

**RECLUTAMIENTO *in situ* Y FERTILIDAD DE FASES NUCLEARES DE
Gelidium robustum (RHODOPHYTA)**

**RECRUITMENT *in situ* AND FERTILITY OF NUCLEAR PHASES OF
Gelidium robustum (RHODOPHYTA)**

Isaí Pacheco-Ruíz*
José A. Zertuche-González
Mauricio Bustos-Barrera
Edgar Arroyo-Ortega

Instituto de Investigaciones Oceanológicas
Universidad Autónoma de Baja California
Apartado postal 453
Ensenada, C.P. 22800, Baja California, México
* E-mail: isai@faro.ens.uabc.mx

Recibido en julio de 2000; aceptado en noviembre de 2000

RESUMEN

Las plantas de *Gelidium robustum* liberan esporas todo el año. Sin embargo, sólo se observa reclutamiento *in situ* en verano. Se demuestra que existe desigualdad en la supervivencia de carposporas vs tetrasporas en el tiempo (estaciones), lo cual repercute en que sólo en ciertas épocas del año se detecte reclutamiento *in situ*. Se examinó el efecto de la irradiancia y temperatura en la supervivencia de carposporas y tetrasporas de *G. robustum* y los resultados se relacionan con experimentos de reclutamiento *in situ*. Los resultados muestran que la supervivencia de carposporas y tetrasporas es diferente en las estaciones del año. La supervivencia fue mayor en primavera y verano (9% y 17%) y menor en invierno y otoño (1% y 4%). La variación de la supervivencia de las esporas en el tiempo concordó con lo encontrado en el reclutamiento, ya que los primeros reclutas de 5 mm de longitud se detectaron en julio (principios de verano).

Palabras clave: *Gelidium robustum*, esporas, supervivencia, reclutamiento.

ABSTRACT

Plants of *Gelidium robustum* release spores all year long. However, recruitment is only observed *in situ* in summer. We demonstrate a significant difference in the survival of carpospores vs tetraspores with time (season); recruitment was detected *in situ* only at certain times of the year. The effect of irradiance and temperature on the survival of *G. robustum* carpospores and tetraspores was evaluated and the results were related to recruitment experiments *in situ*. The results show that carpospore and tetraspore survival is different in the seasons of the year. Spring and summer presented the greatest survival (9% and 17%) and winter and autumn the lowest (1% and 4%). The variation in the survival of the spores in time agreed

with that found in the recruitment, since the first recruits of 5 mm in length were detected in July (early summer).

Key words: *Gelidium robustum*, spores, survival, recruitment.

INTRODUCCIÓN

Gelidium robustum (Gardner) Hollenberg *et* Abbott presenta una distribución que va desde Columbia Británica (Canadá) hasta Bahía Magdalena en Baja California Sur (México). En la costa oeste de Baja California, la especie está confinada a áreas donde se presentan surgencias (Dawson *et al.*, 1960). Su hábitat en Baja California es en zonas rocosas expuestas a fuerte oleaje, entre los 6 y 18 m de profundidad (Guzmán del Prío y de la Campa de Guzmán, 1969), e irradiancias que fluctúan entre 350 y 12.5 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y temperaturas entre 13°C y 19°C (Espinoza-Avalos, 1996).

Estudios realizados sobre poblaciones de *G. robustum* de California y Baja California indican que las plantas tetraspóricas son considerablemente más abundantes que otras fases, con un valor máximo de 95% y mínimo de 51%, independientemente de su distribución geográfica y de su profundidad (Johnstone y Feeney, 1944; Barilotti y Silverthorne, 1972; Guzmán del Prío *et al.*, 1972; Rodríguez-Garza y Espinoza-Avalos, 1987; Espinoza-Avalos, 1996). Guzmán del Prío *et al.* (1972) atribuyen esta mayor abundancia de tetrasporofitos a que las plantas cistocárpicas tienen una fecundidad superior que las tetraspóricas y un periodo de actividad reproductora más prolongado. Esto explica, en parte, que las plantas tetraspóricas sean considerablemente más abundantes durante todo el año. Dado que las plantas de *G. robustum* liberan esporas todo el año (Guzmán del Prío *et al.*, 1972) y que sólo se ha observado reclutamiento *in situ* en verano (Barilotti y Silverthorne, 1972), la hipótesis es

INTRODUCTION

Gelidium robustum (Gardner) Hollenberg *et* Abbott has a distribution that ranges from British Columbia (Canada) to Magdalena Bay in Baja California Sur (Mexico). On the west coast of Baja California, the species is confined to areas where upwelling occurs (Dawson *et al.*, 1960). In Baja California, it is found in rocky areas exposed to strong wave action, between 6 and 18 m in depth (Guzmán del Prío and de la Campa de Guzmán, 1969), with irradiances fluctuating between 350 and 12.5 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and temperatures between 13°C and 19°C (Espinoza-Avalos, 1996).

