, Lerma. Quintana Roo: Isla de la Pasión, Cozumel; El Mirador-Punta Morena en Isla Cozumel; Laguna arrecifal, Cozumel; Playa San Juan, Isla Cozumel; Playa Encantada, Isla Cozumel; Playa Caracol, Isla Cozumel.

Comentarios: La sinonimia fue propuesta por Abbott *et al.* (1991). Ganesan (1993) analizó ampliamente el lectotipo, por lo que resulta superfluo volverlo a hacer.

83



84



9.2.5. Subgénero *Textoriella* Yamamoto

Descripción (Yamamoto 1978: 121). Conceptáculos espermatangiales con forma de depresiones cóncavas someras en corte transversal o longitudinal, cada célula espermatangial parental forma un sistema ramificado que cubre sólo el piso del conceptáculo maduro, cada célula espermatangial parental produce espermatangios. Las paredes laterales del conceptáculo están formadas por células alargadas, piriformes; las células corticales adyacentes son ligeramente alargadas (Dreckmann 1997).

Clave para las especies:

1. Ejes cilíndricos: *Gracilaria blodgettii*
- 1`. Ejes complanados o aplanados: 2
2. Ejes aplanados, márgenes lisos: *Gracilaria mammillaris*
- 2`. Ejes complanados: 3
3. Márgenes con proliferaciones: *Gracilaria cervicornis*
- 3`. Márgenes lisos: *Gracilaria tikvahiae*

9.2.5.1. *Gracilaria blodgettii* Harvey

Gracilaria blodgettii Harvey, 1853: 111 (Localidad tipo: Key West, Florida, USA).

Sinónimo taxonómico: *Gracilaria cylindrica* Børgesen, 1920: 375-377, figs. 364 y 365 (Localidades sintípicas: Islas Virgenes; norte de America Hill, St. John y entre St. John y St. Thomas).

Descripción (Figs. 45-49). Plantas erectas, de hasta 14 cm de altura, textura suave y consistencia elástica (plegable), de color rojo-rosado *in situ* y café pálido una

vez almacenadas en líquido. Pié de fijación costroso y pequeño. Ramificación irregular, en varios planos, a veces secundaria o alterna en algunas porciones. Ejes y ramas cilíndricas, (1.2)1.6-1.7(1.9) mm de diámetro constante, con constricciones en la base de las ramas y frecuentemente en porciones intercalares, curvadas. Segmentos de longitud variable. Consistencia flácida. Superficie lisa. Apices agudos y redondeados. Estípites largos. Se adhiere bien al papel de herbario. La transición entre médula y corteza es abrupta. Médula de 7-10 células de ancho. Células medulares subesféricas a poligonales (240)340-600(740) μm de diámetro. Corteza de (1-3)8-12(15) capas celulares. Células corticales de (6)10-15(20) μm de largo por 7-10(20) μm de diámetro, anticlinales. Espermatangios tipo "textorii" 30-45 μm de alto por 30-50(50) μm de ancho. Cistocarpos apiculados y sésiles, 550-880 μm de alto por 750-1000(1200) μm de diámetro. Carposporas en racimos. Gonimoblasto columnar. Tetrasporangios ovalados, 28-50 μm de largo por 26-35 μm de diámetro, distribuidos por todo el talo excepto en los ejes principales y porciones apicales, rodeados por 2-4 capas de células corticales evidentemente más elongadas que las células corticales ordinarias.

Ecología. Marina. Crece sobre piedras u otro material duro; inframareal (sumergida) estricta; 11-110 m de profundidad en la localidad tipo (Fredericq y Norris 1992). En Australia, Withell *et al.* (1994) la recolectaron entre 2 y 12 m de profundidad. Tropical. Asociada frecuentemente con especies de *Ceramium*.

Material examinado:

ENCB: 1367, Playa Bonita, Campeche, Leg.: J.L. Castro Aguirre, 22.09.63, Hab.: Fondo arenoso a 30 m de la playa, a 1.80 m de profundidad. 2955, Playas cercanas a Ciudad del Carmen, Campeche, Leg.: Rzedowski #30048, 23.12.72, Hab.: Orilla del mar. 2969, 69 km al N.E. de Isla Aguada, sobre la carretera a Champotón, Campeche, Leg.: Rzedowski #30098, 23.12.72, Hab.: Orilla del mar. 6680, Isla Mujeres, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 01.03.85, Hab.: Dragada por las olas. 8793, Puerto Morelos, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza, L.E. Mateo *et al.*, 13.06.87, Hab.: Sobre arena, Obs.: Con cistocarpos. 10461, Sobre Malecón,

calle Colón, Veracruz, Leg.: C. Mendoza et al., 17.06.93, Hab.: Sobre piedras nivel inframareal. 270, Arrecife Pescadores, Veracruz, Leg.: V. Aguilar, 13.05.59. 271, desde Boca del Río a Mocambo, Veracruz, Leg.: L. Huerta M. & V. Aguilar, 10.05.59, Hab.: Arrojada por las olas a la playa, Obs.: Con abundantes cistocarpos. 4977, Escolleras de Altamira, Tamaulipas, Leg.: Ma. E. Sánchez R., 28.09.83, Hab.: Creciendo sobre rocas, zona litoral inferior, Obs.: Verde, roja, 10-15 cm. 6614, Playa Lancheros, Isla Mujeres, Quintana Roo, Leg.: L.E. Mateo, L. Huerta, C. Mendoza & A. Cisneros, 10.10.83, Hab.: Sobre guijarros y fragmentos de coral; piso infralitoral superior. 6615, Playa Lancheros, Isla Mujeres, Quintana Roo, Leg.: L.E. Mateo & C. Mendoza, 02.03.85, Hab.: Sobre guijarros con arena, nivel infralitoral superior, Obs.: Con tetrasporas.

US. 60744, Scots Cove, Jamaica, Leg.: V.J. Chapman, 20.05.1954. 97994, 1.5 km seaward Media Luna Reef, 17 m depth, Leg.: D.L. Ballantine #3346, 29.06.1988. 14218, Media Luna Bay, Media Luna Key, Media Luna Reef, Honduras, 15° 13' N, 82° 35' W, Leg.: M.E. Hay #MH-1156, 24.05.1981, Hab.: 30-60 ft. depth. 97485, Station #154, 31° 59' 55" N, 65° 11' 22" W, dredged from Argus Bank, Bermuda, Leg.: John J. Frederick #60-720, 22.08.1960, Hab.: growing on balls of coralline algae in 54.9 meters of water. 25975, Saint Teresa Beach, Florida, Leg.: McKernan/Roth #FL-117, 20.05.1975, Hab.: 2 meters depth on sand and rocks. 45037, off Punta Brea, Guánica, Puerto Rico, Leg.: Luis R. Almodóvar and party #4583, 17.02.1967, Hab.: algae on *Strombus gigas*, in 60', SCUBA. 44896, north side of Content Key south island, Florida, Leg.: C. Dawes and party #CJD 3974, 25.06.1966, Hab.: diving 19-22 feet. 44895, north side of Content Key, Florida, Leg.: C. Croley, C. Dawes, S.A. Earle & Orlando Villot, 24.04.1966, Hab.: 4-6 feet. 156620, Galeta Point, Republic of Panama, 9° 24' 18" N, 79° 51' 48.5" W, Leg.: M.E. Hay, 17.12.1977, Hab.: sand plain, 25-30 ft.

MEXU: 1054, Lagune de Terminos: dans la lagune, LTS 9, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1260, 00.09.1965. 1341, La Laguna de Términos, localizada en la parte oriental (18°25' y 19°00' N; 91°15' y 92°00' W), sobre conchas, Campeche. Leg.: M. Ortega #1284, 00.10.1965. 1340, La Laguna de Términos, en la desembocadura de

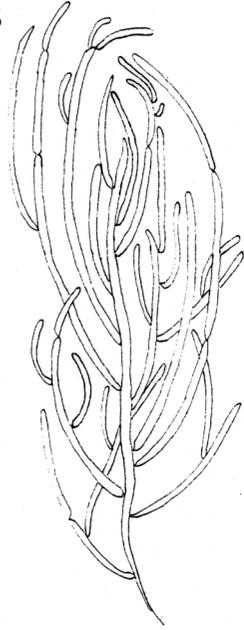
Ciudad del Carmen (18°25' y 19°00' N; 91°15' y 92°00' W), Campeche. Leg.: M.M. Ortega #1027, 00.05.1964.

Distribución en el Atlántico mexicano (Fig. 56):

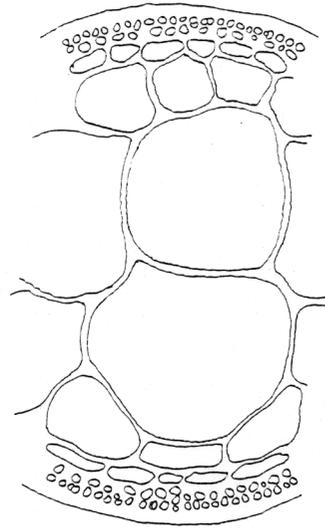
Tamaulipas: Altamira (Martínez-Lozano *et al.* 1992), Ciudad Madero (Garza *et al.* 1984), Escolleras de Altamira (este reporte). Veracruz: Litoral marino de Tampamachoco (Anónimo 1990), Laguna de Pueblo Viejo, Laguna de Tamiahua, Playa Mocambo (De la Campa 1965), Playa Hotel Pensiones (Huerta 1960b, De la Campa 1965), Arrecife Los Hornos (Humm & Hildebrand 1962), Barra de Cazones (Castañeda 1985), Sobre Malecón en calle Colón, Arrecife Pescadores, Desde Boca del Río a Mocambo (este reporte). Tabasco: Laguna de Mecoacán (Ramírez López 1996). Campeche: La Puntilla, Laguna Azul, Puerto Real (Huerta & Garza 1965), Parte oriental de la laguna y desembocadura de Ciudad del Carmen en la Laguna de Términos (Ortega 1995, este reporte), Playa Bonita, Playas cercanas a Ciudad del Carmen, 69 km al N.E. de Isla Aguada, sobre la carretera a Champotón (este reporte). Yucatán: Arrecife Alacrán (Kim 1964), Puerto Progreso-Isla Mujeres/Banco de Campeche (Sánchez Alfaro 1977). Quintana Roo: Muelle y Playa Los Cocos en Isla Mujeres, Puerto Morelos (Garza-Barrientos 1976, Gómez-Pedroso 1987, Mendoza-González & Mateo-Cid 1992), Laguna de Nichupté (Jordan *et al.* 1978), Playa San Juan-Caletilla en Isla Cozumel (Mateo-Cid & Mendoza-González 1991), Isla Mujeres, Playa Lancharos en Isla Mujeres, Puerto Morelos (este reporte).

Comentarios: La sinonimia fue propuesta por Norris y Fredericq (1990) y Fredericq y Norris (1992).

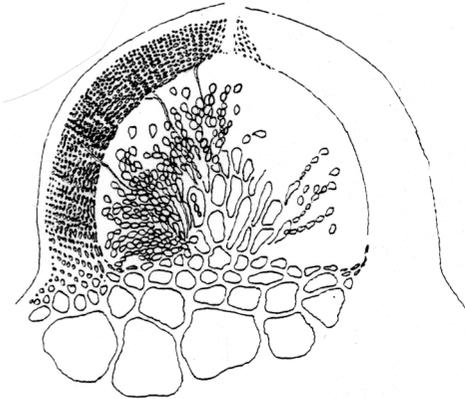
45



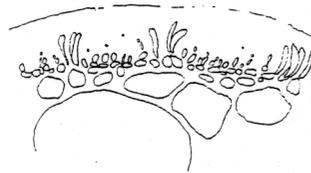
46



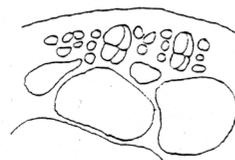
47

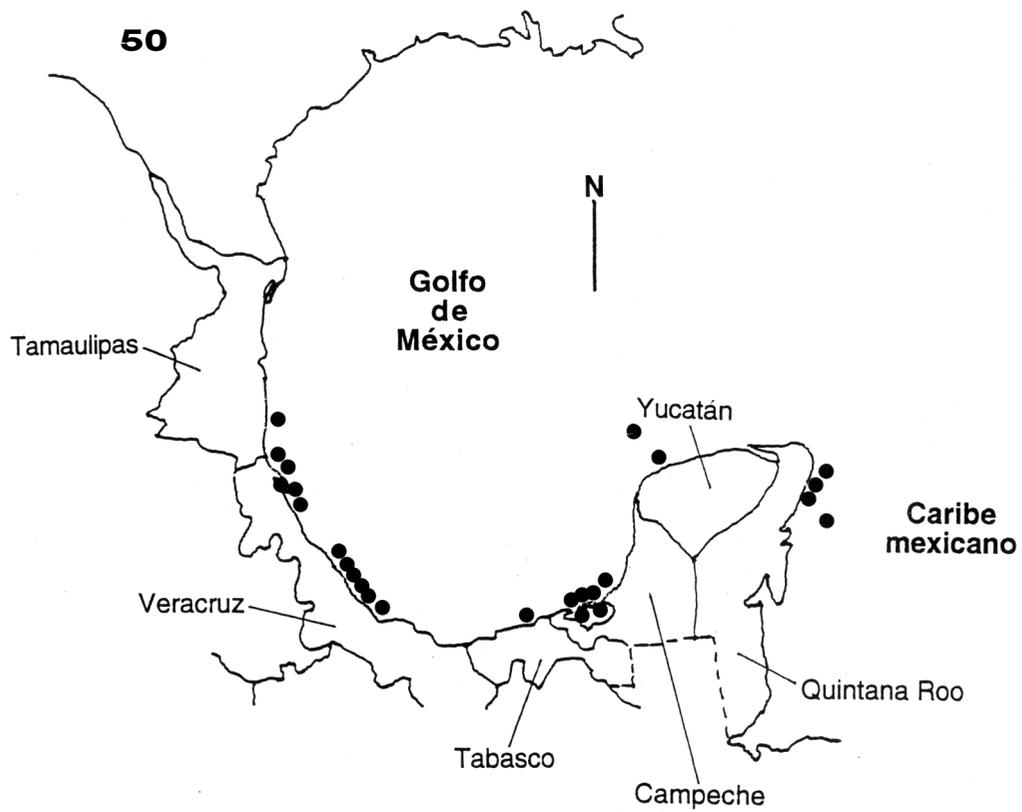


48



49





9.2.5.2. *Gracilaria cervicornis* (Turner) J. Agardh

Fucus cervicornis Turner (lectotipo), 1808-1809: 131-132, pl. 121 (Localidad tipo: West Indies).

Gracilaria cervicornis (Turner) J. Agardh, 1852: 604.

Sinónimo taxonómico: *Gracilaria ferox*. J. Agardh, 1852: 592 (Localidad lectotípica: Martinique, West Indies *fide* Oliveira *et al.* 1983:3003).

Descripción (Figs. 57-60). Plantas erectas, 10-25 cm de altura, rojo pardo a verde amarillo. Ejes y ramas complanadas, 1-5 mm de ancho variable. Ramificación dicotómica, en dos planos, bases contínuas (sin constricciones). Márgenes con proliferaciones cervicorneas (cuernos de ciervo). Segmentos de longitud variable. Estípites indistinto e inconspicuo (corto). Pié de fijación inconspicuo, discoide. Consistencia flácida. Apices igualmente con proliferaciones. Se adhiere bien al papel de herbario. Subcorteza compuesta de dos capas celulares, cada una de ellas de 20-30 μm de diámetro y ligeramente pigmentadas; la transición es, sin embargo, abrupta. Corteza compuesta de 1-7 capas celulares, las células superficiales de 6-10 μm de diámetro, muy pigmentadas, anticlinales. Células medulares semi esféricas, 170-300 μm de diámetro, con paredes gruesas y sin pigmentación aparente, menos de 10 capas desde una superficie a la otra. Espermatangios tipo "textorii", 40-60 μm de ancho por 35-40 μm de profundidad o alto. Cistocarpos hemisféricos, 0.5-1.1 mm de diámetro, localizados en los márgenes de las ramas cervicorneas, constreñidos y apiculados. Carposporas en racimos. Gonimosblasto columnar. Células tubulares nutricias en contacto con el pericarpo externo. Tetrasporangios ovalados, 22-25 μm en diámetro y 30-40 μm de largo, dispersos en grupos amplios por abajo de las células superficiales, especialmente en las ramas aplanadas de los tercios medios y superiores.

Ecología. Crece sobre piedras u otro material duro; inframareal (sumergida) estricta; sujeta a una exposición moderada del oleaje; 0.5-10 m de profundidad. Tropical. Epífitas frecuentes: *Ceramium tenerrimum*, *Centroceras clavulatum*, *Fosliella lejolisii*, *Fosliella atlantica*, *Fosliella atlantica*, *Erythrotrichia carnea*, *Grammatophora*

marina, *Phaeophila filiformis*, *Oscillatoria* sp., *Acrochaetium dufourii*, *Phaeophila filiformis*, *Achnantes longipes*, *Xenococcus schousboei*, *Erythrotrichia carnea* y *Ulva fasciata*. Frecuentemente asociada a *Hydropuntia cornea*, *Grateloupia filicina*, *Centroceras clavulatum*, *Hypnea musciformis* y *Laurencia poiteau*. Marina.

Material examinado:

UAMIZ: 480, Morro de La Mancha, Veracruz, Leg.: J. Altamira #9, 02.12.90, Hab.: Inframareal somero (100-150 cm) rocoso expuesto. 481, Morro de La Mancha, Veracruz, Leg.: AARJ #9-m, 02.12.90, Hab.: Inframareal somero (100-150 cm) rocoso expuesto. 482, Morro de La Mancha, Veracruz, Leg.: Sobrino Figueroa, 04.02.89, Obs.: Cistocárpica. 483, Morro de La Mancha, Veracruz, Leg.: C. Suárez Nuñez #4, 02.12.90, Hab.: Inframareal somero (100-150 cm) rocoso expuesto. 485, Morro de La Mancha, Veracruz, Leg.: B. Murga Domínguez #2C, 02.12.90, Hab.: Inframareal somero (100-150 cm) rocoso expuesto. 486. Morro de La Mancha, Veracruz, Leg.: A. González Maldonado #2, 02.12.90, Hab.: Inframareal somero (100-150 cm) rocoso expuesto, Epífitas: Coralinas costrosas (con conceptáculos). 487, Morro de La Mancha, Veracruz, Leg.: K.M. Dreckmann, 02.12.90, Hab.: Inframareal somero (100-150 cm) rocoso expuesto, Obs.: Cistocárpica. 499, Playa Paraiso, Morro de La Mancha, Veracruz, Leg.: Sobrino Figueroa, 04.02.89, Obs: Cistocárpica. 752, Barra de Cazones, Laguna de Tamiahua, Veracruz, Leg.: N. Hernández Soto M-26, 06.06.94, Hab.: Orilla rocosa-arenosa, Obs.: Ejemplares femeninos, masculinos y tetrasporangiales. 762, Costa de Oro, Veracruz, Leg.: N. Hernández Soto M-9, 27.11.94, Obs.: Cistocárpica.

ENCB: 268, Playa de Cocoteros, Barra de Tuxpan, Veracruz, Leg.: Ma. A. Garza & L. Huerta, 04.05.63, Hab.: Sobre las rocas de la rompiente, expuesta al oleaje. 269, Hotel Pensiones, Veracruz, Leg.: L. Huerta M., 13.05.59. 541, Playa Los Cocoteros, Barra de Tuxpan Veracruz, Leg.: L. Huerta M., 04.05.63,. 679, Bajo de Jacome, Barra de Tuxpan, Veracruz, Leg.: Ernesto Chávez O., 24.06.65, Hab.: Dragada a 3.9 m de profundidad. 1365, Escolleras Ciudad Madero Tamaulipas, Leg.: F. Medellín, 00.05.57, Hab.: En la rompiente. 1924, Escollera Norte de la Barra de

Tuxpan, Veracruz, Leg.: Esperanza Hidalgo, 00.04.68, Tecolutla, Veracruz, Leg.: J. Rzedowski #27306, 23.05.70, Hab.: Material tirado por pescadores al limpiar sus redes; pesca frente al litoral de Tecolutla. 3624, Playa El Paraiso, Veracruz, Leg.: Ma. E. Sánchez R. #288, 20.08.74, Hab.: Nivel inferior del piso litoral, Obs.: Epífita de *Sargassum* spp.. 3686, Playa "El Paraiso", Veracruz, Leg.: Ma. E. Sánchez #281, 20.08.74. 3757, Playa Paraiso, Veracruz, Leg.: G. Flores Davis, 28.02.74, Hab.: En piso infralitoral, adherida a sustrato rocoso arenoso. En lugares continuamente bañados por las olas. 3793, Villa Rica, Veracruz, Leg.: Aracely Ramírez R., 14.03.74. 3905, Mocambo, Veracruz, Leg.: L. Huerta & Ma. L. Chávez, 00.04.58. 3909, Hotel Pensiones, Veracruz, Leg.: L. Huerta & Ma. L. Chávez, 00.05.57, Tuxpan, Veracruz, Leg.: E. Ramírez & S. de la Campa #RhG-1348, 20.01.65. 3960, Playa Cocoteros, Tuxpan de Rodríguez Cano, Veracruz, Leg.: F. Sánchez M. #RhG-788, 02.05.64, Hab.: En las rocas de las escolleras. 4051, Veracruz, Veracruz, Leg.: L. Mendoza, 00.05.74. 4077, Escolleras de Ciudad Madero, Tamaulipas, Leg.: G. Galdi, 01.10.77, Hab.: Sobre roca caliza. 4222, Punta Limón, Veracruz, Leg.: Ernesto Chávez O #LC-7-9, 09.03.76. 4387, Escolleras de Mocambo, Veracruz, Leg.: A. Ramírez R., 30.01.81, Obs.: Cistocárpica. 4519, Lerma, Campeche, Leg.: L. Aguirre J., 28.12.73, Obs.: Cistocárpica. 4591, Arrecife Isla Lobos, Veracruz, Leg.: Ma. de Jesús Parra A., 05.05.82. 4785, Escolleras del río Pánuco, Ciudad Madero, Tamaulipas, Leg.: H. Alfaro García, 17.10.82, Hab.: Sobre rocas a 2 m de profundidad. 4819, Antón Lizardo, Veracruz, Leg.: C. Mendoza G., 07.12.81, Hab.: En rocas, piso intermareal, Obs.: Tetraspórico y cistocárpico. 4948, Escolleras de Altamira, Tamaulipas, Leg.: Ma. E. Sánchez *et al.*, 28.09.83, Det.: A. Ramírez R., Hab. Sobre rocas, zona intermareal, muy expuesta. 5034, Villa Rica, Veracruz, Leg.: A. Ramírez R., 01.12.73, Hab.: Sobre las rocas. 5068, Playa Miramar, Escollera Norte, Ciudad Madero, Tamaulipas, Leg.: David García S. #59, 28.06.69, Hab.: En rocas, zona mareal, lugar expuesto. 5345, Altamira, Tamaulipas, Leg.: J. Manuel L. Bautista, 13.11.83, Hab.: Sobre rocas, infralitoral, modo expuesto. 5867, Escolleras de la termoeléctrica, Tuxpan, Veracruz, Leg.: Gustavo Chávez S., 04.09.87, Hab.: Sobre rocas, Obs.: Escasa. 6645, Escolleras de Tuxpan, Veracruz, Leg.: P. Santiago, 02.11.85, Hab.: Sobre rocas, Obs. Con tetrasporas. 6646, Tuxpan, Veracruz, Leg.: L. Huerta & L.E. Mateo, 10.06.84, Hab.: En las rocas de las escolleras, Obs.: Formando

prados. 6647, Mocambo, Veracruz, Leg.: C. Mendoza *et al.*, 05.03.75, Hab.: Litoral. 6648, Playa Maya, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 08.11.84, Hab.: Sobre guijarros y rocas, piso infralitoral superior. 6649, Playa Maya, Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 27.02.85, Hab.: Sobre rocas y guijarros, piso infralitoral superior, Obs.: Con tetrasporas. 6651, Playa Los Cocos, Isla Mujeres, Quintana Roo, Leg.: L.E. Mateo & C. Mendoza, 11.06.85, Hab.: Sobre pilotes de madera, nivel infralitoral superior, Obs.: Con cistocarpos. 6651, Playa Maya, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L. Mateo, 08.06.85, Hab.: Sobre rocas con guijarros y entre la arena, piso infralitoral superior, Obs.: Con cistocarpos. 6652, Playa Caracol, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: L.E. Mateo & C. Mendoza, 08.11.84, Hab.: Sobre rocas, piso infralitoral superior, Obs.: Con tetrasporas. 6653, Playa Maya, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 12.09.85, Hab.: Sobre rocas, piso infralitoral superior, Obs.: Con tetrasporas. 6669, Del faro nuevo hacia el Sur, entre los km 2.5 y 3.5, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 25.02.85, Hab.: Sobre rocas, piso litoral, Obs.: Con cistocarpos. 8771, Tel Chac, Yucatán, Leg.: L. Huerta & L.E. Mateo, 06.10.85, Hab.: Arrojada por las olas. 8772, Playa Caracol, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: L. Huerta, C. Mendoza & L.E. Mateo, 16.10.83, Hab.: Sobre rocas con arena. 8773, Yucaltepén, Yucatán, Leg.: L. Huerta, 02.06.87, Hab.: Sobre rocas de las escolleras, nivel infralitoral superior, Obs.: Con cistocarpos. 8774, Recorrido del Muelle hacia el sur de la Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 06.11.84 Hab.: Sobre rocas, Obs.: Con tetrasporas. 9509, Entre Puerto Juárez y Punta Sam, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 23.10.84, Hab.: Dragada por las olas. 9510, Escolleras de Tuxpan, Veracruz, Leg.: Elvia Rojas R., 25.11.85, Hab.: Sobre rocas y tubos de hierro, nivel litoral. 9511, Escolleras de Tuxpan, Veracruz, Leg.: E. Rojas & M.J. Rojas, 00.10.86, Hab.: Sobre rocas, nivel litoral, Obs.: Con cistocarpos. 9512, Escolleras de Tuxpan, Veracruz, Leg.: Elvia Rojas R., 25.09.86, Hab.: Sobre rocas, nivel infralitoral superior, Obs.: Con cistocarpos. 9513, Escolleras de Tuxpan, Veracruz, Leg.: Elvia Rojas R., 25.09.86, Hab.: Sobre rocas y conchas de moluscos, nivel infralitoral superior, Obs.: Con cistocarpos. 10609, Escolleras de Tuxpan, Veracruz, Leg.: Elvia Rojas R., 25.11.86, Hab.: Sobre rocas y tubos de hierro. 272, Playa Bonita, Campeche,

Campeche, Leg.: L. Huerta M., 31.12.61, Hab.: Arrojada por la marea hacia la playa. 727, Sabancuy, Campeche, Leg.: L. Huerta & Ma. A. Garza, 26.12.63, Hab.: Piso infralitoral. 844, Puerto Real, Campeche, Leg.: L. Huerta M., 17.08.66, Hab.: Dragada por las olas. 1064, Punta Tunis, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: L. Huerta & Ma. A. Garza, 12.08.66, Hab.: Fondo rocoso. 1360, Isla Lobos, Veracruz, Leg.: Imelda Martínez, 00.05.65. 2280, Escollera Norte, Tuxpan, Veracruz, Leg.: E. Chávez #RhG-2785, 27.05.66, Hab.: Zona intercotidal. 3770, Itapema, Est. de Santa Catarina, Brasil, Leg.: M.C. Marino, C.S.P. Zocchio & I. Sazima, 11.02.71, Obs.: Cistocárpica. 10415, Sobre malecón, frente a la calle Colón, Veracruz, Leg.: C. Mendoza *et al.* y 3º C Biología, 17.06.93, Hab.: Sobre rocas, litoral expuesto, Obs.: Epífita de *Hypnea musciformis*. 10457, Villa Rica de la Veracruz, Veracruz, Leg.: L.E. Mateo & C. Mendoza, 18.06.93, Hab.: Sobre rocas, nivel litoral expuesto. 11413, Escolleras de Tuxpan, Veracruz, Leg.: Elvira Rosas Rojas, 00.11.86. 3844, Playa El Paraiso, Veracruz, Leg.: Gustavo Flores Davis, 31.07.74, Hab.: Arraigada a rocas sumergidas, en lugares protegidos, continuamente bañadas por las olas, Obs.: En reproducción. 6670, Playa Maya, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 08.06.85, Hab.: Sobre guijarros, piso infralitoral superior, Obs.: Ejemplares con tetrasporas inmaduras.

US: 34264, Veracruz, Bajo Tuxpan, Leg.: J.F. Longoria #102, 17.07.1965, Hab.: Sobre rocas, Barcode: 00551339. 36587, Playa Cocoteros, Tuxpan De Rodriguez Cano, Veracruz, Leg.: F. Sanchez Mtz.# Rhg-788, 02.05.1964, Barcode: 00556504. 44897, the Content Key, North Transect I, Monroe County, Florida, Leg.: C. Croley & C. Dawes, 24.09.1966, Hab.: calcareous sand and shell, shelf, spermatangial and tetrasporic plants. 45373, Punta Tunis, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: M.A. Garza Barrientos #339, 12.08.1966, Barcode: 00556640. 47505, St. Joseph's Parish, Dominica, West Indies, 1/4 mile S. of the Layout River mouth, sloping black sand beach with cobbles, intertidal to -3 ft., Leg.: W.R. Taylor & C.F. Rhyne #67-342, 16.02.1967. 44054, beach just S. of Melo, Dominica, West Indies, Leg.: W.L. Stern & D. Wasshausen, 14.07.1966, liquid material in Vial 3484, Jar 411, See slide Nos. 1045 and 1046. 94644, San Pedro de Macoris, costa sur de República Dominicana, Leg.: M. Díaz-Piferrer, 08.07.1977, Hab.: Bahía contaminada por residuos industriales

del azúcar, ríos en las cercanías. 11687, Punta Arenas, south of Mayaguez, Puerto Rico, Leg.: B.T. Griffith #7637, 19.06.1969, Hab.: subtidal to one meter. 96995, St. Joseph's Parish, 1/4 mile S. of the Layout River mouth, material in a heavy drift accumulation within slight embayment, Leg.: W.R. Taylor & C.F. Rhyne #67-374, 17.02.1967. 96996, St. Joseph's Parish, 1/4 mile S. of the Layout River mouth, material in a heavy drift accumulation within slight embayment, Leg.: W.R. Taylor & C.F. Rhyne #67-374, 17.02.1967. 94640, Playa Tamarindo, región de Guánica, costa sur de Puerto Rico, Leg.: M. Díaz-Piferrer, 31.01.1962, Hab.: roca.

MEXU: 1123, Lagune de Terminos; dans l'embouchure de Paso Real (91°15' y 92°00' W; 18°25' y 19°00' N), LTS 11, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1269, 00.09.1965.

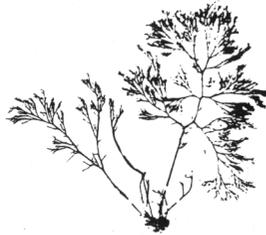
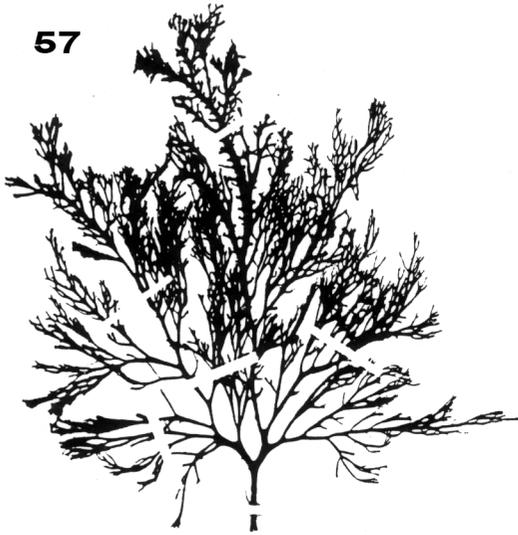
Distribución en el Atlántico mexicano (Fig. 61):

Tamaulipas: Altamira (Martínez-Lozano *et al.* 1992 y este reporte), Ciudad Madero (Garza *et al.* 1984), Escolleras Ciudad Madero, Playa Miramar -Escollera Norte-Ciudad Madero, Escolleras del río Pánuco en Ciudad Madero, Escolleras de Altamira (este reporte). Veracruz: Arrecife Los Hornos (Humm y Hildebrand 1962), Playa El Morro, Playa Boca Andrea, Laguna Verde, Villa Rica, Playa Paraíso, Monte Pío (Sánchez 1980). Tuxpan, Playa Hotel Pensiones, Playa Mocambo (De la Campa 1965 y este reporte), Barra de Cazonas (Castañeda 1985 y este reporte), Villa Rica de la Veracruz (Ramírez 1975, Sánchez 1980 y este reporte), Playa Escondida (Valenzuela 1987), Isla Sacrificios (Huerta 1960a, Mendoza-González y Mateo-Cid 1985), Playa El Morro, Playa Boca Andrea, Laguna Verde, Playa Paraíso, Monte Pío (Sánchez 1980), Laguna de Tamiahua (Orozco-Vega y Dreckmann 1995), Bajo Tuxpan, Escolleras de Tuxpan, Escollera Norte, Escolleras de la termoeléctrica, Playa de Cocoteros, Barra de Tuxpan, Bajo de Jacome, Barra de Tuxpan, Escollera Norte de la Barra de Tuxpan, Playa Cocoteros, Tuxpan de Rodríguez Cano, Playa Paraiso, Morro de La Mancha, Playa El Paraiso, Costa de Oro, Hotel Pensiones, Sobre malecón, frente a la calle Colón en el puerto, Tecolutla, Mocambo, Escolleras de Mocambo, Punta Limón, Arrecife Isla Lobos, Isla Lobos, Antón Lizardo (este reporte). Tabasco: Escollera Sánchez Magallanes (Ramírez López 1996).

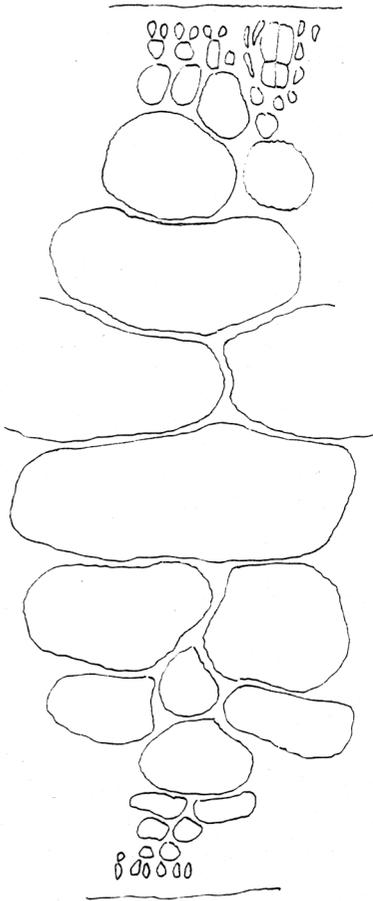
Campeche: Puerto Real, Sabancuy, Playa Bonita (Huerta y Garza 1965 y este reporte), desembocadura de Paso Real en la Laguna de Términos (Ortega 1995, este reporte), Lerma (este reporte). Yucatán: Tel Chac, Yucaltepén (este reporte). Quintana Roo: Puerto Morelos (Gómez-Pedroso 1987, Aguilar Rosas 1990), Xcalak (Huerta y Garza 1980, Aguilar Rosas 1990), Muelle y Playa Los Cocos en Isla Mujeres (Mendoza-González y Mateo-Cid 1992 y este reporte), Playa San Juan-Caletilla, Playa Maya, Playa Caracol o Encantada, El Mirador-Punta Morena en Isla Cozumel (Mateo-Cid y Mendoza-González 1991 y este reporte), Punta Pájaros (Fernández-Prieto 1988, Aguilar *et al.* 1989), Bahía de la Ascensión (Aguilar Rosas 1990), Recorrido del Muelle hacia el sur de la Isla Cozumel, Playa Caracol en Isla Cozumel, Del faro nuevo hacia el Sur entre los km 2.5 y 3.5 en Isla Cozumel, Entre Puerto Juarez y Punta Sam, Punta Tunis en Isla Cozumel (este reporte). Campeche: Laguna de Términos (Ortega 1995). Quintana Roo: Playa San Juan-Caletilla, Playa Maya en Isla Cozumel (Mateo-Cid y Mendoza-González 1991).

Comentarios: La sinonimia fue propuesta por Oliveira *et al.* (1983). El tipo fue analizado por Oliveira *et al.* (1983), por lo que resulta superfluo volverlo a examinar. La revisión de herbario sugiere que las plantas caribeñas de *Gracilaria cervicornis* son notoriamente más pequeñas que las del Golfo de México. Los ejemplares asignados a *Gracilaria dominguensis* no corresponden con la descripción expandida elaborada por Oliveira *et al.* (1983).

57



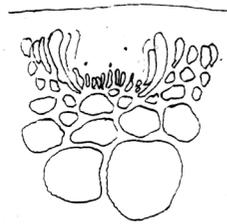
58

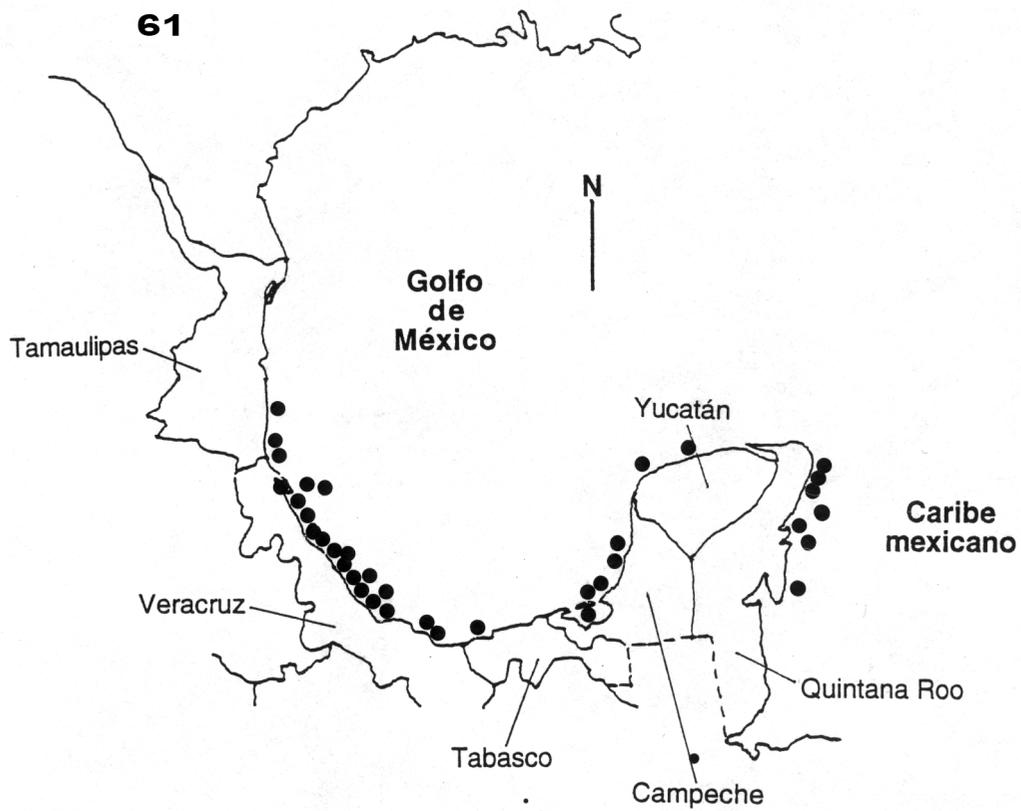


59



60





9.2.5.3. *Gracilaria mammillaris* (Montagne) M. Howe

Rhodymenia mammillaris Montagne, 1842: 252 (Localidad tipo: Martinique, Antillas, Caribe).

Gracilaria mammillaris (Montagne) M. Howe, 1918: 515.

Descripción (Figs. 62-66). Plantas erectas, (3)5-10(14) cm de altura, rojo oscuro. Ramificación dicotómica, en dos planos. Ramas aplanadas, hasta 1 cm de ancho, sin constricciones en la bases. Márgenes lisos (sin embargo, la presencia de pequeñas proliferaciones marginales fué observada en 2 o 3 ejemplares de los 50 revisados). Segmentos de longitud constante a partir del estípite. Apices redondeados. Mala adherencia al papel de herbario una vez secas. Sin una subcorteza y, por lo tanto, con transición abrupta. Corteza compuesta de 1-3 capas celulares, las células superficiales son ligeramente rectangulares y miden 5-18 μm de diámetro, muy pigmentadas, anticlinales. Células medulares esféricas a ovaladas, 50-150 μm de diámetro y sin pigmentación aparente, menos de 10 capas desde una superficie a la otra. Estípite corto, robusto, cilíndrico. Pié de fijación poco conspicuo, discoidal. Espermatangios tipo "textorii", 18-20 μm de profundidad o alto por 40-45 μm de ancho. Cistocarpos hemisféricos (mamilares), 1.0-1.3 mm de diámetro, constreñidos y ligera a pronunciadamente apiculados. Carposporas esféricas a irregulares, hasta 30 μm de largo. Carposporas en racimos. Gonimoblasto columnar. Células tubulares nutricias en contacto con el pericarpo externo. Tetrasporangios esféricos a ligeramente ovalados, 25-35 μm de diámetro, dispuestos en la corteza externa y rodeados por células corticales alargadas.

Ecología. Marina. Es una especie poco común o inconspícua. Puede crecer en raíces de manglar u otro sustrato duro en ambientes mixohalinos. En el ambiente marino crece desde el inframareal somero (expuesto a oleaje moderado a fuerte) hasta los 60 m de profundidad. Templada a tropical. Epífitas frecuentes: especies de *Cladophora*. Asociada frecuentemente a *Pterocladia pinnata*, *Dictyopteris delicatula*, *Dictyopteris delicatula*, *Hypnea* spp., *Laurencia papillosa*, *Ulva lactuca*, *Grateloupia* spp. *Gelidium* spp.

