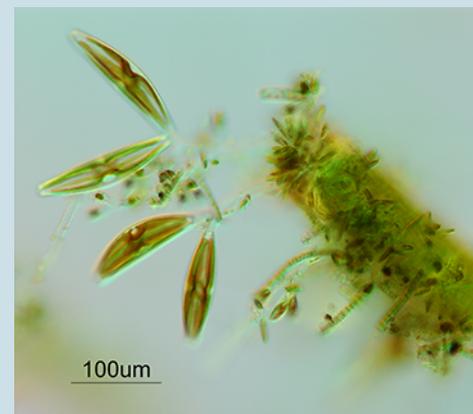


La genética de poblaciones como herramienta útil en diversos estudios de macroalgas marinas



La genética de poblaciones como herramienta útil en diversos estudios de macroalgas marinas

The genetics of populations as a useful tool in diverse studies on marine macroalgae

Jhoana Díaz-Larrea^{1*}, Abel Sentfies¹, María Luisa Núñez Reséndiz², Mariela Lizbeth López-Valdez³ y Kurt M. Dreckmann¹

¹ Área Ficología Comparada, Departamento de Hidrobiología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa.

² Doctorado en Ciencias Biológicas y de La Salud. Universidad Autónoma Metropolitana.

³ Maestría en Biología. Universidad Autónoma Metropolitana

*correspondencia: jhoanadiazl@gmail.com

RESUMEN.

En el presente trabajo se analiza la utilidad de la herramienta de la genética de poblaciones en estudios de macroalgas marinas. Este tipo de estudios se ha desarrollado con diversos enfoques, tanto taxonómicos, ecológicos, como biogeográficos, fundamentalmente en macroalgas rojas y pardas, empleando diversas técnicas como Microsatélites, RAPDs, SSCPs, RFLPs, Isoenzimas y secuenciación de ADN. En México existen, hasta la fecha, escasos trabajos publicados que incorporan esta herramienta, probablemente se debe a los altos costos que implican este tipo de estudios y al extenso bagaje teórico previo que se debe tener para integrar diversas líneas como biogeografía, filogenia molecular y taxonomía del grupo en cuestión.

Palabras clave: biogeografía, especies cultivadas, especies invasoras, evolución, taxonomía.

ABSTRACT.

In this paper we analyze the usefulness of population genetics as a tool in studies of marine macroalgae. This type of study has been developed with various approaches, such as taxonomic, ecological, and biogeographic, primarily in red and brown macroalgae, and using various techniques as Microsatellites, RAPDs, SSCP, RFLPs, Isozymes and DNA sequencing. In Mexico there are, to date, few published studies that incorporate this tool, probably due to the high

costs involved in this type of studies and because the extensive theoretical knowledge prior to should be to integrate different lines as biogeography, molecular phylogeny and taxonomy of the group in question.

Keywords: biogeography, cultivated species, evolution, invasive species, taxonomy.

INTRODUCCIÓN.

La genética de poblaciones es la rama de la biología que se encarga de estudiar la cantidad y naturaleza de la variación genética en y entre las poblaciones que conforman a una especie, los procesos por los cuales se originan y los factores que alteran los patrones de esta variación (Caujapé-Castells 2006). La aplicación de esta herramienta a cualquier grupo biológico, ha permitido analizar, interpretar y complementar los resultados en las principales áreas de la biología comparada, tales como la taxonomía, la biogeografía, la ecología y la evolución. Dentro de la diversidad biológica, las macroalgas marinas han comenzado a ser objeto de estudio bajo este enfoque, por lo tanto los mecanismos que participan en el mantenimiento y distribución de la diversidad genética de las macroalgas, así como los procesos de especiación, flujo genético y estructura genética, al presente, han sido poco estudiados (van Oppen *et al.* 1996). A la luz de esta información, en la presente contribución se analizarán estudios selectos que han demostrado

la utilidad de la genética de poblaciones como herramienta para estudiar, a un nivel intraespecífico, a las especies de macroalgas marinas.

Los estudios de genética de poblaciones en algas, han sido abordados bajo diversos métodos: Polimorfismos de Longitud de Fragmentos de Restricción (RFLPs), Polimorfismos de Conformación de Cadena Individual de ADN (SSCP), Amplificación Aleatoria de ADN Polimórfico (RAPDs), Electroforesis de isoenzimas, Secuenciación y Microsatélites (Neiva *et al.* 2014). Poco más de quince especies han sido estudiadas durante las dos últimas décadas utilizando aloenzimas, probablemente debido a detecciones poco confiables y/o bajos niveles de polimorfismo obtenidos (Sosa *et al.* 1996). Cuando surgieron los marcadores moleculares de alta resolución (RFLPs, RAPDs) se esperaba que resolvieran el problema del bajo nivel de polimorfismo obtenido hasta ese momento, sin embargo, ninguno de estos marcadores son ideales para estudios de genética de poblaciones por requerir grandes cantidades de ADN o no cumplir con la codominancia (van Oppen *et al.* 1996). El empleo de secuencias moleculares, ha sido muy popular en el estudio de las macroalgas marinas, debido a la facilidad y rapidez en la obtención de las secuencias con distintos marcadores, la reducción de costos, la disponibilidad de la información en bases de datos especializadas, son precisas y no son objeto de subjetividad al interpretar el resultado, además, la variación genética que ofrecen es suficiente para reconocer estructura genética al interior de las especies (Leliaert 2014; Zuccarello *et al.* 1999a). Por su parte, los microsatélites brindan una detección mas confiable que los marcadores anteriormente mencionados (utilizan cebadores sitio-específicos, lo que contribuye a aumentar la eficiencia de la PCR y la reproducibilidad del experimento; son altamente polimórficos y codominantes; requieren de concentraciones bajas de ADN por análisis) por lo que han contribuido significativamente al desarrollo de la genética de algas, especialmente la genética de poblaciones. El uso de estos marcadores moleculares ha sido recomendado para estudios evolutivos en diversas ramas como la filogeografía, análisis de paternidad y genética de la conservación (Ashley y Dow 1994). Para una revisión mas detallada de las diferentes técnicas anteriormente mencionadas se sugiere revisar Eguiarte *et al.* (2007) y Cornejo *et al.* (2014).