Previous studies of *G. robustum* populations from California and Baja California indicate that tetrasporic plants are considerably more abundant than other phases, with a maximum value of 95% and a minimum of 51%, regardless of their geographic distribution and depth (Johnstone and Feeney, 1944; Barilotti and Silverthorne, 1972; Guzmán del Prío *et al.*, 1972; Rodríguez-Garza and Espinoza-Avalos, 1987; Espinoza-Avalos, 1996). According to Guzmán del Prío *et al.* (1972), tetrasporophytes are more abundant because cystocarp plants present greater fecundity than tetrasporic plants and a longer period of reproductive activity. This partially explains the fact that tetrasporic plants are considerably more abundant throughout the year. Since *G. robustum* plants release spores all year round (Guzmán del Prío *et al.*, 1972) and recruitment *in situ* has been observed only in summer (Barilotti and Silverthorne, 1972), the hypothesis is that the differences in survival between

que la desigualdad en la supervivencia de carposporas vs tetrasporas entre estaciones del año es la causa de que sólo se detecte reclutamiento *in situ* en ciertas épocas. Por ello, el objetivo fue examinar el efecto de la irradiancia y temperatura en la supervivencia de carposporas y tetrasporas de *G. robustum* y los resultados se relacionan con el periodo de reclutamiento detectado *in situ*.

ÁREA DE ESTUDIO

En la Bahía de Todos Santos, en el lugar conocido como El Carioca (31°51'40"N, 116°38'58"W), se localizó un manto de *G. robustum* a una profundidad de 6 m (fig. 1). El fondo está constituido por grandes masas de roca ígnea, rodeadas de arena. La zona está expuesta al oleaje dominante del noroeste, que incide con gran fuerza en la zona (Martínez-Díaz de León *et al.*, 1988).

Los experimentos de laboratorio se realizaron en el Instituto de Investigaciones Oceanológicas de la Universidad Autónoma de Baja California.

MATERIALES Y MÉTODOS

Mediante buceo autónomo, se realizaron cuatro recolecciones aleatorias de 20 frondas con tetrasporangios y cistocarpos en primavera, verano, otoño e invierno. Después, se seleccionaron 10 frondas de cada fase, a las que se les cortaron 100 cistocarpos y 100 rámulos consoros tetrasporangiales aleatoriamente. Los 100 cistocarpos y 100 rámulos con soros se limpiaron siguiendo la metodología de Polne *et al.* (1980) y se colocaron en dos cajas de petri estériles de 60 × 15 mm con medio Provasoli durante 24 horas, periodo en el cual se presentó una liberación considerable de esporas. Después de 48 horas, las esporas se separaron del fondo con un pincel y se colocaron 100 ± 6 (± = EE) de cada fase por caja de petri.

carpospores and tetraspores throughout the year is the reason that recruitment is detected *in situ* only at certain times of the year. Therefore, the objective was to examine the effect of irradiance and temperature on the survival of *G. robustum* carpospores and tetraspores and the results are related to the recruitment period detected *in situ*.

STUDY AREA

At El Carioca (31°51'40"N, 116°38'58"W), in Todos Santos Bay, a *G. robustum* bed was located at a depth of 6 m (fig. 1). The bottom is composed of large igneous rocks, surrounded by sand. The area is exposed to the dominant northwest wave action, which hits the zone with great force (Martínez-Díaz de León *et al.*, 1988).

The laboratory experiments were carried out at the Instituto de Investigaciones Oceanológicas of the Universidad Autónoma de Baja California.

MATERIALS AND METHODS

By means of SCUBA diving, four random collections of 20 fronds with tetrasporangia and cistocarps were carried out in spring, summer, autumn and winter. Ten fronds of each phase were selected, from which 100 cistocarps and 100 ramuli with tetrasporangial sori were cut off at random. The 100 cistocarps and 100 ramuli with sori were cleaned following the methodology of Polne *et al.* (1980) and put into two 60 × 15 mm sterile petri dishes with Provasoli medium for 24 hours; considerable spore release occurred during this period. After 48 hours, the spores were separated from the bottom with a paintbrush and 100 ± 6 (± = SE) spores of each phase were placed in each petri dish. With