Material examinado:

UAMIZ: 753 Barra de Cazonos, Laguna de Tamiahua, Veracruz, Leg.: N. Hernández Soto M 26, 06.06.94, Hab.: Orilla rocosa-arenosa, Obs.: Ejemplares cistocárpicos. 761, Mocambo-Boca del Río, Veracruz, Leg.: N. Hernández Soto M2, 26.11.94, Obs.: Ejemplares cistocárpicos y tetrasporangiales. 762, Playa del Carmen, Quintana Roo, Latitud: 20° 37' 8", Longitud: 87° 4' 6", Leg.: A. Sentíes G., 01.03.94, Hab.: Intermareal rocoso expuesto, plataforma rocosa en la playa popular. 753, Barra de Cazonos, Veracruz, Leg.: N. Hernández Soto, June 6, 1994; cystocarpic.

ENCB: 5643, Playa Escondida, Municipio de Catemaco, Veracruz, Leg.: A. Ramírez & G. Chávez #15', 01.12.84, Hab.: Piso litoral, facies rocosa modo expuesto. 5652, Playa Escondida, Municipio de Catemaco, Veracruz, Leg.: D. Carmona & H. Valenzuela, 05.09.84, Hab.: Piso litoral, facies rocosa, modo expuesto. 8836, Puerto Vallarta, Jalisco, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 06.07.85, Hab.: Sobre rocas, lugar muy golpeado por las olas. 4204, Ciudad del Carmen, Campeche, Leg.: A. Vargas & A. Villamar #RHG 1543, 24.05.65. 6631, Muelle de Isla Mujeres, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 13.09.85, Hab.: Sobre rocas y pilotes de madera, nivel litoral, Obs.: Tetrasporangial. 3899, 69 km al noreste de Isla Aguada, sobre la carretera a Champotón, Campeche, Leg.: J. Rzedowski #30091, 23.12.72, Hab.: Orilla del mar. 5870, Ciudad del Carmen, Campeche, Leg.: A. Vargas & A. Villamar #RHG-1544-A, 16.08.65. 16.08.65, Hab.: En los pilotes del muelle de la panga. 8834, Playa Caletilla, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: L. Huerta, C. Mendoza & L.E. Mateo, 16.10.83, Hab.: Sobre guijarros. 2396, Tecolutla, Veracruz, Leg.: J. Rzedowski #27309, 23.05.70, Hab.: Material tirado por pescadores al limpiar sus redes, la pesca es frente a Tecolutla. 4071, Escolleras de Ciudad Madero, Tamaulipas, Leg.: G. Galdi, 31.03.78, Hab.: Sobre roca caliza. 5287, Escolleras de Altamira, Tamaulipas, Leg.: J.O. Valladarez Rdz., 13.09.83, Hab.: Sobre rocas, intermareal expuesto. 6630, Playa del Carmen, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 30.11.84, Hab.: Sobre rocas, Obs.: Cistocarpica. 6632 (*sine locus*), Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 25.02.85, Hab.: Sobre rocas, piso litoral superior, Obs.: Tetrasporangial. 6633, Recorrido del muelle hacia el Sur de la

Isla Cozumel (entre el km 3 y el 7), Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 08.11.84, Hab.: Sobre rocas, piso infralitoral superior, Obs.: Tetrasporangial. 6634, Muelle de Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 06.11.84, Hab.: Sobre pilotes de madera, Obs.: Tetrasporangial. 6635, Entre los km 2.5 y 3.5 al sur del Faro Nuevo, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 26.02.85, Hab.: Sobre rocas en posas de marea, piso litoral, Obs.: Cistocárpica. 6636, En el Muelle de Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 05.06.85, Hab.: Sobre rocas con arena, piso litoral, Obs.: Tetrasporangial. 6637, Playa San Juan, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 07.09.85, Hab.: Sobre rocas, piso litoral, Obs.: Tetrasporangial. 6638, Playa San Juan, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 04.06.85, Hab.: Sobre rocas, piso litoral, Obs.: Tetrasporangial. 6639, Playa San Juan, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 24.02.85, Hab.: Sobre rocas, piso litoral, Obs.: Tetrasporangial. 6640, 2.5 - 4.5 km al sur del muelle, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 09.09.85, Hab.: Sobre rocas, piso litoral, Obs.: Cistocárpica. 6641, 2.5 - 4.5 km al sur del muelle, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 07.06.85, Hab.: Sobre rocas, piso litoral, Obs.: Cistocárpica, tetrasporangial. 6642, Playa Caletilla, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: L. Huerta, C. Mendoza, L.E. Mateo & A. Cisneros, 16.10.83, Hab.: Sobre rocas, piso litoral superior. 6643, Tuxpan, Veracruz, Leg.: L. Huerta & L.E. Mateo, 10.06.84, Det.: L. Huerta M. & C. Mendoza, Hab.: En las rocas de las escolleras, Obs.: Asociada a otras algas. 6644, Tuxpan, Veracruz, Leg.: S. Pierdánt, 06.02.86, Hab.: Sobre rocas del lado de la bocana. 10369, Playa Hermosa, Veracruz, Leg.: A. Ramírez & G. Chávez, 30.11.84, Hab.: Piso litoral, fascie rocosa, modo expuesto. 10419, Escollera del Río Blanco, Boca del Río, Veracruz, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 17.06.93, Obs.: Cistocarpica. 10604, Playa del Carmen, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo-Cid, 16.11.84, Hab.: Sobre rocas, piso litoral, Obs.: Con tetrasporas. 11374, Playa Miramar, Escollera Norte, Ciudad Madero, Tamaulipas, Leg.: D. García S., 30.12.68, Hab.: En rocas, piso litoral o sea zona de mareas. 2958, 25 km al N.E. de Isla Aguada, sobre la carretera a Champotón, Campeche, Leg.: J. Rzedowski #30068, 23.12.72, Hab.: Orilla del Mar. 3188, Isla Aguada, Campeche, Leg.: L. Huerta & A. Garza, 28.12.73. 5707,

Coatzacoalcos, Veracruz, Leg.: Carmona & H. Valenzuela, 01.09.84, Hab.: Piso litoral, fascie rocosa, modo expuesto, Obs. Abundante. 6677, Playa San Juan, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 14.06.85, Hab.: Sobre rocas, piso litoral, Obs.: Cistocarpica. 6679, Muelle de Isla Mujeres, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza, L.E. Mateo & M. Nava, 12.06.87, Hab.: Sobre guijarros, Obs.: Con tetrasporas.

US:14417, Xel-Ha, Quintana Roo, Col.: D.L. Ballantine #D1b 1933, 12.04.1983. 36604, Ciudad Del Carmen, Isla Carmen, Campeche, Col.: A. Vargas & A. Villamar #Rhg-1544, 24.05.1965, Liquid material in vial 2229, Jar 263, Barcode: 00557649. 30020, Guayacan Island, La Parguera, Puerto Rico, Leg.: J.N. Norris & D.L. Ballantine, 21.05.1987. 50148, PRINUL Mission 2 site for "La Chalupa" undersea laboratory, 10 km west of Punta Ostiones, near Mayaguez, Puerto Rico, Leg.: Arthur L. Dahl #1255, 26.12.1972, Hab.: on algal plain south of La Chalupa near start of transect 2 (south 50 yds.), depth 61 ft. 51348, Bahia Santiago, Colima, Mexico, Leg.: E.Y. Dawson #21267, 12.04.1959, Hab.: sponge, shell, pebble bottom in 45-50 feet, additional material in vial 455, Jar B51 (tetrasporangial, cistocarpic). 30024, Bahía Ballena, Guanica, Puerto Rico, Leg.: J.N. Norris & D.L. Ballantine, 19.05.1987. 13393, Puerto Limón, Costa Rica, Leg.: R. Soto #914, 28.04.1983, Hab.: Plataforma rocosa detras del Hospital. 30019, Bahia Ballena, Guanica, Puerto Rico, Leg.: J.N. Norris #JN-14987, 19.05.1987, Hab.: 6-8 ft. depth. 156619, Galeta Point, Republic of Panama, 9° 24' 18" N, 79° 51' 48.5" W, Leg.: M.E. Hay, 09.12.1977, Hab.: sand plain, 35 ft depth. 94633, Playa Tamarindo, Guánica, costa sur de Puerto Rico, Leg.: M. Díaz-Piferrer #DB1134, 08.09.1961. 74148, St. Augustine, Florida, Leg.: G.A. Hall. 97484, Station #100, Gurnet Rock on south shore of Bermuda, 32° 19' 00" N, 64° 39' 00" W, Leg.: John J. Frederick #60-569, 15.07.1960, cistocarpic, Hab.: growing on ball of coralline algae in 50.8 meters of water. 73750, Washed ashore, Atlantic, Florida, Leg.: G.A. Hall (Phycotheca Boreali-Americana #432).

MEXU: 1122, Lagune de Terminos; dans la lagune en face a Ensenada (91°15' y 92°00' W; 18°25' y 19°00' N), LTS 12, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1026a, 00.04.1964. 1313, Lagune de Terminos, en face à Ensenada, LTS 12, Campeche.

Leg.: Rodolfo Cruz #1026a, 00.04.1964.

Distribución en el Atlántico mexicano (Fig. 67):

Tamaulipas: Altamira (Martínez-Lozano *et al.* 1992), Ciudad Madero (Garza *et al.* 1984); Playa Miramar, Escollera Norte, Ciudad Madero; Escolleras de Ciudad Madero; Escolleras de Altamira (este reporte). Veracruz: Barra de Cazones, Laguna de Tamiahua (Castañeda 1985 y este reporte), Playa Escondida (Valenzuela 1987); Mocambo-Boca del Río; Escollera del Río Blanco, Boca del Río; Playa Escondida, Municipio de Catemaco; Tecolutla; Tuxpan; Playa Hermosa; Coatzacoalcos (este reporte). Campeche: Ciudad del Carmen; frente a Ensenada en la Laguna de Términos; Isla Aguada; 69 km al noreste de Isla Aguada, sobre la carretera a Champotón; 25 km al N.E. de Isla Aguada, sobre la carretera a Champotón (este reporte). Quintana Roo: Muelle y Playa Los Cocos en Isla Mujeres (Mendoza-González y Mateo-Cid 1992); Playa San Juan-Caletilla en Isla Cozumel (Mateo-Cid y Mendoza-González 1991); Playa del Carmen (Latitud: 20° 37' 8", Longitud: 87° 4' 6"); Muelle de Isla Mujeres; Isla Cozumel; Muelle de Isla Cozumel; Playa Caletilla, Isla Cozumel; Recorrido del muelle hacia el Sur de la Isla Cozumel (entre el km 3 al 7); Entre los km 2.5 y 3.5 al sur del Faro Nuevo, Isla Cozumel; Playa San Juan, Isla Cozumel; 2.5 - 4.5 km al sur del muelle, Isla Cozumel; Xel-Ha (este reporte).

Como *Gracilaria cuneata*: Quintana Roo: Muelle y Playa Los Cocos en Isla Mujeres (Mendoza-González y Mateo-Cid 1992), El Mirador-Punta Morena en Isla Cozumel (Mateo-Cid y Mendoza-González 1991).

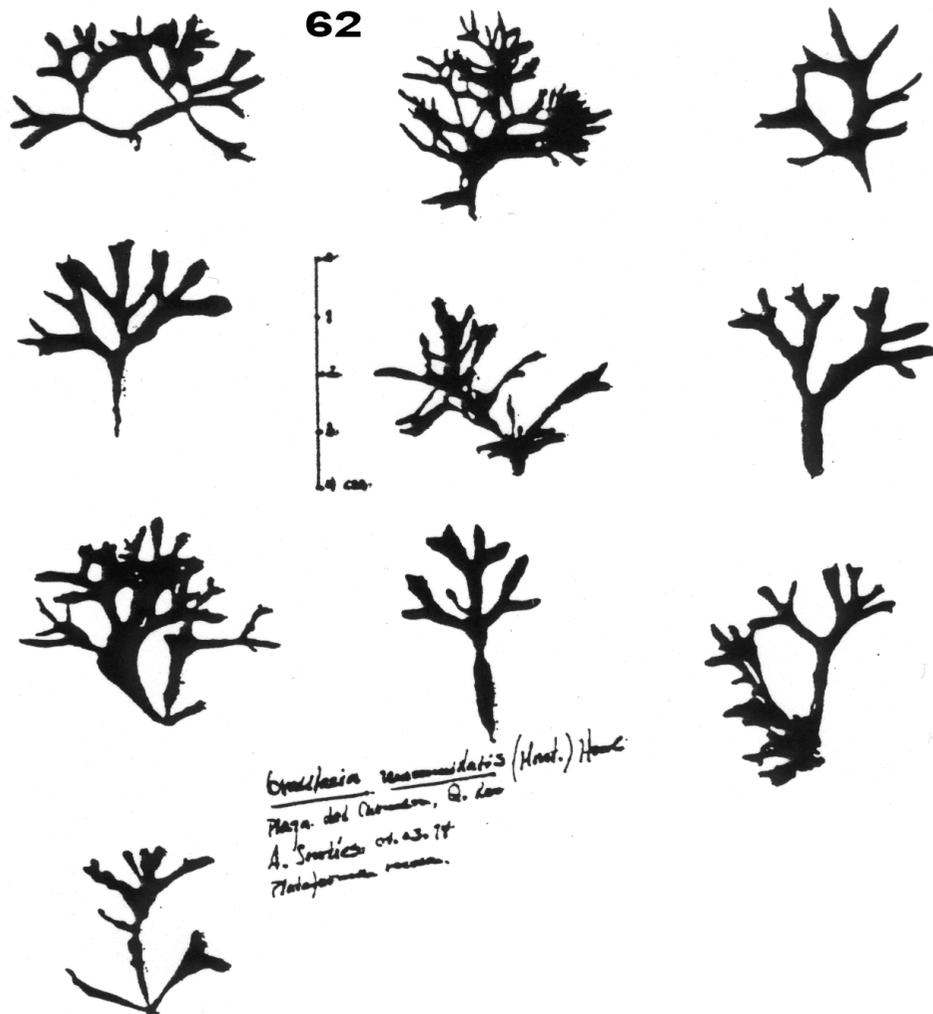
Comentarios: Con respecto a la probable sinonimia heterotípica. Schneider (1975), al comparar material de *Gracilaria mammillaris* (Montagne) M.A. Howe de Carolina del Norte (USA) con material de *G. veleroae* colectado por Dawson en el Golfo de California y almacenado en varios Herbarios (entre ellos AHFH), no encontró diferencias significativas y propuso la sinonimia heterotípica de *G. veleroae* con *G. mammillaris* (éste último binomio tendría, ciertamente, la prioridad nomenclatural). Posteriormente, Norris (1985) comentó que, dado que Schneider no había revisado material tipo de ninguno de los dos binomios, ambas especies deberían seguir siendo consideradas

como taxa independientes. Dreckmann (1997) examinó el tipo de *G. veleroae* (Golfo de California) y, después de compararlo con abundante material (femenino, masculino y tetrasporangial) proveniente de varias localidades de Tamaulipas, Veracruz y Quintana Roo (Atlántico mexicano), consideró como “posible” e incluso “benéfica” la propuesta de Schneider (1975); sin embargo, mantuvo la independencia taxonómica de *G. veleroae* en el Pacífico tropical mexicano. El argumento de Dreckmann, para no tomar una decisión, fué que resultaba indispensable la revisión del tipo de *Rhodymenia mammillaris* Montagne (imposible de ubicar en ese momento). El asunto se aclara, un poco, cuando Gurgel *et al.* (2004a: 178) describen *Gracilaria hayi* e incluyen en ella el concepto de *Gracilaria mammillaris sensu* Schneider (1975) y Schneider & Searles (1991) *no G. mammillaris* (Montagne) M.A. Howe.

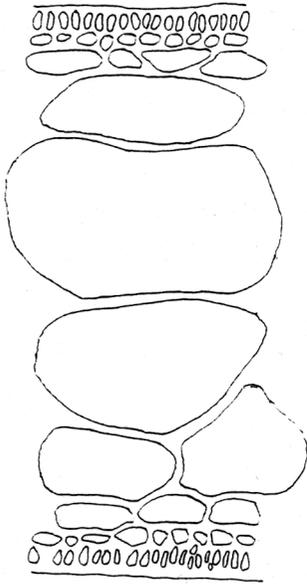
Aunque el lectotipo designado por Taylor (1969) para *Gracilaria cuneata* no se encuentra disponible en S; Ganesan (1994) pudo analizar un sintipo, por lo que resultó superfluo volverlo a examinar.

Gracilaria cuneata del Atlántico mexicano difiere de la redescrita y lectotipificada por Ganesan (1994) en lo siguiente: 1) Las algas mexicanas presentan abundantes células tubulares nutritivas en contacto con los pericarpos interno y externo; 2) Cistocarpos ligeramente constreñidos en la base. Además, las plantas mexicanas tienen las porciones basales más cilíndricas a complanadas. Debido a las láminas torcidas y los márgenes dentados, *G. cuneata* de Venezuela puede ser confundida con *G. crispata*, una especie descrita por Setchell & Gardner (1924) para el Golfo de California en el Pacífico mexicano. La similitud entre ambas taxa es tan aparente que Ganesan (1994) sugirió que “... ecological and biochemical studies are needed to show as to what degree these differences are environmentally stable and genetically controlled in this vicarious pair”. Sin embargo, en ciertos detalles morfológicos y reproductivos, las especies caribeñas parecen distintas de *G. crispata*. Finalmente, de acuerdo a los ejemplares examinados en US y al análisis de Ganesan (1994), *Gracilaria cuneata* no ha sido colectada aún en el Atlántico mexicano. Simplemente, se trata de un nombre mal aplicado a ejemplares deshidratados, antes de ser prensados, de *Gracilaria mammillaris*.

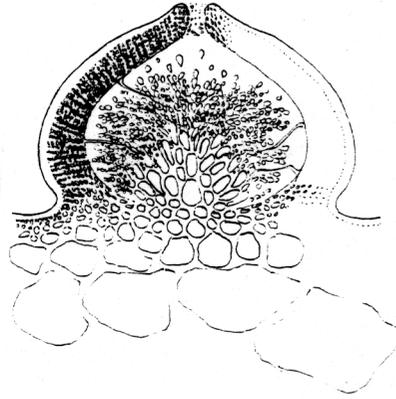
De acuerdo a los ejemplares examinados en US, *Gracilaria curtissiae* aún no ha sido colectada en el Atlántico mexicano. Las características externas de *Gracilaria curtissiae* son suficientes para concluir que éste es un nombre mal aplicado a representantes de *Gracilaria mammillaris*. Adicionalmente: 1) el único registro de *G. curtissiae* para el Atlántico mexicano es el de Ortega (1995), específicamente colectada en la estación #12 de la Laguna de Términos (Ortega 1995: 12, cuadro 2), que corresponde a un área de influencia más estuarina que marina y 2) la figura que la ilustra (Ortega 1995: 30, fig. 23), corresponde a *G. mammillaris*.



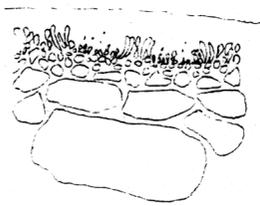
63



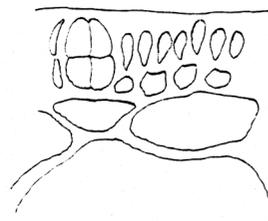
64



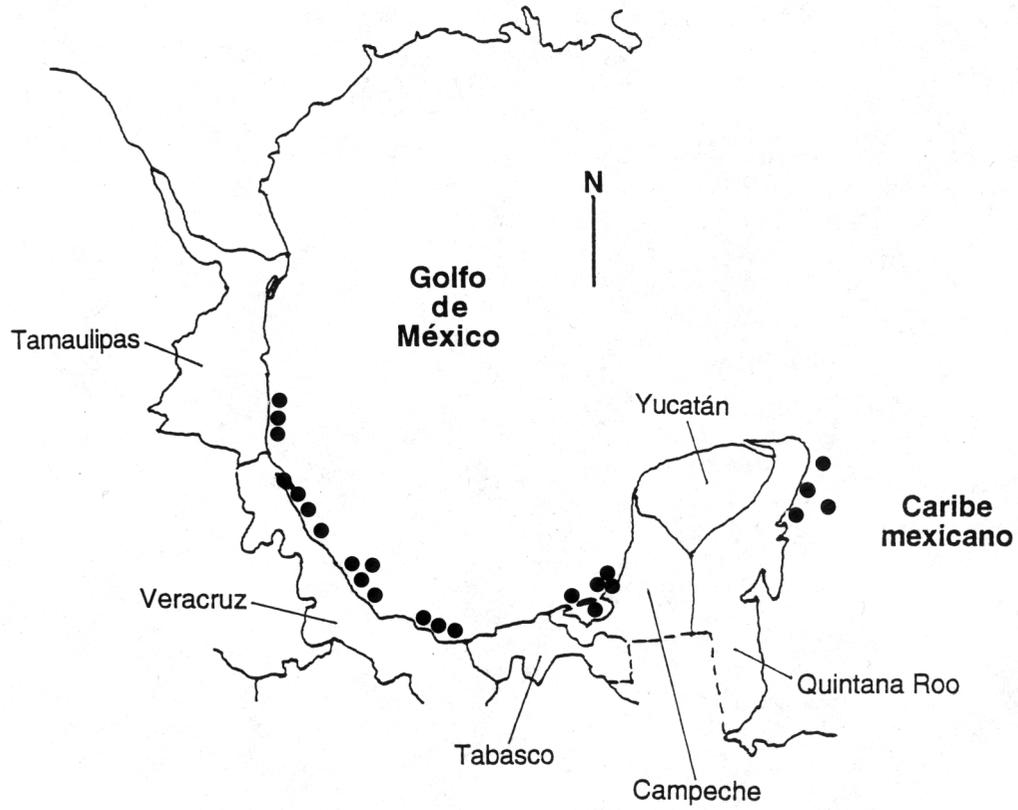
65



66



67



9.2.5.4. *Gracilaria tikvahiae* McLachlan

Gracilaria tikvahiae McLachlan, 1979: 19, fig. 1 (Localidad Tipo: Barrachois Harbour, Colchester County, Nova Scotia, Canada).

Holotipo: Hoja #6919 en el Marine Algal Herbarium, National Research Council of Canada, Halifax (NRCC, !, en MacLachlan [1979:21, fig. 1]).

Descripción (Figs. 68-73): Plantas erectas, de (7)9-15(30) cm de altura. Ramificación dística, fastigiada a egagropila (irregular). Los ejes son en general complanados. Ramas terminales usualmente filiformes, bases continuas (sin constricciones). Superficie lisa. Apices agudos. Estípites conspicuos, esbeltos y largos. Células corticales de 8-9 μm en diámetro, organizadas en 1-2 capas, anticlinales. Células medulares de tamaño altamente variable, alrededor de 100-120 μm de diámetro, más de 10 capas a lo largo de una línea media imaginaria. Color también variable, café olivo, púrpura oscuro o, incluso, verde amarillento a rojizo. Las plantas no se adhieren bien al papel de herbario. Espermatangios tipo "textorii", 18-20 μm de profundidad o alto por 25-30(40) μm de ancho. Cistocarpos prominentes, domoides y distribuidos por la superficie de las ramas, 500-520 μm de diámetro, ligeramente apiculados y constreñidos. Carposporas en racimos. Gonimoblasto columnar. Células tubulares nutritivas en contacto con el pericarpo externo. Tetrasporangios ovalados, distribuidos sobre las ramas, variables en tamaño, 25-30 μm de ancho por 25-40 μm de largo.

Ecología. Marina y mixohalina. Crece sobre sustrato duro en ambientes marinos inframareales (1-3 m de profundidad) o en ambientes mixohalinos (0.5-2 m de profundidad). Templada a tropical. Epífitas frecuentes: especies de *Aglaothamnion*. Especies frecuentemente asociadas: *Heterosiphonia gibbesii* y *Acanthophora* spp.

Material examinado:

ENCB: 2259, Isla Aguada, Campeche, Leg.: Guzmán del Prío & A. Hernández C., 31.01.64. 10608, Playa del Carmen, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 16.10.84, Hab.: Sobre rocas, litoral, Obs.: Con cistocarpos. 4939, Escolleras de Ciudad Madero, Tamaulipas, Leg.: T. Gutierrez, 27.09.83, Hab.: Cerca de la

escollera, sobre piedras y aguas someras. 6612, Playa Lancheros, Isla Mujeres, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 12.06.85, Hab.: Sobre guijarros, nivel inframareal superior, Obs.: Con tetrasporas. 2287, Isla de Juana Ramírez, Laguna de Tamiahua, La Laja, Veracruz, Leg.: Sergio García & Jesús Olivares, 08.10.65, Obs.: Fauna de acompañamiento: ostión y Escaramojo. 6613, Playa San Juan, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 07.09.85, Hab.: Sobre rocas, nivel litoral expuesto, Obs.: Con cistocarpos. 6674, Playa San Juan, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 07.09.85, Hab.: Sobre rocas con arena, nivel litoral. 6675, Playa San Juan, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 04.06.85, Hab. Sobre rocas, nivel litoral expuesto, Obs.: Con cistocarpos. 2291, Km 6, 11 y 15 al Norte de la Barra de Tuxpan, Tuxpan, Veracruz, Leg.: E. Chávez, E. Ramírez & S. de la Campa #RhG-2648, 20.04.66. 5332, Punta Piedra, Municipio de San Fernando, Tamaulipas, Leg.: J. Herrera & R. Martínez, 20.09.86, Hab.: Sobre Rocas, intermareal semiexpuesto, Obs.: Tetrasporangial. 5444, Punta Piedras, Municipio de San Fernando, Tamaulipas, Leg.: Martinez Villegas, 20.09.86, Hab.: Intermareal, infralitoral, sobre sustrato rocoso y ostiones. 6678, Playa San Juan, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 04.06.85, Hab.: Sobre rocas, piso litoral, Obs.: Cistocarpica. 914, Tarifa, near Nuevitas, Provincia de Camagüey, Cuba, Leg.: E.Y. Dawson #7616 (AHFH), 19.05.49, Hab.: Rocky shore, Obs.: Cistocarpica. 4379, Mocambo, Veracruz, Leg.: A. Ramírez, 30.01.81. 4778, Escolleras del Río Pánuco, Ciudad Madero, Tamaulipas, Leg.: G. Tavera, 24.09.82, Hab.: Sobre rocas inframareales, Punta Piedras, Municipio de San Fernando, Tamaulipas, Leg.: Juan M. López B., 19.05.84, Hab.: Sobre rocas, intermareal expuesto.

US: 31470, Broomi Island, Calverl, Md., Leg.: S. Sottam & A.L. Nelson, 28.09.1933. 14333, Carteret Co., Onslow Bay, North Carolina, 34° 19'N, 76° 53'W, Leg.: C.W. Schneider #2688, 11. 08.1981. 7485, Servant - Le Zoneux (S el V.), Leg.: J. Feldman, 28.07.1938. 38557, Siramo, Japan, Leg.: Yehime Takahama, 31.07.1929. 73561, Jupiter Inlet, Florida, Leg.: G.A. Hall, 11.09.1896, washed ashore. 31166, Jersy City, Kavon Pt. etc. Bay and Harbor of New York, Leg.: Charles F. Durant, 1850. 73880, Bridgeport, Connecticut, Leg.: Isaac Holden, 26.08.1891. (Phycotheca Boreali-

Americana #240). 39495, Yabucoa, on rocks, in outlets of a dry creek, El Negro, Puerto Rico, Leg.: Luis R. Almodovar & V.M. Rosado #4979, 22.01.1964. 43398, Bridgeport, Connecticut, Leg.: Isaac Holden, 27.06.1899, with tetraspores, for cystocarps see P.B.A. No. 240 (Phycotheca Boreali-Americana #240 =US 73880). 73878, Ft. Fisher, New Hanover County, North Carolina, Leg.: M.H. Hommersand & F.C. Croley, 05.03.1968, Hab.: intertidal rocks. 11692, below the Biological Station, Concarneau, Finisterre, France, Leg.: Peter S. Dixon, 20.24.1960, Hab.: sandy pool, lower midlittoral. 11698, Barn Pool, Plymouth Sound, Devon, England, Leg.: R. Foster, 13.09.1957, sublittoral, collected by diving. 68020, Carteret Co., Fort Macon jetties, North Carolina, Leg.: C.W. Schneider, 01.07.1978, on rocks in lower intertidal, upper subtidal. Notes by C.J. Bird, 08.02.1983: with (a) tetrasporangia, (b) spermatangia ("textorii"-type, abundant). 31332, Man of War Bay, Tobago, West Indies, Leg.: R.S. Cowan #31, 07.04.1959. 45386, Rio San Miguel, Chicxulub, Puerto Progreso, Yucatan, Leg.: M.A. Garza Hernandez#473, 12.03.1967, Barcode: 00556795. 21959, Venice, Florida, Leg.: Helen Harris, 12.05.1950, Man of War Bay, Tobago, Leg.: R.S. Cowan, 05.04.1959. 13525, "El Pjuil", entre Tacuantar y "La Guardia", costa norte de Isla Margarita, Venezuela, Leg.: M. Díaz-Piferrer, 15.06.1966. 94648, Playa "La Uva", costa norte de la Isla de Coche, Venezuela, Leg.: M. Díaz-Piferrer, 08.03.1966. 94649, Punta Tolete, al oeste de la bahía de Juan Griego, Isla Margarita, Venezuela, Leg.: M. Díaz-Piferrer, 23.04.1966. 74125, Station A24 near Cubagua, Venezuela, Leg.: W.R. Taylor #39-479a, 14.04.1939. 161988, Harbor Branch Institute, Center for Marine Biotechnology, Link Port, Florida, 27° 27' N, 80° 10' W, Leg.: Dennis Hanisak, 25.03.1985. North Carolina form: 161990, Harbor Branch Institute, Center for Marine Biotechnology, Link Port, Florida, 27° 27' N, 80° 10' W, Leg.: Dennis Hanisak, 25.03.1985. Orange green form: 161987, Harbor Branch Institute, Center for Marine Biotechnology, Link Port, Florida, 27° 27' N, 80° 10' W, Leg.: Dennis Hanisak, 25.03.1985. Bushy red form: 161978, DAB, Harbor Branch Institute, Link Port, Florida, 27° 27' N, 80° 10' W, Leg.: D.S. Littler & M.M. Littler, 19.12.1985. SB form: 161976, DAB, Harbor Branch Institute, Link Port, Florida, 27° 27' N, 80° 10' W, Leg.: D.S. Littler & M.M. Littler, 19.12.1985. G form: 161970, DAB, Harbor Branch Institute, Link Port, Florida, 27° 27' N, 80° 10' W, Leg.: D.S. Littler & M.M. Littler, 19.12.1985. LI form: 161965, DAB,

Harbor Branch Institute, Link Port, Florida, 27° 27' N, 80° 10' W, Leg.: D.S. Littler & M.M. Littler, 19.12.1985. DSGB form: 161961, DAB, Harbor Branch Institute, Link Port, Florida, 27° 27' N, 80° 10' W, Leg.: D.S. Littler & M.M. Littler, 19.12.1985. ORCA form: 161952, DAB, Harbor Branch Institute, Link Port, Florida, 27° 27' N, 80° 10' W, Leg.: D.S. Littler & M.M. Littler, 19.12.1985. TS form: 161955, DAB, Harbor Branch Institute, Link Port, Florida, 27° 27' N, 80° 10' W, Leg.: D.S. Littler & M.M. Littler, 19.12.1985. SK form: 161958, DAB, Harbor Branch Institute, Link Port, Florida, 27° 27' N, 80° 10' W, Leg.: D.S. Littler & M.M. Littler, 19.12.1985. SG form: 161985, Harbor Branch Institute, Center for Marine Biotechnology, Link Port, Florida, 27° 27' N, 80° 10' W, Leg.: Dennis Hanisak, 25.03.1985. Stubby brown form: 161986, Harbor Branch Institute, Center for Marine Biotechnology, Link Port, Florida, 27° 27' N, 80° 10' W, Leg.: Dennis Hanisak, 25.03.1985. Dark green stubby brown form: 161989, Harbor Branch Institute, Center for Marine Biotechnology, Link Port, Florida, 27° 27' N, 80° 10' W, Leg.: Dennis Hanisak, 25.03.1985. Red form: 161992, Harbor Branch Institute, Center for Marine Biotechnology, Link Port, Florida, 27° 27' N, 80° 10' W, Leg.: Dennis Hanisak, 25.03.1985. Chartreuse form: 161995, Harbor Branch Institute, Center for Marine Biotechnology, Link Port, Florida, 27° 27' N, 80° 10' W, Leg.: Dennis Hanisak, 25.03.1985. Orange form: 161996, DAB, Harbor Branch Institute, Link Port, Florida, 27° 27' N, 80° 10' W, Leg.: D.S. Littler & M.M. Littler, 19.12.1985. 42509, Lagoon De Alvarado, Veracruz, Leg.: G.B. Saunders #556, 31.01.1952, Det.: C. F. Rhyne, Barcode: 00557779.

MEXU: 1056, Lagune de Terminos; dans la Lagune, en fase à Ensenada, LTS 12, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1026, 00.04.1964. 1051, Lagune de Terminos; en fase de l'embouchure de Balchacan, LTS 6, Campeche. Leg.: M.M. Ortega #1341, 10.06.1966. 1053, Lagune de Terminos, dans la Lagune, LTS 7, Campeche. Leg.: M.M. Ortega #1349, 00.06.1966. 1066, Lagune de Terminos; dans la lagune, LTS 7, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1001, 00.02.1964. 1065, Lagune de Terminos; en fase de l'embouchure de Balchacan, LTS 6, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1009, 30.04.1964. 1064, Lagune de Terminos; en fase de l'embouchure de Atasta, LTS 3, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1008, 17.05.1964. 1063, Lagune de Terminos; dans l'embouchure de Ciudad del Carmen, LTS 2, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz

#1172, 00.06.1965. 1062, Lagune de Terminos; dans l'embouchure de Ciudad del Carmen, LTS 2, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1007, 00.05.1964. 1061, Lagune de Terminos; dans la lagune, LTS 9, Campeche. Leg.: M.M. Ortega #1355, 09.06.1966. 1060, Lagune de Terminos; dans la lagune, LTS 9, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1019a, 00.04.1964. 1069, Lagune de Terminos; dans la lagune, LTS 7, Campeche. Leg.: M.M. Ortega #1349, 00.06.1966. 1068, Lagune de Terminos; dans la lagune, LTS 7, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1243, 00.09.1965. 1072, Lagune de Terminos; au centre de la Lagune, LTS 17, Campeche. Leg.: M.M. Ortega #1375, 12.06.1966. 1073, Lagune de Terminos; au centre de la lagune, LTS 17, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1093, 00.09.1964. 1075, Lagune de Terminos; dans la lagune, pres de l'île de Carmen, LTS 14, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1027, 00.05.1964. 1076, Lagune de Terminos; en fase de la lagune de Panlao, LTS 8, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1013, 29.06.1964. 1130, La Lagune de Terminos; dans la Lagune (91°15' y 92°00' W; 18°25' y 19°00' N), LTS 9, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1121a, 00.02.1965. 1129, La Lagune de Terminos; dans la lagune (91°15' y 92°00' W; 18°25' y 19°00' N), LTS 15, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1033a, 00.05.1964. 1127, La Lagune de Terminos; en fase de l'embouchure de Balchacan (91°15' y 92°00' W; 18°25' y 19°00' N), LTS 6, Campeche. Leg.: M.M. Ortega #1334, 00.06.1966. 1055, Lagune de Terminos; en face de l'embouchure d'Atasta, LTS 3, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1175, 00.04.1965. 1342, La Laguna de Terminos, en la desembocadura de Ciudad del Carmen, Campeche. Leg.: M.M. Ortega #1196, 00.06.1965. 1338, La Laguna de Terminos, en la desembocadura de Ciudad del Carmen (18°25' y 19°00' N; 91°15' y 92°00' W), Campeche. Leg.: M.M. Ortega #1013, 00.06.1964.

Distribución en el Atlántico mexicano (Fig. 74):

Tamaulipas: Altamira (Martínez-Lozano *et al.* 1992), Ciudad Madero (Garza *et al.* 1984), Soto La Marina (Martínez-Lozano y López-Bautista 1991), San Fernando (Martínez-Lozano y Villarreal-Rivera 1991), Puerto El Mezquital (Martínez y Guajardo 1991), Laguna Madre (Humm y Hildebrand 1962), Laguna Madre (Zamora-Tovar 1990); Escolleras de Ciudad Madero; Punta Piedra, Municipio de San Fernando;

Escolleras del Río Pánuco, Ciudad Madero (este reporte). Veracruz: Playa Hotel Pensiones, Playa Boca del Río (Huerta 1960b), Laguna de Tampamachoco (Dreckmann y Pérez-Hernández 1994), Litoral marino de Tampamachoco (Anónimo 1990), Arrecife Los Hornos, Punta Hornos (Humm & Hildebrand 1962), Barra de Cazones (Castañeda 1985), Isla de Juana Ramírez, Laguna de Tamiahua, La Laja; Km 6, 11 y 15 al Norte de la Barra de Tuxpan; Mocambo (este reporte), Litoral marino de Tampamachoco (Anónimo 1990), Laguna de Tamiahua (De la Campa 1965), Playa Hotel Pensiones, Playa Boca del Río (Huerta 1960b, De la Campa 1965). Tabasco: El Bellote, Laguna de Mecoacán (Ramírez López 1996). Campeche: La Puntilla, Sabancuy (Huerta y Garza 1965). Campeche: Laguna de Términos: frente a la desembocadura de Balchacan, Atasta y Ciudad del Carmen; centro de la laguna; en la laguna; frente a la Laguna de Panlao (Ortega 1995, este reporte); Isla Aguada (este reporte). Yucatán: Río San Miguel; Chicxulub; Puerto Progreso (este reporte). Quintana Roo: : Isla Mujeres, Isla Contoy, Puerto Morelos (Garza-Barrientos 1976), Playa San Juan-Caletilla en Isla Cozumel (Mateo-Cid y Mendoza-González 1991), Playa San Juan-Caletilla, Playa Caracol o Encantada en Isla Cozumel (Mateo-Cid y Mendoza-González 1991), Playa del Carmen; Playa Lancheros, Isla Mujeres; Playa San Juan, Isla Cozumel (este reporte).

Comentarios: La descripción original (McLachlan 1979) cumple estrictamente con la diagnóstico latina y la asignación del holotipo; en lo que se refiere a la descripción de los detalles morfológicos y anatómicos tanto vegetativos como reproductivos es, tal vez, la más escueta de las elaboradas en los últimos años. Para ahorrarse dicha labor, McLachlan recomienda la revisión de trabajos previos (Bird *et al.* 1977, fig. 9 y Edelstein *et al.* 1978). Por otro lado, McLachlan (1979) agrega, como carácter diagnóstico alternativo, un complemento cromosómico $n=24$. Las formas o ecadas de *G. tikvahiae*, analizadas durante éste estudio, fueron formalmente explicadas, desde el punto de vista ecofisiológico, por Hanisak *et al.* (1988).

El material examinado durante este trabajo, mal asignado a *Gracilaria bursa-pastoris*, no corresponde, en lo absoluto, con el concepto aceptado por Gargiulo *et al.* (1992: 59) para Europa, o por Dreckmann (1997: 30) para el Pacífico Centro-Sur

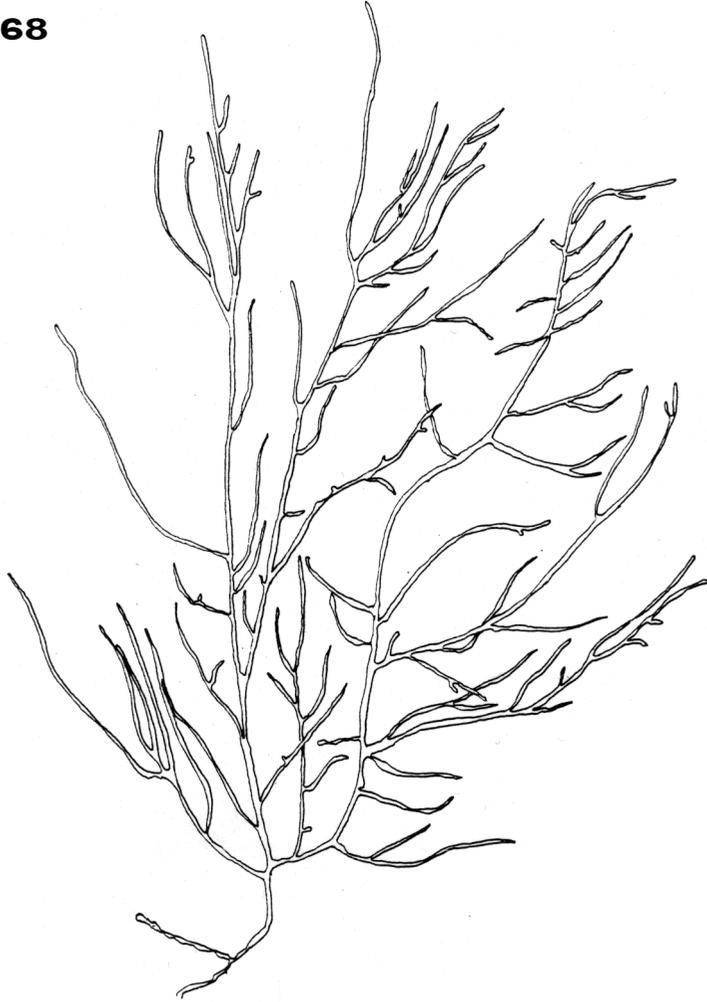
mexicano. Este es, por lo tanto, un nombre mal aplicado a plantas que deben ser asignadas a *Gracilaria tikvahiae*. Lo anterior había sido oportunamente comentado por McLachlan (1979).