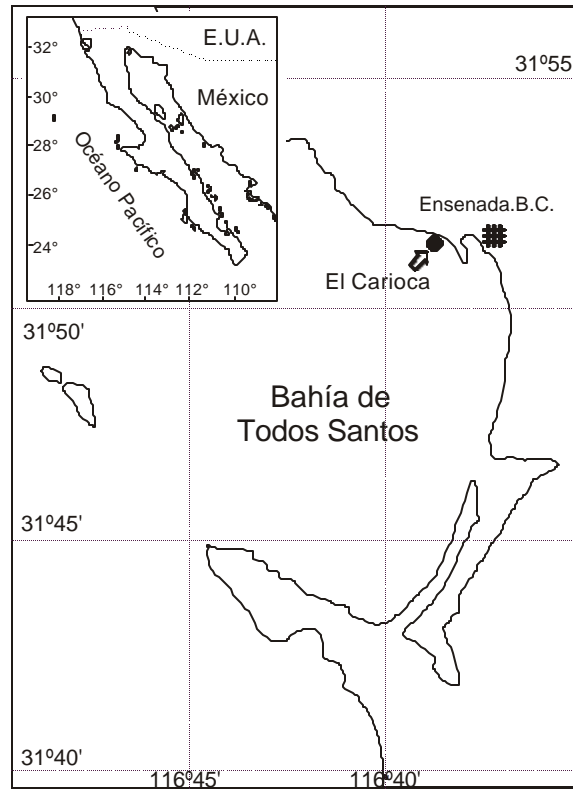


Figura 1. Localización del área de estudio en la Bahía de Todos Santos.
Figure 1. Location of the study area in Todos Santos Bay.

Con estas esporas, se diseñó un experimento factorial de 4×4 sin réplica, para probar supervivencia bajo diferentes irradiancias (25, 50, 70 y $100 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y temperaturas (14° , 18° , 22° y 26°C), sobre placas de gradiente (Lee y Brinkhuis, 1988). Los medios de cultivo se renovaron cada semana y, al término de cuatro, se contó el número final de esporas con un microscopio estereoscópico (Zeiss) con luz integrada, obteniendo así el porcentaje de supervivencia por experimento, para cada muestreo.

A los resultados de supervivencia se les aplicó una prueba de no aditividad (Winer *et al.*

these spores, a 4×4 factorial experiment without replica was designed to test survival under different irradiances (25, 50, 70 and $100 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and temperatures (14° , 18° , 22° and 26°C), on gradient plates (Lee and Brinkhuis, 1988). The culture media were renewed each week and at the end of the fourth week, the final number of spores was counted using a stereoscopic microscope (Zeiss) with integrated illumination, thus obtaining the percentage of survival per experiment, for each sample.

A test for nonadditivity (Winer *et al.*, 1991) was applied to the survival results and

al., 1991) y se les probó normalidad y homogeneidad de varianza (Zar, 1999). Posteriormente, se les aplicó un ANOVA sin réplica (Winer *et al.*, 1991). Al no ser significativas la temperatura e irradiancia, los datos se tomaron como réplicas. Se comparó la supervivencia entre estaciones del año, con un ANOVA y una prueba de Tukey para determinar cuándo sucedieron las diferencias. Asimismo, se realizó una prueba *t* para comparar diferencias de las supervivencias entre carposporas y tetrasporas de cada muestreo (Zar, 1999).

Para determinar el periodo de reclutamiento, se colocaron placas de concreto de 800cm² de superficie, cada una en el interior del manto de *G. robustum*. Los primeros seis se colocaron en invierno (28 de enero); de éstas, dos placas se sacaron el 15 de mayo, dos el 1 de julio y dos el 12 de septiembre. El 15 de mayo se colocaron dos nuevas placas, las cuales se sacaron el 21 de octubre. El 1 de julio se colocaron dos placas, que se sacaron el 21 de octubre y, por último, el 21 de octubre se instalaron dos placas, que se sacaron el 8 de diciembre. Cada par de bloques se transportó al laboratorio en una hielera con agua de mar, donde se analizaron bajo una lámpara fluorescente con magnificador, buscando reclutas de *G. robustum*. Cuando se localizaron, se midieron con un vernier y se colocaron en un recipiente de 1 L con agua de mar enriquecida con medio Provasoli (Bold y Wynne, 1978). Se dejaron en un incubador a una temperatura de 18°C, irradiancia de 55 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, fotoperiodo de 12:12 (luz:oscuridad) y burbujeo a base de una bomba de acuario, hasta que las plantas tuvieron suficiente tamaño para corroborar si correspondían a juveniles de *G. robustum*. El análisis de las plantas se realizó por medio de cortes transversales de tejido y observaciones al microscopio, utilizando las claves taxonómicas de Abbott y Hollenberg (1976) y Santelices (1988).

their normality and homogeneity of variance were also tested (Zar, 1999). An ANOVA without replica (Winer *et al.*, 1991) was then applied. As temperature and irradiance were not significant, data were taken as replicas. Survival was compared among seasons with an ANOVA and a Tukey test, in order to determine when the differences appeared. Also, a *t*-test was done to compare survival differences between carpospores and tetraspores from each sampling (Zar, 1999).

To determine the period of recruitment, 800-cm² concrete slabs were placed in the *G. robustum* bed. The first six were set in winter (28 January); of these, two slabs were removed on 15 May, two on 1 July and two on 12 September. Two new slabs were placed on 15 May and removed on 21 October. Another two slabs were set on 1 July and removed on 21 October, and, finally, two slabs were placed on 21 October and taken out on 8 December. Each pair of slabs was transported to the laboratory in an ice chest with seawater, where they were analyzed under a fluorescent lamp with magnifying lens, looking for *G. robustum* recruits. When these were found, they were measured with a vernier and placed in a 1-L container with seawater enriched with Provasoli medium (Bold and Wynne, 1978). They were left in an incubator at a temperature of 18°C, with an irradiance of 55 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 12:12 (light:dark) photoperiod and aeration using an aquarium pump, until the plants were big enough to corroborate if they corresponded to *G. robustum* juveniles. For the analysis of the plants, transversal cuts of tissue were examined under the microscope, using the taxonomic keys of Abbott and Hollenberg (1976) and Santelices (1988).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados de supervivencia no presentaron aditividad (tabla 1). Ni la luz ni la temperatura tuvieron un efecto significativo en la supervivencia de las esporas de *G. robustum* (tabla 2). Sin embargo, la supervivencia de las esporas es diferente en las estaciones del año (tabla 3), aunque sólo en invierno se detectó una diferencia significativa en supervivencia entre carposporas y tetrasporas (tabla 4). Por ello, la supervivencia fue mayor en primavera y verano (9% y 17%) y menor en invierno y otoño (1% y 4%) (fig. 2). Una baja supervivencia, como la de *G. robustum*, también se ha encontrado en *Gracilaria pacifica* Abbott de Baja California (Pacheco-Ruíz *et al.*, 1993; Garza-Sánchez *et al.*, 2000). Sin embargo, en general es muy inferior a la observada en *Gelidium chilense* Montagne (75%) (Montalva y Santelices, 1981). La evidente diferencia en la supervivencia detectada entre estaciones del año podría ser atribuida a la naturaleza intrínseca del alga, es decir, que las esporas no siempre tengan la misma acumulación de material de reserva, como se ha observado en esporas de otras macroalgas (Amsler y Neushul, 1991). Lo anterior apoya la hipótesis de que las plantas “responden, más que anticipan” a las estaciones del año (Kain y Destombe, 1995).

La variación de la supervivencia de las esporas en el tiempo concordó con lo encontrado en el reclutamiento, ya que los primeros reclutas de 5 mm de longitud se detectaron a principios de verano (1 de julio); esto indica que, por su tamaño, las esporas que les dieron origen se fijaron al sustrato artificial probablemente en primavera (figs. 2, 3), ya que el crecimiento de *G. robustum* es bajo en esta época del año ($<0.5 \text{ mm d}^{-1}$) (Guzmán del Prío y de la Campa de Guzmán, 1978). Los reclutas de otoño (21 de octubre), con 13 ó 14 mm de longitud, debieron fijarse como esporas desde verano y el restante reclutamiento se detectó a

RESULTS AND DISCUSSION

The survival results did not show additivity (table 1). Neither light nor temperature had a significant effect on the survival of the *G. robustum* spores (table 2). However, the survival of the spores is different among seasons (table 3), although a significant difference of survival between carpospores and tetraspores was only detected in winter (table 4). Thus, survival was greater in spring and summer (9% and 17%) and lower in winter and autumn (1% and 4%) (fig. 2). A low survival, like that of *G. robustum*, has been reported for *Gracilaria pacifica* Abbott from Baja California (Pacheco-Ruíz *et al.*, 1993; Garza-Sánchez *et al.*, 2000). Nevertheless, in general, it is much lower than that observed in *Gelidium chilense* Montagne (75%) (Montalva and Santelices, 1981). The evident difference in survival detected among seasons may be due to the intrinsic nature of the alga, that is, spores do not always have the same accumulation of stock material, as has been observed in spores of other macroalgae (Amsler and Neushul, 1991). This supports the hypothesis that plants “respond to, rather than anticipate” the seasons (Kain and Destombe, 1995).