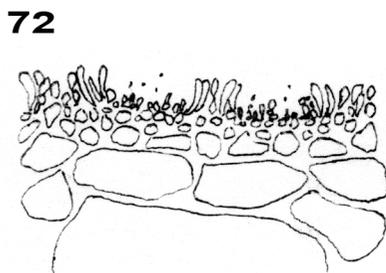
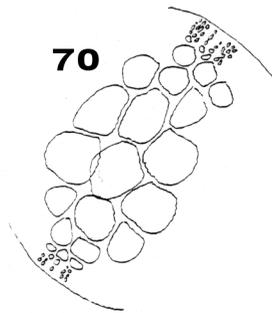
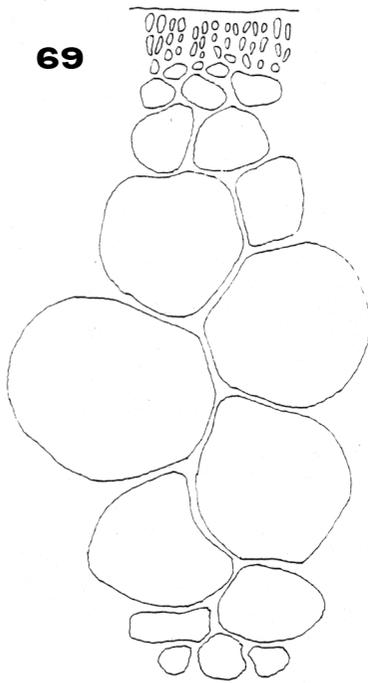
Dixon & Irvine (1977) propusieron que el concepto de *Gracilaria foliifera* (Forsskål) Børgesen, para las islas británicas, es un sinónimo de *Gracilaria multipartita* registrada para las mismas costas. Posteriormente, Guiry & Freamhainn (1986), a través de estudios de hibridismo, análisis de material tipo y consideraciones fitogeográficas, proponen que las plantas conocidas como *Gracilaria foliifera* en las costas del Atlántico este (europeo) deben ser reasignadas a *Gracilaria multipartita* y que *Gracilaria foliifera sensu stricto* es una especie confinada al Mar Rojo, Mar de Arabia y Océano Índico. Por otro lado, concluyen que: a) *Gracilaria foliifera* no se distribuye en el Atlántico oeste o americano (mucho menos *Gracilaria multipartita*) y b) que *Gracilaria tikvahiae* es una especie mucho más variable, morfológicamente, de lo que se creía (de hecho, varias cepas obtenidas por ellos resultaron similares a *G. foliifera*). Las observaciones de estos autores son confirmadas por nuestro análisis de material de herbario. Por último, Guiry & Freamhainn (1986) proponen que, muy probablemente, *G. tikvahiae* sea una especie que se distribuya desde Nueva Escocia hasta el Caribe.

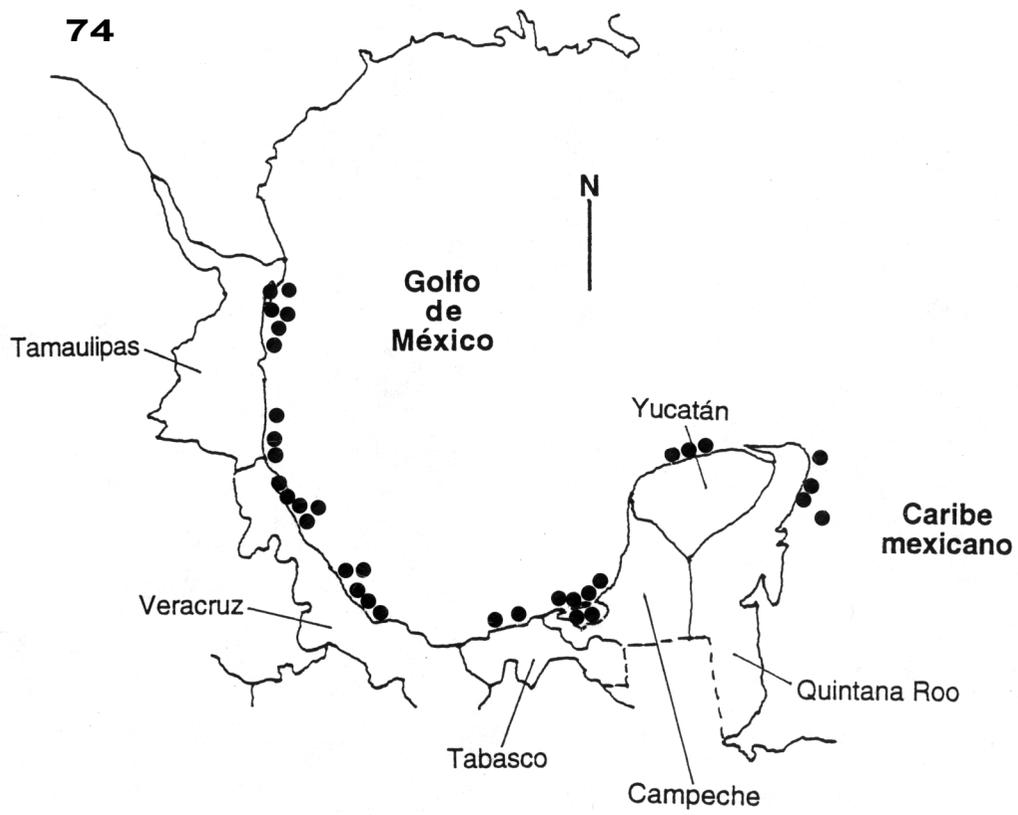
Después de revisar el isotipo y otros ejemplares (entre los que se encuentra uno colectado y determinado por el autor del binomio -74125 en US; Leg. & Det.: W.R. Taylor-), resulta evidente que *Gracilaria venezuelensis* no ha sido aún colectada en el Atlántico mexicano. Tomando en cuenta la descripción de la misma, aunque breve, y su confrontación con el material tipo, éste constituye un nombre mal aplicado para representantes mexicanos de *Gracilaria tikvahiae*.

La sinonimia fue propuesta por J. Agardh (1852 [1851-1863]: 593-594. Véase también Dixon & Irvine 1977).

68







9.2.6. Género *Hydropuntia* Montagne

Descripción (Fredericq y Hommersand 1990a y b). Organismos de vida libre. Talos erectos o decumbentes que surgen de un disco basal rizomatoso derivado de un pie de fijación inicialmente discoidal. Ejes de forma variada (cilíndricos a ligeramente aplanados). Fusiones celulares vegetativas comunes. Corteza de células pequeñas y médula de células grandes. Con la excepción de una especie aún no descrita (conceptáculos espermatangiales tipo *Hydropuntia*), reportada por Womersley (1996) para Isla Torrey en Australia del Sur, que es monoica, las plantas son típicamente dioicas y, ocasionalmente presentan mezcla de fases reproductivas. Rama carpogonial de dos células, a veces con ramas estériles múltiples. Las células de ramas estériles se fusionan inicialmente con el carpogonio, a esto sigue una incorporación adicional de células vegetativas dando lugar a una célula de fusión con numeroso cortes o disectada. Cavidad del cistocarpo extensa. Fusiones secundarias por medio de células tubulares nutricias multinucleadas que se fusionan sólo con el piso del cistocarpo. Carposporangios alineados en cadenas rectas. Células espermatangiales parentales generadas en filamentos derivados de células corticales intercalares y organizados en conceptáculos multicavitarios confluyentes como producto de fusiones secundarias adicionales con células vegetativas. Los espermatangios se originan individualmente a partir de una división plano convexa de la célula espermatangial parental. Tetrasporangios divididos en forma cruzada, superficiales.

Adiferencia del género *Gracilaria*, en *Hydropuntia* no hay diferencias interespecíficas en la estructura interna o externa de los cistocarpos (Xia Bangmei y Abbott 1985). Lo mismo ocurre con los conceptáculos espermatangiales multicavitarios (Xia Bangmei y Abbott 1985).

El análisis morfo-anatómico aquí desarrollado, así como los análisis fenético y filogenético (ver más adelante), coinciden con las opiniones de Wynne (1989), Fredericq y Hommersand (1990a) y Littler y Littler (1997) en cuanto a reconocer la independencia taxonómica de *Hydropuntia* Montagne.

Clave para las especies:

1. Plantas de ejes esbeltos, alargados: 2
- 1'. Plantas de ejes robustos, aberrantes: *Hydropuntia crassissima*
2. Textura correosa: *Hydropuntia cornea*
- 2'. Textura suave: 3
3. Ramas laxas o flácidas, flexibles: *Hydropuntia caudata*
- 3'. Ramas turgentes, cartilaginosas, quebradizas: *Hydropuntia usneoides*

9.2.6.1. *Hydropuntia caudata* (J. Agardh) Gurgel et Fredericq

Gracilaria caudata J. Agardh, 1852, Gen. Esp. Ord. Alg., 2(2): 598. (Localidad tipo: Saint Croix, Virgin Islands, Caribe).

Hydropuntia caudata (J. Agardh) Gurgel et Fredericq, 2004b, J. Phycol., 40: 155.

Descripción (Figs. 45-49). Plantas erectas de 10-15(35) cm de altura y 1.5-1.6(1.7) mm de ancho. Ejes cilíndricos a todo lo largo, de ancho constante. Ramificación en varios planos, primariamente subdicotómica, luego, en los segmentos superiores (más jóvenes) ésta puede ser unilateral y casi pectinada. Uno o varios ejes surgiendo de un pie basal discoidal. Ramas sin constricciones en sus bases. Color rojo púrpura a amarillento. Segmentos de longitud variable. Consistencia flácida. Apices agudos. Estípites largos. Superficie lisa. No se adhiere bien al papel de herbario. Transición entre médula y corteza gradual, subcorteza de células pequeñas o microcistidiada (J. Agardh 1901, véase también Plastino y Oliveira 1997: 227, fig. 3), 30-40 µm de diámetro. Corteza de dos capas de células, 4.5-9.0 µm de ancho por 5.0-9.0(12) µm de largo, anticlinales. Médula compuesta de 8-10 capas de células a lo largo de una línea media imaginaria en corte transversal, células de paredes gruesas e

irregulares en tamaño, 80-360 μm de ancho por 100-420 μm de largo. Conceptáculos urciformes, profundos, frecuentemente confluentes aunque también se pueden encontrar aislados o muy juntos unos de otros, distribuidos por la superficie de las ramas, sobre todo cerca de la base de las ramificaciones de las porciones media a superior, nunca en los ápices o en los ejes inferiores o principales, 26(40)-84 μm de diámetro por 60(70)-100 μm de profundidad. Cistocarpos grandes, sésiles, 790-1300 μm de diámetro por 360-1000(1020) μm de alto. Ostiolo poco prominente, no apiculado. Zona de carposporas maduras (en media luna) claramente separada de los filamentos gonimoblásticos; es decir, el gonimoblasto es amplio y masivo. Células tubulares en contacto entre el gonimoblasto y pericarpo externo e interno. El pericarpo interno separa, notoriamente, al tejido gonimoblástico del carposporofítico, constituyendo, de este modo, una placenta. Tetrasporangios distribuidos por la superficie de las ramas medias a superiores, 20-28 μm de diámetro por 28(30)-45 μm de largo, células corticales adyacentes alargadas anticlinalmente.

Ecología. Marina. Común en fondos rocosos de bahías protegidas y aguas turbias (por ejemplo: zonas adyacentes a las bocas de estuarios), crece desde la zona intermareal hasta la inframareal o permanentemente sumergida. Tropical.

Material examinado:

UAMIZ: 492B, Oro Negro, Laguna de Tampamachoco, Veracruz, Leg.: M.A. Pérez Hernández, 26.11.90. 751, Laguna de Mecoacán, Tabasco, Leg.: J.L. Arredondo, Est. 9, 30.01.93, Hab.: Sumergida, crece sobre moluscos, Obs.: Ejemplares femeninos, masculinos y tetrasporangiales. 750, Escollera La Pesca, Soto La Marina, Tamaulipas, Leg.: N. Hernández Soto M 11, 03.06.94, Obs.: Ejemplares femeninos y tetrasporangiales. S/N, Los Legales, Laguna Madre, Tamaulipas, Leg.: K.M. Dreckmann, 12.11.90. 876, Barra de Cazones, Veracruz, Leg.: A. Senties, 30.04.99.

ENCB: 2135, Sonda de Campeche, Campeche, Leg.: C. Gutiérrez & M. Misr. RhG-378, 27.09.63. 3893, A 69 km al N.E. de Isla Aguada, Campeche, Leg.: J. Rzedowski

G.C. #30102, 00.12.72, Costa de Campeche, km 69, Campeche, Leg.: J. Rzedowski & G. Calderón #30086, 00.12.72. 259, Banyuls-sur-mer, Pirineos Orientales, Francia, Leg.: Ma. E. Sánchez R. # B-F-31, 00.05.60, Hab.: En las partes arenosas de la zona litoral, siempre sumergida. 643, Playa Lido, Mar Tirreno, Leg.: Ma. A. Garza B., 07.08.65, Obs.: Falta la base. 559, Laguna Azul, Ciudad del Carmen, Campeche, Leg.: Huerta & Barrientos, 22.12.63, Hab.: Enterrada en el limo, formando prados (Cistocárpica). 2382, Tecolutla, Veracruz, Leg.: Rzedowski #27295, 23.05.70, Hab.: Material tirado por pescadores al limpiar sus redes, pesca frente al litoral de Tecolutla. 3625, Playa El Paraíso, Veracruz, Leg.: Ma. E. Sánchez R. #293, 20.08.74, Hab.: Sobre rocas a nivel más inferior del piso litoral, Obs.: Escasa. 3746, Escollera de Tuxpan, Veracruz, Leg.: Ma. Margarita Casas V., 08.05.74. 4316, Isla Aguada, Puente-Panga, Campeche, Leg.: Francisco Sánchez A., 00.05.75. 5866, Escolleras de la Termoeléctrica, Veracruz, Leg.: Gustavo Chávez S., 04.09.87, Hab.: Sobre rocas, Obs. Escasa, en reproducción. 275, Roscoff (Finisterre), Bretaña, Francia, Leg.: Ma. E. Sánchez R. R-F-135, 04.03.60, Hab.: Mareas medias, sobre las rocas en lugares poco batidos por las olas. 10508, Muelle de Isla Mujeres, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 31.10.84, Hab.: Sobre rocas, nivel litoral, Obs.: Con tetrasporas.

US: 73538, Guayanilla, Ventana, Puerto Rico, Leg.: Luis R. Almodovar & V.M. Rosado #3986, 13.03.1961. 21938, Pinellas County, Florida, Leg.: S.A. Earle, 08.11.1953, washed up on beach in great quantities, Mullet Key. 37746, Naples (secca della Gaiola), Mediterráneo Occidental, dragage vers -25m, 04.09.1963. 63992, Cherchell, Méditerranée, Leg.: J. Feldmann, abril de 1930.

Distribución en el Atlántico mexicano (Fig. 50):

Tamaulipas: Laguna Madre (Humm y Hildebrand 1962 y este reporte), La Pesca, Los Legales (este reporte), Soto La Marina (Martínez-Lozano y López-Bautista 1991), San Fernando (Martínez-Lozano y Villarreal-Rivera 1991), Puerto El Mezquital (Martínez y Guajardo 1991). Veracruz: Litoral marino de Tampamachoco (Anónimo 1990), Playa Boca del Río (Humm y Hildebrand 1962), Oro Negro, Laguna de

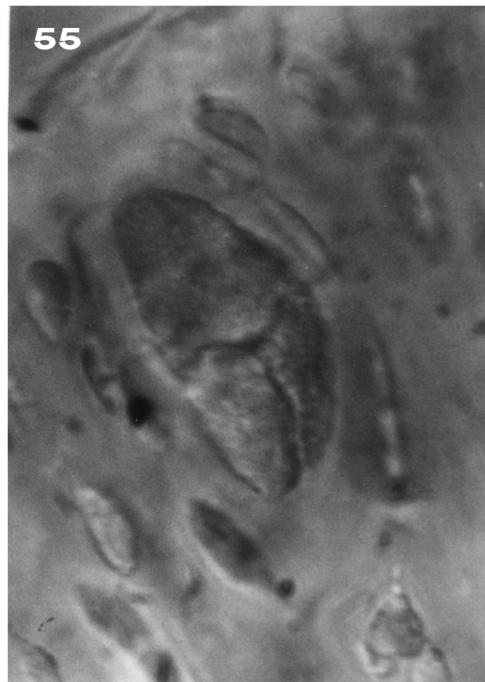
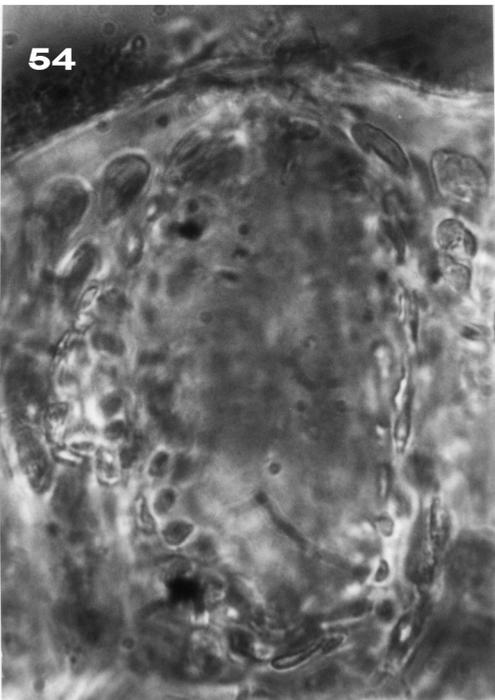
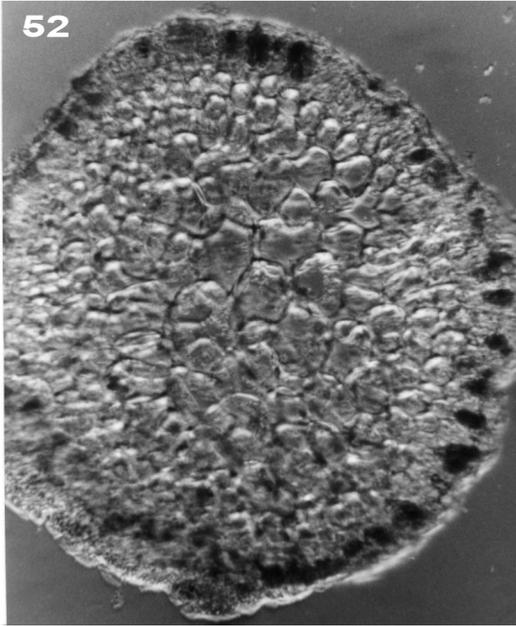
Tampamachoco (Dreckmann y Pérez-Hernández 1994 y este reporte), Barra de Cazonas (este reporte), Litoral marino de Tampamachoco (Anónimo 1990), Tuxpan, Laguna de Pueblo Viejo, Laguna de Tamiahua (De la Campa 1965, Castillo Rivera 1996), Isla Sacrificios (Huerta 1960a), Tuxpan, Playa Hotel Pensiones, Arrecife Pescadores, Playa Boca del Río, Playa Mocambo (Huerta 1960b, De la Campa 1965), Playa Paraíso-Morro de la Mancha (Quintana *et al.* 1987). Tabasco: Laguna de Mecocacán (este reporte). Campeche: Laguna de Términos (Ortega 1995), Sonda de Campeche, a 69 km al N.E. de Isla Aguada, Costa de Campeche, km 69 (este reporte). Quintana Roo: Muelle y Playa Los Cocos en Isla Mujeres (Mendoza-González y Mateo-Cid 1992), Playa San Juan-Caletilla en Isla Cozumel (Mateo-Cid y Mendoza-González 1991).

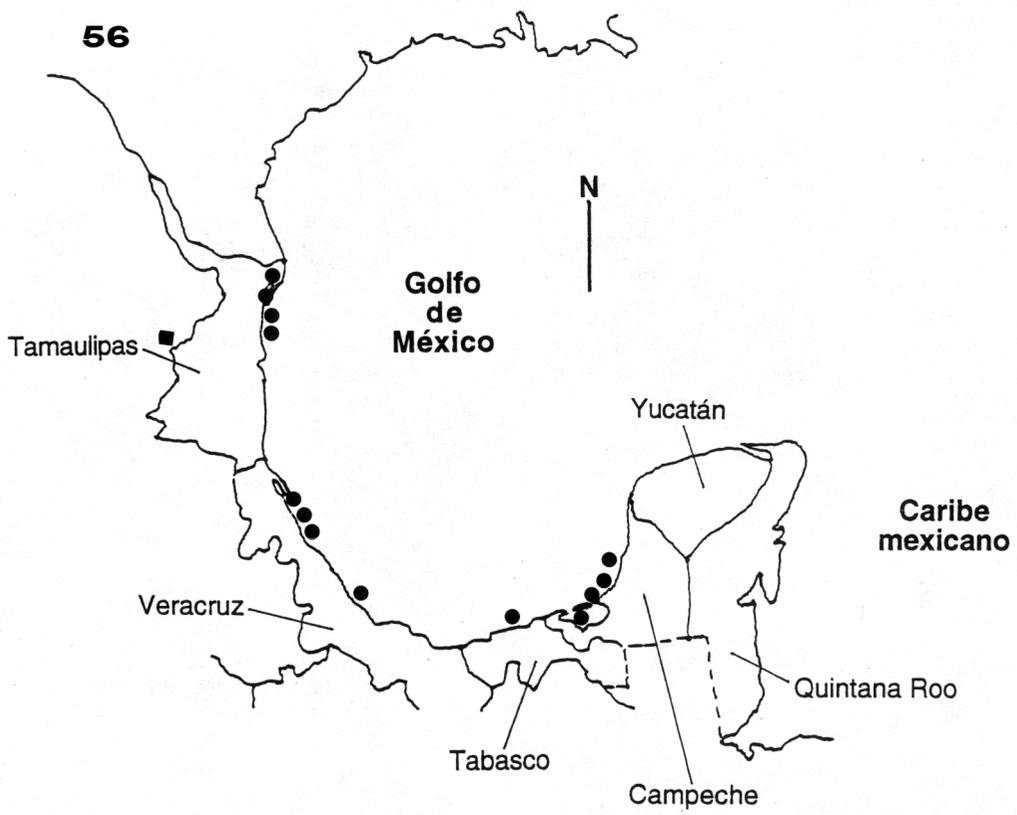
Comentarios: La nueva combinación fue propuesta por Gurgel & Frederic (2004b: 155) luego de encontrar, usando análisis de secuencias *rbc L*, que las especies de *Hydropuntia* constituyen un grupo hermano de *Gracilaria*. Este binomio (*Hydropuntia caudata*) involucra, en realidad, a tres taxa: *Gracilaria verrucosa*, *Gracilaria gracilis* (Stackhouse) Steentoft, Irvine et Farnham y *Gracilariopsis lemaneiformis* (Bory de Saint-Vincent) Dawson, Acleto et Foldvik. Recientemente, Steentoft *et al.* (1991) demostraron que el lectotipo de *Gracilaria confervoides* (Stackhouse) Greville (considerado previamente como el generitipo de *Gracilaria*) correspondía, en realidad, a un representante de *Gracilariopsis*. Para evitar una mayor confusión nomenclatural propusieron la conservación de *Gracilaria compressa* (C.A. Agardh) Greville como lectotipo del género *Gracilaria*; propuesta que ha sido aceptada (Código de Tokio, App. IIIA, gen.:137). Para llenar el vacío nomenclatural creado, Steentoft *et al.* (1995) propusieron *Gracilaria gracilis* (Stackhouse) Steentoft, Irvine et Farnham. En lo que al Atlántico mexicano respecta, hay dos consecuencias nomenclaturales inmediatas: 1) el binomio *Gracilaria verrucosa* ya no es válido, y 2) es necesario revisar los ejemplares colectados en el área y reasignarlos a un epíteto genérico y específico válido taxonómicamente. Los registros de *Gracilaria verrucosa sensu* Papenfuss para el Atlántico americano fueron considerados como incorrectos (Abbott 1985, Abbott *et al.* 1985). Esta era una especie confinada al Atlántico noreste y toda referencia a ella, fuera de dicha zona, requería de una revisión cuidadosa (Bird *et al.* 1982, Fredericq y Hommersand 1989a, Rice y Bird 1990, Godin *et al.* 1993).

51



HERBARIO METROPOLITANO UAMIZ
Colección de Macroalgas Marinas Tropicales de México





9.2.6.2. *Hydropuntia cornea* (J. Agardh) M.J. Wynne

Gracilaria cornea J. Agardh, 1852: 598 (Localidad tipo: Pernambuco, Brasil).

Lectotipo: Hoja #29370 -espermatangial- en el Herbario Agardhiorum (LD).

Designado por Bird *et al.* (1986: 2049, fig. 8, !).

Sintipo: Hoja #29370 -tetrasporangial- en el Herbario Agardhiorum (LD, BM, FH).

Hydropuntia cornea (J. Agardh) M.J. Wynne, 1989: 476.

Descripción (Figs. 75-81). Talo erecto, robusto, ligeramente elástico, de consistencia cornea, muy frecuentemente irregular y con protuberancias, 8-25(30) cm de altura; verde pálido a café oscuro, con manchas más claras (amarillo paja) a lo largo del talo. Ramificación abundante e irregular. Las ramas son complanadas a cilíndricas y de bases continuas (sin constricciones). Los segmentos apicales con tendencia a la unilateralidad (ramificación pectinada). Pié de fijación inconspicuo, discoidal. Superficie lisa. Apices redondeados. Estípites largo y robusto. No se adhiere al papel de herbario. Células subcorticales de 30-40(45) μm en diámetro. Las células medulares miden 100-320 μm en diámetro y van disminuyendo su tamaño hacia la superficie, más de 10 capas a lo largo de una línea media imaginaria. Las células corticales superficiales son claviformes o piriformes, 10-15 μm en diámetro. Espermatangios en conceptáculos multicavitarios, subcorticales y muy variables en forma, 50-70(100) μm en diámetro por 60-80(100)-120 μm de largo. Cistocarpos amplios, 800-2100 μm en diámetro, sésiles y no apiculados, en corte la masa carposporangial madura tiene aspecto de media luna y se distingue claramente de la zona estéril o interfértil del gonimoblasto, éste es amplio y masivo, una pequeña línea de luz es visible entre las carposporas maduras y el pericarpo externo. Células tubulares en contacto entre el gonimoblasto y el pericarpo interno. Tetrasporangios localizados a lo largo de la corteza, 25-30(35) μm en diámetro, delimitados por células corticales alargadas.

Ecología. Marina. Común; se distribuye verticalmente desde el inframareal protegido (canal arrecifal, comunidad de pastos marinos) al inframareal expuesto a la energía de las corrientes de mar abierto (formaciones antearrecifales); se le

puede encontrar hasta los 10 m de profundidad. Tropical. Epífitas frecuentes: *Dasya collinsiana*, *Spyridia filamentosa*, *Herposiphonia secunda*, *Hypnea musciformis*, *Hypnea cervicornis*, *Jania adhaerens*, *Dasya arbuscula* var. *minor*, *Ceramium nitens*, *Ceramium flaccidum*, *Taenioma nanum* y *Lophosiphonia cristata*. Asociada frecuentemente a *Lithophyllum* spp.

Material examinado:

UAMIZ: 456, Puerto Morelos, Quintana Roo, Leg.: G. Castillo, 05.11.93, Hab.: Arribazón, Obs.: Ejemplares femeninos y masculinos. 563, Playa del Carmen, Quintana Roo, Latitud: 20° 37' 8", Longitud: 87° 4' 6", Leg.: A. Senties G., 01.03.94, Hab.: Inframareal rocoso somero (50-100 cm), expuesto, plataforma rocosa en la playa popular (Varios duplicados). 612, El Jardín, Puerto Morelos, Quintana Roo, Latitud: 20° 51' 13", Longitud: 86° 52' 2", Col: K.M. Dreckmann, 27.02.94, Hab.: Inframareal rocoso somero (100-150 cm), expuesto a oleaje suave, Obs.: Ejemplares femeninos y tetraspóicos (4 duplicados).

ENCB: 1569, Playa Hotel Pensiones, Veracruz, Leg.: V. Aguilar, 11.05.50, Hab.: Arrojado por las olas, Obs.: Cistocárpica. 2956, Playas cercanas a Ciudad Del Carmen, Campeche, Leg.: Rzedoswki 30047 y 30042, 23.12.72, Hab.: Orilla del mar. 3951, Sabancuy, Campeche, Leg.: Pescadores del área, 00.09.76, Hab.: Obtenida con red de arrastre, temp. del agua + o - 22° C. 4072, Escolleras de Ciudad Madero, Tamaulipas, Leg.: G. Galdi, 24.08.77, Hab.: Sobre roca caliza, 4-6 m de profundidad. 6676, Playa Caracol, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: L. Huerta, C. Mendoza, L.E. Mateo & A. Cisneros, 16.10.83, Hab.: Sobre guijarros entre arena. 2299, Playa Bonita, Campeche, Leg.: L. Durán P. #RHG-890, 26.10.63. 3904, Costa de Campeche, a 69 km al N.E. de Isla Aguada, Campeche, Leg.: J. Rzedowski & G. Calderón #30088, 00.12.72. 10419, Villa Rica de la Veracruz, Veracruz, Leg.: L.E. Mateo & C. Mendoza G., 18.06.93, Hab.: Sobre rocas, nivel litoral expuesto. 2300, Playa Bonita, Lerma, Campeche, Leg.: Angel Vargas, 21.01.66, Hab.: Nivel mesolitoral inferior, Obs.: Con cistocarpos. 2970, 69 km al N.E. de Isla Aguada, sobre la carretera a Champotón, Campeche, Leg.: Rzedowski #30089, 23.12.72,

Hab.: Orilla del mar. 550, Puntilla, Campeche, Leg.: Huerta & Barrientos, 23.12.63, Hab.: Sobre fragmentos de caracoles. 1070, Isla de Enmedio, Veracruz, Leg.: Julio C. Avila, 00.05.64, Hab.: Piso litoral. 1897, Puerto Real, Campeche, Leg.: V. Aguilar, 20.01.60, Hab.: Aguas cálidas. 4574, Lerma, Campeche, Leg.: Francisco Sánchez A., 24.05.74. 644, Playa Lido, Mar Tirreno, Leg.: Ma. A. Garza B., 07.08.65. 3240, Puerto Morelos, Quintana Roo, Leg.: Huerta, Garza & Tirado, 20.03.70. 4453, Isla Contoy, Quintana Roo, Leg.: Ma. Ana Garza Barrientos, 18.08.75; 4524, Chicxulub, Yucatán, Leg.: Esperanza Hidalgo, 00.02.82, Hab.: En la playa. Arrojadadas por las olas durante el Norte. 9514, Puerto Morelos, Cancún, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 16.11.84, Hab.: Sobre rocas y moluscos, piso infralitoral superior, Obs.: Con tetrasporas. 9515, Puerto Juarez, Cancún, Quintana Roo, Leg.: L.E. Mateo & C. Mendoza, 02.03.85, Hab.: Sobre guijarros, entre arena, Obs.: Con tetrasporas. 9516, Playa Del Carmen, Cancún, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 16.11.84, Hab.: Sobre rocas, nivel litoral, Obs.: Con tetrasporas. 2954, Playas cercanas a Ciudad del Carmen, Campeche, Leg.: J. Rzedowski #30046, 23.12.72. 6654, Playa Encantada o Caracol, cerca de Punta Celaraín, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 08.11.84, Hab.: Sobre las rocas, Obs.: Con tetrasporas. 6655, Playa Del Carmen, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 30.11.84, Hab.: Sobre rocas en el piso litoral, Obs.: Con cistocarpos. 6656, Muelle de Isla Mujeres, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 31.10.84, Hab.: Sobre rocas, con arena, nivel infralitoral superior. 6657, Playa Caracol, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: L. Huerta, C. Mendoza, L.E. Mateo & A. Cisneros, 16.10.83, Hab.: Sobre guijarros o esponjas, Obs.: Con cistocarpos. 6658, Playa Caracol, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 11.09.85, Hab.: Sobre rocas con arena. 6660, Muelle de Isla Mujeres, Quintana Roo, Leg.: L.E. Mateo & C. Mendoza, 01.03.85, Hab.: Sobre guijarros, nivel infralitoral superior. 6669, Playa Maya, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 08.06.85, Hab.: Sobre rocas y guijarros, nivel infralitoral superior. 8796, Playa Caracol, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: L. Huerta, C. Mendoza & L.E. Mateo, 16.10.83, Hab.: En rocas, Obs.: Con cistocarpos. 8797, Recorrido del Muelle hacia el Faro, Isla Mujeres, Quintana Roo, Leg.: L. Huerta, C. Mendoza, L.E. Mateo & A. Cisneros, 10.10.83, Hab.: Sobre fondo arenoso con

guijarros, sobre cuerdas de lanchas, nivel infralitoral superior. 8798, Yucalpetén, Yucatán, Leg.: L. Huerta, C. Mendoza y cols., 08.06.87, Hab.: Sobre rocas, nivel litoral expuesto, Obs.: Con cistocarpos. 8799, Tel-Chac, Yucatán, Leg.: L. Huerta & L.E. Mateo, 06.10.85, Hab.: Dragado por las olas, Obs.: Con cistocarpos. 8800, Isla Chica, Arrecife Alacranes, Yucatán, Leg.: L. Huerta & L.E. Mateo, 16.10.85, Hab.: Sobre guijarros. 8801, Yucalpetén, Yucatán, Leg.: L. Huerta, C. Mendoza y cols., 02.06.87, Hab.: Sobre guijarros. 8802, Al poniente del muelle, Progreso, Yucatán, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 11.01.82, Hab.: Arrojado por las olas, Obs.: Con cistocarpos. 10607, Puerto Morelos, Quintana Roo, Leg.: L.E. Mateo & C Mendoza, 16.11.84, Hab.: Sobre rocas, infralitoral superior, Obs.: Con cistocarpos. 11606, Playa San Juan, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: L.E. Mateo & C. Mendoza, 07.09.95, Hab.: Sobre rocas, nivel infralitoral, Obs.: Cistocárpica.

US: 34240, Quintana Roo, Isla Cancun, Leg.: H. Sánchez V., 24.12.1964, Barcode: 00556535. 36606, Carretera Sabancuy-Campeche, Campeche, Col.: Villamar, A.; et al. #Rhg-1658, 22 May 1965, Barcode: 00557650.

MEXU: 1124, Lagune de Terminos: dans l'embouchure de Paso Real (91°15' y 92°00' N; 18°15' y 19°00' W), LTS 11, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1271, 00.09.1965. 1058, Lagune de Terminos; dans l'embouchure de Paso Real, LTS 11, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1211, 00.06.1965.

Distribución en el Atlántico mexicano (Fig. 82):

Tamaulipas: Escolleras de Ciudad Madero (este reporte). Veracruz: Playa Hotel Pensiones; Playa Boca del Río -Mocambo- (Huerta 1960b); Arrecife Los Hornos; Punta Hornos; Balneario Villa del Mar (Humm y Hildebrand 1962); Villa Rica de la Veracruz; Playa Hotel Pensiones; Isla de Enmedio (este reporte). Campeche: Playas cercanas a Ciudad Del Carmen; Sabancuy; Carretera Sabancuy-Campeche; Playa Bonita, Lerma; Lerma; Costa de Campeche, a 69 km al N.E. de Isla Aguada; Puntilla; Puerto Real; Laguna de Términos: desembocadura de Paso Real (este reporte). Yucatán: Chicxulub; Yucalpetén; Tel-Chac; Isla Chica, Arrecife Alacranes;

Al poniente del muelle, Progreso (este reporte). Quintana Roo: Muelle y Playa Los Cocos en Isla Mujeres; Puerto Morelos; Punta Piedras (Garza-Barrientos 1976, Mendoza-González y Mateo-Cid 1992, Dreckmann *et al.* 1996 y este reporte); Banco Chinchorro (Huerta y Garza 1980); Playa San Juan-Caletilla; Playa Maya; Playa Caracol o Encantada, cerca de Punta Celaraín, en Isla Cozumel (Mateo-Cid y Mendoza-González 1991 y este reporte); Isla Contoy; Puerto Juarez, Cancún; Isla Cancun; Recorrido del Muelle hacia el Faro, Isla Mujeres; El Jardín, Puerto Morelos; Playa del Carmen (este reporte).

Comentarios: El material tipo (lectotipo y sintipo) fue ampliamente analizado e ilustrado por Bird *et al.* (1986a). Castillo-Arenas y Dreckmann (1995) la registran como una especie abundante en las arribazones algales de Puerto Morelos, Quintana Roo.

75



HERBARIO METROPOLITANO UAMIZ
Colección de Macroalgas Marinas Tropicales de México
Grupo de Macroalgas Marinas, Departamento de Hidrobiología

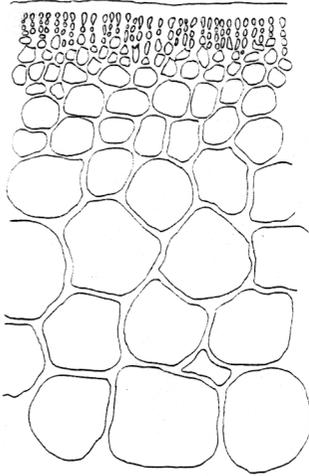
76



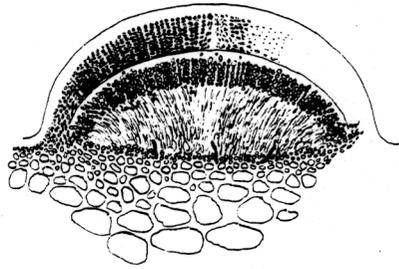
77



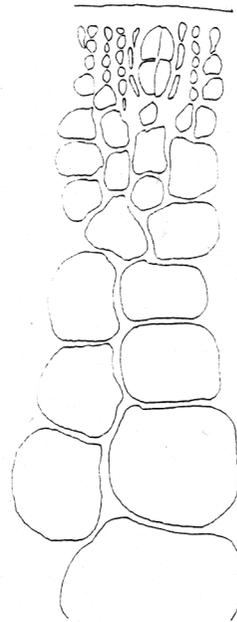
78



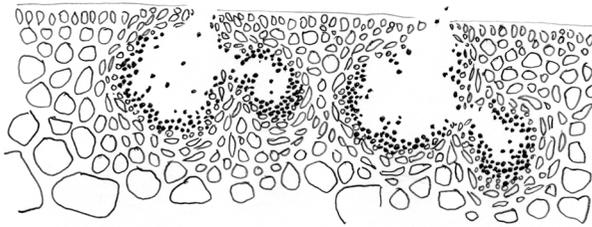
79

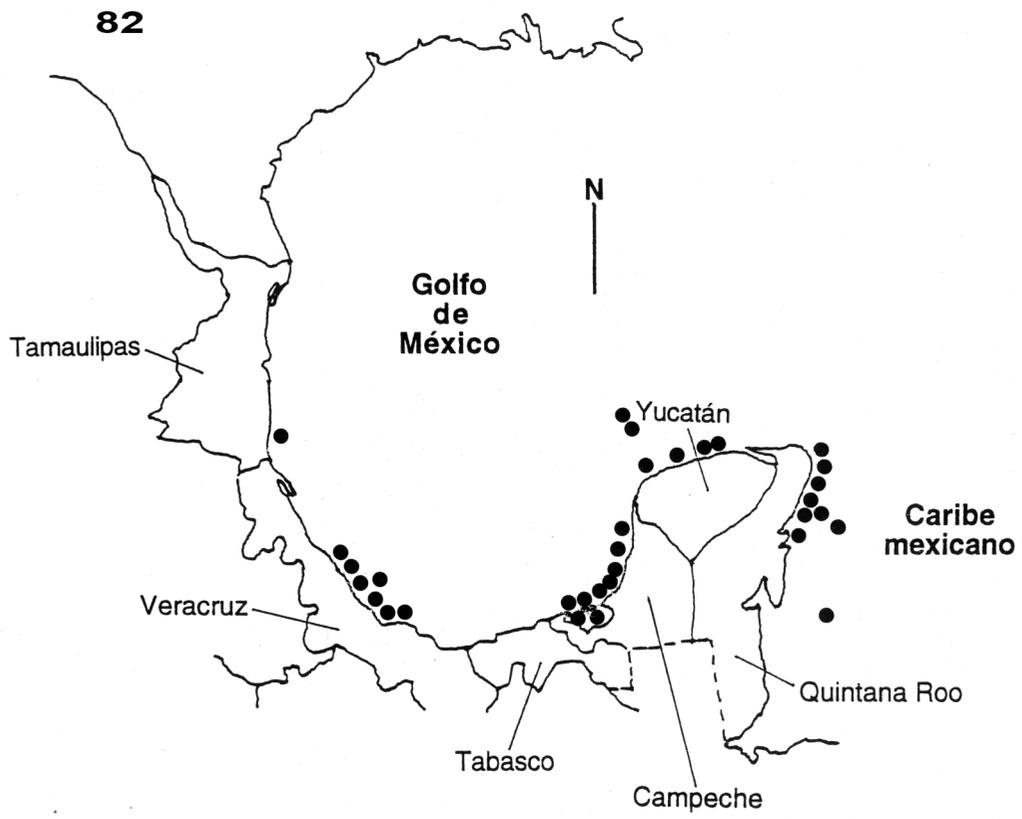


81



80





9.2.6.3. *Hydropuntia crassissima* (P. Crouan et H. Crouan in Mazé y Schramm)

M.J. Wynne

Gracilaria crassissima P. Crouan et H. Crouan in Mazé y Schramm, 1878: 218
(Localidad tipo: Guadalupe, Antillas, Caribe).

Hydropuntia crassissima (P. Crouan et H. Crouan in Mazé y Schramm) M.J. Wynne,
1989: 477.

Descripción (Figs. 87-92). Talo decumbente, rosetófilo, cartilaginoso, robusto y quebradizo, los talos miden 5-30 cm de amplitud. La coloración general es verde pálido, pero las plantas pueden presentar, a lo largo del talo, tonalidades variegadas (moteaduras rojo-pardúscas combinadas con un brillo superficial dorado-cobrizo). Ramificación irregular. Las ramas son complanadas, amplias, rugosas y se fusionan unas con otras, bases continuas (sin constricciones). Superficie lisa. Apices redondeados. El pie de fijación es inconspicuo, discoidal. Estípites también inconspicuos, cortos y robustos. Las ramas basales forman pies de fijación secundarios. No se adhiere al papel de herbario. Células subcorticales de 30(35)-40(45) μm en diámetro, transición gradual. Las células corticales son ovaladas a piriformes, miden 4-10 μm en diámetro y 8-15 μm de largo. Las células medulares miden 80-120 μm de diámetro y disminuyen su tamaño conforme se acercan a la superficie. Espermatangios en conceptáculos multicavitarios, subcorticales y muy variables en forma, 60-80(100) μm de largo por 70-90(110) μm de ancho. Cistocarpos esféricos, amplios, 900-2100 μm en diámetro, sésiles y no apiculados, en corte la masa carposporangial tiene aspecto de media luna, gonimoblasto amplio y masivo, escasa luz entre carposporas y pericarpo externo. Células tubulares nutricias en contacto con el pericarpo interno o piso del cistocarpo. Tetrasporangios de 25-30(35) μm de diámetro, corticales.