The variation in the survival of the spores in time coincided with that found for recruitment, since the first 5-mm-long recruits were detected in early summer (1 July); this indicates that, because of their size, the spores from which they developed probably attached themselves to the artificial substrate in spring (figs. 2, 3), since the growth of *G. robustum* is slow in this season ($<0.5 \text{ mm d}^{-1}$) (Guzmán del Prío and de la Campa de Guzmán, 1978). The autumn recruits (21 October), 13 or 14 mm long, must have settled as spores in the summer and the rest of the recruitment was detected in mid-summer (12 September; $n = 3$). By the end of autumn (8 December), the slabs were found covered with sand and no recruits were

Tabla 1. Prueba de no aditividad para carposporas y tetrasporas de *Gelidium robustum*. NS = diferencia no significativa o sin aditividad.

Table 1. Test for nonadditivity of carpospores and tetraspores of *Gelidium robustum*. NS = difference not significant or without additivity.

	Carposporas			Tetrasporas		
	F_{cal}	F_{crit}	Significancia	F_{cal}	F_{crit}	Significancia
Invierno	0.0003	5.32	NS	0.0043	5.32	NS
Primavera	0.1773	5.32	NS	0.0105	5.32	NS
Verano	0.2452	5.32	NS	0.0315	5.32	NS
Otoño	0.1415	5.32	NS	0.0548	5.32	NS

$F_{.05}(1, 8)$

Tabla 2. ANOVA paramétrico sin réplica para comprobar el efecto de la temperatura e irradiancia en la supervivencia de carposporas y tetrasporas de *Gelidium robustum*. NS = diferencia no significativa.

Table 2. Parametric ANOVA without replica to determine the effect of temperature and irradiance on the survival of carpospores and tetraspores of *Gelidium robustum*. NS = difference not significant.

	Irradiancia			Temperatura		
	F_{cal}	F_{crit}	Significancia	F_{cal}	F_{crit}	Significancia
Carposporas						
Invierno	0.5799	3.86	NS	0.1818	3.86	NS
Primavera	0.3964	3.86	NS	0.3331	3.86	NS
Verano	2.5211	3.86	NS	-1.0900	3.86	NS
Otoño	0.8185	3.86	NS	0.2201	3.86	NS
Tetrasporas						
Invierno	0.8801	3.86	NS	0.8759	3.86	NS
Primavera	0.3510	3.86	NS	-0.7128	3.86	NS
Verano	0.7998	3.86	NS	-1.6101	3.86	NS
Otoño	0.8087	3.86	NS	0.3655	3.86	NS

$F_{.05}(3, 9)$

Tabla 3. Prueba Tukey para comprobar el efecto de las estaciones del año en el tipo de espora liberada por *Gelidium robustum*. I = invierno, P = primavera, V = verano, O = otoño, NS = diferencia no significativa y * = diferencia significativa.

Table 3. Tukey test to determine the effect of the seasons on the type of spore released by *Gelidium robustum*. I = winter, P = spring, V = summer, O = autumn, NS = difference not significant and * = significant difference.

	Carposporas			Tetrasporas		
	q_{cal}	q_{crit}	Significancia	q_{cal}	q_{crit}	Significancia
I vs P	2.912	3.737	NS	7.238	3.737	*
I vs V	5.139	3.737	*	9.952	3.737	*
I vs O	0.069	3.737	NS	1.990	3.737	NS
P vs V	2.227	3.737	NS	2.714	3.737	NS
P vs O	2.980	3.737	NS	5.247	3.737	*
V vs O	5.207	3.737	*	7.962	3.737	*

Carposporas: I = P = O; P = V; I ≠ V ≠ O. Tetrasporas: I = O ≠ P = V.
 $q_{0.05}(60, 4)$

Tabla 4. Prueba *t* que compara diferencias en la supervivencia de las esporas en *Gelidium robustum* entre estaciones. $\alpha = 0.05$, * = diferencia significativa y NS = diferencia no significativa.

Table 4. Differences found by means of a *t*-test in the survival of the spores of *Gelidium robustum* among seasons. $\alpha = 0.05$, * = significant difference and NS = difference not significant.