Ecología. Marina. Común sobre sustrato duro y en el lado arrecifal expuesto. Se le puede coleccionar desde el nivel inframarino somero hasta 10-15 m de profundidad. Tropical. Epífitas frecuentes: *Centroceras clavulatum*, *Laurencia* spp.

Material examinado:

UAMIZ: 501, Estación CMyL-UNAM, Puerto Morelos, Quintana Roo, Leg.: Ilsa Stout, 05.11.93, Hab.: Arribazón.

ENCB: 3734, Punta Chiquero, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: L. Huerta M., 15.12.72. 4153, Playa El Ubero, sobre la desviación Cafetal-Ubero, a 67 km al Sur de Carrillo Puerto, Quintana Roo, Leg.: A. Lot & A. Novelo #808, 19.07.79, Hab.: Suelo rocoso, comunidad de algas epilíticas, Obs.: Escasa. 4159, Playa El Ubero, sobre la desviación Cafetal-Ubero, a 67 km al S de Carrillo Puerto, Quintana Roo, Leg.: A. Lot & A. Novelo #810, 19.07.79, Hab.: 0 m de altitud, comunidad de algas psamófilas primarias, suelo arenoso, Obs.: Forma ramificada. 6616, Playa Maya, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 12.09.85, Hab.: Sobre rocas, piso infralitoral, Obs.: Con tetrasporas y cistocarpos. 6617, Playa Caracol, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 07.06.85, Hab.: Sobre rocas, piso infralitoral superior, Obs.: Con tetrasporas. 6618, Chen-Río, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 11.09.85, Hab.: Sobre rocas, litoral, Obs.: Con tetrasporas. 6619, Playa Encantada, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 11.09.85, Hab. Sobre rocas con arena, Obs.: Con tetrasporas. 6626, Extremo Norte de Isla Mujeres, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza, L.E. Mateo & M. Nava, 12.06.87, Hab.: Sobre rocas, nivel litoral expuesto, Obs.: Con tetrasporas. 6627, Playa Maya, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 08.11.84, Hab.: Sobre guijarros en playa arenosa, Obs.: Con cistocarpos. 6620 (como *G. crassissima*), Isla Mujeres, Quintana Roo, Leg.: L. Huerta, C. Mendoza, L.E. Mateo & A. Cisneros, 10.10.83, Hab.: Sobre guijarros con arena, Playa Maya, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 08.06.85, Hab.: Sobre rocas nivel infralitoral superior. 10605, Puerto Morelos, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 13.06.87, Hab.: Sobre rocas, nivel infralitoral, Obs.: Con cistocarpos. 6623, Aproximadamente a 2.5 km al Sur del Muelle de Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 26.10.83, Hab.: Sobre coral muerto. 6624, Playa Caracol, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: L. Huerta, C. Mendoza, L.E. Mateo & A. Cisneros, 16.10.83, Hab.: Sobre

guijarros con arena. 6625, Parte Este, Isla Mujeres, Quintana Roo, Leg.: L.E. Mateo & C. Mendoza, 14.09.85, Hab.: Sobre rocas, nivel litoral, Obs.: Con tetrasporas. 6622, Punta Morena, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 07.06.85, Hab.: Sobre rocas, nivel inframareal superior, Obs.: Con cistocarpos. 6628, Extremo Norte, Isla Mujeres, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 11.06.85, Hab.: Sobre rocas, inframareal superior, Obs.: Con tetrasporas. 6629, Extremo N. de Isla Mujeres, Quintana Roo, Leg.: L.E. Mateo & C. Mendoza, 13.09.85, Hab.: Sobre rocas, nivel litoral expuesto, Obs.: Un ejemplar con tetrasporas y otro con cistocarpos. 6681, Punta Morena, Isla Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 11.09.85, Hab.: Sobre rocas expuestas en el litoral y en el nivel inframareal superior, Obs.: Con tetrasporas y otras con carposporas.

US: 13519, Litoral de Belvedere, sur de Joyuda, costa oeste de Puerto Rico, Leg.: M. Díaz-Piferrer, 28.12.1961. 60487, Morro, Monte Cristi, Santo Domingo, Leg.: L.R. Almodovar & F. Rivas #7608, 23.07.1977, Hab.: en rocas. 73735, near Isla Piedra and Isla S. Agustin in the southeast end of the Caledonia harbor, east coast of Panama, Leg.: W.R. Taylor #39-227, 04.04.1939. 73731, Ile a Vache, Hispaniola, Leg.: C.R. Orcutt, junio, near Hilton Hotel, Barbados, Leg.: Luis R. Almodóvar, F. Pagán & C. Cutress, 24.08.1966, Hab.: on rocks in 5' - 15'. 37956, Joyuda, south coast of Puerto Rico, Leg.: A.J.B., 25.01.1962, Hab.: occasional among corals in shallow water. 73737, 10 miles west of Abraham Bay, Mariguana, Bahamas, Leg.: Marshall A. Howe, 05.12.1907, Hab.: in 6-10 dm. of water. 73736, Cabo Rojo, Punta Ostiones, Puerto Rico, Leg.: Luis R. Almodóvar & V.M. Rosado #4523, 14.05.1962, Hab.: on rocks. 40259, frente a Playa Tamarindo, Guánica, Puerto Rico, Leg.: M. Díaz-Piferrer #(FP-DB) 2543, 31.08.1963, Hab.: dragado entre 10-15 metros de profundidad.

Distribución en el Atlántico mexicano (Fig. 93):

Quintana Roo: Extremo Norte y Playa Lancharos en Isla Mujeres (Mendoza-González y Mateo-Cid 1992 y este reporte), Cancún (Aguilar Rosas 1990), Puerto Morelos (Gómez-Pedroso 1987, Aguilar Rosas 1990, Dreckmann *et al.* 1996 y este

reporte), Playa San Juan-Caletilla, Playa Maya, Playa Caracol o Encantada, El Mirador-Punta Morena en Isla Cozumel (Mateo-Cid y Mendoza-González 1991 y este reporte), Hualapich, Punta Estrella, Xcalak (Aguilar Rosas 1990); Isla Mujeres; Parte Este, Isla Mujeres; Aproximadamente a 2.5 km al Sur del Muelle de Isla Cozumel; Punta Chiquero, Isla Cozumel; Punta Morena, Isla Cozumel; Chen-Río, Isla Cozumel; Playa El Ubero, sobre la desviación Cafetal-Ubero, a 67 km al Sur de Carrillo Puerto (este reporte).

Comentarios: Esta especie crece en ambientes sumergidos expuestos a alta energía (habitat arrecifal, ante y post arrecife). La extrema variabilidad de la misma puede estar asociada tanto a la edad de las plantas como al grado de exposición. Las formas más esbeltas y similares, en forma general, a *Hydropuntia cornea* crecen en la zona post arrecifal o de sotavento. Por el contrario, las formas más robustas y de forma irregular (aberrantes), crecen en la barrera o en el ante arrecife o zona de barlovento.

87



Hydropuntia crassissima (Gomon & J. Agarwal) Wynne
Est. Caye Ho Morelos, & Roo
J. Stout 05.11.93
Attribution: duplicates.

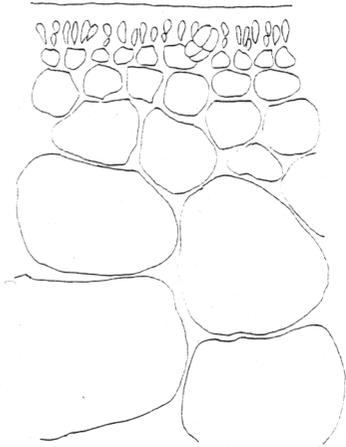
88



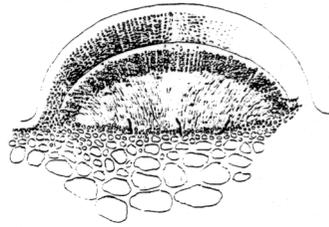
89



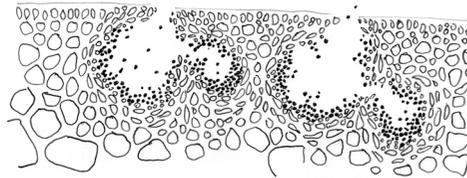
90

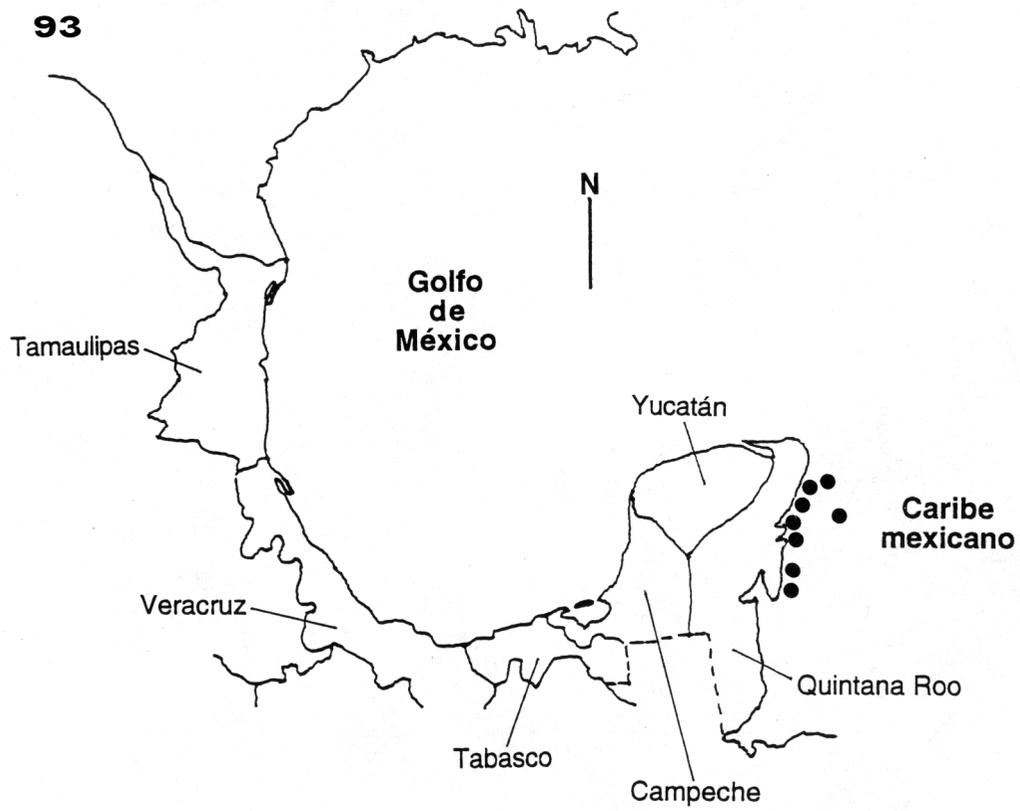


91



92





9.2.6.4. *Hydropuntia usneoides* (C. Agardh) Gurgel et Fredericq

Sphaerococcus usneoides C. Agardh, 1822, Sp. Alg. P. 333.

Fucus usneoides Mertens mscr. in Agardh, 1852: 595 (como Var. β . *Usneoides*)
(Localidad tipo: Indias Occidentales vecinas al litoral tropical americano ¿Brasil?).

Hydropuntia usneoides (C. Agardh) Gurgel et Fredericq, 2004b, J. Phycol.,40:156.
Sinónimo taxonómico: *Gracilaria usneoides* (C. Agardh) J. Agardh, 1852: 595.

Descripción (Fig. 85). Plantas arbustivas de 4-8 cm de alto, cartilaginosas, quebradizas una vez secas, de color rojo (Børgesen, 1913-1920: 378; y Taylor, 1960: 442). Habito redondeado, esponjado en el agua. Frondas cilíndricas a sub cilíndricas, gruesas y suculentas (carnosas), a veces evidentemente complanadas y otras sub complanadas; gelatinosas durante la deshidratación, quebradizas una vez secas; ramas acuminadas o ligeramente curvadas y terminadas en un ápice frecuentemente agudo, aunque no es raro encontrar apices obtusos. Ramificación dicotómica a sub dicotómica; ramas superiores subsecundas a divaricadas o cervicornes; ramas jóvenes (segmentos apicales) subdísticas; ramas de segundo orden sub secundadas (todas, o casi todas, las ramas curvadas hacia el mismo lado), con arreglo decompuesto (con ramificaciones compuestas en la misma ramita); rojo oscuro a carmesí, escarlata en las porciones inferiores. Plantas juveniles sub dísticas o con ramas sub opuestas, dando lugar de manera gradual a ramas sub divergentes a divaricadas. Ramas con bases continuas (sin constricciones). Estípites largo y robusto. No se adhiere al papel de herbario. Corteza sub monostromática (tipo *Pachycladis*). Cistocarpo compuesto de un pericarpo superior de células elongadas arregladas verticalmente y presentando anastomosis conspicuas; placenta superior plana; pericarpo basal de células lobuladas en la zona central, en la periferia compuesto de células elongadas con anastomosis poco conspicuas. La construcción cortical, subcortical, medular y reproductiva (cistocarpos y espermatangios) no difiere de otros taxa de *Hydropuntia*, excepto, por supuesto, en las medidas. Difiere de *H. cornea* únicamente en ser más suave, más delgada (0.8-1.0 mm) y ligeramente más ramificada.

Ecología. Marina. Muy rara. Se distribuye desde el inframareal protegido (canal arrecifal, comunidad de pastos marinos) al inframareal expuesto a la energía de las corrientes de mar abierto (formaciones antearrecifales); se le puede encontrar hasta los 10 m de profundidad. Tropical.

Material examinado:

ENCB: 6682, Playa San Juan, Cozumel, Quintana Roo, Leg.: C. Mendoza & L.E. Mateo, 09.11.84, Hab.: Dragado por las olas, Obs.: Con cistocarpos. 8835, Puerto Morelos, Quintana Roo, Leg.: L. Huerta, 12.12.72, Hab.: Sobre guijarros, entre la arena. 1852, Puerto Campeche, Campeche, Leg.: V. Aguilar.

US: 74124, Ceiba, Honduras, Leg.: F. J. Dyer #A113, 30.09.1916.

MEXU: 1059, Lagune de Terminos: dans l'embouchure de Paso Real, LTS 10, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1056, 00.09.1964. 1120, Lagune de Terminos: dans la lagune, en face a Ensenada (91°15' y 92°00' W; 18°25' y 19°00' N), LTS 12, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1026, 00.04.1964. 1117, La Lagune de Terminos; dans la lagune en fase a Encenada (91°15' y 92°00' W; 18°25' y 19°00' N), LTS 12, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1026, 00.04.1964. 1057, Lagune de Terminos: dans l'embouchure de Paso Real, LTS 10, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1133, 10.02.1965. 1125, La Lagune de Terminos; dans l'embouchure de Paso Real (91°15' y 92°00' W; 18°25' y 19°00' N), LTS 11, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1269, 00.09.1965. 1119, Laguna de Terminos; dans l'embouchure de Paso Real (19°15' y 92°00' W; 18°25' y 19°00' N), LTS 10, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #1266, 00.09.1965. 1274, Isla Verde, Veracruz. Leg.: 30.07.1965. 1273, Isla Verde, Veracruz. Leg.: 01.02.1968. 1128, La Lagune de Terminos; dans l'embouchure de Paso Real (91°15' y 92°00' W; 18°25' y 19°00' N), LTS 10, Campeche. Leg.: M.M. Ortega #1382, 00.06.1966. 1052, Lagune de Terminos; en face l'embouchure de Balchacan, LTS 6, Campeche. Leg.: M.M. Ortega #1363, 10.06.1966. 1121, La Lagune de Terminos; dans l'embouchure de Paso Real (91°15' y 92°00' longitud;

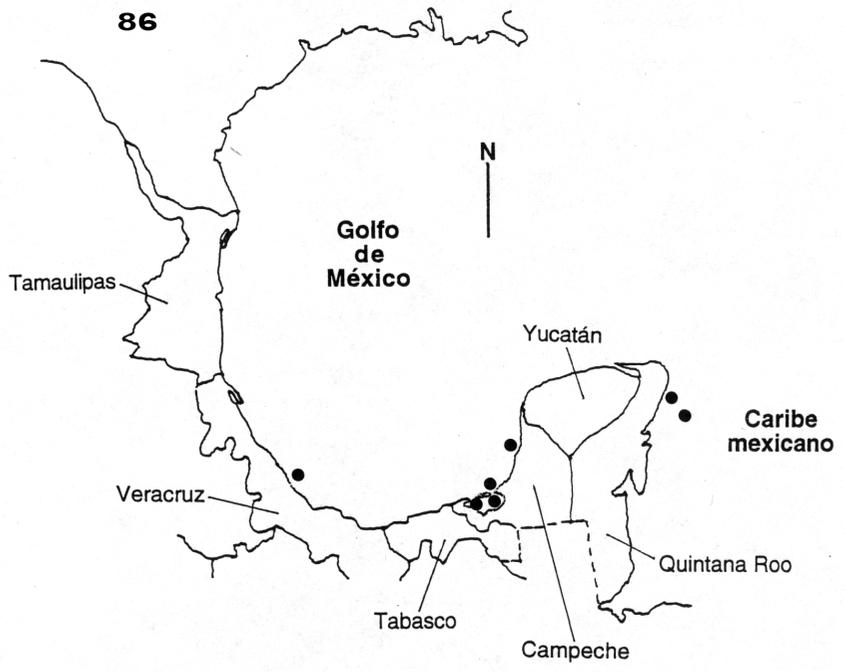
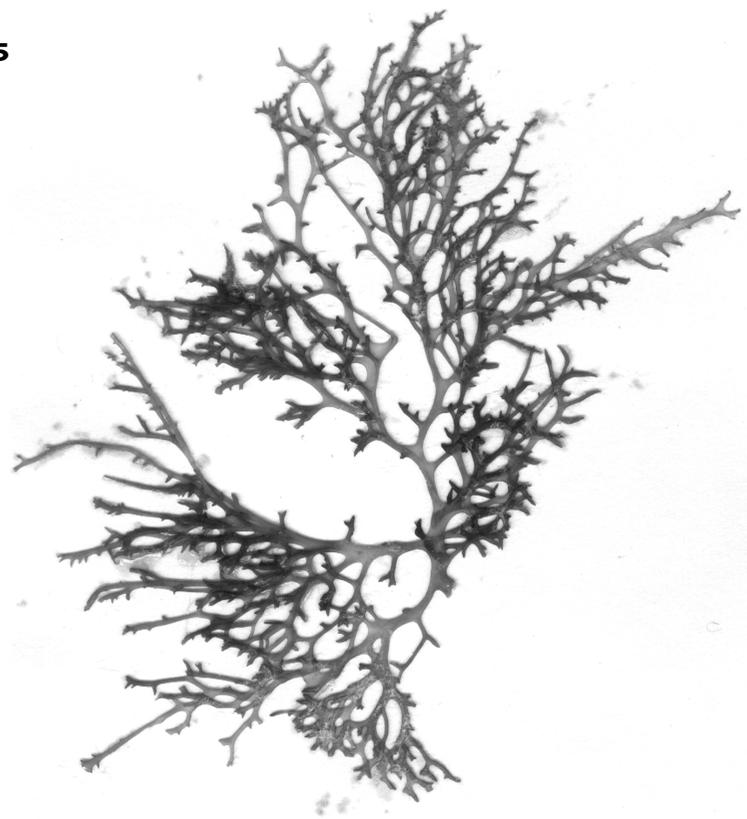
18°25' y 19°00' lat.), LTS 11, Campeche. Leg.: Rodolfo Cruz #2052 Mi, 00.02.1965.

Distribución en el Atlántico mexicano (Fig. 84):

Veracruz: Isla Verde (este reporte). Campeche: Puerto Campeche; Laguna de Términos: desembocadura de Paso Real, desembocadura de Balchacan, en la laguna frente a Ensenada (este reporte). Quintana Roo: Playa Caracol o Encantada en Isla Cozumel (Mateo-Cid y Mendoza-González 1991); Puerto Morelos; Playa San Juan, Cozumel (este reporte).

Comentarios: Plastino y Oliveira (1997) comentan que *Gracilaria usneoides* es similar a *Gracilaria cornea* (más suave y delgada talvez) y puede no ser distinta. Lo mismo ya había sido sugerido por J. Agardh (1852), Børgesen (1913-1920: 378), Taylor (1960: 442) y Bird *et al.* (1986a: 2050). Recientemente, Gurgel & Fredericq (2004b), usando análisis de secuencias *rbcL*, presentaron una hipótesis filogenética para la familia Gracilariaceae en la que el clado formado por especies con atributos genéricos propios de *Hydropuntia* aparece como grupo hermano de *Gracilaria sensu stricto* (taxa con, por ejemplo, conceptáculos espermatangiales cóncavos o textorii y urciformes o verrucosa). La evidencia molecular es, entonces, concluyente con respecto a la independencia taxonómica de *Hydropuntia*. En el cladograma presentado por Gurgel & Fredericq (2004b: 141, Fig. 1), resulta evidente también que en el clado de *Hydropuntia* hay, a su vez, dos linajes distintos; el más basal corresponde a especies del Indo Pacífico (Filipinas, Ghana y Australia) y el otro a especies del Atlántico tropical americano (Venezuela, Panamá, México y Florida en USA). Gurgel & Fredericq (2004b: 149) comentan: "*Gracilaria usneoides* is phylogenetically closer to *G. crassissima* than to *G. cornea* (Figs. 1 and 2A), but morphologically *G. cornea* and *G. usneoides* are much alike." Por esta razón resulta imposible incluir *H. cornea* en *H. usneoides* con base en la morfología solamente.

85



9.3. MATRÍZ FENÉTICA Y FENOGRAMAS

La lista de taxa o unidades taxonómicas operativas queda compuesta de la siguiente manera (codificación entre paréntesis):

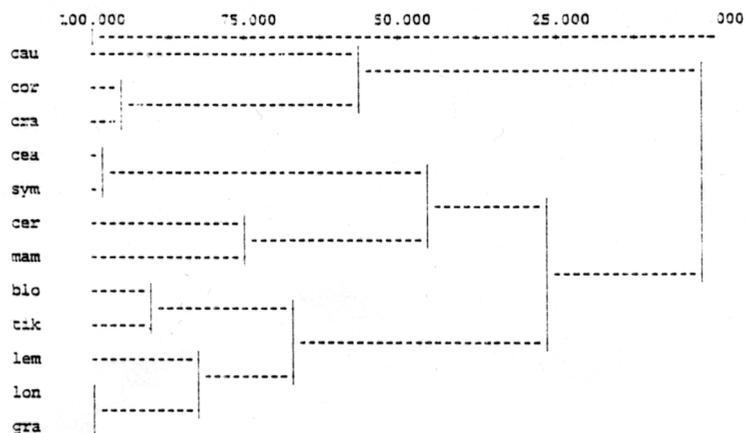
- Gracilaria cearencis* (cea)
- Gracilaria cervicornis* (cer)
- Gracilaria blodgettii* (blo)
- Gracilaria gracilis* (gra)
- Gracilaria mammillaris* (mam)
- Gracilaria symmetrica* (sym)
- Gracilaria tikvahiae* (tik)
- Gracilariopsis lemneiformis* (lem)
- Gracilariopsis longissima* (lon)
- Hydropuntia caudata* (cau)
- Hydropuntia cornea* (cor)
- Hydropuntia crassissima* (cra)

La matriz con la distribución de la presencia (1) o ausencia (0) de los 60 caracteres de la Lista Crítica de Caracteres, a lo largo de éstos 12 taxa, es la siguiente:

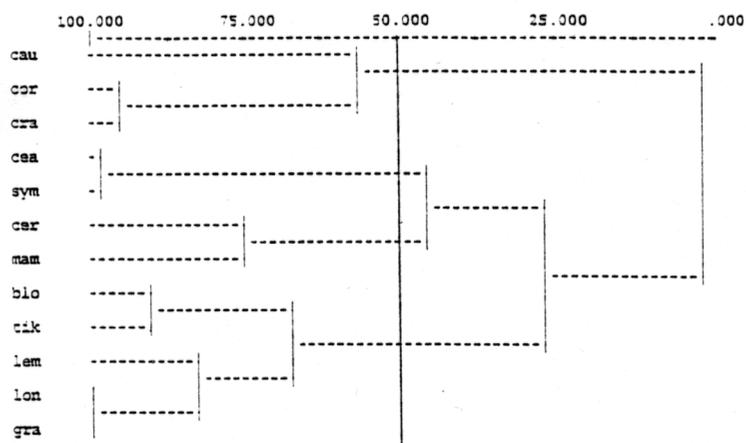
Matriz fenética

cau	010010101110010001001010110010010101010011010101001001010001
cea	010101010001000011001100100101011001100101010101010001100101
cer	1011010100010010010101001010010110010011001100110100110001100010
blo	01110101000100100100101011001001101011001101010101010001100011
mam	101101010001001001110101000101100101100101010101010011101010
sym	010101010001000011010101000110011001100011010011010011100101
tik	101101010001001001001110111010010101010011001101010111110011
lem	010101010100000011001010110010011001010010110100101011110001
lon	011101010100000011001010110010011010010011010101001110101100
cor	010010101100100101001010111010110101100011001100101001101111
cra	010010101100100100101110101001100101100101001101001001100011
gra	101101010010010001001010110010011010010011010101001110101100

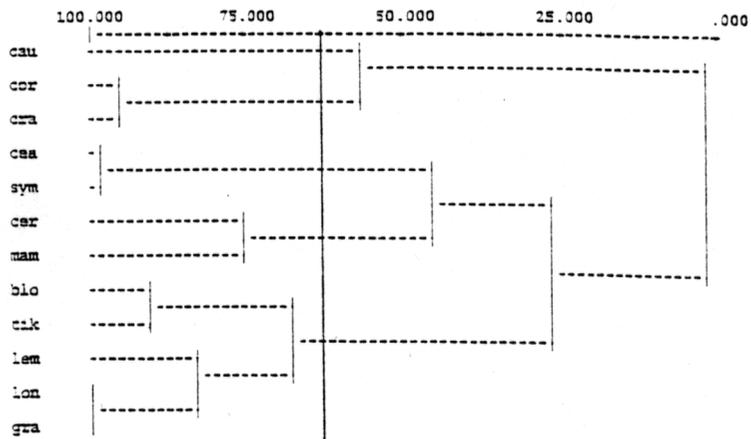
94



95



96



9.4. CARACTERES, MATRICES Y CLADOGRAMAS

Esquema de clasificación para el orden Gracilariales.

División Rhodophyta

Clase Rhodophyceae

Subclase Florideophycidae Lamouroux

Orden Gracilariales Fredericq et Hommersand

Familia 1. Gracilariaceae Kylin

Género 1. *Gracilaria* Greville

Género 2. *Gracilariopsis* E.Y. Dawson

Género 3. *Gracilariophila* Setchell et Gardner in Wilson

Género 4. *Congracilaria* Yamamoto

Género 5. *Curdiea* Harvey

Género 6. *Melathalia* Montagne

Género 7. *Hydropuntia* Montagne

Familia 2. Pterocladophilaceae

Género 1. *Gelidiocolax* Gardner

Género 2. *Holmsella* Sturch

Género 3. *Pterocladiphila* Fan et Papenfuss

Primero veremos si el orden Gracilariales es mono o polifilético. Para ello, someteremos la descripción taxonómica del generitipo a un análisis cladístico (filogenético) morfológico. Esto significa relacionar los caracteres especiales (apomorfías) con su distribución a lo largo de los taxa. Una vez eliminadas las simplesiomorfías (caracteres ancestrales compartidos) y descompuestos los caracteres en sus estados (ver método, 7.6.1), se obtuvo la siguiente Lista de caracteres.

Lista 7. Caracteres genéricos

- 1 Vida libre
- 2 Parásita
- 3 Rama carpogonial de 2 células
- 4 Rama carpogonial de 3 células
- 5 Célula auxiliar
- 6 Incorporación de células vegetativas a la célula de fusión
- 7 Cistocarpo pedicelado
8. Cistocarpo sésil
9. Cistocarpo rostrado
- 10 Cavidad cistocárpica extensa
- 11 Cavidad cistocárpica estrecha
- 12 Placenta
- 13 Pericarpo interno
- 14 Pericarpo externo
- 15 Células tubulares al pericarpo externo
- 16 Células tubulares al pericarpo interno
- 17 Células tubulares a ambos pericarpos
- 18 Células gonimoblásticas fusionadas al piso
- 19 Células gonimoblásticas inchadas
- 20 Células gonimoblásticas delgadas
- 21 Carposporangios en cadenas
- 22 Carposporangios en racimos
- 23 Primera división espermatangial cóncavo-convexa
- 24 Primera división espermatangial transversal
- 25 Espermatangios superficiales
- 26 Espermatangios conceptaculares
- 27 Espermatangios multicavitarios
- 28 Espermatangios en racimos
- 29 Tetrasporangios cruzados
- 30 Tetrasporangios tetrahédricos

- 31 Tetrasporangios corticales
- 32 Tetrasporangios medulares
- 33 Apices engrosados
- 34 Apices delgados
- 35 Ambiente marino
- 36 Ambiente mixohalino
- 37 Distribución tropical
- 38 Distribución templada

La matriz con la distribución de los caracteres en los géneros de Gracilariales es la siguiente.

Matriz de géneros vs. caracteres

```

gra  10100111110001100010011001001001001111
grl  10100110110111000110010110001001001111
grc  01100110010011000110100101001001000001
con  01100101010011111010011001001001000011
cur  1010010100111111101100000001001001001
mel  10100001001111000101100000001001010001
hyd  10100101001011010101101000101001001010
gel  01100110010000111001010101001001001011
hol  01100101010000111001100110001001001011
pte  01100001010000111001010110000011001011
lau  10011011001001000001010100010100101011

```

Codificación: gra= *Gracilaria*, grl= *Gracilariopsis*, grc= *Gracilariophila*, con= *Congracilaria*, cur= *Curdiea*, mel= *Melanthalia*, hyd= *Hydropuntia*, gel= *Gelidiocolax*, hol= *Holmsella*, lau= *Laurencia* (grupo externo).

La matriz con la distribución de los caracteres en las especies seleccionadas de los géneros *Gracilaria*, *Gracilariopsis* e *Hydropuntia*, es la siguiente.

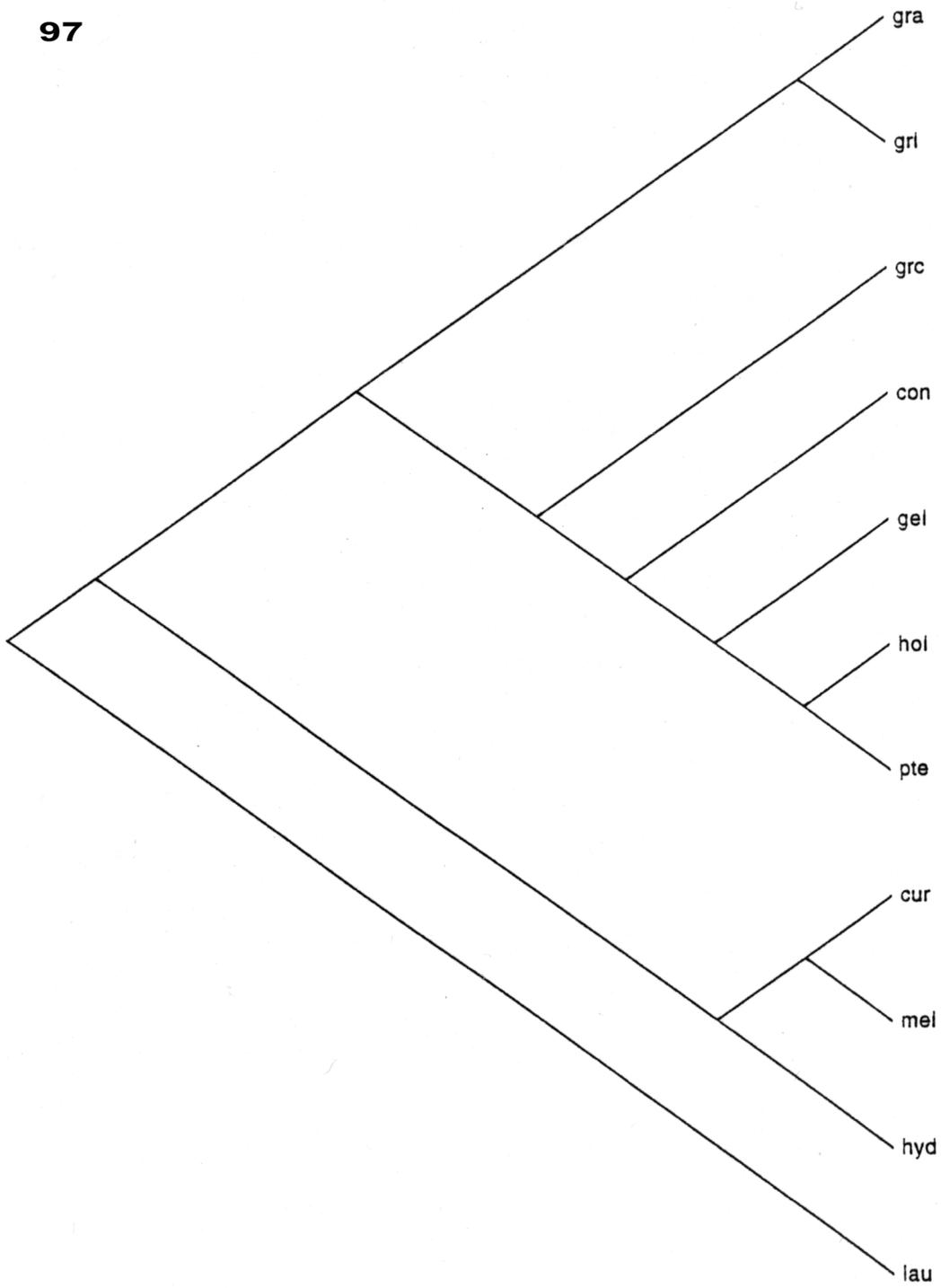
```

cau  010010101110010001001010110010010101010011010101001001010001
cea  010101010001000011001100100101011001100101010101010001100101
cer  101101010001001001010100101001011001001100110100110001100010
blo  011101010001001001001010110010011010110011010101010001100011
mam  101101010001001001110101000101100101100101010101010011101010
sym  010101010001000011010101000110011001100011010011010011100101
tik  101101010001001001001110111010010101010011001101010111110011
lem  010101010100000011001010110010011001010010110100101011110001
lon  011101010100000011001010110010011010010011010101001110101100
cor  010010101100100101001010111010110101100011001100101001101111
cra  010010101100100100101110101001100101100101001101001001100011
gra  101101010010010001001010110010011010010011010101001110101100
chi  10110101010010100100101101001001101001010011011100111010001
bro  010101001000000010101010001100110001000110100110011001001100011

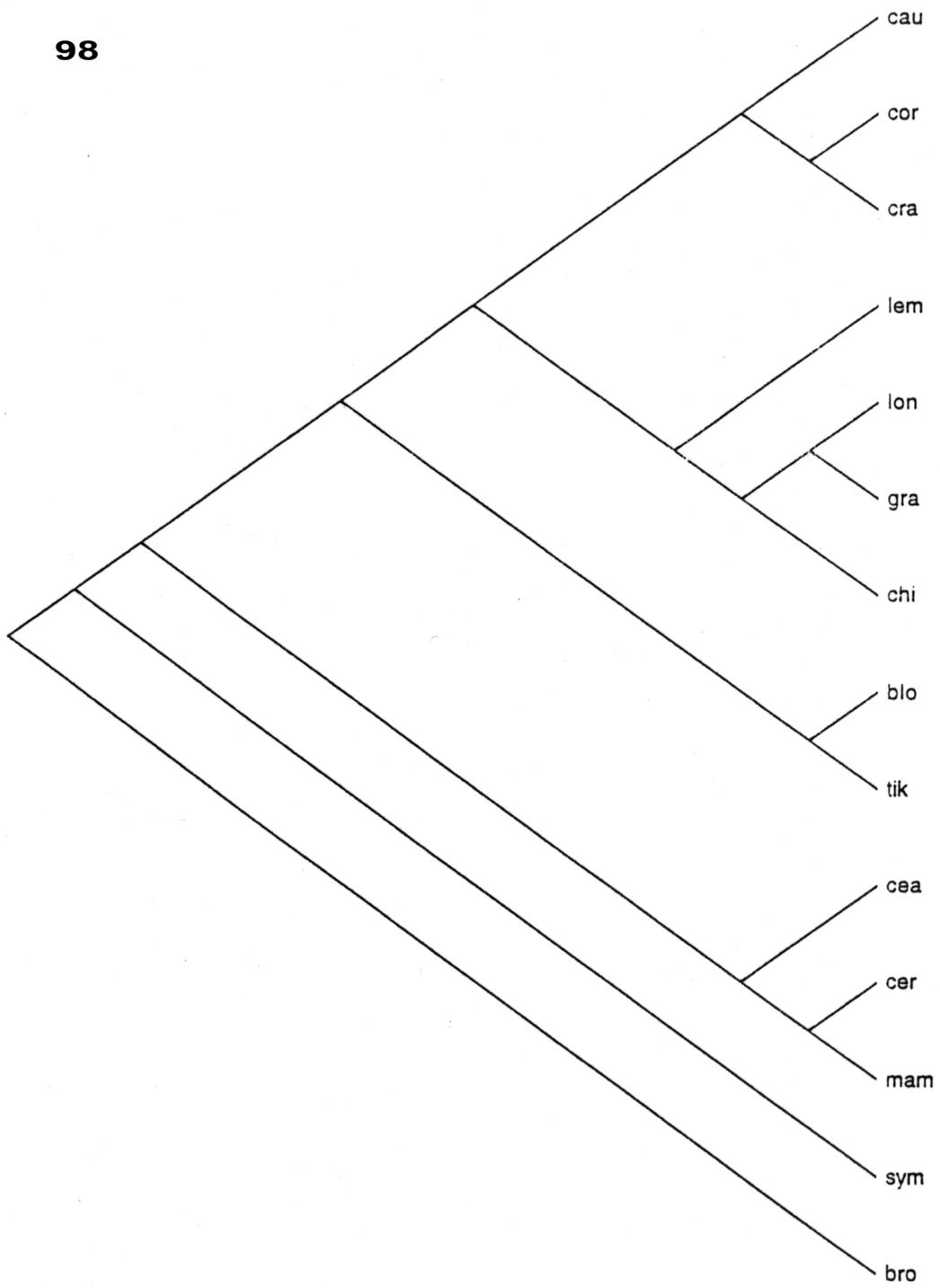
```

Codificación: cau= *Gracilaria caudata*, cea= *Gracilaria cearencis*, cer= *Gracilaria cervicornis*, chi= *Gracilaria chilensis*, blo= *Gracilaria blodgettii*, mam= *Gracilaria mammillaris*, sym= *Gracilaria symmetrica*, tik= *Gracilaria tikvahiae*, lem= *Gracilariopsis lemneiformis*, lon= *Gracilariopsis longissima*, cor= *Hydropuntia cornea*, cra= *Hydropuntia crassissima*, gra= *Gracilaria gracilis*, bro= *Laurencia brongniartii* J. Ag. (grupo externo).