Estaciones	Esporas	<i>P</i>	Significancia
Invierno	C vs T	0.0001	*
Primavera	C vs T	0.1579	NS
Verano	C vs T	0.0881	NS
Otoño	C vs T	0.4807	NS

mediados de verano (12 de septiembre; $n = 3$). A finales de otoño (8 de diciembre), los bloques se localizaron cubiertos de arena y no se detectaron reclutas (fig. 3). De estos resultados se deduce que el reclutamiento de *G. robustum* inicia a mediados de primavera y es dominante en verano, influenciado, como se demuestra, por la mayor supervivencia de sus esporas durante estos periodos (primavera y verano).

detected (fig. 3). These results indicate that recruitment of *G. robustum* starts in the middle of spring and is dominant in summer, influenced, as shown, by the greatest survival of its spores during these periods (spring and summer). Therefore, despite finding cystocarp and tetrasporic fronds *in situ* with spore release throughout the year (Guzmán del Prío *et al.*, 1972), only the spring and summer spores have

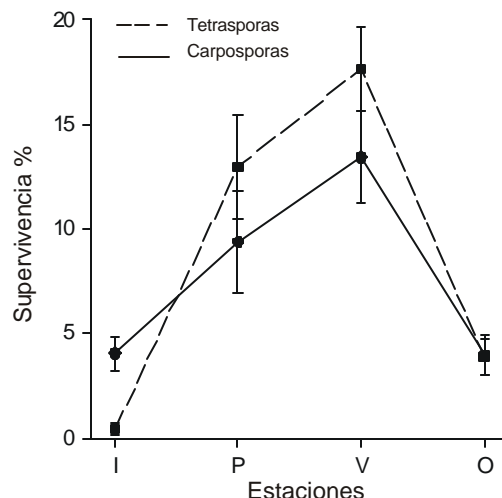


Figura 2. Supervivencia de carposporas y tetrasporas en el tiempo (\pm = EE).
Figure 2. Survival of carpospores and tetraspores in time (\pm = SE).

Es por ello que, a pesar de localizarse frondas cistocárpicas y tetraspóricas *in situ* con liberación de esporas todo el año (Guzmán del Prío *et al.*, 1972), sólo las esporas de primavera y verano tienen mayor probabilidad de generar nuevos reclutas, tal como lo indicaron Barilotti y Silverthorne (1972) para mantos de *G. robustum* en las costas de California. Por otra parte, la baja supervivencia de esporas en otoño e invierno, aunado a la dinámica del sedimento en esta época del año (Lizárraga-Arciniega, 1976; Pérez-Higuera y Chee-Barragán, 1984), contribuyen a la ausencia total de reclutas durante este periodo.

El hecho de no haber localizado diferencias significativas entre las esporas de primavera y verano hace descartar la hipótesis propuesta por Johnstone y Feeney (1944) y Kain (1982), al sugerir que las carposporas de *G. robustum* tienen mayor supervivencia que las tetrasporas, lo que también se había utilizado como una posible razón de que existiera dominancia de plantas tetraspóricas *in situ*. En realidad, el

a greater probability of generating new recruits, just as reported by Barilotti and Silverthorne (1972) for *G. robustum* beds off the coasts of California. On the other hand, low spore survival in autumn and winter, together with the sediment dynamics at this time of the year (Lizárraga-Arciniega, 1976; Pérez-Higuera and Chee-Barragán, 1984), contribute to the total absence of recruits during this period.

Since no significant differences were found between the spring and summer spores, we reject the hypothesis proposed by Johnstone and Feeney (1944) and Kain (1982), who suggested that *G. robustum* carpospores present greater survival than tetraspores, an argument that has also been used as a possible reason for the dominance of tetrasporic plants *in situ*. The constant predominance of these plants is largely due to the greater fecundity of the cystocarp plants than the tetrasporic ones, as shown by Guzmán del Prío *et al.* (1972). Nonetheless, it is not possible to invalidate the fact that the frequency of phases may be altered