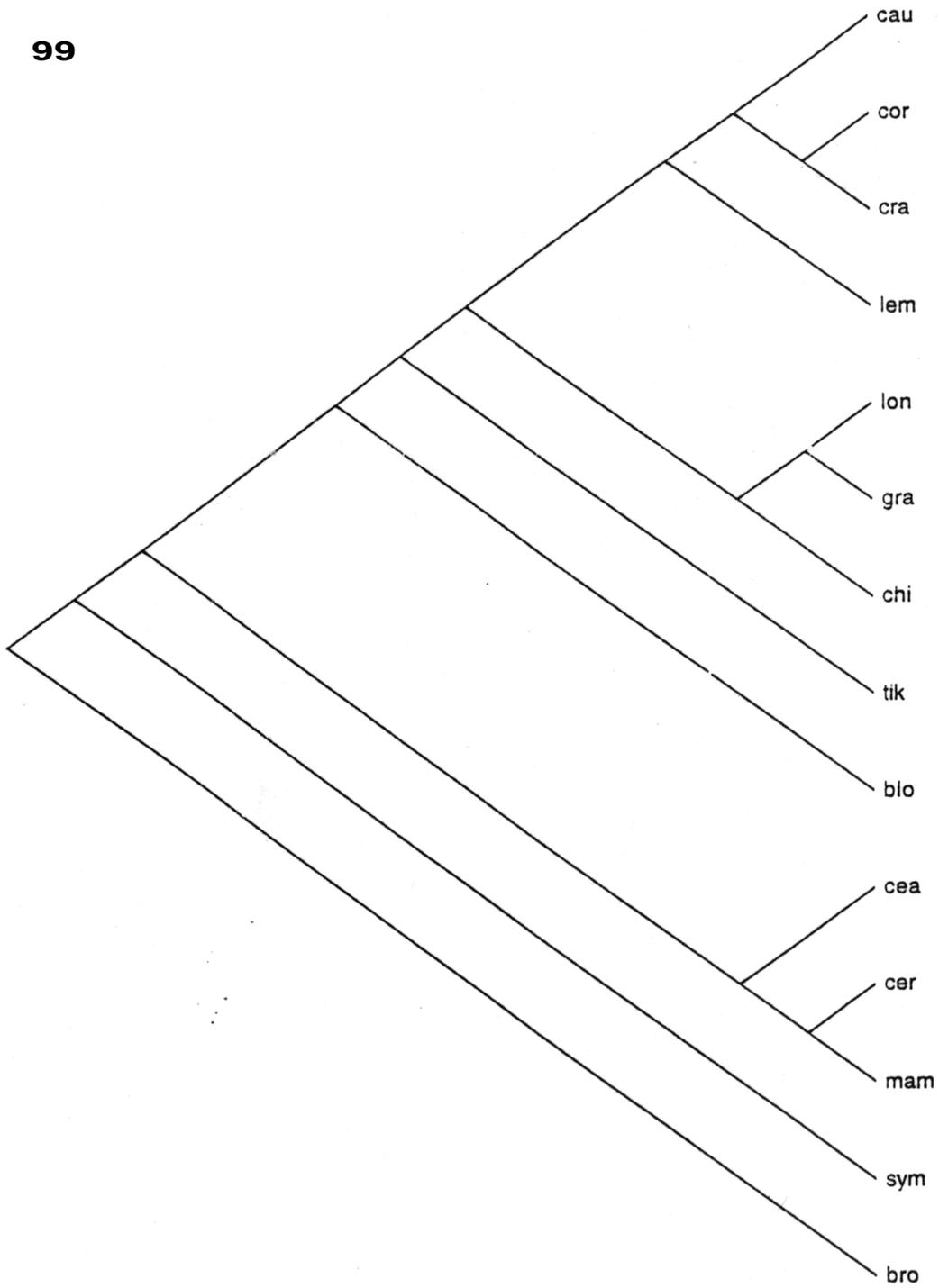
97



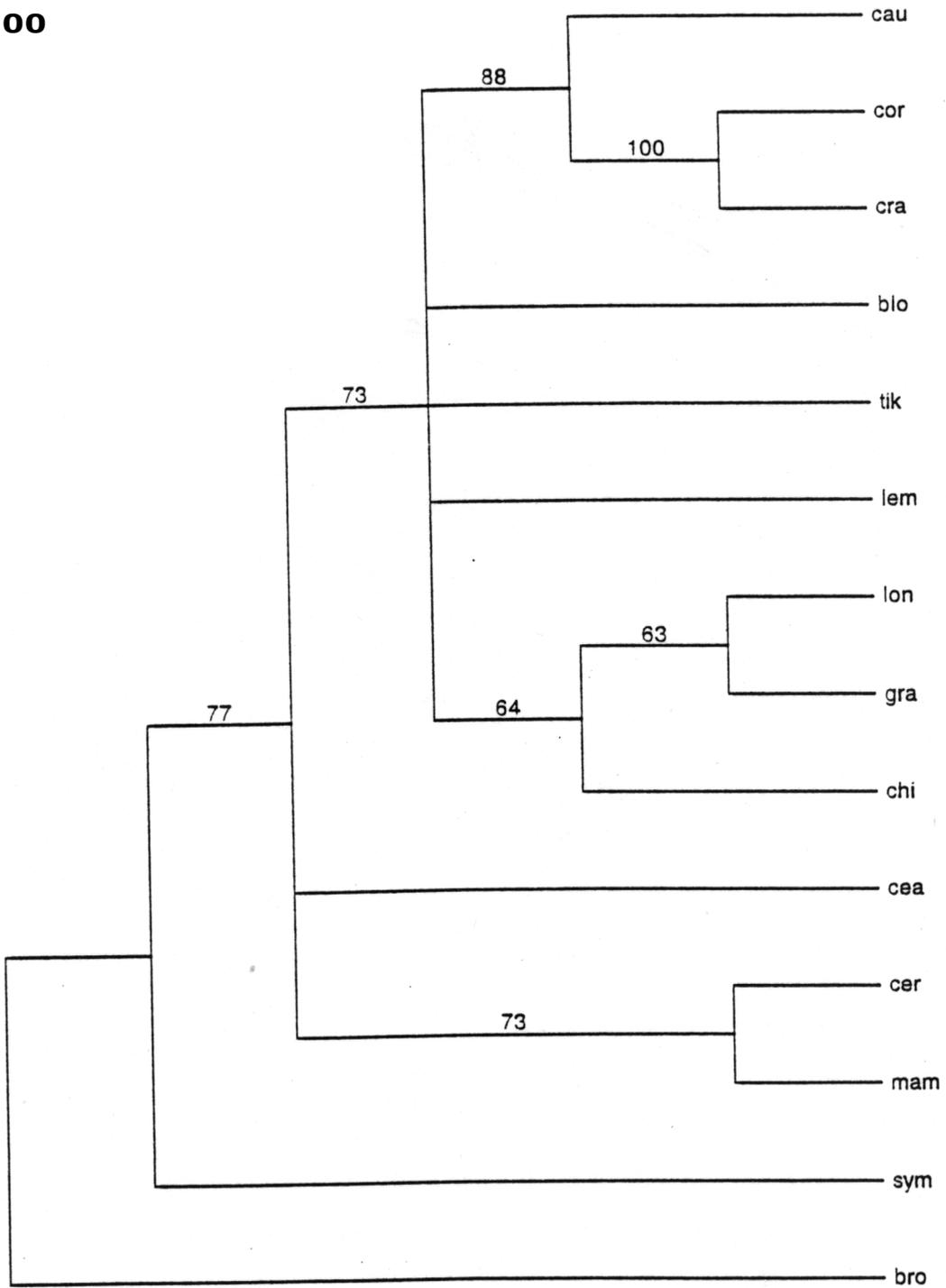
98



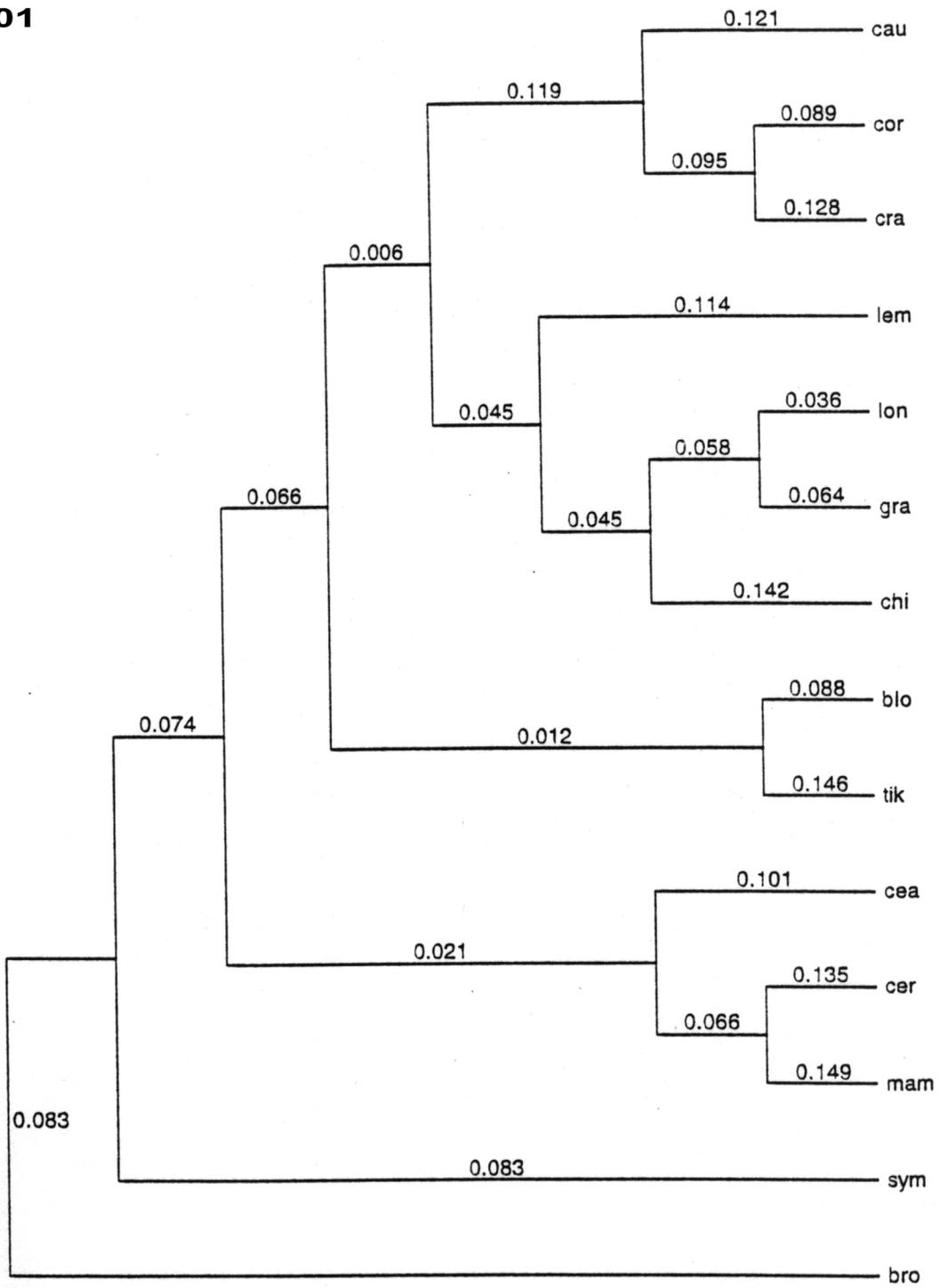
99



100



101



9.5. MAPAS DE DISTRIBUCIÓN MUNDIAL

Gracilaria Greville, sub género Verrucosa

El subgénero Verrucosa comprende las siguientes especies:

1. *Gracilaria abbotiana* Hoyle
2. *G. arcuata* Zanardini
3. *G. asiatica* Zhang et Xia
4. *G. canaliculata* Sonder
5. *G. cliffonii* Withel, Millar et Kraft
6. *G. conferta* (Schousboe ex Montagne) J. Feldmann et G. Feldmann
7. *G. coronopifolia* J. Ag.
8. *G. dawsonii* Hoyle
9. *G. dendroides* Gargiulo, De Masi et Tripodi
10. *G. dotyi* Hoyle
11. *G. dominguensis* Sonder ex Kützing
12. *G. dura* (C. Ag.) J. Ag.
13. *G. epihippisor*a Hoyle
14. *G. flagelliformis* (Sonder) Womersley
15. *G. fanii* Xia et Pan
16. *G. foliifera* (Forskål) Børgesen
17. *G. firma* Zhang et Xia
18. *G. gracilis* (Stackhouse) Steentoft, Irvine et Farnham
19. *G. incrustata* J. Ag.
20. *G. irregularis* I.A. Abbott
21. *G. heteroclada* (Montagne) J. Feldmann et G. Feldmann
22. *G. lacinulata* (H. West in Vahl) M. Howe
23. *G. longa* Gargiulo, De Masi et Tripodi
24. *G. manilaensis* Yamamoto et Trono
25. *G. maramae* South
26. *G. pacifica* I.A. Abbott

27. *G. papenfussii* I.A. Abbott
28. *G. ramulosa* J. Ag.
29. *G. rhodocaudata* Yamamoto et Kudo
30. *G. rubra* Chang et Xia
31. *G. salicornia* (C. Ag.) E.Y. Dawson
32. *G. spinigera* E.Y. Dawson
33. *G. vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss

Presentes en las siguientes regiones:

Pacífico Oeste (**PO**). (Tseng & Xia, 1999). China (Zhang & Xia 1992, Zhang *et al.* 1995), Japan (Yamamoto 1985, 1995), Malaysia (Phang 1994), Philippines (Silva *et al.* 1987, Yamamoto & Trono 1994), Thailand (Abbott 1988a, Lewmanomont 1994, Chirapart & Ruangchaou 1999), Vietnam (Ohno *et al.* 1999).

Pacífico Sur Oeste (**PSO**). Australia (Withell *et al.* 1994, Womersley 1996, Millar & Xia 1997), Fiji Islands (South 1995), Norfolk Island (Millar & Xia 1999).

Pacífico Central (Archipiélago Hawaiano) (**PC**). (Abbott 1999).

Pacífico Este (subtropical-tropical) (**PE**). (Abbott, 1983, 1985, Norris 1985, Bellorin *et al.* 2004).

Indico (**IND**). (Silva *et al.* 1996).

Atlántico Oeste (subtropical-tropical) (**AO**). (Oliveira *et al.* 1983, Oliveira 1984, Schneider & Searles 1991, Plastino & Oliveira 1997, Wynne 1998).

Atlántico Nor Este (Islas Británicas) (**ANE**). (Dixon & Irvine 1977, Steentoft *et al.* 1995).

Mediterráneo (**MED**). (Gargiulo *et al.* 1992).

Atlántico Este (Africa) (**AE**). (Lawson & John 1982).

La siguiente tabla resume lo anterior (Verrucosa):

Subgénero Verrucosa	PO	PSO	PC	PE	IND	AO	ANE	MED	AE
<i>Gracilaria abbotiana</i>			+						
<i>G. arcuata</i>	+								
<i>G. asiatica</i>	+								
<i>G. canaliculata</i>	+	+			+				
<i>G. cliffonii</i>					+				
<i>G. conferta</i>								+	
<i>G. coronopifolia</i>	+	+	+		+				
<i>G. dawsonii</i>			+						
<i>G. dendroides</i>								+	
<i>G. dotyi</i>			+						
<i>G. dominguensis</i>						+			
<i>G. dura</i>					+			+	
<i>G. epihippisor</i>			+						
<i>G. flagelliformis</i>		+							
<i>G. fanii</i>	+								
<i>G. foliifera</i>					+	+	+		+
<i>G. firma</i>	+								
<i>G. gracilis</i>					+	+	+	+	+
<i>G. incrustata</i>					+				
<i>G. irregularis</i>	+								
<i>G. heteroclada</i>								+	
<i>G. lacinulata</i>						+			
<i>G. longa</i>								+	
<i>G. manilaensis</i>	+								
<i>G. maramae</i>		+							
<i>G. pacifica</i>				+					
<i>G. papenfussii</i>	+			+					
<i>G. ramulosa</i>		+							
<i>G. rhodocaudata</i>	+								
<i>G. rubra</i>	+								
<i>G. salicornia</i>	+	+	+		+				
<i>G. spinigera</i>	+			+					
<i>G. vermiculophylla</i>	+			+					

La representación gráfica de esta información aparece en los mapas 1-33.

Gracilaria Greville, sub género Textoriella

El subgénero Textoriella comprende las siguientes especies:

1. *Gracilaria armata* (C. Agardh) J. Agardh
2. *G. arcuata* Zanardini
3. *G. armata* (C. Ag.) Greville
4. *G. blodgettii* Harvey

5. *G. bursa-pastoris* (S.G. Gmelin) P.C. Silva
6. *G. cerrosiana* W.R. Taylor
7. *G. cervicornis* (Turner) J. Ag.
8. *G. chilensis* Bird, McLachlan et Oliveira
9. *G. chouae* Zhang et Xia
10. *G. comosa* Withell, Millar et Kraft
11. *G. corticata* (J. Ag.) J. Ag.
12. *G. crispata* Setchell et Gardner
13. *G. cuneata* J.E. Areschoug
14. *G. cuneifolia* Zhang et Xia
15. *G. curtissiae* J. Agardh
16. *G. cervicornis* (Turner) J. Agardh
17. *G. denticulata* (Kützing) Weber-van Bosse
18. *G. galetensis* Gurgel, Fredericq et J. Norris
19. *G. gigas* Harvey
20. *G. glomerata* Zhang et Xia
21. *G. hayi* Gurgel, Fredericq et J. Norris
22. *G. incurvata* Okamura
23. *G. intermedia* J. Agardh subsp. *ganesana* Gurgel, Fredericq et J. Norris
24. *G. lacinulata* (H. West in Vahl) M. Howe
25. *G. mammillaris* (Montagne) M. Howe
26. *G. minuta* Lewmanomont
27. *G. parvispora* I.A. Abbott
28. *G. pachydermatica* Setchell et Gardner
29. *G. pinnata* Setchell et Gardner
30. *G. ramisecunda* E.Y. Dawson
31. *G. smithsonensis* Gurgel, Fredericq et J. Norris
32. *G. spinulosa* (Okamura) Chang et Xia
33. *G. stipitata* Withell, Millar et Kraft
34. *G. srilankia* (Chang et Xia) Withell, Millar et Kraft
35. *G. subsecundata* Setchell et Gardner
36. *G. tenuistipitata* Chang et Xia

37. *G. tepocensis* (E.Y. Dawson) E.Y. Dawson
38. *G. textorii* (Suringar) De Toni
39. *G. tikvahiae* McLachlan
40. *G. turgida* E.Y. Dawson
41. *G. veleroae* E.Y. Dawson
42. *G. vieillardii* P.C. Silva
43. *G. yamamotoi* Zhang et Xia

Presentes en las siguientes regiones:

Pacífico Oeste (**PO**). (Tseng & Xia, 1999). China (Zhang & Xia 1988, 1992, 1994), Japan y Corea (Yamamoto 1985, Kim *et al.* 2008), Malaysia (Phang 1994), Philippines (Silva *et al.* 1987), Thailand (Lewmanomont 1994), Vietnam (Ohno *et al.* 1999).

Pacífico Sur Oeste (**PSO**). Australia (Withell *et al.* 1994, Womersley 1996, Millar 1997, Millar & Xia 1997).

Pacífico Central (**PC**) (Archipiélago Hawaiano). (Abbott 1999).

Pacífico Este (subtropical-tropical) (**PE**). (Taylor 1945, Dawson 1949, Norris 1985, Dreckmann 2002).

Indico (**IND**). (Silva *et al.* 1996).

Atlántico Oeste (subtropical-tropical) (**AO**). (Oliveira 1984, Schneider & Searles 1991, Ganesan 1994, Wynne 1998, Gurgel *et al.* 2004, este trabajo).

Mediterráneo (**MED**). (Gargiulo *et al.* 1992).

Atlántico Este (Africa) (**AE**). (Lawson & John 1982).

La siguiente tabla resume lo anterior (Textoriella):

Subgénero Textoriella	PO	PSO	PC	PE	IND	AO	MED	AE
<i>Gracilaria armata</i>					+	+	+	
<i>G. arcuata</i>					+			
<i>G. blodgettii</i>	+	+			+	+		
<i>G. bursa-pastoris</i>	+				+	+	+	
<i>G. cerrosiana</i>				+				
<i>G. cervicornis</i>					+	+		+
<i>G. chilensis</i>		+		+				
<i>G. chouae</i>	+							
<i>G. comosa</i>		+						
<i>G. corticata</i>					+			
<i>G. crispata</i>				+				
<i>G. cuneata</i>						+		
<i>G. cuneifolia</i>	+							
<i>G. curtissiae</i>						+		
<i>G. cervicornis</i>								
<i>G. denticulata</i>	+				+			
<i>G. galetensis</i>						+		
<i>G. gigas</i>	+				+			
<i>G. glomerata</i>	+							
<i>G. hayi</i>						+		
<i>G. incurvata</i>	+							
<i>G. intermedia</i> subsp. <i>ganesana</i>						+		
<i>G. lacinulata</i>						+		
<i>G. mammillaris</i>						+		
<i>G. minuta</i>	+							
<i>G. parvispora</i>	+		+	+				
<i>G. pachydermatica</i>				+				
<i>G. pinnata</i>				+				
<i>G. ramisecunda</i>				+				
<i>G. smithsonensis</i>						+		
<i>G. spinulosa</i>	+				+			
<i>G. stipitata</i>		+						
<i>G. srilankia</i>					+			
<i>G. subsecundata</i>				+				
<i>G. tenuistipitata</i>	+							
<i>G. tepocensis</i>				+		+		
<i>G. textorii</i>	+	+		+	+	+		
<i>G. tikvahiae</i>			+			+		
<i>G. turgida</i>	+			+				
<i>G. veleroae</i>				+	+			
<i>G. vieillardii</i>	+	+			+			
<i>G. yamamotoi</i>	+							

La representación gráfica de esta información aparece en los mapas 34-76.

Género *Hydropuntia* Montagne

El género *Hydropuntia* comprende las siguientes especies:

1. *Hydropuntia bangmeiana* Zhang et I.A. Abbott
2. *H. caudata* (J. Agardh) Gurgel et Fredericq
3. *H. changii* (Xia et I.A. Abbott) M.J. Wynne
4. *H. corymbiata* (N. Rodr. Rios) M.J. Wynne

5. *H. cornea* (J. Agardh) M.J. Wynne
6. *H. crassissima* (P. Crouan et H. Crouan in Mazé y Schramm) M.J. Wynne
7. *H. debilis* (Forsskål) Fredericq et J. Norris
8. *H. edulis* (S.G. Gmelin) Gurgel et Fredericq
9. *H. fastigiata* (Chang et Xia) M.J. Wynne
10. *H. fisheri* (Xia et I.A. Abbott) M.J. Wynne
11. *H. harveyana* J. Ag.
12. *H. henriquesiana* Hariot
13. *H. mixta* I.A. Abbott, Zhang et Xia
14. *H. multifurcata* (Børgesen) M.J. Wynne
15. *H. pauciramosa* (N. Rodr. Rios) N. Rodr. Rios
16. *H. preissiana* (Sonder) Gurgel et Fredericq
17. *H. percurrens* (I.A. Abbott) M.J. Wynne
18. *H. ramulosa* (Chang et Xia) M.J. Wynne
19. *H. rangiferina* (Kützing) Gurgel et Fredericq
20. *H. secundata* Harvey
21. *H. subtilis* (Xia et I.A. Abbott) M.J. Wynne
22. *H. stellata* I.A. Abbott, Zhang et Xia
23. *H. urvillei* Montagne
24. *H. usneoides* (C. Agardh) Gurgel et Fredericq
25. *H. vanbosseae* (I.A. Abbott) M.J. Wynne

Presentes en las siguientes regiones:

Pacífico Oeste (**PO**). (Tseng & Xia, 1999). Tailandia (Abbott 1988a, Lewmanomont 1994, 1995), Indonesia, Nueva Guinea (Abbott 1988b), Malasia (Phang 1994), Vietnam (Nguyen 1992, Ohno et al. 1999). Asia y Pacífico Oeste (South 1995).

Pacífico Sur Oeste (**PSO**). Australia (Withell *et al.* 1994, Womersley 1996, Millar 1997, Millar & Xia 1997), Islas Norfolk (Millar & Xia 1999).

Indico (**IND**). (Silva *et al.* 1996).

Atlántico Oeste (**AO**) (subtropical-tropical). (Dreckmann 1998, Ganesan 1993, Gurgel & Fredericq 2004, Oliveira 1984, Wynne 1998, este trabajo).

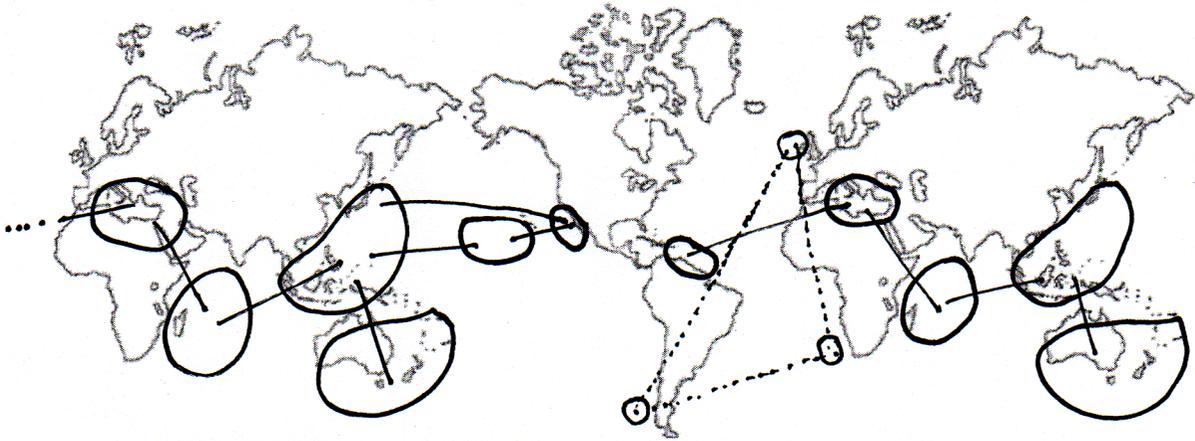
Atlántico Este (Africa) (**AE**). (Lawson & John 1982).

La siguiente tabla resume lo anterior:

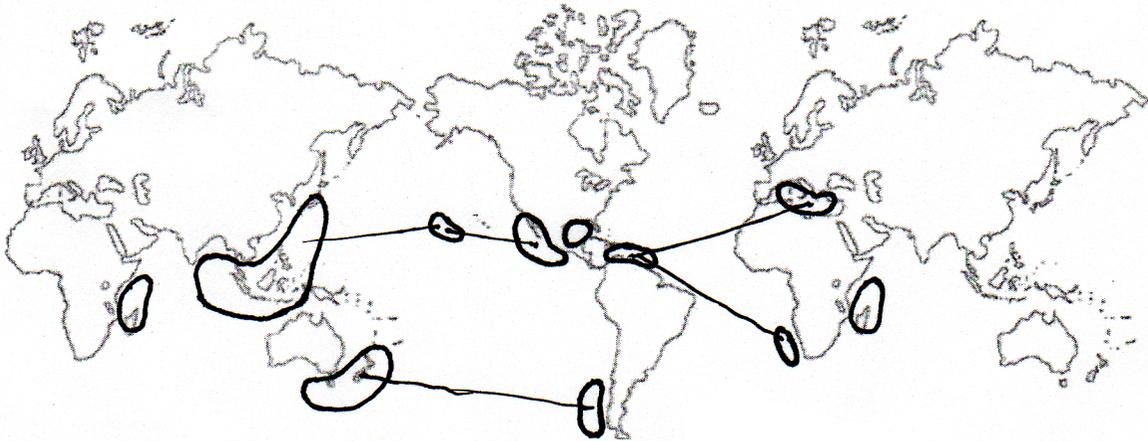
Hydropuntia	PO	PSO	IN	AO	AE
<i>Hydropuntia bangmeiana</i>	+	+	+		
<i>H. caudata</i>				+	
<i>H. changii</i>	+		+		
<i>H. corymbiata</i>				+	
<i>H. cornea</i>				+	
<i>H. crassissima</i>				+	
<i>H. debilis</i>			+		
<i>H. edulis</i>	+	+	+		
<i>H. fastigiata</i>	+				
<i>H. fisheri</i>	+				
<i>H. harveyana</i>		+			
<i>H. henriquesiana</i>					+
<i>H. mixta</i>	+				
<i>H. multifurcata</i>		+	+		
<i>H. pauciramosa</i>				+	
<i>H. preissiana</i>		+			
<i>H. percurrens</i>	+				
<i>H. ramulosa</i>	+				
<i>H. rangiferina</i>			+	+	+
<i>H. secundata</i>		+			
<i>H. subtilis</i>	+		+		
<i>H. stellata</i>	+				
<i>H. urvillei</i>	+	+	+		
<i>H. usneoides</i>				+	
<i>H. vanbosseae</i>	+				

La representación gráfica de esta información aparece en los mapas 77-101.

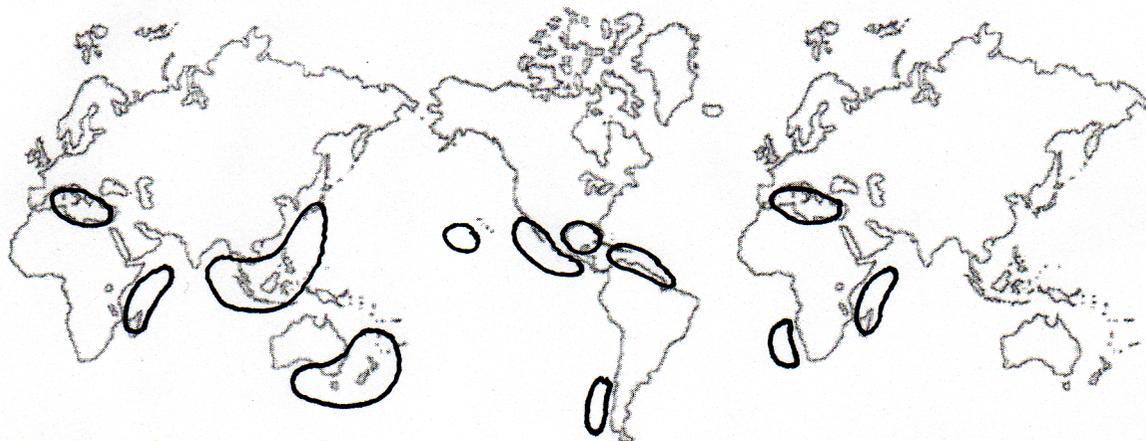
El mapa 1 muestra las áreas de congruencia o endemismo para el sub género *Verrucosa*. El mapa 2, las correspondientes al sub género *Textoriella* y el mapa 3, muestra el escenario biogeográfico para el género *Gracilaria*. Finalmente, el mapa 4 muestra las áreas de congruencia o endemismo para el género *Hydropuntia*.



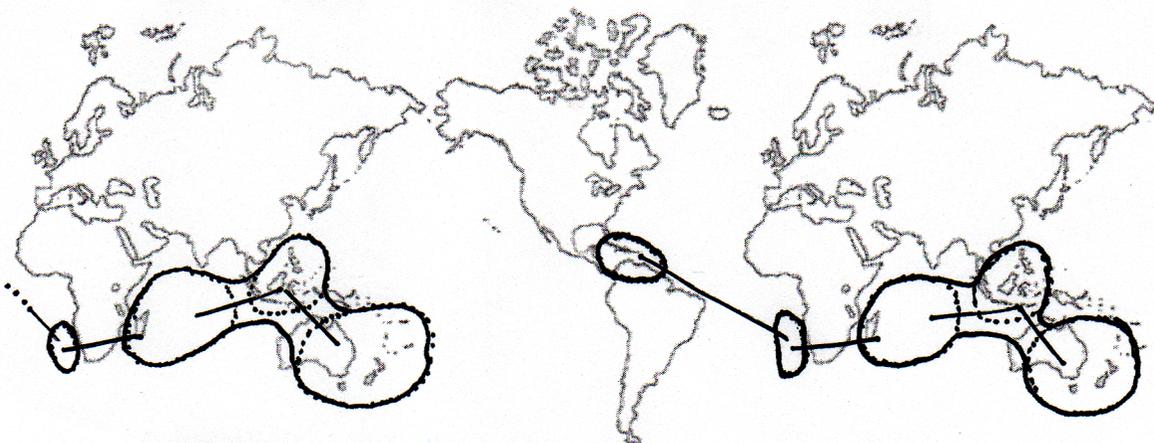
Mapa 1 . Areas de congruencia o endemismo para el sub género Verrucosa.



Mapa 2 . Areas de congruencia o endemismo para el sub género Textoriella.



Mapa 3. Areas de congruencia o endemismo para el género *Gracilaria* Greville.



Mapa 4. Areas de congruencia o endemismo para el género *Hydropuntia* Montagne.

10. DISCUSION

10.1. FENÉTICA

En la anterior sección, hemos incorporado los avances en cuanto al conocimiento morfológico y anatómico del grupo de interés. Esto nos permitió resolver problemas de tipo nomenclatural, definición de especies y presentar una propuesta de flora monográfica acorde con los principios de la taxonomía clásica o lineana.

Si a los resultados de este estudio, agregamos las contribuciones de Gurgel *et al.* (2003b), Dreckmann (1998) y Ortega *et al.* (2001) para especies de *Gracilariopsis* no contempladas en este trabajo y las especies estudiadas por Dreckmann (1997, 2002) en el Pacífico centro-sur mexicano, aquellas encontradas en el Golfo de California por Setchell y Gardner (1924), Dawson (1949 y 1961) y Norris (1985), podemos proponer el siguiente esquema de clasificación para Gracilariaceae en el litoral mexicano (Autoridades para división, clase y sub clase, de acuerdo a Papenfuss [1955], el asterisco indica aquellos taxa presentes en el Atlántico mexicano):

División Rhodophyta Wettstein

Clase Rhodophyceae Ruprecht

Sub clase Florideophycidae (Lamouroux) Engler orth. mut. L.M. Newton

Orden Gracilariales Fredericq et Hommersand

Familia Gracilariaceae (Nägeli) Kylin

Género *Gracilaria* Greville

Subgénero *Verrucosa* (= Subgénero *Gracilaria* Yamamoto)

Gracilaria damaecornis J. Agardh *

Gracilaria spinigera E.Y. Dawson 1949: 24, pl. 8, figs. 1-3, pl. 9, figs. 1-3.

Subgénero *Textoriella* (= Subgénero *Textoriella* Yamamoto)

Gracilaria cerrosiana W.R. Taylor, 1945: 232; pl. 77, fig. 1.

Gracilaria crispata Setchell et Gardner, 1924:753, Pl. 22, figs. 7-10, Pl. 44a.

Gracilaria blodgettii Harvey, 1853: 111.*

Gracilaria cervicornis (Turner) J. Agardh, 1852 [1851-1863]: 604.*

Gracilaria marcialana E.Y. Dawson 1949: 15, pl. 24, fig 6, pl. 25, figs. 1-6.

Gracilaria mammillaris (Montagne) M. Howe, 1918: 515.*

Gracilaria pachydermatica Setchell et Gardner, 1924: 753; Pl. 24, figs. 30 y 31.

Gracilaria parvispora I.A. Abbott, 1985: 119, fig. 1.

Gracilaria ramisecunda E.Y. Dawson 1949: 17, pl. 3, figs. 1-8, pl. 4, figs. 1 y 2, pl. 5, figs. 1 y 2.

Gracilaria subsecundata Setchell et Gardner 1924: 755, pl. 23, figs. 26 y 27, pl. 59.

Gracilaria tepocensis (E.Y. Dawson) E.Y. Dawson 1961: 211.

Gracilaria textorii (Suringar) J. Agardh 1876: 426.

Gracilaria tikvahiae McLachlan, 1979: 19.*

Gracilaria turgida E.Y. Dawson 1949: 14, pl. 21, figs. 1-11, pl. 24, fig. 1.

Gracilaria veleroae E.Y. Dawson, 1944: 297, Pl. 70, fig. 2 -izq.-.

Género *Gracilariopsis* E.Y. Dawson

Gracilariopsis cata-luziana Gurgel, Fredericq et J. Norris, 2003, 63, figs. 31-36.

Gracilariopsis costaricensis E.Y. Dawson, 1949: 46, lám. 18, figs. 7 y 8, lám. 19, figs. 1,2 y 8.*

Gracilariopsis lemaneiformis (Bory) E.Y. Dawson, Acleto et Foldvik, 1964:59, pl. 54, figs. A y B, pl. 55.*

Gracilariopsis megaspora E.Y. Dawson, 1949c, pp. 45-46, lám. 18: figs. 1-3.

Gracilariopsis robusta (Setchell) E.Y. Dawson, 1949, p. 42, lám. 20: figs. 1-4.

Gracilariopsis rhodotricha E.Y. Dawson, 1949c, pp. 47-48, lám. 19: figs. 3-7.

Género *Gracilariophila* Setchell et Wilson

Gracilariophila gardneri Setchell, 1923a, p. 393.

Gracilariophila oryzoides Setchell et Wilson, H.L., 1910, p. 1, láms.: 12,13

Género *Hydropuntia* Montagne

Hydropuntia caudata J. Agardh, 1852: 598.*

Hydropuntia cornea (J. Agardh) M.J. Wynne, 1989: 476.*

Hydropuntia crassissima (P. Crouan et H. Crouan in Mazé & Schramm) M.J. Wynne, 1989: 477.*

Hydropuntia usneoides (C. Agardh) Gurgel et Fredericq.

Hasta la aparición del libro de Sneath y Sokal (“Numerical Taxonomy” 1973), la anterior era, prácticamente, la única norma para hacer taxonomía; es decir, los grupos se establecen de acuerdo al estricto criterio del taxónomo, con base a

su larga y amplia experiencia. El evidente grado de prejuicio y subjetividad en dicho método, sería puesto de manifiesto, durante el siglo XVIII por el botánico francés Michel Adanson (Sneath y Sokal 1973: 5, 18-27). Adanson propondría la codificación de todos los caracteres diagnósticos para todas las plantas conocidas, con el objeto de evadir la valoración *a priori* del observador; es decir: del taxónomo. El ensayo no tuvo mayor éxito dada la carencia, en su tiempo, de los algoritmos matemáticos que arrojaran grupos “naturales.” La contribución de Sneath y Sokal sería precisamente esa: el haber establecido los principios y fundamentos para una clasificación numérica.

En esta sección veremos cómo se comportan los caracteres de nuestra lista analítica al ser sometidos a un análisis de similitud total.

Para ello tomamos las especies de *Gracilaria* presentes en el Atlántico mexicano, ya que ahí tenemos representantes de ambos subgéneros (sobre todo *Textoriella*). Para contar con al menos dos representantes del subgénero *Verrucosa*, incorporamos *Gracilaria gracilis* (Stackhouse) Steentoft, Irvine et Farnham (Steentoft *et al.* 1995: 115-117, Figs. 1-3, 5-8). Además, agregamos los taxa de *Hydropuntia* por haber sido considerados, previamente, como parte de *Gracilaria*. Veremos si la actual independencia de ambos taxa es confirmada por el análisis numérico. Asimismo, también incorporamos aquellos taxa cuya descripción sugiere un fuerte grado de intersección: *Gracilaria symmetrica* y *Gracilaria cearencis* (Joly et Pinheiro in Joly, Cordeiro-Marino, Ugadim, Yamaguishi-Tomita y Pinheiro) Joly et Pinheiro in Pinheiro y Joly (Joly *et al.* 1965, Pinheiro y Joly 1966). En lo que respecta al género *Gracilariopsis*, además de la especie más abundante en México (*G. lemneiformis*, también presente en el Golfo de México), usamos la descripción original de *Gracilariopsis longissima* (S.G. Gmelin) Steentoft, Irvine et Farnham (Steentoft *et al.* 1995: 117-122, Figs. 4, 19-37).

Los fenogramas obtenidos se pueden ver en las figuras 94-96. La figura 94 corresponde al fenograma tal y cual lo arroja la computadora. La figura 95 corresponde al fenograma que incorpora la línea del 50% como criterio de distancia

fenética. La figura 96, por su lado, corresponde al fenograma que incorpora la línea del 66.66%, propuesta por Sánchez y López (1988), como valor estandar crítico para la discriminación de unidades taxonómicas operativas.

A primera vista, es evidente la presencia de dos grandes grupos, clases o categorías.

I. **cau, cor y cra.**

II. **cea, sym, cer, mam, blo, tik, lem, lon y gra.**

La primera clase corresponde a lo que entendemos como el género *Hydropuntia* (**cau, cor y cra**).

La siguiente clase corresponde a lo conocido, en sentido estricto, como los géneros *Gracilaria* y *Gracilariopsis*. Sin embargo no constituye un agrupamiento o clase de alta correlación. Dos subclases completas se separan por un mínimo de similitud fenética (25%):

II.1. **cea, sym, cer y mam.**

II.2. **blo, tik, lem, lon y gra.**

En el caso de II.1, las cuatro especies han sido descritas como pertenecientes a *Gracilaria*. Sin embargo, aún aquí vemos escasa correlación. Es claro que un 30% de similitud hace que *Gracilaria cearencis* y *G. symmetrica* no tengan relación fenética con *G. cervicornis* y *G. mammillaris*. Esto es significativo, pues de acuerdo a Gurgel *et al.* (2003), *G. cearencis* y *G. symmetrica* deberían ser transferidos al género *Gracilariopsis*.

En II.2, por otro lado, encontramos taxa que han sido tradicionalmente considerados tanto como representantes de *Gracilaria* (**blo, tik y gra**) como de *Gracilariopsis* (**lem y lon**). A pesar de esta incongruencia, las cinco especies guardan entre sí una

relación fenética clara: más de 65% de similitud. Esta subclase y su representación numérica ha dado un lugar a un problema que ha mantenido a la comunidad taxonómica en un perpétuo debate. Por un lado: *Gracilaria* y *Gracilariopsis* son lo mismo (confirmado por nuestro fenograma) y, por el otro: *Gracilaria* y *Gracilariopsis* son dos géneros perfectamente independientes taxonómicamente; opinión que no podemos aceptar con nuestro fenograma en frente. Esto resulta notorio si observamos en el fenograma que *Gracilariopsis longisima* y *Gracilaria gracilis* aparecen como idénticas fenéticamente.

Otra cosa que se puede observar, también a simple vista, es que el esquema de clasificación subgenérico de Yamamoto no se sostiene; *Gracilaria caudata*, del subgénero *Verrucosa*, se asocia fenéticamente con el género *Hydropuntia*. Como ya hemos visto en la parte monográfica, ésto es correcto. Por su lado, *G. cervicornis* y *G. mammillaris*, del subgénero *Texoriella*, aparecen sin relación fenética (25% de similitud) con otras dos especies tradicionalmente asignadas al mismo subgénero: *G. blodgettii* y *G. tikvahiae*.

En otras palabras, el análisis numérico de los caracteres con respecto a las unidades taxonómicas operativas confirma lo encontrado usando los principios clásicos.

Hasta aquí, la anterior descripción de lo que representa el fenograma se ha hecho pensando, lógica e intuitivamente, en la clásica figura del 50% (Fig. 95). Es decir: más del 50% de similitud implica cercanía o criterio de identidad y su inverso. El asunto, sin embargo, no es tan fácil, elementos como tamaño de muestra, tipos y cantidad de caracteres y su codificación pueden desplazar significativamente la línea que define lo igual de lo diferente. Afortunadamente, Sánchez y López (1988), después de un complicado análisis de los principales índices de similitud (incluida la distancia de Sørensen), propusieron que un 66.66% de similitud sea considerado como el valor estandar crítico para la discriminación de las unidades taxonómicas operativas (OTU's). Con lo que el esquema de clasificación tradicional termina por perder toda integridad si aplicamos al fenograma la línea del 66% (Fig. 96).

En este caso, la clase I (**cau, cor y cra**) pierde toda relación fenética, pues *Hydropuntia caudata* se aleja por bastante más del 66% del grupo formado por *Hydropuntia cornea* y *H. crassissima*. Esto resulta interesante, dado que usando evidencia molecular Gurgel & Fredericq (2004b: 149) encuentran que mientras *Hydropuntia usneoides* está molecularmente relacionada a *H. crassissima*, morfológicamente resulta similar a *H. cornea*. Es decir, podemos incorporar *H. usneoides* al grupo *cornea* y *crassissima*. Por lo pronto, aquí, el análisis fenético resultó útil para resolver lo que, por supuesto, no surgió de un tratamiento clásico o lineano.

Asimismo, la clase II (**cea, sym, cer, mam, blo, tik, lem, lon y gra**) se torna aún más interesante. Aquí vemos al menos dos grandes grupos: a) formado, a su vez, por el sub grupo *Gracilaria cearensis* y *G. symmetrica*, y el sub grupo *G. cervicornis* y *G. mammillaris* y b) formado, a su vez, por *G. blodgettii* y *G. tikvahiae*, y el sub grupo *Gracilariopsis lemaneiformis*, *G. longissima* y *Gracilaria gracilis*.

Aunque, nuevamente, vemos que un análisis numérico confirma la independencia de *Hydropuntia*, del mismo modo, queda claro que la opinión de algunos autores que dice que los géneros *Gracilaria* y *Gracilariopsis* no son taxa independientes, tiene un sustento fenético. Resulta necesaria, entonces, una discusión específica con respecto al género *Gracilariopsis* y los taxa *Gracilaria gracilis* y *G. tikvahiae*.