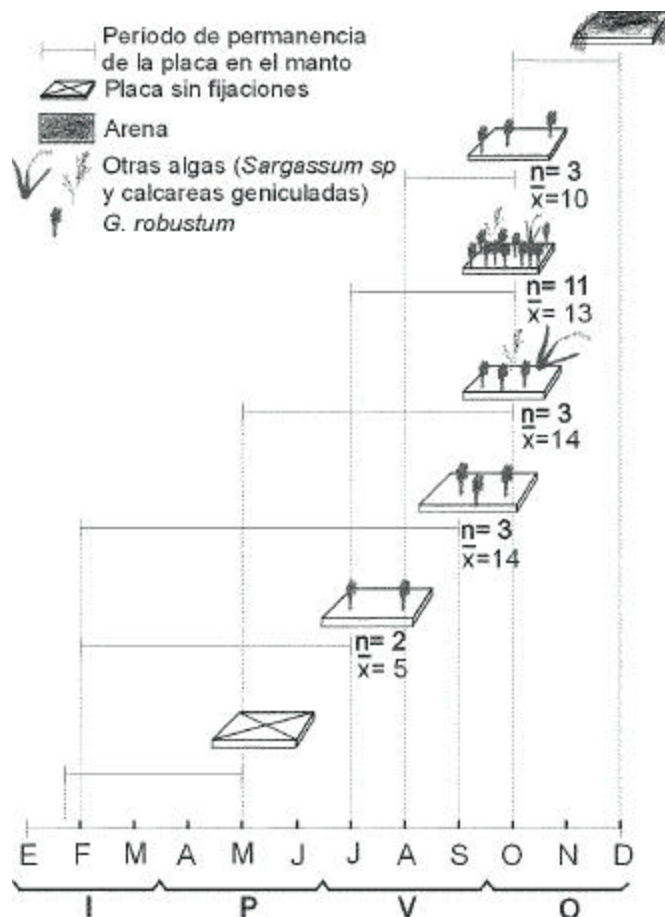


Figura 3. Diagrama del reclutamiento *in situ* de *Gelidium robustum* en placas de concreto en el tiempo (n = número de reclutas y \bar{X} = longitud promedio en milímetros).

Figure 3. Diagram of the recruitment *in situ* of *Gelidium robustum* on concrete slabs in time (n = number of recruits and \bar{X} = average length in millimeters).

dominio constante de estas plantas se debe, en gran parte, a que las plantas cistocárpicas presentan mayor fecundidad que las tetraspóricas, tal como lo demostró Guzmán del Prío *et al.* (1972). Sin embargo, no se puede invalidar el hecho de que la frecuencia de fases puede ser alterada por caminos auxiliares de reproducción asexual (apomixia), que frecuentemente se

by auxiliary ways of asexual reproduction (apomixis), which have been frequently detected in other red algae (Polanshek and West, 1977; West *et al.*, 1992; Klinger, 1993), or by drastic changes in the environmental conditions, plant longevity, vegetative propagation, competition, depth, etc. The latter may have contributed to an equality or inverse

han detectado en otras algas rojas (Polanshek y West, 1977; West *et al.*, 1992; Klinger, 1993), o por cambios drásticos en las condiciones ambientales, longevidad de las plantas, propagación vegetativa, competencia, profundidad, etc. Estos últimos quizás pudieron contribuir a una igualdad o desigualdad inversa en la proporción de fases, como la detectada por Espinoza-Avalos (1996) en mantos de *G. robustum* de Isla Natividad, quien encontró, a 8m de profundidad, una dominancia de plantas cistocárpicas vs plantas tetraspóricas a finales de la primavera y en el invierno de 1986.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Universidad Autónoma de Baja California el apoyo a esta investigación; a Julio Espinoza y Fernando Garza sus atinados comentarios sobre el escrito; a Alberto Gálvez la ardua labor en la elaboración de las gráficas; y a los revisores anónimos, quienes dieron más dirección a este artículo científico.

REFERENCIAS

- Abbott, I.A. and Hollenberg, C.J. (1976). Marine Algae of California. Stanford Univ. Press, Stanford, California, 827 pp.
- Amsler, C.D. and Neushul, M. (1991). Photosynthetic physiology and chemical composition of spores of the kelp *Macrocystis pyrifera*, *Nereocystis luetkeana*, *Laminaria farlowii* and *Pterygophora californica* (Phaeophyceae). *J. Phycol.*, 27: 26–34.
- Barilotti, D.C. and Silverthorne, W. (1972). A resource management study of *Gelidium robustum*. *Proc. Int. Seaweed Symp.*, 7: 225–261.
- Bold, C.H. and Wynne, M.J. (1978). Introduction to the Algae. Structure and Reproduction. Prentice Hall, New Jersey, 706 pp.
- Dawson, E.Y., Neushul, M. and Wildman, R.D. (1960). Seaweeds associated with kelp beds along southern California and northwestern Mexico. *Pac. Nat.*, 1: 1–81.
- inequality in the phase ratio, such as that detected by Espinoza-Avalos (1996) in *G. robustum* beds from Natividad Island, who found, at a depth of 8 m, dominance of cystocarp plants vs tetrasporic plants at the end of the spring and in the winter of 1986.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was supported by the Universidad Autónoma de Baja California. We thank Julio Espinoza and Fernando Garza for their useful remarks on the manuscript; Alberto Gálvez for elaborating the figures; and the anonymous reviewers for their valuable comments and suggestions.

English translation by Manuel Gardea.