En un cuidadoso estudio usando secuencias de nucleótidos (fracción ribosomal del gen 18S), Bird *et al.* (1990) compararon las secuencias obtenidas para *Gracilariopsis longissima* con la establecida por Bhattacharya *et al.* (1990) para *G. lemaneiformis* (la especie tipo de *Gracilariopsis*) y concluyeron que ambas eran especies distintas. Recientemente, Bird *et al.* (1992) demostraron, mediante un estudio comparativo de secuencia de ADN ribosomal 18S, que los géneros *Gracilaria* y *Gracilariopsis* difieren lo suficiente como para ser considerados taxonómicamente distintos. Sugieren, incluso, que el género *Gracilariopsis* constituye un grupo tan aislado que podría ser el tipo de una nueva familia. Un análisis similar al anterior se encuentra en Steetoft *et al.* (1995: 123-125).

10.2. FILOGENÉTICA

Después de ver cómo un análisis fenético puede confirmar, rechazar, o ayudar a resolver conflictos producto de un tratamiento de taxonomía clásica, en esta sección intentaremos algo completamente diferente. En lugar de un análisis de relaciones taxonómicas por similitudes, veremos qué ocurre cuando analizamos las relaciones de ancestría-descendencia entre los taxa clasificados. Dicho de otro modo, veremos si la clasificación clásica refleja la filogenia de los grupos o especies. Discutiremos, entonces, las relaciones filogenéticas entre las especies de algas gracilariales (incluyendo aquellas presentes en el Atlántico mexicano), lo que consiste en definir si los grupos son monofiléticos o polifiléticos. Un grupo monofilético es aquel en el que todos los linajes o taxa terminales comparten un ancestro común, por el contrario, un grupo polifilético es aquel en el cual los linajes terminales no comparten un ancestro común.

De acuerdo a Felsenstein (1978) el número posible de árboles para 10 taxa, es de 102,515,201,984. En nuestro caso, el análisis arrojó un único cladograma (Fig. 97). De éste, lo obvio es que el orden Gracilariales constituye un grupo parafilético; es decir, no todos los linajes (géneros) comparten un ancestro común.

Como puede observarse en el cladograma (Fig. 97): *Gracilaria* y *Gracilariopsis* comparten un ancestro común con *Gracilariophila*, *Congracilaria*, *Gelidiocolax*, *Holmsella* y *Pterocladiphila*, por lo que constituyen grupos hermanos. Sin embargo, ni *Gracilaria* + *Gracilariopsis* ni su grupo hermano comparten el mismo ancestro con *Curdiea* + *Melanthalia* e *Hydropuntia*. Dicho de otro modo, si recordamos que el orden está compuesto por dos familias: Gracilariaceae (*Gracilaria*, *Gracilariopsis*, *Gracilariophila*, *Congracilaria*, *Curdiea*, *Melathalia* e *Hydropuntia*) y Pterocladophilaceae (*Gelidiocolax*, *Holmsella* y *Pterocladiphila*), veremos que dicho esquema no refleja las relaciones filogenéticas de los taxa.

Resalta la presencia de dos grandes clados. Uno compuesto por *Curdiea*, *Melanthalia* e *Hydropuntia*, y el otro por *Gracilaria*, *Gracilariopsis*, *Gracilariophila*, *Congracilaria*,

Gelidiocolax, *Holmsella* y *Pterocladiphila*. Ambos son grupos hermanos. Sin embargo, y como veremos enseguida, las relaciones entre, y al interior de cada uno, ya no resultan tan claras.

El primero es, hipotéticamente, más antiguo, pues se separa antes de la línea proveniente del ancestro hipotético compartido con el grupo externo (*Laurencia*); constituye un grupo monofilético en el que *Curdiea* (el grupo Flabellata de Liao & Hommersand, 2003) y *Melanthalia* (el grupo Abscissa de Liao & Hommersand, 2003) son linajes hermanos y, a su vez, ambos lo son de *Hydropuntia* (el grupo Urvillei de Liao & Hommersand, 2003). Esto sugiere una familia taxonómica. El género *Hydropuntia* representa un linaje filogenéticamente separado de *Gracilaria* y relacionado a *Curdiea* y *Melathalia*, géneros de distribución templada en el Pacífico Sur.

En el segundo clado los linajes terminales no comparten un ancestro común. A pesar de que *Gracilaria* + *Gracilariopsis* comparten el mismo ancestro con *Gracilariophila* + *Congracilaria* + *Gelidiocolax* + *Holmsella* y *Pterocladiphila*, el ancestro de *Gracilaria*, que es compartido con *Gracilariopsis*, no lo es con cada uno de los restantes 5 géneros ya que éste se encuentra bajo la dicotomía de *Gracilaria* + *Gracilariopsis*. De aquí resulta que los géneros *Gracilaria* y *Gracilariopsis* son grupos hermanos y constituyen un taxón independiente (familia). A su vez, *Pterocladiphila* + *Holmsella* comparten el mismo ancestro con *Gelidiocolax*, pero no así con los otros dos géneros (*Congracilaria* y *Gracilariophila*). Hasta ahora, el único taxón actualmente reconocido que resulta filogenéticamente coherente es la familia Pterocladiphilaceae (*Gelidiocolax*, *Holmsella* y *Pterocladiphila*). Por otro lado, el ancestro de *Congracilaria* no es el de *Gracilariophila*. Los dos son monofiléticos, pero no constituyen grupos hermanos y, en consecuencia, representan dos taxa independientes.

Así, los géneros que componen la familia Gracilariaceae, en el sentido lineano y fenético, se encuentran dispersos en dos clados claramente polifiléticos. Liao & Hommersand (2003) comentan que es muy poco probable que la familia Gracilariaceae, con 100 a 200 especies bien distribuidas en las regiones templadas y tropicales, no haya divergido en taxa de nivel genérico. Además de reconocer la independencia taxonómica de *Gracilariopsis* e *Hydropuntia*, Liao & Hommersand proponen los siguientes grupos: 1) chilensis (*G. chilensis*, *G. tenuistipitata*), 2) gracilis (*G. gracilis*, *G. pacifica* y *G. vermiculophylla* –sin embargo, vease Kim *et al.* 2006, 525, fig. 5 y Kim *et al.* 2008: 236, fig 11, quienes obtienen, por análisis bayesiano y máxima verosimilitud respectivamente, árboles en los que *G. tenuistipitata* y *G. vermiculophylla* aparecen como especies hermanas), 3) bursa-pastoris (*G. bursa-pastoris* –Liao & Hommersand citan a Gurgel & Frederiq, 2004b: 141, fig. 1, para justificar este grupo; lo interesante es que en ese trabajo, *G. bursa-pastoris* de Italia, aparece como especie hermana de *G. multipartita* de Francia) y 4) edulis (*G. preissiana*, *G. perplexa* –Byrne *et al.* 2002).

Con respecto a la relaciones filogenéticas al interior de los géneros *Gracilaria*, *Hydropuntia* y *Gracilariopsis*. Aunque los cladogramas (figs. 98-101) difieren en su topología, es claro que el género *Gracilaria* es polifilético. Consecuentemente, la clasificación sub genérica de *Gracilaria* propuesta por Yamamoto (1978), basada en la estructura de los espermatangios, no refleja la historia de ancestría y descendencia de sus miembros.

Los valores de bootstrap (fig. 100) indican que el clado que va desde *caudata* hasta *chilensis*, incluyendo *blodgettii* y *tikvahiae*, presenta poca probabilidad de variación en la disposición de las ramas (valor de 73). El valor es incluso mayor (88) para el grupo interno, excluyendo *symmetrica*. Por ejemplo (fig. 101), relaciona *lemaniformis*, *longissima*, *gracilis* y *chilensis* por una menor distancia con ellos (0.045) que con el clado formado por *caudata* + *cornea* + *crassissima* (0.119). El clado *lemaniformis*, *longissima*, *gracilis* y *chilensis* es bien interesante. Primero, antes que Bird *et al.* (1986) describieran *G. chilensis*, el alga era confundida con *Gracilariopsis lemaniformis*. Segundo, *Gracilaria gracilis* es morfológicamente similar a *Gracilaria*

verrucosa, tanto que el tipo de ésta última en realidad correspondía a *Gracilariopsis sjostedtii* y esa es la razón por la que Steentoft *et al.* (1995) propusieron *G. gracilis*. Tercero, las poblaciones neozelandesas de *G. chilensis* involucran, al menos, dos especies crípticas, una es *G. chilensis* propiamente (previamente conocida como *G. sordina* W.A. Nelson) y la otra aun no ha sido descrita (Cohen *et al.*, 2004). Esto es también congruente con lo obtenido en el análisis ordinal, en el cual queda clara la íntima relación de *Gracilaria* y *Gracilariopsis*. Con esto en mente, vemos que, aunque *lemaniformis* + *gracilis* + *longissima* + *chilensis* constituyen un grupo parafilético, *lemaniformis* es el grupo hermano de *longissima* + *gracilis* + *chilensis*. Es evidente que *Gracilariopsis* es polifilético, pues las dos especies (*lemaniformis* y *longissima*) no comparten el mismo ancestro. De hecho, *longissima* + *gracilis* están bien resueltos como un grupo monofilético hermano de *chilensis*. Es muy probable que la topología de este grupo (*lemaniformis* + *longissima* + *gracilis* + *chilensis*) esté reflejando un proceso de especiación asociado a la historia geológica de la distribución de los taxa. Por otro lado, todas las topologías resuelven del mismo modo el clado formado por *cearensis* + *cervicornis* + *mammillaris*, por lo que el grupo no ofrece problemas en cuanto a la selección del mejor cladograma.

A lo largo de todas las figuras se sostiene la divergencia temprana de *symmetrica* respecto del resto del grupo interno. Esto resulta un poco drástico después de ver que *Gracilaria symmetrica* aparece como “muy parecida” a *G. cearensis* en el análisis fenético (figs. 94-96). Mientras en un análisis fenético la distribución geográfica se oblitera ante la cantidad de caracteres morfológicos, no ocurre lo mismo en un análisis en el que se establece una polaridad para dichos caracteres. La primera se distribuye en el Golfo de California y la segunda lo hace en el Atlántico tropical americano, no sólo difieren en eso, también ocupan hábitats diferentes: la primera es marina y la segunda puede invadir el ambiente estuarino.

Esto nos está sugiriendo, nuevamente y como en el caso de *G. chilensis*, un proceso de especiación por fragmentación. Existe evidencia biogeográfica que respalda esto: de las 13 especies de *Gracilaria* conocidas para el Golfo de California (Norris, 1985), 6 son endémicas (incluida *G. symmetrica*. Espinoza-Avalos, 1993); es decir, casi el 50%.

En los últimos cuatro años, se han generado varias filogenias moleculares (Gurgel *et al.* 2004b, Gargiulo *et al.* 2006, Kim *et al.* 2008). Estas, a grandes rasgos, reflejan la independencia filogenética de los siguientes grupos: 1) *Curdiea* y *Melathalia*, 2) *Hydropuntia*, 3) *Gracilaria* (Textoriella, Chilensis, Verrucosa y Confluentes), 4) *Gracilariopsis* (Teretibus y Complanatis).

Es evidente que los esquemas lineano y fenético no reflejan la filogenia. Incorporando la información filogenética, el sistema tendría que ser como el siguiente:

Orden Gracilariales

Familia Gracilariaceae

Sub familia (o Tribu) Australia

Género *Curdiea*

Género *Melathalia*

Sub familia (o Tribu) Neotropicalia

Género *Hydropuntia*

H. caudata

H. cornea

H. crassissima

H. usneoides

Género *Gracilaria*

Sub género Textoriella

G. blodgettii

G. cervicornis

G. mammillaris

G. parvispora

G. textorii

G. tikvahiae

G. turgida

Sub género Chilensis

G. chilensis

Sub género Verrucosa

G. arcuata

G. asiatica

G. canaliculata

G. coronopifolia

G. pacifica

G. papenfussii

G. salicornia

G. spinigera

G. vermiculophylla

Sub género Confluentes
G. damaecornis
Género *Gracilariopsis*
Sub género Teretibus
G. lemaneiformis
Sub género Complanatis
G. cearensis
G. symmetrica

Familia Pterocladophilaceae
Sub familia (o Tribu) Pterocladioides
Género *Gelidiocolax*
Género *Holmsella*
Género *Pterocladiphila*
Sub familia (o Tribu) Gracilariophiloides
Género *Gracilariophila*
Género *Congracilaria*

10.3. BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA DE LOS GENEROS *GRACILARIA* *E HYDROPUNTIA*

Ahora que tenemos un panorama taxonómico actualizado para los géneros *Gracilaria* e *Hydropuntia* para el litoral nacional, contamos con la información necesaria para emprender un análisis de biogeografía histórica a nivel mundial.

Hace prácticamente 20 años Garbary & Gabrielson (1990: 486) escribieron que la aplicación de la biogeografía a la sistemática de las algas rojas se encuentra en pañales. Sin embargo, hay un gran potencial para el uso de esta herramienta en combinación con otros tipos de caracteres. Los estudios biogeográficos, aplicados a las algas rojas, caen en dos grandes categorías: (1) comparaciones florísticas, en los cuales la presencia y ausencia de especies y géneros es tabulada para una localidad dada, usualmente con otras macroalgas y esta lista es comparada con listas para otras localidades, y (2) estudios donde los límites fisiológicos, típicamente temperatura, luz y fotoperiodo de una especie dada es probada en cultivo y aquellos en los que la tolerancia teórica en laboratorio es comparada con la tolerancia real

basada en la distribución. Aunque Garbary (1987), elaboró una crítica a la ficología sistemática, a raíz de la biogeografía de la vicarianza, para el 2007 (véase Brodie & Lewis, 2007), el panorama no había cambiado. A pesar del enorme desarrollo que la filogenética molecular ha tenido en la ficología sistemática en ese lapso, el interés por estudios en biogeografía histórica (cladista y panbiogeografía), ha sido casi nulo. Para esta sección, se usó la información de distribución recopilada durante el análisis morfológico y taxonómico (literatura y herbario). Con esto, se elaboraron mapas de distribución global (ver mapas n-n en resultados) para obtener lo que se conoce como líneas de trazo individual, ver si existe sobreposición entre ellas y obtener mapas de trazos generalizados, que, a su vez, pueden significar áreas de endemismo.

La distribución de las especies de *Gracilaria* (subgéneros *Verrucosa* y *Textoriella*) e *Hydropuntia*, cae en nueve grandes regiones:

- 1) Pacífico Oeste (China, Japon, Malasia, Filipinas, Tailandia, Vietnam) (**PO**)
- 2) Pacífico Sur Oeste (Australia, Islas Fiji, Islas Norfolk) (**PSO**)
- 3) Pacífico Central (Archipiélago Hawaiano) (**PC**)
- 4) Pacífico Este (subtropical-tropical) (**PE**)
- 5) Indico (**IND**)
- 6) Atlántico Oeste (subtropical-tropical) (**AO**)
- 7) Atlántico Nor Este (Islas Británicas) (**ANE**)
- 8) Mediterraneo (**MED**)
- 9) Atlántico Este (Africa) (**AE**)

10.3.1. Biogeografía del género *Gracilaria* Greville

Ahora veremos si existen congruencias que den lugar a mapas generalizados para los sub géneros *Verrucosa* y *Textoriella* y, después, trataremos de reconstruir la biogeografía histórica para el género. Lo mismo haremos para el género *Hydropuntia*.

10.3.1.1. Biogeografía del subgénero *Verrucosa*

El mapa 1 muestra 9 grandes áreas de congruencia, o endemismo, para el subgénero *Verrucosa*. En orden descendente de diversidad, son las siguientes: Asia (con 8 especies únicas), Pacífico Central-Hawai (4), Mediterráneo (4), Indico (2), Australia (2), SubCaribe (2) y Pacífico Americano templado (1).

Tenemos, también, otras dos “áreas”: a) Britania 1, caracterizada por *Gracilaria gracilis* (Islas Británicas, Mediterráneo, SubCaribe, Sur de Chile e Indico) y Britania 2, caracterizada por *G. foliifera* (Islas Británicas, SubCaribe, África del Sur (ver *Hydropuntia henriquesiana* e *H. rangiferina*), e Indico. *Gracilaria gracilis* y *G. foliifera* constituyen problemas taxonómicos no resueltos y, por tanto, no es conveniente incorporarlas a un análisis biogeográfico. La idea es que no pueden ser tratadas como especies de amplia distribución o cosmopolitas.

Las especies diagnósticas para cada una de estas áreas son:

Asia. *Gracilaria arcuata*, *G. asiatica*, *G. fanii*, *G. firma*, *G. irregularis*, *G. manilaensis*, *G. rhodocaudata* y *G. rubra*.

Pacífico Central-Hawai. *Gracilaria abbotiana*, *G. dawsonii*, *G. dottyi* y *G. epihippisor*.

Mediterráneo. *Gracilaria conferta*, *G. dendroides*, *G. heteroclada* y *G. longa*.

Indico. *Gracilaria cliftonii* y *G. incrustata*.

Australia. *Gracilaria flageliformis* y *G. maramae*.

SubCaribe. *Gracilaria dominguensis* y *G. lacinulata*.

Pacífico Americano templado. *Gracilaria pacifica*.

Britania 1 y 2. *Gracilaria gracilis* y *G. foliifera*.

Asia, Australia y el Pacífico Central-Hawai únicamente comparten *Gracilaria salicornia*. Asia y el Pacífico Americano templado comparten *Gracilaria papenfussii*, *G. spinigera* y *G. vermiculophylla*. Asia, Indico, Australia y el Pacífico Central-Hawai, comparten *Gracilaria canaliculata* y *G. coronopifolia*. Indico y Mediterráneo comparten sólo *Gracilaria dura*. El SubCaribe no comparte especies de *Verrucosa* con el Mar Caribe, ni con otra área. Constituye un área endémica estricta (ver *Hydropuntia*).

Llama la atención la ausencia de taxa de *Verrucosa* en el Pacífico tropical centro Americano y Sur Americano. Debido a ésto y a la ausencia de taxa comunes entre Golfo de México y Caribe con el Pacífico tropical o centro americano, inferimos que no hubo intercambio Pacífico-Atlántico antes de cerrados los istmos de Panamá y Tehuantepec (ver *Hydropuntia*). Esto indica que el grupo tiene un origen evolutivo posterior a dichos eventos geológicos.

Conciderando la historia geológica del Mediterraneo (Lüning, 1990) y su paleo-relación con el Indico, podemos deducir que *Verrucosa* se distribuye, desde el Asia, en tres direcciones: a) hacia el Pacífico Central-Hawai y Pacífico Americano templado, b) hacia el Indico y, posteriormente, al Mediterraneo. Y, finalmente, c) al SubCaribe.

10.3.1.2. Biogeografía del subgénero *Textoriella*

El mapa 3 muestra las 7 áreas de congruencia o endemismo para el sub género *Textoriella*. La siguiente es la caracterización taxonómica de ellas:

Asia. *Gracilaria chouae*, *G. cuneifolia*, *G. glomerata*, *G. incurvata*, *G. minuta*, *G. tenuistipitata*, *G. yamamotoi*.

Indico. *Gracilaria arcuata*, *G. corticata*, *G. srilankia*.

Australia. *Gracilaria comosa*, *G. stipitata*.

Pacífico central Americano. *Gracilaria cerrosiana*, *G. crispata*, *G. pachydermatica*, *G. pinnata*, *G. ramisecunda*, *G. subsecundata* y *G. tepocensis*.

Caribe. *Gracilaria mammillaris* y *G. tikvahiae*.

SubCaribe. *Gracilaria galetensis*, *G. cuneata*, *G. curtissiae*, *G. hayi*, *G. intermedia*, *G. lacinulata* y *G. smithsoensis*.

Además, tenemos las siguientes áreas, o intervalos, para especies ampliamente distribuidas o cosmopolitas (el caso de *Gracilaria gracilis* en el sub género *Verrucosa*):

Mediterraneo, Caribe e Indico. *G. armata* y *Gracilaria bursa-pastoris*.

Africa del Sur, Caribe e Indico. *Gracilaria cervicornis*.

Pacífico central-Hawai. *Gracilaria parvispora*.

Pacífico sur Americano-Nueva Zelandia-Australia. *Gracilaria chilensis*.

Excepto por *G. foliifera* (Islas Británicas, SubCaribe, Africa del Sur e Indico. Mapa 16) y *Gracilaria gracilis* (Islas Británicas, Mediterraneo, Sub Caribe, Sur de Chile e Indico. Mapa 18), Textoriella es el único grupo con especies cosmopolitas. Las especies de este tipo son interesantes pues son grupos muy antiguos con muy probales linajes cripticos al interior de las poblaciones. Por ejemplo, hasta principios de 2009, *Centroceras clavulatum* (C. Ag.) Montagne (Ceramiales), era el típico ejemplo de rodofita cosmopolita. Won *et al.* (2009), usando rbcL, LSU rDNA y SSU rDNA, encontraron que *C. clavulatum sensu stricto* se restringe al norte de Chile, Perú, sur de Australia, sur de California y Nueva Zelandia (lo que sigue siendo una distribución bastante cosmopolita), mientras que el resto de los reportes atribuidos a *C. clavulatum* caen en nueve grupos morfológicos que, a su vez, corresponden a nueve clados bien resueltos (Won *et al.*, 2009: figs. 12 y 13).

Las afinidades son las siguientes:

Asia, Pacífico central-Hawai y Pacífico central Americano comparten *Gracilaria parvispora*.

Asia y Pacífico central Americano comparten *Gracilaria turgida*.

Indico, Caribe y Mediterraneo comparten *Gracilaria armata*.

Indico, Asia y Australia comparten *Gracilaria vieillardii*.

Indico, Asia, Australia y Caribe comparten *Gracilaria blodgettii*.

Indico, Asia, Australia, Caribe y Mediterraneo comparten *Gracilaria bursa-pastoris*.

Indico, Asia, Australia y Pacífico central Americano comparten *Gracilaria textorii*.

Indico y Asia comparten *Gracilaria denticulata*, *G. gigas* y *G. spinulosa*.

Indico y el Pacífico central Americano comparten *Gracilaria veleroae*.

Indico, Caribe y Africa del Sur comparten *Gracilaria cervicornis*.

Llama la atención la ausencia de Textoriella en Europa y de endemismos para Mediterraneo y Africa del Sur

La distribución del subgénero *Textoriella* en la region tropical-subtropical de Centro América (Pacífico y Atlántico), despliega un patrón explicable por los eventos geológicos vicariantes que interrumpieron la comunicación entre los océanos Pacífico y Atlántico en el Istmo de Panamá (cerrado hace 3.1-2.8 millones de años después de un proceso de cerca de 12 millones de años. Coates & Obando, 1996; Lessios, 1998, 2008), y el Istmo de Tehuantepec (Sur de México, cerrado hace 4-3.5 millones de años). Si vemos las listas de distribución general para el subgénero *Textoriella*, podremos apreciar un patrón general que parece representar una distribución Tetiana pantropical, que abarcaría desde el Eoceno medio temprano (60-50 millones de años), a la desaparición del Mar de Tethys, en el Mioceno Medio (15-12 millones de años. Tomlinson, 1986; Brown & Lomolino, 1998).

Tomando en cuenta los datos de distribución disponibles para la region mexicana, encontramos dos pares de especies vicariantes (Collins, 1996), entre el Pacífico tropical este, y su contraparte en el Atlántico oeste: (1) *G. cuneata*/*G. crispata* (oeste, océano Pacífico americano) y (2) *G. mammillaris* (o *G. hayi*)/*G. veleroae* (este, Golfo de México y Caribe mexicanos en el Atlántico). Debido a que este par de especies son muy similares (Dreckmann, 2002, y la nota para *G. mammillaris* en este trabajo), y a que los intervalos de distribución conocidos para ambas estan restringidos a areas adyacentes en el Istmo Centro Americano (es decir, no son cosmopolitas), las podemos considerar como taxa hermanos que divergieron como resultado de la emergencia final del Istmo, y por tener la misma edad de éste. Siendo hasta ahora, la explicación más parsimoniosa para el patrón (Humphries & Parenti, 1999; Collins, 1996). Tales patrones para taxa morfológicamente similares (pero distribuidos en diferentes lados de una barrera geográfica) son comunes para el area del Mar Caribe (Collins, 1996), incluyendo estrellas marinas, erizos, cangrejos braquiuros, gasteropodos, bivalvos, quitones y poliquetos, entre otros grupos mencionados por Collins (1996. Tambien véase Craw *et al.*, 1999, para una revisión mundial de la vicarianza).

10.3.2. Biogeografía del género *Hydropuntia* Montagne

En el mapa 4, podemos apreciar cinco áreas de congruencia o endemismo para el género *Hydropuntia* Montagne. Una gran área Indo-Pacífica formada, a su vez, por Australia, Asia e Indico, otra más pequeña en África del sur y la correspondiente al Caribe.

Del la gran área Indo-Pacífica, por el número de taxa, sobresale el área asiática con 7 especies únicas: *H. fastigiata*, *H. fisheri*, *H. mixta*, *H. percurrens*, *H. ramulosa*, *H. stallata* e *H. vanbosseae*. En seguida Australia, con 3 especies únicas: *H. harveyana*, *H. preissiana* e *H. secundata*. Y por último, el Indico con tan solo una especie única: *H. debilis*. Entre el área asiática y el Indico hay dos especies en común: *H. changii* e *H. subtilis*. El área australiana solo tiene *H. multifurcata* en común con el Indico. Las tres áreas comparten tres especies: *H. bangmeiana*, *H. edulis* e *H. urvillei*. El gran área Indo-Pacífica comprende 17 especies.

En seguida, tenemos el área de África del sur, en la que hay dos especies: *H. henriquesiana* e *H. rangiferina*. La primera es endémica estricta y la segunda es compartida con el área del Caribe. No hay elementos comunes entre el área sur Africana y la del Indico.

Por último, tenemos el área del Caribe, caracterizada por las siguientes 6 especies: *H. caudata*, *H. cornea*, *H. corymbiata*, *H. crassissima*, *H. pausiramosa* e *H. usneoides*. Como ya se mencionó, *H. rangiferina* se comparte con África del Sur.

Recientemente, Gurgel & Fredericq (2004b) secuenciaron material de Filipinas y Ghana, asignado por ellos a *H. rangiferina* y encontraron que ambas muestras constituyen un grupo hermano del clado constituido por *H. edulis* (bien distribuida en el área Indo-Pacífica), *H. preissiana* e *H. urvillei* (Australia). Por lo que el área de África del Sur estaría, en realidad, relacionada filogenéticamente con Asia y el Caribe. Esto coincide con el análisis de Gargiulo *et al.* (2006), quienes también encontraron que todo éste clado es, a su vez, hermano del aquel formado por *H.*

caudata, *H. cornea*, *H. crassissima*, e *H. usneoides* (taxa caribeños). A esto hay que agregar el análisis de Kim *et al.* (2008), quienes encuentran que, a los taxa ya referidos, hay que agregar *H. changii* (elemento común entre Indico y Asia). Vemos que *H. rangiferina* constituye, entonces, un “nexo” entre el Indo-Pacífico y el Caribe.

Los árboles conseguidos por Gurgel & Fredericq (2004b), Gargiulo *et al.* (2006) y Kim *et al.* (2008), coinciden en dos puntos: 1) los taxa de *Gracilaria*, *Gracilariopsis* e *Hydropuntia* forman un clado que siempre se resuelve como grupo hermano de aquel formado por las especies de *Curdiea* y *Melanthalia* (Australia, Nueva Zelandia), siendo éste último basal con respecto al primero, y 2) que los taxa Indo-Pacíficos y Caribeños constituyen grupos hermanos. En este estudio hemos eliminado aquellas especies que no demostraron, ya sea en la descripción verbal o ilustrada, los caracteres espermatangiales necesarios para la delimitación genérica. A pesar de esto, la diversidad presente en el área Indo-Pacífica es de más del doble que la del Caribe. Asimismo, resulta evidente que, en lo que al género *Hydropuntia* respecta, no hubo intercambio Pacífico-Atlántico previo al cierre de los Istmos de Panamá y Tehuantepec. Se trata, pues, de un grupo mucho más joven que *Gracilaria*.

Por lo anterior, y por la ausencia del género en Japón, el Pacífico central y Pacífico Americano, podemos inferir que la dirección, o progresión biogeográfica, va, o inicia, desde Asia-Australia al Indico, luego a Africa del Sur (Atlántico), y de ahí al Caribe.

Las áreas Indo-Pacífica, Africa del sur y Caribe respaldan, en principio, los grupos Urvillei (Australia, Asia e Indico), *Edulis* (taxa relacionados a *H. enriquesiana* e *H. rangiferina*) y *Crassissima* (Caribe) propuestos por Liao & Hommersand (2003) como nombres potenciales para un futuro esquema multi genérico en *Gracilaria*.

Es interesante la presencia de *Gracilaria damaecornis* e *Hydropuntia caudata* en el Caribe. Si bien *G. damaecornis* se encuentra genéticamente relacionada a las demás especies de *Gracilaria*, el cistocarpio es típico de los representantes de *Hydropuntia*. Del mismo modo, los conceptáculos espermatangiales son muy similares al tipo multicavitario, también característico de *Hydropuntia*. *H. caudata*,

por otro lado, fué identificada hasta hace unos años, como *Gracilaria cudata*. En éste caso, las similitudes morfológicas con el concepto de *Hydropuntia* se encuentran solo en el cistocarpo; los conceptáculos espermatagiales son del tipo verrucosa confluentes. Genéticamente, es una especie de *Hydropuntia*. Conceptáculos espermatangiales confluentes tipo Verrucosa y gonimoblastos compactos (tipo *Hydropuntia*), presentes en *Hydropuntia caudata* y *Gracilaria damaecornis*, representan homologías homoplásicas en la filogénia del gupo. La idea es que el área del Caribe puede estar constituyendo el escenario de procesos de especiación al interior de *Hydropuntia*.

11. CONCLUSIONES

El análisis de los ejemplares algales asignables al género *Gracilaria* Greville (Gracilariales, Gracilariaceae, Rhodophyta), recolectados en las costas mexicanas del Golfo de México y Caribe Mexicano, y contrastados con abundante material de herbario, revela que, en lugar de las 31 especies registradas por W.R. Taylor a principios de los años sesenta (y autores subsecuentes) para un sólo género (*Gracilaria*), tenemos 9 especies distribuidas en dos géneros: *Gracilaria blodgettii* Harvey, *G. cervicornis* (Turner) J. Agardh, *G. damaecornis* J. Agardh, *G. mammillaris* (Montagne) M. Howe, *G. tikvahiae* McLachlan, *Hydropuntia caudata* (J. Agardh) Gurgel et Fredericq, *H. cornea* (J. Agardh) M.J. Wynne, *H. crassissima* (P. Crouan et H. Crouan in Mazé et Schramm) M.J. Wynne e *H. usneoides* (C. Agardh) Gurgel et Fredericq.

De acuerdo a la estructura de los conceptáculos espermatangiales y la evidencia biogeográfica, el género *Gracilaria* puede ser dividido en dos subgéneros: *Textoriella* (*Gracilaria blodgettii*, *G. cervicornis*, *G. mammillaris*, *G. tikvahiae*) y *Verrucosa* (*Gracilaria damaecornis*).

La morfología, anatomía, biología molecular y la evidencia biogeográfica indican que los géneros *Gracilaria* e *Hydropuntia* son dos taxa evolutiva y taxonómicamente independientes.

12. AGRADECIMIENTOS

A las doctoras Dení Rodríguez Vargas, Hilda León Tejera, Alejandrina Avila Ortíz y a los doctores Abel Sentíes Granados y Francisco Flores Pedroche. A la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa. Al programa de Doctorado en Ciencias Biológicas (UAM-Iztapalapa, UAM-Xochimilco & UAM-Cuajimalpa). A los amores de mi vida: Violeta, Max y Tabata.

13. BIBLIOGRAFIA

Abbott, I.A. 1983. Some species of *Gracilaria* (Rhodophyta) from California. *Taxon* 32(4): 561-564.

Abbott, I.A. & G.J. Hollenberg. 1976. *Marine Algae of California*. Stanford University Press. California. USA. 827 pp.

Abbott, I.A. & J.N. Norris (Eds.). 1985. *Taxonomy of economic seaweeds with reference to some Pacific and Caribbean species*. Vol. 1. California Sea Grant College Program. California. 167 pp.

Abbott, I.A., Zhang Junfu & Xia Bangmei. 1991. *Gracilaria mixta* sp. nov. and other western Pacific species of the genus (Rhodophyta: Gracilariaceae). *Pacific Science* 45:12-27.

Agardh, J. 1841. In *historiam algarum symbolae*. *Linnaea* 15, 1-50, 443-57.

Agardh, J.G. 1852. *Species Genera et Ordines Algarum, ... Lipsiae: Apud T.O. Weigel (Facs. J. Cramer, 1977)*. Vol. 2(3): 787-1291.

Agardh, J.G. 1876. *Species Genera et Ordines Algarum. Epicrisis Systematis Floridearum*. Lipsiae: Apud T.O. Weigel (Facs. J. Cramer, 1977). Vol. 3:1-724.

Agardh, J.G. 1880. *Species Genera et Ordines Algarum. Morphologia Floridearum*. Lipsiae: Apud T.O. Weigel (Facs. J. Cramer, 1977). Vol. 3(2):1-301.

Agardh, J.G. 1890. *Till algernes systematic. Nya bidrag. (Sjette afdelningen)*. Lunds Universitets Års-Skrift, Andra Afdelningen, Korgl. Fysiografiska Sallkapets I Lund Handlingar, 26(3), 125 pp., III pls.

Agardh, J.G. 1901. *Species Genera et Ordines Algarum. De Florideis Mantissa*

Collecta. Lipsiae: Apud T.O. Weigel (Facs. J. Cramer, 1977). Vol. 3(4):1-149.

Aguilar Rosas, M. 1990. Algas marinas bentónicas de la reserva de la Biosfera de Sian ka'an, Quintana Roo, México. In: Navarro, D.L. y J.G. Robinson (Eds.) "Diversidad Biológica en la reserva de la Biosfera de Sian ka'an Quintana Roo, México". Pp:13-34. Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO), Chetumal. 471 pp.

Aguilar Rosas, M., L.E. Aguilar Rosas & J. A. Fernandez-Prieto. 1989. Algas marinas bentónicas de la Bahía de la Ascensión, Quintana Roo, México. Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela. Univ. Oriente, 28(1-2):67-75.

Almodovar, L.R. 1962. Notes on the algae of the coral reefs, off La Parguera, Puerto Rico. Quart. Journ. Fla. Acad. Sci. 25(4):275-286.

Almodovar, L.R. 1964a. The marine algae of Guánica, Puerto Rico. Revue Algologique 7(2):129-150.

Almodovar, L.R. 1964b. The marine algae of Bahia de Jobos, Puerto Rico. Nova Hedwigia 7(1-2):33-52.

Almodovar, L.R. y H.L. Blomquist. 1961. Notes on marine algae of Cabo Rojo, Puerto Rico. Quart. Journ. Fla. Acad. Sci. 24(2):81-93.

Almodovar, L.R. y H.L. Blomquist. 1965. Some marine algae new to Puerto Rico. Nova Hedwigia 9(1-4):64-71.

Anónimo. 1990. Manifestación del impacto ambiental del proyecto termoeléctrico Adolfo López Mateos V3 y V4, Reporte Final. Comisión Federal de Electricidad, DPA, Protección Ambiental, Sub Dirección de Construcción, Gerencia de Proyectos Termoeléctricos. Distrito Federal. 642 pp.

Arriaga Cabrera, L., E. Vázquez-Domínguez, J. González-Cano, R. Jiménez Rosenberg, E. Muñoz López & V. Aguilar Sierra (Coordinadores). 1998. Regiones Prioritarias Marinas de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F. 198 pp + una carta.

Bird, C.J. & J. McLachlan. 1982a. Taxonomy of *Gracilaria*: Taxonomic criteria in *Gracilaria* (Rhodophyta, Gigartinales). Bot. Mar. 25:557-562.

Bird, C.J. & J. McLachlan. 1982b. Some underutilized taxonomic criteria in *Gracilaria* (Rhodophyta, Gigartinales). Botanica Marina 25: 557-562.

Bird, C.J., E.C. de Oliveira & J. McLachlan. 1986a. *Gracilaria cornea*, the correct name for the western Atlantic algae hitherto known as *G. debilis* (Rhodophyta, Gigartinales). Can. J. Bot. 64: 2045-2051.

Bird, C.J., J. McLachlan & E.C. de Oliveira. 1986b. *Gracilaria chilensis* sp. nov. (Rhodophyta, Gigartinales), from Pacific South America. Can. J. Bot. 64: 2928-2934.

Bird, C.J., J.P. Van der Meer & J. McLachlan. 1982. A comment on *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. (Rhodophyta: Gigartinales). J. mar. biol. Ass. U.K. 62: 453-459.

Bird, C.J., E.L. Rice, C.A. Murphy, Q.Y. Liu & M.A. Ragan. 1990. Nucleotide sequences of 18S ribosomal RNA genes from the red algae *Gracilaria tikvahiae* McLachlan, *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss and *Gracilariopsis* sp. Nucleic Acid Research 18: 4023-4024.

Bird, C.J., E.L. Rice, C.A. Murphy & M.A. Ragan. 1992. Phylogenetic relationships in the Gracilariales (Rhodophyta) as determined by 18S rDNA sequences. Phycologia 31:510-522.

Bird, K.T. & R.P. McIntosh. 1979. Notes on the marine algae of Guatemala. Rev.

Biol. Trop. 27(2):163-169.

Bold, H.C. & M.J. Wynne. 1985. Introduction to the Algae. Structure and Reproduction. Second Edition. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J. 720 pp.

Børgesen, F. 1920. The marine algae of the Danish West Indies. Part 3. Rhodophyceae (6) with addenda to the Chlorophyceae, Phaeophyceae and Rhodophyceae. Dansk Botanisk Arkiv 4(7): 14-35.

Britton, J.C. & B. Morton. 1989. Shore Ecology of the Gulf of Mexico. University of Texas Press. Austin. 387 pp.

Brodie, J. & J. Lewis (Eds.). 2007. Unraveling the Algae. The Past, Present, and Future of Algal Systematics. CRC Press. Boca Raton. 376 pp.

Brown, L.M. & J. McLachlan. 1982. Atypical carotenoids for the Rhodophyceae in the genus *Gracilaria* (Gigartinales). Phycologia 21(1): 9-16.

Bula-Meyer, G. & R. Schnetter. 1988. Las macroalgas recolectadas durante la expedición Uraba II, costa Caribe del noroeste chocoano, Colombia. Boletín Biotrópica 18:19-31.

Buss, L.W. 1987. The Evolution of Individuality. Princeton University Press. New Jersey. 202 pp.

Byrne, K., G.C. Zuccarello, J. West, M.-L. Liao & G.T. Kraft. 2002. *Gracilaria* species (Gracilariaceae, Rhodophyta) from southeastern Australia, including a new species, *Gracilaria perplexa* sp. Nov.: Morphology, molecular relationships and agar content. Phycological Research 50: 295-311.

Castañeda, F.,A.E. 1985. Contribución al conocimiento florístico-ecológico de las algas marinas bénticas en Barra de Cazonos, Municipio de Cazonos de Herrera,

Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Universidad del Norte, Escuela de Ciencias Biológicas. Tampico. 102 pp.

Chapman, V.J. 1963. The marine algae of Jamaica. Part 2. Phaeophyceae and Rhodophyceae. *Bulletin of the Institute of Jamaica Science Series* 12(2):1-201.

Coates, A.G., & J.A. Obando. 1996. The geologic evolution of the Central American Isthmus. *In Evolution and environments in tropical America*, J.B.C. Jackson, A.F. Budd & A.G. Coates (Eds.). The University of Chicago Press. Chicago. p. 21-56.

Cole, K.M. 1990. Chromosomes. *In: Biology of the Red Algae* (K.H. Cole & R.G. Sheath, Eds.), pp. 73-101. Cambridge University Press. Cambridge. 453 pp.

Collado-Vides, L. & J. González-González. 1993. Macroalgas del sistema lagunar de Nichupte, Quintana Roo. *In: S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (Eds.) "Biodiversidad marina y costera de México"*. Pp:752-760. CONABIO y CIQRO, Chetumal. 865 pp.

Collado-Vides, L. & J. González-González. 1995. Patrones de distribución ficoflorística en el sistema lagunar de Nichupté, Quintana Roo, México. *Acta Botánica Mexicana* 31:19-32.

Collado-Vides, L., J. González-González & M. Gold-Morgan. 1994. A descriptive approach to the floating masses of algae of a Mexican Caribbean Lagoon. *Botanica Marina* 37:391-396.

Collins, T. 1996. Molecular comparison of transisthmian species pairs: rates and patterns of evolution. p. 303-334. *In Evolution and environments in tropical America*, J.B.C. Jackson, A.F. Budd, and A.G. Coates (eds). The University of Chicago Press. Chicago. 415 p.

Contreras Espinoza, F. 1993. Ecosistemas Costeros Mexicanos. Comisión

Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad & Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa. México, D.F. 415 pp.

Cook, C.D.K. 1998. A quick method for making accurate botanical illustrations. *Taxon* 47(2): 371-380.

Coomans, R.J. & M.H. Hommersand. 1990. Vegetative growth and organization. Chapter 12 (Pp: 275-304). In: K. M. Cole & Robert G. Sheath (Eds.) *Biology of the Red Algae*. Cambridge University Press. Cambridge. 517 p.

Craw, R.C., J.R. Grehan & M.J. Heads. 1999. *Panbiogeography. Tracking the History of Life*. Oxford University Press. Oxford. 229 pp.

Crawford, D.J. 2000. Plant macromolecular systematics in the past 50 years: one view. *Taxon* 49(3): 479-501.

Crisci, J.V. & M.F. López Armengol. 1983. *Introducción a la Teoría y Práctica de la Taxonomía Numérica*. Monografía # 26, Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C. 132 pp.

Davis, P.H. & V.H. Heywood. 1963. *Principles of Angiosperm Taxonomy*. Van Nostrand, Princeton. 565 pp.

Dawson, E.Y. 1944. The marine algae of the Gulf of California. *Allan Hancock Pacific Expedition* 3: 189-464.

Dawson, E.Y. 1949. Studies of northeast Pacific Gracilariaceae. *Allan Hancock Foundation Pubs. Occasional Paper Number 7. The University of Southern California Press*. Los Angeles.