-
- Espinoza-Avalos, J. (1996). Estructura de tallas y reproducción de *Gelidium robustum* (Rhodophyta) en la parte central de la península de Baja California, México. *Ciencias Marinas*, 22(4): 415–426.
- Garza-Sánchez, F., Zertuche-González, J.A. and Chapman, D.J. (2000). Effect of temperature and irradiance on the release, attachment and survival of spores of *Gracilaria pacifica* Abbott (Rhodophyta). *Bot. Mar.*, 43: 205–212.
- Guzmán del Prío, S.A. and de la Campa de Guzmán, S. (1969). Investigaciones sobre *Gelidium cartilagineum* en la costa occidental de Baja California, México. *Proc. Int. Seaweed Symp.*, 6: 179–186.
- Guzmán del Prío, S.A. and de la Campa de Guzmán, S. (1978). *Gelidium robustum* (Florideophyceae), an agarophyte of Baja California, Mexico. *Proc. Int. Seaweed Symp.*, 9: 303–308.
- Guzmán del Prío, S.A., de la Campa de Guzmán, S. and Pineda-Barrera, J. (1972). Shedding rhythm and germination of spores in *Gelidium robustum*. *Proc. Int. Seaweed Symp.*, 7: 221–228.
- Johnstone, G.R. and Feeney, F.L. (1944). Periodicity of *Gelidium cartilagineum*, a perennial red algae. *Am. J. Bot.*, 31: 25–29.

- Kain, J.M. (1982). The reproductive phenology of nine species of Rhodophyta in the subtidal region of Isle of Man. *Br. Phycol. J.*, 17: 321–331.
- Kain, J.M. and Destombe, C. (1995). A review of the life history, reproduction and phenology of *Gracilaria*. *J. Appl. Phycol.*, 7: 269–281.
- Klinger, T. (1993). The persistence of haplodiploidy in algae. *Trends Ecol. Evol.*, 8: 256–258.
- Lee, J.A. and Brinkhuis, B.H. (1988). Seasonal light and temperature interaction effects on development of *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) gametophytes and juvenile sporophytes. *J. Phycol.*, 24: 181–191.
- Lizárraga-Arciniega, R. (1976). Estudios de los movimientos cíclicos de la playa en la Bahía de Todos Santos, Baja California. *Ciencias Marinas*, 3(1): 30–50.
- Martínez-Díaz de León, A., Nava-Button, C. y Ocampo-Torres, F.J. (1988). Estadísticas del oleaje en la Bahía de Todos Santos, Baja California, de septiembre de 1986 a agosto de 1987. *Ciencias Marinas*, 15(3): 1–20.
- Montalva, S. and Santelices, B. (1981). Interspecific interference among species of *Gelidium* from central Chile. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 53: 77–88.
- Pacheco-Ruíz, I., Zertuche-González, J.A. y Aguilar-Rosas, R. (1993). Ecología reproductiva de *Gracilaria pacifica* Abbott (Gracilariales, Rhodophyta) en el Estero de Punta Banda, México. *Ciencias Marinas*, 19(4): 491–501.
- Pérez-Higuera, R. y Chee-Barragán, A. (1984). Transporte de sedimentos en la Bahía de Todos Santos, B.C. *Ciencias Marinas*, 10(3): 31–52.
- Polanshek, A.R. and West, J.A. (1977). Culture and hybridization studies on *Gigartina papillata* (Rhodophyta). *J. Phycol.*, 13: 141–149.
- Polne, M.A., Gibor, A. and Neushul, M. (1980). The use of ultrasound for the removal of macroalgae epiphytes. *Bot. Mar.*, 23: 731–734.
- Rodríguez-Garza, H. y Espinoza-Avalos, J. (1987). Variación de fases reproductivas de *Gelidium robustum* (Gard.) Holl. *et Abb.* en siete mantos algales de la península de Baja California, México. *Inv. Mar. CICIMAR*, 3: 79–86.
- Santelices, B. (1988). Taxonomic studies on Chinese Gelidiales (Rhodophyta). In I. Abbott (ed.), *Taxonomy of Economic Seaweeds, with Reference to some Pacific and Caribbean Species (II)*. California Sea Grant College Prog., 265 pp.
- West, A.J., Zuccarello, G. and Calumpong, H.P. (1992). *Bostrychia bispora* sp. nov. (Rhodomelaceae, Rhodophyta), an apomitic species from Darwin, Australia: Reproduction and development in culture. *Phycologia*, 31: 37–52.
- Winer, B.J., Brown, D.R. and Michels, K.M. (1991). *Statistical Principles in Experimental Design*. 3rd ed. McGraw-Hill, New York, 1057 pp.
- Zar, J.H. (1999). *Biostatistical Analysis*. 4th ed. Prentice Hall, Englewood Cliffs, 663 + 267 pp.