Dawson, E.Y. 1954. Notes on tropical Pacific marine algae. *Bull. Calif. Acad. Sci.* 53:1-7.

Dawson, E.Y. 1961. Marine red algae of Pacific Mexico. Part 4. Gigartinales. Pacific Naturalist 2:191-343.

Dawson, E.Y. 1962. Additions to the marine flora of Costa Rica and Nicaragua. Pacific Naturalist 3(13):376-395.

De la Campa, De G. S. 1965. Notas preliminares sobre un reconocimiento de la flora marina del estado de Veracruz. Anales Instituto Nacional Investigaciones Biológico-Pesqueras 1:9-49.

Díaz-Piferrer, M. 1963. Adiciones a la flora marina de Puerto Rico. Carib. J. Sci. 3(4):215-235.

Díaz-Piferrer, M. 1964a. Adiciones a la flora marina de Cuba. Carib. J. Sci. 4(2-3):353-371.

Díaz-Piferrer, M. 1964b. Adiciones a la flora marina de las Antillas Holandesas Curazao y Bonaire. Carib. J. Sci. 4(4):513-543.

Dixon, P.S. & L.M. Irvine. 1977. Seaweeds of the British Isles. Vol. I. Rhodophyta. Part 1. Introduction, Nemaliales, Gigartinales. British Museum (Natural History). London. 252 pp.

Dreckmann, K.M. 1997. Evaluación taxonómica del género *Gracilaria* Greville (Gracilariales, Rhodophyta) en el Pacífico tropical mexicano. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 101 pp.

Dreckmann, K.M. 1998. Clasificación y nomenclatura de las macroalgas marinas bentónicas del Atlántico mexicano. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F. 140 pp.

Dreckmann, K.M. 1999. El género *Gracilaria* (Rhodophyta) en el Pacífico Centro-

Sur de México. I. *Gracilaria parvispora* I.A. Abbott. *Hidrobiológica* 9(1): 71-76.

Dreckmann, K.M. 2002. El género *Gracilaria* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en el Pacífico centro-sur mexicano. *Monografías Ficológicas* 1: 77-118.

Dreckmann, K.M. & M.A. Pérez-Hernández. 1994. Macroalgas bentónicas de la laguna de Tampamachoco, Veracruz, México. *Rev. Biol. Trop.* 42:715-717.

Dreckmann, K.M., I. Stout & A. Sentíes G. 1996. Lista actualizada de las algas marinas bentónicas de Puerto Morelos, Quintana Roo, Caribe mexicano. *Polibotánica* 3:1-17.

Dunn, G. & B.S. Everitt. 2004. *An Introduction to Mathematical Taxonomy*. Dover (Unabridged republication of the work originally published in 1982 by Cambridge University Press as a volume in the series *Cambridge Studies in Mathematical Biology*). Mineola. 152 pp.

Edelstein, T., L.C.-M. Chen & J. McLachlan. 1978. Studies on *Gracilaria* (Gigartinales, Rhodophyta): reproductive structures. *J. Phycol.* 14:92-100.

Eldredge, N. & J. Cracraft. 1980. *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process. Method and Theory in Comparative Biology*. Columbia University Press. New York. 349 Pp.

Endress, P.K., P. Baas & M. Gregory. 2000. Systematic plant morphology and anatomy- 50 years of progress. *Taxon* 49(3): 401-434.

Felsenstein, J. 1978. The number of evolutionary trees. *Syst. Zool.* 27: 27-33.

Felsenstein, J. 2004. *Inferring Phylogenies*. Sinauer. Sunderland. 664 pp.

Fredericq, S. & M.H. Hommersand. 1989a. Proposal of the Gracilariales ord. nov.

(Rhodophyta) based on an analysis of the reproductive development of *Gracilaria verrucosa*. J. Phycol. 25: 213-227.

Fredericq, S. & M.H. Hommersand. 1989b. Comparative morphology and taxonomic status of *Gracilariopsis* (Gracilariales, Rhodophyta). J. Phycol. 25: 228-241.

Fredericq, S. & M.H. Hommersand. 1990a. Diagnoses and key to the genera of the Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta). Hydrobiologia 204/205: 173-178.

Fredericq, S. & M.H. Hommersand. 1990b. Taxonomy of *Melanthalia obtusata* var. *abscissa* and its placement in the Gracilariales (Rhodophyta). Cryptogamic Botany 2: 4-11.

Fredericq, S. & J.N. Norris. 1992. Studies on cylindrical species of western Atlantic *Gracilaria* (Gracilariales, Rhodophyta): *G. cylindrica* Børgesen and *G. blodgettii* Harvey. Tax. Econ. Seaweeds 3: 211-231.

Fredericq, S., M.H. Hommersand & L. Leister. 1992. Morphology and systematics of *Acanthococcus antarcticus* (Cystocloniaceae, Rhodophyta). Phycologia 31: 101-118.

Fredericq, S., M.H. Hommersand & D.W. Freshwater. 1996. The molecular systematics of some agar- and carrageenan-containing marine red algae based on *rbc* L sequence analysis. Hydrobiologia 326/327:125-135.

Fritsch, F.E. 1945. The Structure and Reproduction of the Algae. Vol. II. Foreword, Phaeophyceae, Rhodophyceae, Mixophyceae. Cambridge University Press. Cambridge, London, New York, Melbourne. 939 pp.

Ganesan, E.K. 1993. Morphological and taxonomic studies on some little-known species of *Gracilaria* (Gracilariales: Rhodophyta) from Venezuela. 1. *G. damaecornis*. Hydrobiologia 260/261:91-96.

Ganesan, E.K. 1994. Morphology and taxonomy of the little-known species *Gracilaria cuneata* J.E. Areschoug (Gracilariales: Rhodophyta) from Venezuela. Caribbean Journal of Science 30(1-2):124-129.

García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. GEOCENTRO, México, D.F. 217 pp.

Gargiulo, G.M., F. De Masi & G. Tripodi. 1992. Morphology, reproduction and taxonomy of the Mediterranean species of *Gracilaria* (Gracilariales, Rhodophyta). Phycologia 31:53-80.

Garza-Barrientos, M.A. 1976. Primeras consideraciones referentes a la flora marina del sureste de la república mexicana. Mem. I Reun. Lat. Cienc. Tecnol. Ocean. (México):210-239.

Garza-Barrientos, M.A. & R. González-Alanis. 1981. Agar procesado de la planta agarofita *Gracilaria debilis* (Forsskal) Borgesen, de Yucatán, México. VII Simposio Latinoamericano sobre Oceanografía Biológica, 15-19 de nov. de 1981, Acapulco, Guerrero, México; Asociación Latinoamericana de Investigadores en Ciencias del Mar con la colaboración del Instituto de Biología de la UNAM, Resúmenes y Programa, pag. 87.

Garza, B., M.A., S. Martínez & M.A. Escalante. 1984. Contribución al conocimiento de las algas marinas bentónicas de Ciudad Madero, Tamaulipas, México. Phycol. lat.-amer. 2:103-125.

Givnish, T.J. & K.J. Sytsma (Eds.). 1997. Molecular Evolution and Adaptive Radiation. Cambridge University Press. Cambridge. 621 pp.

Godin, J., C. Destombe & C.A. Maggs. 1993. Unusual chromosome number of *Gracilaria verrucosa* (Gracilariales, Rhodophyta) in the Cape Gris-Nez area, Northern France. Phycologia 32(4): 291-294.

Goff, L.J. & A.W. Coleman. 1988. The use of plastid DNA restriction endonuclease patterns in delineating red algal species and populations. *J. Phycol.* 24: 357-368.

Goff, L.J., D.A. Moon & A.W. Coleman. 1994. Molecular deliniation of species and species relationships in the red algal agarophytes *Gracilariopsis* and *Gracilaria* (Gracilariales). *J. Phycol.* 30: 521-537.

Gómez-Pedroso, C.A. 1987. Taxonomía y variaciones espacio-temporales de las algas marinas bentónicas de Puerto Morelos, Quintana Roo. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Marinas, UABC. Ensenada. 66 pp.

Graham, L.E. & L.W. Wilcox. 2000. *Algae*. Prentice Hall. Upper Saddle River. 640 pp. + 58.

Greville, R.K. 1830. *Algae Britannicae*, or descriptions of the marine and other inarticulated plants of the British Islands, belonging to the order Algae, with plates illustrative of the genera. MacLachlan y Stewart, Edinburg, 218 pp.

Guiry, M.D. 1990. Sporangia and spores. Chapter 14 (Pp: 347-376). In: Kathleen M. Cole & Robert G. Sheath (Eds.) *Biology of the Red Algae*. Cambridge University Press. Cambridge. 517 pp.

Gurgel, C.F.D., S. Fredericq & J.N. Norris. 2004a. *Gracilaria apiculata* and *G. flabelliformis* (Gracilariaceae, Rhodophyta): restoring old names for common tropical western Atlantic species, including the recognition of three new subspecies, and a replacement name for "*G. lacinulata*". *Cryptogamie Algol.* 25(4): 367-396.

Gurgel, C.F.D., S. Fredericq & J.N. Norris. 2004b. Systematics of the Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta): A critical assessment based on *rbcl* sequence analyses. *Journal of Phycology* 40: 138-159.

Gutiérrez, D., C. García-Sáenz, M. Lara & C. Padilla. 1993. Comparación de arrecifes

coralinos: Veracruz y Quintana Roo. In: S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (Eds.) "Biodiversidad marina y costera de México". Pp:787-806. CONABIO y CIQRO, Chetumal. 865 pp.

Hall, B.K. (Ed.). 1994. Homology. The Hierarchical Basis of Comparative Biology. Academic Press. San Diego. 483 pp.

Hallgrímsson, B. & B.K. Hall (Eds.). 2005. Variation. A Central Concept in Biology. Elsevier Academic Press. San Diego. 568 pp.

Harborne, J.B. 2000. Arsenal for survival: secondary plant products. *Taxon* 49(3): 435-449.

Harvey, W.H. 1853. *Nereis boreali-americana* ... Part I. Rhodospermae. *Smithsonian Contributions to Knowledge* 5(5). 258 pp., pls. XIII-XXXVI.

Harvey, W.H. 1855a. Algae, L. In: J.D. Hooler, *The Botany of the Antarctic voyage of H.M. discovery ships Erebus and Terror, in the years 1839-1843, under the command of Captain Sir James Clark Ross. II. Flora Novae-Zelandiae. Part II. Flowerless plants.* London. Pp. 211-266, pls. 107-121.

Harvey, W.H. 1855b. Some account of the marine botany of the colony of Western Australia. *Transactions of the Royal Irish Academy* 22 (Science): 525-566.

Hay, M.E. 1981. Herbivory, algal distribution, and the maintenance of between-habitat diversity on a tropical fringing reef. *American Naturalist* 118(4):520-540.

Hawkes, M.W. 1990. Reproductive strategies. Chapter 17 (Pp: 455-476). In: Kathleen M. Cole & Robert G. Sheath (Eds.) *Biology of the Red Algae.* Cambridge University Press. Cambridge. 517 p.

Hennig, W. 1968. *Elementos de una Sistemática Filogenética.* Eudeba Editorial

Universitaria de Buenos Aires. Buenos Aires. 353 pp.

Holmgren, P.K., W.H. Holmgren & L.C. Barnett. 1990. Index Herbariorum. Part I: The Herbaria of the World. New York Botanical Garden. (Regnum Vegetabile Vol. 120) 693 pp.

Hommersand, M.M. & S. Fredericq. 1990. Sexual reproduction and cystocarp development. Chapter 13 (Pp: 305-345). In: Kathleen M. Cole & Robert G. Sheath (Eds.) Biology of the Red Algae. Cambridge University Press. Cambridge. 517 p.

Howe, M.H. 1918. Algae. In: N.L. Britton (Ed.). The Flora of Bermuda. New York: Charles Scribner's Sons.. Pp. 553-618. (ix + 585 pp.).

Howe, M.H. 1920. Algae. In: N.L. Britton & C.F. Millspaugh (Eds.). The Bahama Flora. Pub. by the Authors. New York. Pp: 553-618.

Huerta, L.M. 1960a. Guía de la Excursión del Primer Congreso Mexicano de Botánica 24 al 26 de octubre de 1960), Algas de Isla Sacrificios, Veracruz. Sociedad Botánica de México, pp:23-26.

Huerta, L.M. 1960b. Lista preliminar de las algas marinas del litoral del estado de Veracruz. Boletín de la Sociedad Botánica de México 25:39-45.

Huerta, L.M. & B.,M.A. Garza. 1965. Algas marinas del litoral del estado de Campeche. Ciencia, Méx. 24:193-200.

Huerta, L.M. & A. Garza B. 1980. Contribución al conocimiento de la flora marina de la zona sur del litoral de Quintana Roo, México. An. Esc. nac. Cienc. biol., Méx. 23:25-44.

Huerta-Muzquiz, L., A.C. Mendoza-González & L.E. Mateo-Cid. 1987. Avance sobre un estudio de las algas marinas de la península de Yucatán. Phytologia 62(1):23-53.

Humphries, C.J. & L.R. Parenti. 1999. Cladistic Biogeography. Interpreting Patterns of Plant and Animal Distribution. Second Edition. Oxford University Press. Oxford. 187 pp.

Humm, H.J. & H.H. Hildebrand. 1962. Marine algae from the Gulf coast of Texas and Mexico. Bulletin of Marine Sciences 8:227-268.

Joly, A.B. 1965. Flora marinha do litoral norte de Estado de São Paulo e regiões circunvizinhas. Bol. Fac. Fil. Cienc. e Letras da U.S.P. Botânica 21: 1-393.

Joly, A.B. 1967. Gêneros de Algas Marinhas da Costa Atlantica Latino-Americana. Editora da Universidade de São Paulo. São Paulo. 461 pp.

Jordan, D.,E. 1993. El ecosistema arrecifal coralino del Atlántico mexicano. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat., Vol. Esp. (XLIV):157-175.

Jordan, D.,E., M. Angot & R. De La Torre. 1978. Prospección biológica de la Laguna Nichupté, Cancún, Q.R., México: Nota Científica. An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México 5(1):179-188.

Kapraun, D.F. 1977. Asexual propagules in the life history of *Polysiphonia ferulacea* (Rhodophyta, Ceramiales). Phycologia 16: 417-426.

Kapraun, D.F. 1978. A cytological study of varietal forms in *Polysiphonia haveyi* and *P. ferulacea* (Rhodophyta, Ceramiales). Phycologia 17:152-158.

Kapraun, D.F., T.K. Hindson & A.J. Lemus. 1991. Karyology cytophotometric estimation of inter-and intraspecific nuclear DNA variation in four species of *Porphyra* (Rhodophyta). Phycologia 30: 458-466.

Kapraun, D.F., J.A. Dutcher & D.W. Freshwater. 1993. Quantification and characterization of nuclear genomes in commercial red seaweeds: Gracilariales

and Gelidiales. *Hydrobiologia* 260/261: 679-688.

Kapraun, D.F., J. Lopez-Bautista, G. Trono & K.T. Bird. 1996. Quantification and characterization of nuclear genomes in commercial red seaweeds (Gracilariales) from the Philippines. *Journal of Applied Phycology* 8: 125-130.

Kim, C.S. 1964. Marine algae of Alacrán reef, southern Gulf of Mexico. Ph.D. Thesis. Duke University. Durham. 213 pp.

Kitching, I.J., P.L. Forey, C.J. Humphries, & D.M. Williams. 1998. *Cladistics. The Theory and Practice of Parsimony Analysis*. Second Edition. Oxford University Press. Oxford. 228 pp.

Kohlmann, C., B. 1994. Algunos aspectos de la taxonomía numérica y sus usos en México. In: J. Llorente-Bousquets e I. Luna-Vega (Compiladores) "Taxonomía Biológica". Pp. 95-116. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica. México, D.F. 626 pp.

Kraft, G.T. 1977. Studies of marine algae in the lesser-known families of the Gigartinales (Rhodophyta). II. The Dicranemaceae. *Austr. J. Bot.* 25:219-267.

Kylin, H. 1932. Die Florideenordnung Gigartinales. *Lunds Univ. Arsskr., N.F. Avd. 2,* 28(8):1-88.

Kylin, H. 1956. *Die Gattungen der Rhodophyceen*. C.W.K. Gleerup, Lund. 673 pp.

Leadlay, E. & S. Jury (Eds.). 2006. *Taxonomy and Plant Conservation. The Cornerstone of the Conservation and the Sustainable Use of Plants*. Cambridge University Press. Cambridge. 343 pp.

Liao, L.M. & M.H. Hommersand. 2003. A morphological study and taxonomic reassessment of the generitype species in the Gracilariaceae. *Journal of Phycology*

39: 1207-1232.

Llorente, J., N. Papavero & M.G. Simoes. 1996. La distribución de los seres vivos y la historia de la tierra. Fondo de Cultura Económica, La Ciencia desde México 148. México, D.F. 121 pp.

Lomolino, M.V., D.F. Sax, & J.H. Brown (Eds.). 2004. Foundations of Biogeography: Classic Papers with Commentaries. University of Chicago Press. Chicago. 1291 pp.

MacLeod, N. (Ed.). 2008. Automated Taxon Identification in Systematics. Theory, Approaches and Applications. CRC Press. Boca Raton. 339 pp.

Martínez, L.S. & O. Guajardo. 1991. Lista sistemática de las algas marinas del Puerto El Mezquital, Matamoros, Tamaulipas, México. Biotam 3:16-26.

Martínez-Lozano, S. & J.M. López-Bautista. 1991. Algas marinas bénticas de Soto La Marina, Tamaulipas, México. Publicaciones Biológicas - F.C.B./U.A.N.L., México 5:13-22.

Martínez-Lozano, S. & L. Villareal-Rivera. 1991. Algas marinas de San Fernando, Tamaulipas, México. Publicaciones Biológicas - F.C.B./ U.A.N.L., México 5:9-12.

Martínez-Lozano, S., J.M. López-B. & S. Vázquez-Martínez. 1992. Flora ficológica marina de Altamira, Tamaulipas. Publicaciones Biológicas -F.C.B./U.A.N.L., México 6:30-37.

Mateo-Cid, L.E. & A.C. Mendoza-González. 1991. Algas marinas bénticas de la Isla Cozumel, Quintana Roo, México. Acta Botánica Mexicana 16:57-87.

Maxted, N. 1992. Towards defining a taxonomic revision methodology. Taxon 41:653-660.

Mayr, E. & P.D. Ashlock. 1991. Principles of Systematic Zoology. Second Edition. McGraw-Hill. Singapore. 475 pp.

McCune, B. & M.J. Mefford. 1995. PC-ORD. Multivariate Analisis of Ecological Data Versión 2.05. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.

McLachlan, J. 1979. *Gracilaria tikvahiae* sp. nov. (Rhodophyta, Gigartinales, Gracilariaceae), from the northwestern Atlantic. Phycologia 18:19-23.

McLachlan, J., J.P. van der Meer & N.L. Bird. 1977. Chromosome numbers of *Gracilaria foliifera* and *Gracilaria* sp. (Rhodophyta) and attempted hybridizations. J. Mar. Biol. Assoc., U.K., 57: 1137-1141.

McNeill, J., F.R. Barrie, H.M. Burdet, V. Demoulin, D.L. Hawksworth, K. Marhold, D.H. Nicholson, J. Prado, P.C. Silva, J.E. Skog, J.H. Wiersema & N.J. Turland (Eds.). 2006. International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code). A.R.G. Gantner Verlag KG. Liechtenstein. 568 pp.

Mendoza-González, A.C. & L.E. Mateo-Cid. 1985. Contribución al conocimiento de la flora marina bentónica de las Islas Sacrificios y Santiaguillo, Veracruz, México. Phytologia 59:9-16.

Mendoza-González, A.C. & L.E. Mateo-Cid. 1992. Algas marinas bentónicas de Isla Mujeres, Quintana Roo, México. Acta Botánicas Mexicana 19:37-61.

Meng Chiang, Y. 1985. *Gracilaria* from Taiwan: list and distribution of the species. Tax. Econ. Seaweeds 1: 81-83.

Merino, I.,M. 1986. Aspectos de la circulación costera superficial del Caribe mexicano con base en observaciones utilizando tarjetas de deriva. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México 13:31-46.

Minghou, J., M. Lahaye & W. Yaphe. 1985. Structure of agar from *Gracilaria* spp. (Rhodophyta) collected in the People's Republic of China. *Botanica Marina* 28(12): 521-528.

Montagne, J.F.C. 1842. Troisième centurie de plantes cellulaires exotiques nouvelles. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, II. 18: 241-282.

Montagne 1843. Quatrième centurie de plantes cellulaires exotiques nouvelles. *Décades VII. Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, ser. 2, 20: 294-306.

Morrone, J.J. 2009. *Evolutionary Biogeography. An Integrative Approach with Case Studies*. Columbia University Press. New York. 301 pp.

Nägeli, C.W. 1847. Die neuern Algensysteme. *Neue Denksch. allg. schweitz. ges. Naturwiss* 9(2):1-227.

Norris, J.N. 1975. *The Marine Algae of Northern Gulf of California*. Ph.D. Tesis. USA. 575 pp.

Norris, J.N. 1985. Studies on *Gracilaria* Grev. (Gracilariaceae, Rhodophyta) from the Gulf of California, México. *Tax. Econ. Seaweeds* 1:123-135.

Norris, J.N. & Fredericq, S. 1990. Studies on cylindrical species of western Atlantic *Gracilaria* (Gracilariales, Rhodophyta): *G. cylindrica* Børgesen and *G. blodgettii* Harvey. *Journal of Phycology* 26(suppl.): 20 [Abstract].

Oates, B.R. & K.M. Cole. 1994. Comparative studies on hair cells of two agarophyte red algae, *Gelidium vagum* (Gelidiales, Rhodophyta) and *Gracilaria pacifica* (Gracilariales, Rhodophyta). *Phycologia* 33: 420-433.

Ohmi, H. 1958. The species of *Gracilaria* and *Gracilariopsis* from Japan and adjacent waters. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 6(1):1-66.

Oliveira, E.C. 1984. Taxonomic criteria in the genus *Gracilaria* Grev. (Rhodophyta): An experience with the western Atlantic species. *Hydrobiologia* 116/117:55-58.

Oliveira, E.C. & E.M. Plastino. 1984. The life history of some species of *Gracilaria* (Rhodophyta) from Brazil. *Jap. J. Phycol. (Sôrui)* 32: 203-208.

Oliveira, E.C. de, C.J. Bird & J. McLachlan. 1983. The genus *Gracilaria* (Rhodophyta, Gigartinales) in the western Atlantic. *Gracilaria dominguensis*, *G. cervicornis*, and *G. ferox*. *Canadian Journal of Botany* 61: 2999-3008.

Orozco-Vega, H. & K.M. Dreckmann. 1995. Macroalgas estuarinas del litoral mexicano del Golfo de México. *Cryptogamie, Algol.* 16:189-198.

Ortega, M.M. 1995. Observaciones del fitobentos de la Laguna de Términos, Campeche, México. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.* 66(1):1-36.

Ortiz Sotomayor, A. & L.R. Almodovar. 1982. El género *Gracilaria* (Gigartinales: Rhodophycophyta) en Puerto Rico y su posible potencial como agarofita a escala industrial. *Caribbean Journal of Science* 18(1-4):49-59.

Panchen, A.L. 1992. *Classification, Evolution, and the Nature of Biology*. Cambridge University Press. Cambridge. 403 pp.

Papavero, N., D. Martins Teixeira, J. Llorente Bousquets & A. Bueno. 2004. *Historia de la Biogeografía. I. El Periodo Preevolutivo*. Fondo de Cultura Económica. México, D.F. 271 pp.

Papenfuss, G.F. 1966. Notes on algal nomenclature. V. Various Chlorophyceae and Rhodophyceae. *Phykos* 5:95-105.

Pedroche, F.F. 1981. Los géneros *Codium* y *Halimeda* (Chlorophyta) en El Salvador,

C. A. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 233 pp.

Pigliucci, M. 2001. Phenotypic Plasticity. Beyond Nature and Nurture. The John Hopkins University Press. Baltimore. 328 pp.

Plastino, M.E. 1985. As espécies de *Gracilaria* (Rhodophyta, Gigartinales) da praia Dura, Ubatuba, SP - Aspectos biológicos e fenologia. Tesis de Maestría, Instituto de Biociencias, Universidad de São Paulo. São Paulo. 124 pp.

Plastino, M.E. 1991. Cultivo *in vitro*. Estudos reproductivos e biosistemática de algas gracilarióides (Rhodophyta, Gracilariales) de talo cilíndrico. Tesis de Doctorado, Instituto de Biociencias, Universidad de São Paulo. São Paulo. 170 pp.

Plastino, M.E. & E.C. de Oliveira. 1989. Crossing experiments as an aid to the taxonomic recognition of the agarophyte *Gracilaria*. In: E.C. de Oliveira y N. Kautsky (Eds.). Cultivation of seaweeds in Latin America (Workshop). Univ. S. Paulo/Int. Foundation for Science. S. Sebastião. Pp: 127-133.

Plastino, M.E. y E.C. Oliveira. 1996. Approaches to the identification of terete Brazilian Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta). *Hydrobiologia* 326/327: 145-148.

Plastino, E.M. & E.C. Oliveira. 2002. *Gracilaria birdiae* (Gracilariales, Rhodophyta), a new species from the tropical South American Atlantic with terete frond and deep spermatangial conceptacles. *Phycologia* 41: 389-396.

Price, I.R. & G.T. Kraft. 1991. Reproductive development and classification of the red algal genus *Ceratodictyon* (Rhodymeniales, Rhodophyta). *Phycologia* 30(1): 106-116.

Pueschel, C.M. 1990. Cell structure. Chapter 2 (Pp: 7-41). In: Kathleen M. Cole & Robert G. Sheath (Eds.) *Biology of the Red Algae*. Cambridge University Press.

Cambridge. 517 p.

Quintana, J., A. Ramos, G. Miranda & G. De Lara-Isassi. 1987. Contribución al conocimiento de la flora ficológica de Playa Paraíso, Ver., México. Memorias del VII Simposio Latinoamericano sobre Oceanografía Biológica, nov. 1981, Acapulco, Guerrero, México. Pp. 387-405.

Ragan, M.A. 1998. On the delineation and higher-level classification of algae. *European Journal of Phycology* 33: 1-15.

Ragan, M.A. & R.R. Gutell. 1995. Are red algae plants? *Botanical Journal of the Linnean Society* 118: 81-105.

Ramírez, R.,M.L.A. 1975. Contribución al conocimiento de las algas marinas del litoral rocoso de Villa Rica, Ver. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana, Facultad de Ciencias Escuela de Biología. Xalapa. 65 pp.

Ramírez López, A.A. 1996. Estudio preliminar de las algas rojas (Rhodophyta) del litoral del estado de Tabasco, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Iztacala. Tlalneplanta, Edo. de México. 61 pp.

Reading, R.P. & C.W. Schneider. 1986. On the male conceptacles of two terete species of *Gracilaria* (Rhodophyta, Gigartinales) from North Carolina. *Journal of Phycology* 122:395-398.

Reiswig, H.M. 1973. Populations dynamics of three Jamaican Demospongiae. *Bull. Mar. Sci.* 23(2):191-226.

Ridley, M. 1986. Evolution and Clasification. The Reformation of Cladism. Longman Group. New York. 201 pp.

Salemi, M. & A-M. Vandamme (Eds.). 2003. The Phylogenetic Handbook. A Practical

Approach to DNA and Protein Phylogeny. Cambridge University Press. Cambridge. 406 pp.

Sánchez Alfaro, F. 1977. Algas marinas de aguas profundas de Yucatán. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F. 56 p. + 16 Figs.

Sánchez, R.,M.E. 1980. Ficoflora del sustrato rocoso de las costas del Golfo de México, México. Bolm. Inst. oceanogr., S. Paulo 29:347-350.

Santelices, B. 2002. Recent advances in fertilization ecology of macroalgae. Journal of Phycology 38: 4-10.

Santelices, B. & D. Varela. 1993. Intra-clonal variation in the red seaweed *Gracilaria chilensis*. Marine Biology 116: 543-552.

Santelices, B., J.A. Correa, I. Meneses, D. Aedo & D. Varela. 1996. Sporeling coalescence and intraclonal variation in *Gracilaria chilensis* (Gracilariales, Rhodophyta). Journal of Phycology 32: 313-322.

Schlichting, C.D. & M. Pigliucci. 1998. Phenotypic Evolution. A reaction Norm Perspective. Sinauer. Sunderland. 387 pp.

Schmitz, F. 1895. Marine Florideen von Deutsch-Ostafrika. Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 21: 137-177.

Schneider, C.W. & R.B. Searles. 1991. Seaweeds of the Southeastern United States. Cape Hatteras to Cape Canaveral. Duke University Press. Durham y London. 553 pp.

Schuh, R.T. 2000. Biological Systematics. Principles and Applications. Cornell University Press. Ithaca. 239 pp.

Sentíes, G., A. 2000. El género *Laurencia* Lamouroux (Ceramiales, Rhodophyta) en el Caribe mexicano: Estudios morfo-anatómicos y poblacionales. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 128 pp.

Serviere-Zaragoza, E., L. Collado-Vides & J. González-González. 1992. Caracterización ficológica de la laguna de Bojórquez, Quintana Roo, México. *Caribbean Journal of Science* 28(3-4):126-133.

Setchell, W.A. & N.L. Gardner. 1924. New marine algae from the Gulf of California. *Proceedings California Academy Sciences* 12(29):695-949.

Silva, P.C. 1996. Gracilariaceae. Appendix II. pp. 916-918. In: Paul C. Silva, Philip W. Basson & Richard L. Moe, "Catalogue of the Benthic Marine Algae of the Indian Ocean". *University of California Publications in Botany* 79:1-1259.

Smith, A.H. 1989. Commercial cultivation of *Gracilaria* spp. used for food in the West Indies. In: E.C. de Oliveira y N. Kautsky (Eds.) *Cultivation of Seaweeds in Latin America*. pp:75-78. Workshop - Univ. S. Paulo/Int. Foundation for Science. S. Sebastiao.

Sneath, P.H.A. & R.R. Sokal. 1973. *Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification*. W.H. Freeman and Co. San Francisco. 573 pp.

Soto, R. & D.L. Ballantine. 1986. La flora bentónica marina del Caribe de Costa Rica (Notas preliminares). *Brenesia* 25-26:123-162.

South, G.R. & A. Whittick. 1987. *Introduction to Phycology*. Blackwell Scientific Pub. Bath. 341 p.

Stace, C.A. 1989. *Plant Taxonomy and Biosystematics*, 2nd ed. Edward Arnold. London. 374 pp.

Stace, C.A. 2000. Cytology and cytogenetics as a fundamental taxonomic resource for the 20th and 21th centuries. *Taxon* 49(3):451-477.

Steentoft, M., L.M. Irvine & W.F. Farnham. 1995. Two terete species of *Gracilaria* and *Gracilariopsis* (Gracilariales, Rhodophyta) in Britain. *Phycologia* 34: 113-127.

Stoloff, L. y P.C. Silva. 1957. An attempt to determine possible taxonomic significance of the properties of water extractable polysaccharides in red algae. *Economic Botany* 11: 327-330.

Stuessy, T.F. 1990. Plant taxonomy: the systematic evaluation of comparative data. Columbia University Press. New York y Oxford. 514 pp.

Taylor, W.R. 1940-1942. Marine algae of the Smithsonian-Hartford expedition to the West Indies, 1937. *Contributions from the United States National Herbarium* 28(3):558.

Taylor, W.R. 1960. Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas. University of Michigan Press, Ann Arbor. 870 pp.

Taylor, W.R. 1962. Marine algae from the tropical Atlantic Ocean: V. Algae from the Lesser Antilles. *Contributions from the United States National Herbarium* 36(2):54.

Taylor, W.R. y C.H. Arndt. 1929. The marine algae of the southwestern peninsula of Hispaniola. *American Journal of Botany* 16:651-662.

Tomlinson, P.B. 1986. *The Botany of Mangroves*. Cambridge University Press. Cambridge. 419 p.

Tseng, C.K. & B.-M. Xia. 1999. On the *Gracilaria* in the Western Pacific and the Southeastern Asia Region. *Botanica Marina* 42: 209-217.

Valenzuela, D.,H. 1987. Contribución al conocimiento de la vegetación marina del litoral rocoso de Playa Escondida, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Instituto Politécnico Nacional, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Distrito Federal. 112 pp.

Van Den Hoek, C., D.G. Mann & H.M. Jahns. 1995. Algae. An Introduction to Phycology. Cambridge University Press. Cambridge. 627 p.

Vroman, M. 1968. Studies of the flora of Curaçao and other Caribbean Islands. Volume II. The marine algal vegetation of St. Martin, St. Eustatius and Saba (Netherlands Antilles). Uitgaven "Natuurwetenschappelijke Studienkring voor Suriname en de Nederlandse Antillen", Utrecht. 52:1-120 + 21 text-figures y 10 plates.

Wagner, G.P. (Ed.). 2001. The Character Concept in Evolutionary Biology. Academic Press. San Diego. 624 pp.

Weber-van Bosse, A. 1928. Liste des algues du Siboga. IV. Rhodophyceae. Troisième partie. Gigartinales et Rhodymeniales et tableau de la distribution des Chlorophycées, Phaeophycées et Rhodophycées de l'Archipel Malaisien. Siboga-Expeditie Monographie 59d. Leiden. Pp. 393-533, figs. 143-213, pls. XI-XVI.

Wiley, E.O. 1981. Phylogenetics, The Theory and Practice of Philogenetic Systematics. John Wiley & Sons, Inc. New York. 439 pp.

Winston, J.E. 1999. Describing Species. Practical Taxonomic Procedures for Biologists. Columbia University Press. New York. 518 pp.

Withell, A.F, A.J.K. Millar & G.T. Kraft. 1994. Taxonomic studies of the genus *Gracilaria* (Gracilariales, Rhodophyta) from Australia. Australian Systematics Botany 7: 281-352.

Womersley, H.B.S. 1996. The Marine Benthic Flora of Southern Australia. Rhodophyta

-Part IIIB, Gracilariales, Rhodymeniales, Corallinales and Bonnemaisoniales. Flora of Australia Supplementary Series Number 5, Australian Biological Resources Study. Canberra. 392 pp.

Wynne, J.M. 1989. The re-instatement of *Hydropuntia* Montagne (Gracilariaceae, Rhodophyta). *Taxon* 38:476-479.

Wynne, J.M. 1986. A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic: first revision. *Nova Hedwigia* 116:1-155.

Xia Bangmei. 1985. *Gracilaria* from China: key, list and distribution of the species. *Tax. Econ. Seaweeds* 1: 71-76.

Yamamoto, H. 1975. The relationship between *Gracilariopsis* and *Gracilaria* from Japan. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 26(3):217-222.

Yamamoto, H. 1978. Systematic and anatomical study of the genus *Gracilaria* in Japan. *Men. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 25(2):97-152.

Yamamoto, H. 1985. *Gracilaria* from Japan: vegetative and reproductive keys and list of the species. *Tax. Econ. Seaweeds* 1: 77-80.

Yamamoto, H. 1986. *Congracilaria babae* gen. et sp. nov. (Gracilariaceae), an adelphoparasite growing on *Gracilaria salicornia* of Japan. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 37(4):281-290.

Zamora-Tovar, C. 1990. Algas de importancia económica en Tamaulipas. I. Caracterización y propiedades del ficocoloide obtenido de tres Rhodophyta. *Biotam* 2:33-44.

Zanardini, G. 1878. *Phyceae papuanae novae vel minus cognitae a cl. O. Beccari in itinere ad Novam Guineam annis 1872-75 collectae.* *Nuovo Giornale Botanico Italiano* 10: 34-40.

Zhang, C.F. & B. Xia. 1963. *Polycavernosa*, a new genus of the Gracilariaceae. *Stud. Mar. Sinica* 3:119-126.

Zhang Junfu (C.F. Chang) & Xia Bangmei. 1984. Some problems in the taxonomy of Chinese species of *Gracilaria* (Rhodophyta). *Hydrobiologia* 116/117:59-62.

Zhang Junfu (C.F. Chang) & Xia Bangmei. 1988. On two new *Gracilaria* (Gigartinales, Rhodophyta) from south China. *Tax. Econ. Seaweeds* 2:131-136.

14. Anexo 1. Artículo derivado de la tesis



Revista Mexicana de Biodiversidad 80: xx- xx, 2009

***Gracilaria* Subgenus *Textoriella* (Gracilariaceae, Rhodophyta) in the Gulf of Mexico and the Mexican Caribbean**

***Gracilaria* subgénero *Textoriella* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en el golfo de México y Caribe mexicano**

Kurt M. Dreckmann* and Abel Sentfes

Departamento de Hidrobiología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana - Iztapalapa. México 09340, D.F. Apdo. Postal 55-535. E-mail: tuna@xanum.uam.mx & asg@xanum.uam.mx

*Correspondent: tuna@xanum.uam.mx

Abstract

Four species of *Gracilaria* (Gracilariaceae, Rhodophyta) with *textorii*-type spermatangial conceptacles (subgenus *Textoriella* Yamamoto) are recorded for the Gulf of Mexico and Mexican Caribbean: *Gracilaria blodgettii*, *G. cervicornis*, *G. mammillaris*, and *G. tikvahiae*. General distribution of the subgenus for tropical-subtropical Central America, both Pacific and Atlantic, displays a disjunct pattern explainable on the geologic vicariant events that interrupted the connection between Pacific and Atlantic at the Isthmus of Panama (closed 3.1-2.8 million years ago), and Tehuantepec (southern Mexico, closed 4-3.5 million years ago). *G. cuneata*/*G. crispate*, and *G. mammillaris*(*G. hayi*)/*G. veleroae* are two pairs of sibling species, or sister taxa, that diverged as a result of the final emergence of the Isthmus, and of the same age as the Central American Isthmus itself.

Key words: *Gracilaria*, *Textoriella*, floristics biogeography.

Resumen

Cuatro especies de *Gracilaria* (Gracilariaceae, Rhodophyta) con conceptáculos espermangiales tipo *textorii*- (subgénero *Textoriella* Yamamoto) se reportan para el golfo de México y Caribe mexicano: *Gracilaria blodgettii*, *G. cervicornis*, *G. mammillaris* y *G. tikvahiae*. 1. La distribución general del subgénero para Atlántico y Pacífico de Centroamérica despliega un patrón disyunto explicable por los eventos geológicos vicariantes que interrumpieron la conexión entre Pacífico y Atlántico en los istmos de Panamá (cerrado hace aprox. 3.1-2.8 millones de años) y Tehuantepec (sur de México, cerrado hace aproximadamente 4-3.5 millones de años). *Gracilaria cuneata*/*G. crispata* y *G. mammillaris* (= *G. hayi*)/*G. veleroae* corresponden a dos pares de especies hermanas que divergieron como resultado de la emersión del istmo, y con aproximadamente la misma edad del istmo centroamericano.

Palabras clave: *Gracilaria*, *Textoriella*, florística, biogeografía.

Introduction

Genus *Gracilaria* Greville *sensu lato* (incl. *Gracilariopsis* E.Y. Dawson, and *Hydropuntia* Montagne, Gracilariaceae, Rhodophyta) is distinct, among other gracilarioid algae, in the structure and organization of male cells or spermatia. There are four recognized general arrangements (Homi 1958; Yamamoto 1975, 1978; Liao and Hommersand, 2003): in superficial or epicortical sori; in cortical concave depressions, in deep cortical oval depressions,

single or confluent, and in subcortical multi-cavernous conceptacles. Based on the differential distribution of this anatomical pattern within genus *Gracilaria*, Yamamoto (1975) proposed the taxonomic establishment of three subgenera: *Gracilariella* Yamamoto (superficial spermatangia, distributed all over the algal surface, type is *Gracilaria chorda* Holmes); *Textoriella* Yamamoto (spermatangial conceptacles in shallow depressions, each primordium of spermatangial mother cell giving place to a branched system that covers the floor of conceptacle when mature, each spermatangial mother cell producing spermatia, type is *Gracilaria textorii* (Suringar) De Toni);

Recibido: 10 octubre 2007; aceptado: 21 abril 2009

and *Gracilaria* (spermatangia in deep oval conceptacles, each primordium of spermatangial mother cell giving rise to a branched system that covers the inner surface of the whole conceptacle when mature; each spermatangial mother cell producing spermatia, type is *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss). Recently, Tseng and Xia (1999) proposed a fourth subgenus, *Hydropuntia*, based on the occurrence of spermatangia in multi-cavernous conceptacles, type is *Gracilaria edulis* (S.G. Gmelin) P.C. Silva.

The only available monograph useful to identify members of the family Gracilariaceae in the Mexican shores of the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea is the text of Taylor (1960). Because the family has experienced a great deal of taxonomic changes during the last 45 years, a monographic project that incorporates those changes is needed. As a part of that project, we present here our results on the subgenus *Textoriella*.

Materials and methods

Algal material was collected along the Mexican shores of the Gulf of Mexico (Tamaulipas, Veracruz, Tabasco, Campeche), and Mexican Caribbean (Yucatán and Quintana Roo) during the last 10 years, preserved in 3-4% formalin/seawater solution, and housed as herbarium specimens at UAMIZ. We also studied herbarium material from AHFH, CIQRO, ENCB, FCME, MEXU, UAT, UC, UNL, and US. Small segments were cut off into cross or longitudinal sections with a razor blade, stained with aniline blue, and mounted on 100% Glycerine for anatomical observations. When specimens came from dry material, segments were rehydrated on a 1-2% children-shampoo/freshwater solution, and warmed for 1-2 min in a microwave oven before sectioning. Schematic drawings of the four gracilariacean spermatangial general types, above-mentioned, were drawn with iron style and china ink on bright-white 90 g paper from a Leica™ DMLB compound microscope, and are presented below as figures 1-5. Maps were also drawn with iron style and china ink on bright-white 90 g paper, and composed with Adobe™ Photoshop™ CS2. Photographs were done with a Nikon™ D60 digital camera equipped with a standard Nikon™ 35-55 mm Zoom lens.

Descriptions

Gracilaria blodgettii Harvey, 1853: 111 (Type loc.: Key West, Florida, USA).

Synonym: *Gracilaria cylindrica* Børgesen, 1920: 375-

377, figs. 364 and 365 (Sintype locs.: Virgin Islands; north of America Hill, St. John, and between St. John and St. Thomas).

Thallus erect, up to 14 cm high, texture soft, substance rubbery, dark red to pinkish *in situ*, pale brown once fixed. Adherence to herbarium sheets good. Holdfast a disc, small. Branching irregular, in more than one plane, second or alternate in some parts. Axis and branches terete, (1.2)1.6-1.7(1.9) mm diameter, constant in width, branches strongly constricted at the bases, frequently



Figure 6. Habit of *Gracilaria blodgettii* Harvey.



Figure 7. Mexican Atlantic distribution of *Gracilaria blodgettii* Harvey.

arched. Segments between forks variable in length. Apex rounded. Stipe large. Transition between medulla and cortex abrupt. Medulla with 7-10 cells, subspherical to polygonal (240)340-600(740) μm diameter. Cortex formed by (1-3)8-12(15) cellular layers. Cortical cells (6)10-15(20) μm large, 7-10(20) μm diameter, anticlinal. Spermatangia 30-45 μm high, 30-50(50) μm wide. Cystocarps hemispherical, apiculate and sessile, 550-880 μm high, 750-1000(1200) μm diameter. Carpospores in clusters. Gonimoblast columnar. Tetrasporangia ovate, 28-50 μm large, 26-35 μm diameter, distributed all over the thallus except on main axis, apical region and stipe, rounded by 2-4 cortical cells, pyriform, and longer than ordinary.

Selected specimens:

Tamaulipas: ENCB 4977, Escolleras de Altamira, Ma. E. Sánchez R., 28.09.1983.

Veracruz: ENCB 10461, Sobre Malecón, calle Colón, C. Mendoza et al., 17.06.1993.

Campeche: ENCB 2955, Playas cercanas a Ciudad del Carmen, Rzedowski #30048, 23.12.1972; ENCB 2969, 69 km al N.E. de Isla Aguada, sobre la carretera a Champotón, Rzedowski #30098, 23.12.1972; MEXU 1340, La Laguna de Términos, en la desembocadura de Ciudad del Carmen, M.M. Ortega #1027, 00.05.1964.

Quintana Roo: ENCB 6680, Isla Mujeres, C. Mendoza, 01.03.1985; ENCB 8793, Puerto Morelos, C. Mendoza, 13.06.1987; ENCB 6614 Playa Lancheros, Isla Mujeres, L.E. Mateo, 10.10.1983.

Note: Synonym proposed by Norris and Fredericq (1990), and Fredericq and Norris (1992).

Gracilaria cervicornis (Turner) J. Agardh, 1852 [1851-1863]: 604.

= *Fucus cervicornis* Turner, 1808-1809: 131-132, pl. 121 (Type loc.: West Indies).

Synonym: *Gracilaria ferox*. J. Agardh, 1852 [1851-1863]: 592 (Lectotype loc.: Martinique, West Indies *vide* Oliveira et al., 1983:3003).

Thallus erect, up to 10-25 cm high, texture smooth, substance tough, brown red to yellowish green. Axes and branches complanate, 1-5 mm width. Branching dichotomous, two planes, bases continuous (with no constrictions). Adherence to herbarium sheets regular to good. Margins with horn-like (*cervicornis*) branchlets. Segments between forks variable in length. Stipe very short or inconspicuous. Holdfast not distinct, disc-like. Apex, as margins, with horn-like processes or branchlets. Subcortex formed by two cellular layers, each 20-30 μm

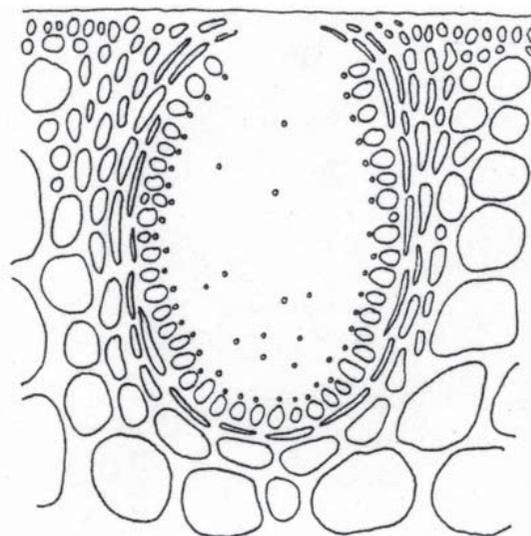


Figure 3. Schematic drawing of single deep cortical oval spermatangial depressions (characteristic of the “Verrucosa complex” of *Gracilaria* Greville; best morphological representative is *Gracilaria gracilis* (Stackhouse) Steentoft, Irvine et Farnham).



Figure 4. Schematic drawing of confluent deep cortical oval spermatangial depressions (characteristic of the “Verrucosa complex” of *Gracilaria* Greville; best morphological representatives are *Gracilaria damaecornis* J. Agardh, and *Hydropuntia -Gracilaria?- caudata* (J. Agardh) Gurgel et Fredericq).

diameter, slightly pigmented. Transition is, however, abrupt. Cortex composed by 1-7 cellular layers, superficial or external ones 6-10 μm diameter, very pigmented, anticlinal. Medullar cells hemispherical, 170-300 μm diameter, thick cell-walls with no pigmentation, less than 10 layers from one surface to the other (in cross section).

Spermatangia 40-60 μm width, 35-40 μm depth. Cystocarps hemispherical, 0.5-1.1 mm diameter, mostly on horn-like branchlets, base-constricted and apiculate. Carpospores in clusters. Gonimoblast columnar. Nutritive tubular cells in contact with external pericarp. Tetrasporangia ovate, 30-40 μm large, 22-25 μm diameter, spread in wide groups (but not sori) below external cortical cells, specially on flattened branches at medium-superior thirds.

Selected specimens:

Tamaulipas: ENCB 4785, Escolleras del río Pánuco, Ciudad Madero, Leg.: H. Alfaro García, 17.10.1982, Det.: J.M. López Bautista, Hab.: Sobre rocas a 2 m de profundidad.

Veracruz: UAMIZ 487, Morro de La Mancha, K.M. Dreckmann, 02.12.1990; UAMIZ 752, Barra de Cazones, Laguna de Tamiahua, N. Hernández Soto M-26, 06.06.1994; US 34264 (Barcode: 00551339), Bajo Tuxpan, J.F. Longoria #102, 17.07.1965.

Campeche: ENCB 4519, Lerma, L. Aguirre J., 28.12.73; MEXU 1123, Lagune de Terminos; dans l'embouchure de Paso Real, LTS 11, Rodolfo Cruz #1269, 00.09.65.

Yucatán: ENCB 8773, Yucaltepén, L. Huerta, 02.06.1987.

Quintana Roo: ENCB 6649, Playa Maya, Cozumel, C. Mendoza, 27.02.1985.

Note: Synonymy proposed by Oliveira *et al.* (1983).

Gracilaria mammillaris (Montagne) M. Howe, 1918: 515

= *Rhodymenia mammillaris* Montagne, 1842: 252 (Type loc.: Martinique).

Thallus erect, (3)5-10(14) cm high, dark red, texture smooth, substance tough. Adherence to herbarium sheets minimal. Branching dichotomous, in two planes. Branches flattened, up to 1 cm width, no base-constricted. Margins free of proliferations or branchlets. Segments between forks constant in length up from the stipe. Apex rounded. Stipe short and stout. Holdfast not distinct, disc-like. Subcortex absent, hence, transition abrupt. Cortex formed by 1-3 cellular layers, external ones are slightly rectangular, 5-18 μm diameter, strongly pigmented, anticlinal. Medullary cells spherical to ovate, 50-150 μm diameter with no apparent pigmentation, less than 10 cellular layers from one surface to the other (in cross section). Spermatangia 18-20 μm depth, 40-45 μm width. Cystocarps hemispherical, 1.0-1.3 mm diameter, constricted and slightly too evidently apiculate. Carpospores in clusters, spherical to slightly pyriform, up to 30 μm large. Gonimoblast columnar. Nutritive tubular cells in contact with external pericarp. Tetrasporangia spherical to slightly ovate, 25-35 μm

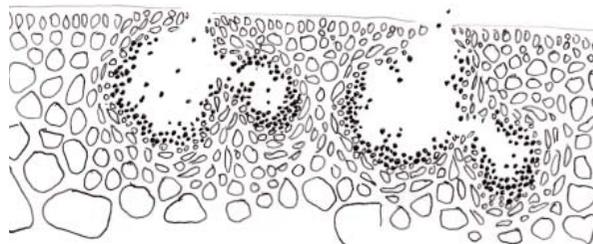


Figure 5. Schematic drawing of subcortical multi-cavernous spermatangial conceptacles (representative is genus *Hydropuntia* Montagne).

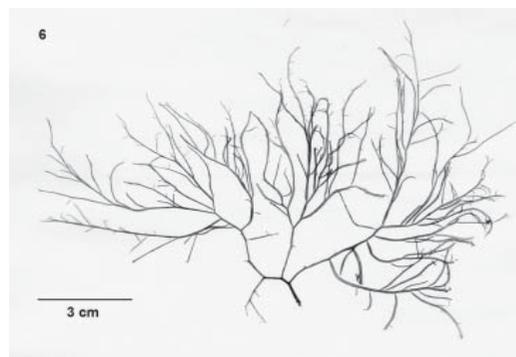


Figure 6. Schematic drawing of subcortical multi-cavernous spermatangial conceptacles (representative is genus *Hydropuntia* Montagne).

diameter, at external cortex, and rounded by enlarged cortical cells.

Selected specimens:

Tamaulipas: ENCB 4071, Escolleras de Ciudad Madero, G. Galdí, 31.03.1978.

Veracruz: ENCB 6644, Tuxpan, S. Pierdánt, 06.02.1986; UAMIZ 761, Mocambo-Boca del Río, N. Hernández Soto M2, 26.11.1994.

Campeche: ENCB 4204 Ciudad del Carmen, A. Vargas #RHG 1543, 24.05.1965; US 36604 (Barcode: 00557649), Ciudad Del Carmen, Isla Carmen, A. Vargas #Rhg-1544, 24.05.1965; MEXU 1122, Lagune de Terminos; dans la lagune en face a Ensenada, LTS 12, Rodolfo Cruz #1026a, 00.04.1964.

Quintana Roo: ENCB 6631, Muelle de Isla Mujeres, C. Mendoza, 13.09.1985; UAMIZ 762, Playa del Carmen, A.

Sentfies G., 01.03.1994; US 14417, Xel-Ha, Quintana Roo, D.L. Ballantine #D1b 1933, 12.04.1983.

Note: Schneider (1975), when comparing material of *Gracilaria mammillaris* from North Carolina (USA) with that of *G. veleroae*, collected by Dawson in the Gulf of California, housed in various herbaria, found no clear differences and proposed the heterotypic (or taxonomic) synonymy of *G. veleroae* with *G. mammillaris*. Norris (1985) suggested that, because Schneider never saw the type material belonging to no one of the two binomials, both taxa should remain as distinct. Recently, Gurgel *et al.* (2004: 178) described *Gracilaria hayi* and included in it *Gracilaria mammillaris sensu* Schneider (1975) and Schneider and Searles (1991) not *G. mammillaris*, thus reducing the problem to nonexistent.

Gracilaria tikvahiae McLachlan, 1979: 19, fig. 1 (Type loc.: Barrachois Harbour, Colchester County, Nova Scotia, Canada).

Holotype: Hoja #6919 in the Marine Algal Herbarium, National Research Council of Canada, Halifax (NRCC, 1, in MacLachlan [1979:21, fig. 1]).

Figures 7 and 8

Thallus erect, (7)9-15(30) cm high, texture smooth, substance loose, color highly variable, olive brown, reddish, dark purple or even, yellowish green. Adherence to herbarium sheets minimal. Branching dichotomous to irregular. Axes complanate, bases not constricted. Apex rounded to acute. Stipe large and slender. Cortical cells 8-9 µm diameter, in 1-2 layers, anticlinal. Medullary cells variable in size, around 100-120 µm diameter, more than 10 layers from one surface to the other (cross section). Spermatangia 18-20 µm depth 25-30(40) µm width. Cystocarps prominent, hemispherical, distributed all over the branches's surface, 500-520 µm diameter, slightly apiculate, constricted. Carpospores in clusters. Gonimoblast columnar. Nutritive tubular cells in contact with external pericarp. Tetrasporangia ovate, distributed over the branches, variable in size, 25-30 µm width, 25-40 µm large.

Selected specimens:

Tamaulipas: ENCB 5332, Punta Piedra, Municipio de San Fernando, J. Herrera, 20.09.1986.

Veracruz: US 42509, Lagoon De Alvarado, G.B. Saunders #556, 31.01.1952.

Campeche: MEXU 1056, Lagune de Terminos; dans la Lagune, en fase à Ensenada, LTS 12, Rodolfo Cruz #1026, 00.04.1964.

Yucatán: US 45386 (Barcode: 00556795), Rio San Miguel, Chicxulub, Puerto Progreso, M.A. Garza Hernandez#473, 12.03.67.

Quintana Roo: ENCB 6678, Playa San Juan, Isla Cozumel, C. Mendoza, 04.06.1985.

Remarks

Phylogenetic relationships of subgenus *Textoriella*

Using 36 SSU rDNA sequences of Gracilariaceae from tropical Atlantic and Pacific, Bellorin *et al.* (2002) found evidence which is relevant for subgenus *Textoriella*. For example, they found that the recognition of subgenera within *Gracilaria*, based on spermatangial arrangement, was not supported, and that most Pacific species with either “*textorii*” or “*verrucosa*” type spermatangia were deeply separated from Atlantic species (exception made for sister taxa, as we will see below). Those taxa are *G. chilensis* Bird, McLachlan *et Oliveira* (central Chile), *G. pacifica* I.A. Abbott (California, subgenus *Gracilaria* Yamamoto), and *Gracilaria* “sp. Mexico” (California). Later, *Gracilaria* “sp. Mexico” proved to be *G. vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss (Bellorin *et al.*, 2004). They also found that *G. isabellana* Gurgel, Fredericq *et J.N. Norris* (as *G. lacinulata* (Vahl) M. Howe. See Gurgel *et al.*, 2004, and Wynne, 2005) from the Caribbean (Cumaná, Venezuela) and northern Brazil (Bahia), *G. foliifera* (Forsskål) Børgesen var. *angustissima* (Harvey) W.R. Taylor from the Caribbean, and *G. tepocensis* (E.Y. Dawson) E.Y. Dawson from Santa Catarina, Brazil, are closely related to *G. tikvahiae* from Canada, thus forming what they called the “*tikvahiae*” lineage. In this lineage, the temperate and subtropical isolates *G. tikvahiae* and *G. tepocensis* were closely related. It is significant, by the way, that the molecular study of Bellorin *et al.* (2002), supported the early proposal that *G. foliifera* var. *angustissima* is a taxonomic synonym of *G. tikvahiae* (Wynne, 1998). For the southern Pacific, Bellorin *et al.* (2002) found that *G. chilensis* and *G. tenuistipitata* C.F. Chang *et B.M. Xia* grouped in a single clade, although with very low bootstrap support (65%-68%).

Instead of SSU, Gurgel and Fredericq (2004) used the chloroplast-encoded *rbc* gene from 67 specimens worldwide, and found that selected taxa from subgenus *Textoriella* (*G. textorii*, *G. cervicornis*, *G. curtissiae*, *G. tikvahiae*, *G. mammillaris*, and *G. chilensis*) appear as belonging to sister groups such as *verrucosa*-type-bearing species (which is expected), as well as with *Hydropuntia* taxa (which they treat as a different genus); for example, *G. tikvahiae* is in the same clade of *Gracilaria damaecornis*,

a multi-cavernous type bearing species that should belong to subgenus *Hydropuntia sensu* Tseng et Xia (1999). It is clear that not all of *textorii*-type bearing taxa share a common ancestor (this, however, does not contradict the fact that *G. cuneata*/*G. crispata*, and *G. mammillaris*/*G. veleroae* are two pairs of sister taxa in the Central American Isthmus. See below). According to Gurgel and Fredericq's Fig. 1 (2004: 141), some of them even do share a common ancestor with *Hydropuntia*.

While authors like Tseng and Xia (1999), based on anatomy, support a subgeneric scheme for genus *Gracilaria* (subgenera *Gracilariella*, *Textoriella*, *Gracilaria*, and *Hydropuntia*), other researchers figures (Gurgel and Fredericq, 2004; Gargiulo et al., 2006; Kim et al. 2008), based on molecular evidence, suggest the taxonomic independence of genus *Gracilariopsis*, *Gracilaria*, and *Hydropuntia* (but see Liao and Hommersand, 2003, for a morphological study that also support this view). Although well aware that the representation of the *textorii*-type in two distinct clusters of *Gracilaria sensu stricto* (Gugel and Fredericq, 2004) correspond to an apparent homoplasy, we will recognize at least subgenera *Textoriella* and *Gracilaria*, which are respectively close to the *Bursa-pastoris* and *Gracilis* morphological groups of Liao and Hommersand (2003), until more studies on *textorii* and *verrucosa* spermatangial arrangements are done, specially in the western Atlantic where, as Gurgel and Fredericq (2004) pointed out, the number of species is underestimated.

Distribution

General distribution of subgenus *Textoriella* for tropical-subtropical Central America, both Pacific and Atlantic (Lists 1 and 2), displays a regional pattern explainable on the geologic vicariant events that interrupted the connection between Pacific and Atlantic at the Isthmus of Panama (closed 3.1-2.8 million years ago. Coates and Obando, 1996), and the Isthmus of Tehuantepec (southern Mexico, closed 4-3.5 million years ago. See below). If we look at the notes for lists 1 and 2, we will see an apparent more general pattern that would reflect an early pantropical Tethyan distribution, from the early-middle Eocene (60-50 million years ago) to the closure of the Tethys sea, about the middle Miocene (15-12 million years ago. Tomlinson, 1986; Brown and Lomolino, 1998).

List 1. Subgenus *Textoriella* in the tropical-subtropical western Atlantic (Oliveira, 1984; Schneider and Searles, 1991; Ganesan, 1994; Gurgel et al., 2004; Wynne, 2005). *Gracilaria armata* (C. Agardh) J. Agardh¹
G. blodgettii Harvey²

G. cervicornis (Turner) J. Agardh³
G. cuneata J.E. Areschoug⁴
G. curtissiae J. Agardh⁴
G. galetensis Gurgel, Fredericq et J. Norris
G. hayi Gurgel, Fredericq et J. Norris
G. intermedia J. Agardh subsp. *ganesana* Gurgel, Fredericq et J. Norris
G. isabellana Gurgel, Fredericq et J.N. Norris
G. mammillaris (Montagne) M. Howe
G. smithsonensis Gurgel, Fredericq et J. Norris
G. tepocensis (E.Y. Dawson) E.Y. Dawson
G. tikvahiae McLachlan⁵

Notes: ¹Also recorded for the Mediterranean Sea (Gargiulo et al., 1992), and the Indian Ocean (Silva et al., 1996), ²Also recorded for Western Australia (Millar and Xia Bangmei, 1997), and the Indian Ocean (Silva et al., 1996). ³Also recorded for Canary Islands (Sosa et al., 1996), tropical West Africa (Lawson and John, 1982, as *G. ferox*), and the Indian Ocean (Silva et al., 1996). ⁴Not found in the subject area. ⁵Recorded as a commercial introduction for the Hawaiian Islands (Abbott, 1999).

List 2. Subgenus *Textoriella* in the tropical-subtropical eastern Pacific (Taylor, 1945; Dawson, 1949; Norris, 1985; Dreckmann, 2002).

Gracilaria cerrosiana W.R. Taylor
G. crispata Setchell et Gardner
G. pachydermatica Setchell et Gardner
G. parvispora I.A. Abbott¹
G. pinnata Setchell et Gardner²
G. ramisecunda E.Y. Dawson
G. subsecundata Setchell et Gardner³
G. tepocensis (E.Y. Dawson) E.Y. Dawson
Gracilaria textorii (Suringar) De Toni
G. turgida E.Y. Dawson
G. veleroae E.Y. Dawson⁴

Notes: ¹Hawaiian Islands (Abbott, 1999). ²Reported as endemic for Central, and ³Northern Gulf of California (Espinoza-Avalos, 1993). ⁴Also recorded for the Indian Ocean (Silva et al., 1996).

Taking into account the available distributional data, we found that there are two sibling pairs, or twin species (Collins, 1996), between tropical eastern Pacific, and its western Atlantic counterpart: (1) *G. cuneata*/*G. crispata*, and (2) *G. mammillaris* (or *G. hayi*)/*G. veleroae*. Because these two pairs are very similar morphologically (Dreckmann, 2002. Also see note for *G. mammillaris* in this work), and the ranges of both are restricted to areas adjacent to the Central American Isthmus (they are not cosmopolitan), we take them as sister taxa that diverged as a result of the final emergence of the Isthmus, and to be of

the same age as the Isthmus itself as the most parsimonious explanation for the pattern (Humphries and Parenti, 1999; Collins, 1996). Such patterns of morphologically similar sister taxa are common in most of the groups that have been studied in the area (Collins, 1996), including the sea stars, sea urchins, brachyuran crabs, gastropods, bivalves, chitons, and polychaetes among others mentioned by Collins (1996). But also see Craw et al., 1999, for a worldwide review on vicariance).

Acknowledgments

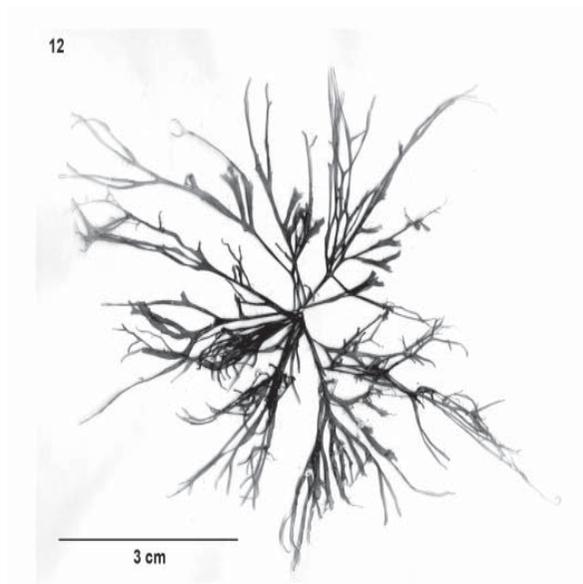
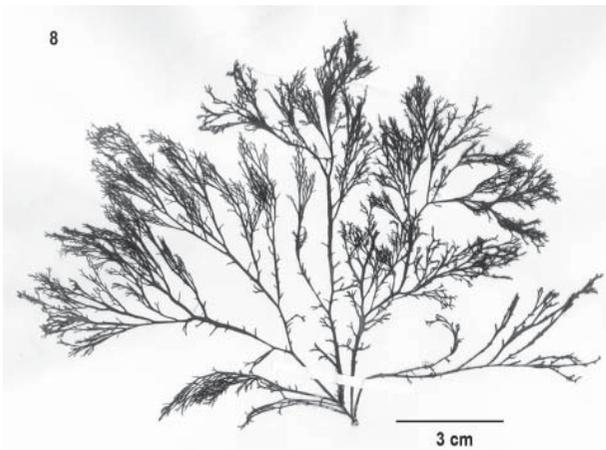
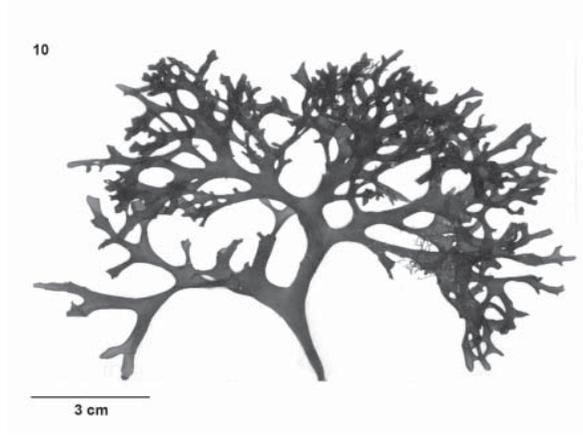
This paper is a partial result of the first author's research in the Biological Sciences Doctorate Program at Universidad Autónoma Metropolitana. We want to say thanks to Dr. Michael J. Wynne (University of Michigan), and two anonymous referees for their very valuable suggestions and the improvement of the English version. Sincere thanks are due to the program's Academic Committee for helpful assistance and patience all along. To Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa for financial support.

Literature cited

- Abbott, I.A. 1999. Marine Red Algae of the Hawaiian Islands. Bishop Museum Press. Honolulu. 477 p.
- Abbott, I.A., Zhang Junfu, and Xia Bangmei. 1991. *Gracilaria mixta*, sp. nov. and other Western Pacific species of the genus (Rhodophyta: Gracilariaceae). Pacific Science 45: 12-27.
- Agardh, J.G. 1876. Species, genera et ordines algarum. Descriptiones succinctae specierum, generum et ordinum. Vol. III. T.O. Weigel. Lipsiae. 724 p.
- Bellorin, A.M., M.C. Oliveira, and E.C. Oliveira. 2002. Phylogeny and systematics of the marine algal family Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta) based on small subunits rDNA and its sequences of Atlantic and Pacific species. Journal of Phycology 38: 551-563.
- Bellorin, A.M., M.C. Oliveira, and E.C. Oliveira. 2004. *Gracilaria vermiculophylla*: A western Pacific species of Gracilariaceae (Rhodophyta) first recorded from the eastern Pacific. Phycological Research 52: 69-79.
- Børgesen, F. 1920. The marine algae of the Danish West Indies. Part 3. Rhodophyceae (6) with addenda to the Chlorophyceae, Phaeophyceae and Rhodophyceae. Dansk Botanisk Arkiv 4: 14-35.
- Brown, J.H., and M.V. Lomolino. 1998. Biogeography. Second Edition. Sinauer. Sunderland. 691 p.
- Coates, A.G., and J.A. Obando. 1996. The geologic evolution of the Central American Isthmus. In Evolution and environments in tropical America, J.B.C. Jackson, A.F. Budd & A.G. Coates (eds.). The University of Chicago Press. Chicago. p. 21-56.
- Collins, T. 1996. Molecular comparison of transisthmian species pairs: rates and patterns of evolution. p. 303-334. In Evolution and environments in tropical America, J.B.C. Jackson, A.F. Budd, and A.G. Coates (eds). The University of Chicago Press. Chicago. 415 p.
- Chang, C.F., and B. Xia. 1963. *Polycavernosa*, a new genus of the Gracilariaceae. Studia Marina Sinica 3:119-126.
- Craw, R.C., J.R. Grehan, and M.J. Heads. 1999. Panbiogeography. Tracking the history of life. Oxford University Press. New York. 229 p.
- Dawson, E.Y. 1949. Studies of northeast Pacific Gracilariaceae. Allan Hancock Foundation Pubs. Occasional Paper Number 7. The University of Southern California Press. Los Angeles. 105 p.
- Dreckmann, K.M. 2002. El género *Gracilaria* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en el Pacífico centro-sur mexicano. p. 77-118. In Monografías Ficológicas Vol. 1, A. Sentíes G., and K. M. Dreckmann (eds.). Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa and Red Latinoamericana de Botánica. México, D.F. 192 p.
- Espinoza-Avalos, J. 1993. Macroalgas marinas del Golfo de California. p. 328-357. In Biodiversidad marina y costera de México, S.I. Salazar-Vallejo and N.E. González (eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad and Centro de Investigaciones de Quintana Roo. Chetumal. 865 p.
- Fredericq, S., and M.H. Hommersand. 1989. Comparative morphology and taxonomic status of *Gracilariopsis* (Gracilariales, Rhodophyta). Journal of Phycology 25: 228-241.
- Fredericq, S., and J.N. Norris. 1992. Studies on cylindrical species of Western Atlantic *Gracilaria* (Gracilariales, Rhodophyta): *G. cylindrica* Børgesen and *G. blodgettii* Harvey. Børgesen. Taxonomy of Economic Seaweeds 3: 211-231.
- Ganesan, E.K. 1994. Morphology and taxonomy of the little-known species *Gracilaria cuneata* J.E. Areschoug (Gracilariales: Rhodophyta) from Venezuela. Caribbean Journal of Science 30: 124-129.
- Gargiulo, G.M., F. De Mazi, and G. Tripodi. 1992. Morphology, reproduction and taxonomy of the Mediterranean species of *Gracilaria* (Gracilariales, Rhodophyta). Phycologia 31: 53-80.
- Gargiulo, G.M., M. Morabito, G. Genovese, and F. De Masi. 2006. Molecular systematics and phylogenetics of Gracilariacean species from the Mediterranean Sea. Journal of Applied Phycology 18: 497-504.
- Gurgel, C.F.D., and S. Fredericq. 2004. Systematics of the Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta): A critical assessment based on *rbcL* sequence analyses. Journal of Phycology 40: 138-159.
- Gurgel, C.F.D., S. Fredericq, and J.N. Norris. 2004. Molecular systematics and taxonomy of flattened species of *Gracilaria* Greville (Gracilariaceae, Gracilariales, Rhodophyta) from the Western Atlantic. Taxonomy of Economic Seaweeds 9: 159-199.
- Harvey, W.H. 1853. *Nereis boreali-americana* ... Part I.

- Rhodospermae. Smithsonian Contributions to Knowledge 5(5), pls. XIII-XXXVI. 258 p.
- Howe, M.A. 1918. Algae. p. 553-618 *In* The Flora of Bermuda, N.L. Britton (ed.). New York: Charles Scribner's Sons. 723 p.
- Homi, H. 1958. The species of *Gracilaria* and *Gracilariopsis* from Japan and adjacent waters. Memoirs Faculty of Fisheries, Hokkaido University 6: 1-66.
- Humphries, C.J., and L.R. Parenti. 1999. Cladistic Biogeography. Interpreting patterns of plant and animal distribution. Second Edition. Oxford University Press. New York. 187 p.
- Kim, M.S., M. Kim, R. Terada, E.C. Yang, and S.M. Boo. 2008. *Gracilaria parvispora* is the correct name of the species known as *G. bursa-pastoris* in Korea and Japan. *Taxon* 57: 231-237.
- Lawson, G.W., and D.M. John. 1982. The marine algae and coastal environment of tropical West Africa. *Nova Hedwigia* 70: 1-455.
- Liao, L.M., and M.H. Hommersand. 2003. A morphological study and taxonomic reassessment of the generitype species in the Gracilariaceae. *Journal of Phycology* 39: 1207-1232.
- McLachlan, J. 1979. *Gracilaria tikvahiae* sp. nov. (Rhodophyta, Gigartinales, Gracilariaceae), from the northwestern Atlantic. *Phycologia* 18:19-23.
- Millar, A.J.K., and Xia Bangmei. 1997. Studies on terete species of Australian *Gracilaria*. *Taxonomy of Economic Seaweeds* 6: 103-109.
- Montagne, J.F.C. 1842. Troisième centurie de plantes cellulaires exotiques nouvelles. *Annals Sciences Naturelle, Botanique* II. 18: 241-282.
- Norris, J.N. 1985. Studies on *Gracilaria* Grev. (Gracilariaceae, Rhodophyta) from the Gulf of California, Mexico. *Taxonomy of Economic Seaweeds* 1: 123-135.
- Oliveira, E.C. 1984. Taxonomic criteria in the genus *Gracilaria* Grev. (Rhodophyta): An experience with the western Atlantic species. *Hydrobiologia* 116/117: 55-58.
- Oliveira, E.C. de, C.J. Bird, and J. McLachlan. 1983. The genus *Gracilaria* (Rhodophyta, Gigartinales) in the western Atlantic. *Gracilaria dominguensis*, *G. cervicornis*, and *G. ferox*. *Canadian Journal of Botany* 61: 2999-3008.
- Tseng, C.K., and B.-M. Xia. 1999. On the *Gracilaria* in the Western Pacific and the Southeastern Asia Region. *Botanica Marina* 42: 209-217.
- Schneider, C.W. 1975. Taxonomic notes on *Gracilaria mammillaris* (Mont.) Howe and *Gracilaria veleroae* Dawson. *Taxon* 24: 643-646.
- Schneider, C.W., and R.B. Searles. 1991. *Seaweeds of the Southeastern United States*. Duke University Press. Durham. 553 p.
- Silva, P.C., P.W. Basson, and R.L. Moe. 1996. Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean. *University of California Publications in Botany* Vol. 79: 1-1259.
- Sosa, P.A., M.A. Cabrera-Pérez, and G. Garcia-Reina. 1996. Genetic variation of *Gracilaria cervicornis* (Rhodophyta) gametophytes from the Canary Islands. *European Journal of Phycology* 31: 143-147.
- Taylor, W.R. 1945. Pacific marine algae of the Allan Hancock expedition to the Galapagos Islands. *Allan Hancock Pacific Expeditions. Volume 12*. The University of Southern California Press. Los Angeles. 528 p.
- Tomlinson, P.B. 1986. *The Botany of Mangroves*. Cambridge University Press. Cambridge. 419 p.
- Turner, D. 1808-1809. Fuci, sive plantarum fucorum generi botanicis ascriptarum, icones, descriptiones et historia. John & Arthur Arch, London. Vol. II. pls. 72-134. 162 [+ 2] p.
- Wynne, J.M. 1989. The re-instatement of *Hydropuntia* Montagne (Gracilariaceae, Rhodophyta). *Taxon* 38:476-479.
- Wynne, J.M. 2005. A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic: Second revision. *Nova Hedwigia* 129: 1-152.
- Yamamoto, H. 1975. The relationship between *Gracilariopsis* and *Gracilaria* from Japan. *Bulletin of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University* 26:217-222.
- Yamamoto, H. 1978. Systematics and anatomical study of the genus *Gracilaria* in Japan. *Memoirs Faculty of Fisheries, Hokkaido University* 25: 97-152.





15. Anexo 2. Coordenadas de las localidades citadas en el texto

Tamaulipas:

Altamira	22° 24´N, 97° 50´W
Ciudad Madero	22° 15´N, 97° 47´W
Escolleras de Ciudad Madero	22° 15´N, 97° 47´W
Playa Miramar, Ciudad Madero	22° 17´N, 97° 48´W
Escolleras del río Pánuco, Ciudad Madero	22° 13´N, 97° 50´W
Escolleras de Altamira	22° 28´N, 97° 53´W
Laguna Madre	24° 52´N, 97° 32´W
Punta Piedra, Municipio de San Fernando	24° 29´N, 97° 44´W
La Pesca	24° 16´N, 97° 42´W
Soto La Marina	24° 09´N, 97° 43´W

Veracruz:

Tuxpan	28° 58´N, 97° 18´W
Playa Boca del Río	19° 06´N, 96° 05´W
Laguna de Pueblo Viejo	22° 10´N, 97° 50´W
Laguna de Tamiahua	21° 17´N, 97° 26´W
Playa Mocambo	19° 09´N, 96° 05´W
Barra de Cazones	21° 14´N, 97° 25´W
Sobre Malecón en calle Colón	19° 10´N, 96° 07´W
Playa Mocambo	19° 09´N, 96° 05´W
Barra de Cazones	21° 14´N, 97° 25´W
Villa Rica de la Veracruz	19° 12´N, 96° 07´W
Playa Escondida	18° 36´N, 95° 03´W
Isla Sacrificios	19° 10´N, 96° 05´W
Playa El Morro	19° 07´N, 96° 06´W
Playa Boca Andrea	19° 45´N, 96° 24´W
Laguna Verde	19° 43´N, 96° 24´W
Playa Paraíso	19° 35´N, 96° 22´W
Monte Pío	18° 38´N, 95° 05´W

Laguna de Tamiahua	21° 17'N, 97° 26'W
Tuxpan	20° 56'N, 97° 17'W
Escolleras de Tuxpan,	28° 58'N, 97° 19'W
Escollera Norte Tuxpan	28° 58'N, 97° 18'W
Playa El Paraiso, Morro de La Mancha	19° 35'N, 96° 22'W
Costa de Oro	18° 41'N, 95° 10'W
Malecón, calle Colón, Puerto	19° 10'N, 96° 07'W
Tecolutla	20° 28'N, 97° 00'W
Mocambo	19° 09'N, 96° 05'W
Arrecife Isla Lobos	21° 28'N, 97° 13'W
Antón Lizardo	19° 03'N, 95° 59'W
Villa Rica	19° 40'N, 96° 23'W
Barra de Cazones	21° 14'N, 97° 25'W
Laguna de Tamiahua	21° 17'N, 97° 26'W
Playa Escondida	18° 36'N, 95° 03'W
Boca del Río	19° 06'N, 96° 05'W
Playa Escondida	18° 36'N, 95° 03'W
Tecolutla	20° 28'N, 97° 00'W
Playa Hermosa	18° 39'N, 95° 07'W
Coatzacoalcos	18° 09'N, 94° 26'W
Laguna de Tamiahua	21° 17'N, 97° 26'W
La Laja	21° 40'N, 97° 40'W
Playa Boca del Río	19° 06'N, 96° 05'W
Mocambo	19° 08'N, 96° 06'W
Barra de Cazones	21° 14'N, 97° 25'W
Isla Sacrificios	19° 10'N, 96° 05'W
Playa Boca del Río	19° 06'N, 96° 05'W
Tuxpan	28° 58'N, 97° 18'W
Laguna de Pueblo Viejo	22° 10'N, 97° 50'W
Playa Mocambo	19° 09'N, 96° 05'W
Barra de Cazones	21° 14'N, 97° 25'W
Laguna de Tamiahua	21° 17'N, 97° 26'W

Playa Boca del Río	19° 06´N, 96° 05´W
Balneario Villa del Mar	19° 11´N, 96° 07´W
Isla de Enmedio	19° 06´N, 95° 56´W
Isla Verde	

Tabasco:

Escollera Sánchez Magallanez	18° 17´N, 93° 51´W
Laguna de Mecoacán	18° 23´N, 93° 07´W
Escollera Sánchez Magallanes	18° 17´N, 93° 51´W
El Bellote	18° 25´N, 93° 08´W

Campeche:

Laguna Chinchorro	
Laguna de Términos	18° 36´N, 91° 44´W
Playa Bonita	19° 47´N, 90° 37´W
Lerma	19° 47´N, 90°36´ W
Puerto Real	18° 46´N, 91° 31´W
Laguna de Términos, Ciudad del Carmen	18° 37´N, 91° 49´W
Playa Bonita	19° 47´N, 90° 37´W
69 km al N.E. de Isla Aguada,	19° 08´N, 90° 57´W
Puerto Real	18° 46´N, 91° 31´W
Sabancuy	18° 59´N, 91° 11´W
Playa Bonita	19° 47´N, 90° 37´W
Paso Real, Laguna de Términos	18° 45´N, 91° 30´W
Laguna de Términos	18° 37´N, 91° 49´W
Ciudad del Carmen	18° 38´N, 91° 47´W
Laguna de Términos	18° 36´N, 91° 44´W
Isla Aguada	18° 47´N, 91° 29´W
69 km Isla Aguada, carretera a Champotón	19° 08´N, 90° 57´W
25 km Isla Aguada, carretera a Champotón	18° 56´N, 91° 18´W
Desembocadura de Balchacan	18° 27´N, 91° 31´W
Atasta	18° 37´N, 92° 03´W

Ciudad del Carmen	18° 38´N, 91° 47´W
Centro Laguna de Términos	18° 36´N, 91° 31´W
Frente Laguna de Panlao	18° 37´N, 91° 17´W
Isla Aguada	18° 47´N, 91° 29´W
La Puntilla, Sabancuy	18° 59´N, 91° 11´W
Laguna de Términos	18° 36´N, 91° 44´W
69 km al N.E. de Isla Aguada	19° 08´N, 90° 57´W
Sabancuy	18° 59´N, 91° 11´W
Playa Bonita, Lerma	19° 47´N, 90° 37´W
Puerto Real	18° 46´N, 91° 31´W
Puerto Campeche	19° 48´N, 90° 35´W
Balchacan	18° 27´N, 91° 31´W

Yucatán:

Arrecife Alacrán	22° 23´N, 89° 40´W
Puerto Progreso	21° 17´N, 89° 40´W
Tel Chac	21° 20´N, 89° 15´W
Yucaltepén	21° 16´N, 89° 43´W
Puerto Progreso	21° 17´N, 89° 40´W

Quintana Roo:

Isla de la Pasión	20° 32´N, 86° 50´W
Cozumel	20° 30´N, 86° 56´W
Puerto Morelos	20° 50´N, 86° 52´W
Laguna de Nichupté	21° 06´N, 86° 46´W
Isla Mujeres	21° 13´N, 86° 44´W
Puerto Morelos	20° 50´N, 86° 52´W
Xcalak	18° 16´N, 87° 50´W
Punta Pájaros	19° 37´N, 87° 26´W
Bahía de la Ascensión	19° 39´N, 87° 30´W
Faro Nuevo, Sur, km 2.5-3.5, Isla Cozumel	20° 15´N, 86° 59´W
Entre Puerto Juárez y Punta Sam	21° 12´N, 86° 48´W

Playa del Carmen	20° 37' N, 87° 04' W
Isla Contoy	21° 29' N, 86° 48' W
Playa del Carmen	20° 37' N, 87° 04' W
Isla Mujeres	21° 13' N, 86° 44' W
Puerto Morelos	20° 50' N, 86° 52' W
Puerto Morelos	20° 50' N, 86° 52' W
Banco Chinchorro	18° 32' N, 87° 18' W
Isla Contoy	21° 29' N, 86° 48' W
Puerto Juarez, Cancún	21° 11' N, 86° 48' W
El Jardín, Puerto Morelos	20° 50' N, 86° 52' W
Playa del Carmen	20° 37' N, 87° 04' W
Cancún	21° 10' N, 86° 97' W
Puerto Morelos	20° 50' N, 86° 52' W
Playa Maya, Cozumel	20° 37' N, 87° 04' W
Xcalak	18° 16' N, 87° 50' W
Puerto Morelos	20° 50' N, 86° 52' W

El jurado designado por las Divisiones de Ciencias Biológicas y de la Salud de las Unidades Cuajimalpa, Iztapalapa y Xochimilco aprobó la tesis que presentó

Kurt Martin Dreckmann Estay

El día 17 de septiembre del año de 2009

Jurado:

Tutor: **Dr. Abel Senties Granados**



Asesor: **Dr. Francisco Flores Pedroche**



Asesor: **Dra. Dení Claudia Rodríguez Vargas**



Sinodal: **Dra. Alejandrina G. Avila Ortíz**



Sinodal: **Dra. Hilda León Tejera**