ENFOQUES DE LA GENÉTICA DE POBLACIONES EN ALGAS.

Estudios de diversidad genética - Estructura genética - Delimitación de especies. Wattier *et al.* (1997) utilizaron los microsatélites para resolver

problemas de delimitación morfológica específica al interior de la familia Gracilariaceae. En ese estudio, los autores confirmaron la ubicación taxonómica a nivel específico de varias poblaciones (de Europa, Argentina, y Namibia) de *Gracilaria gracilis* (Stackhouse) Steentoft, Irvine & Farnham a través de la estimación de la diversidad alélica de dichas poblaciones y de especies relacionadas de Gracilariaceae.

Oppliger *et al.* (2014) analizaron los efectos de la marginalidad en la diversidad genética y la reproducción sexual de las poblaciones de *Laminaria digitata* (Hudson) Lamouroux distribuidas en la costa de Bretaña. Con marcadores microsatélites, los autores evaluaron poblaciones marginales (al norte y sur de Bretaña) y centrales (centro de Bretaña) para estimar además la ocurrencia geográfica de la partenogénesis, combinando el análisis molecular, análisis de producción de esporas y el análisis microscópico de esporas y ploidía de gametos. Los resultados confirmaron que las poblaciones marginales presentaron baja diversidad genética y que los esporofitos de estas poblaciones mostraron menor producción de esporas que los de las poblaciones centrales, excepto la población marginal del sur de Bretaña que mostró tendencia a producir esporas 2N. Las esporas 2N formaron gametofitos con un área nuclear de contenido genético $\geq 2N$, y los microsatélites sugirieron que esto se produjo probablemente por automixis. Aunque esta constituyó la vía fundamental de producción de esporas en la población marginal sureña, la evidencia genética indicó que la población se mantiene fundamentalmente por reproducción sexual.

Sosa *et al.* (1996) evaluaron la estructura y variabilidad genética de poblaciones de *Gracilaria cervicornis* (Turner) Agardh, en localidades de Islas Canarias, España. Mediante el uso de isoenzimas los autores encontraron baja variabilidad genética en dichas poblaciones, con un alto número de alelos fijos. Estos resultados sugirieron que la estructura genética de las poblaciones de *G. cervicornis* de Islas Canarias se explica por la predominancia de la propagación vegetativa y el bajo reclutamiento de esporas. Estos resultados fueron consistentes con la variación genética descrita para otras algas rojas con predominancia de reproducción asexual.

Validación taxonómica de especies. Kim *et al.* (2008), utilizaron los genes *rbcL* y *cox1* en poblaciones de *Gracilariopsis chorda* (Holmes) Ohmi, para confirmar la posición taxonómica dentro del género *Gracilariopsis*, en individuos designados

como *Gracilaria chorda*, así como también discutir la posición taxonómica de *Gracilariopsis* dentro del orden. Ambos genes revelaron estructura genética. Con esos resultados validaron a la especie en cuestión dentro del género *Gracilariopsis*.

Procesos de especiación. Zuccarello *et al.* (2005) evaluaron poblaciones de *Mastocarpus stellatus* (Stackhouse) Guiry del Atlántico norte, presuntamente aisladas reproductivamente y con un alto grado de separación geográfica. Combinando los genes (espaciador *cox2-3*, RuBisCO-espaciadora) y la técnica de RFLP los autores encontraron dos grupos reproductivos (primer grupo en España, Portugal; segundo grupo en Reino Unido, Irlanda) y que presentaron diferentes frecuencias de haplotipos mitocondriales y plastidiales, distribuidos en gradiente norte-sur. Basados en esto, los autores concluyeron que los grupos representan dos especies biológicamente diferentes, pero morfológicamente similares. Estos resultados confirman además la alta correlación que existe entre el aislamiento reproductivo y genético en poblaciones algales, y sugiere también la presencia de numerosas morfo-especies algales crípticas.

Eventos de radiación de especies. El estudio de los procesos de especiación en ecosistemas marinos continúa siendo un reto, debido a la naturaleza difusa de las fronteras de dispersión. Cánovas *et al.* (2011) estudiaron la historia evolutiva de la familia Fucaceae e investigaron los patrones recientes de radiación que han ocurrido en el género *Fucus* en el Atlántico. El análisis multigénico realizado mostró cuatro eventos independientes de colonización trans-Ártico de los linajes de Fucaceae, dos de los cuales comprendieron transiciones del hermafroditismo al dioicismo, asociado con invasiones atlánticas. La diversificación de la familia ocurrió en el Mioceno medio-tardío, con al menos cuatro linajes independientes de cruce trans-Ártico, coincidentes con la transición de dos tipos de reproducción y la separación de linajes conducentes a: 1) *Pelvetia canaliculata* (Linnaeus) Decaisne & Thuret, 2) *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis, 3) el género *Fucus*, y más recientemente 4) en el complejo de especies *F. distichus* Linnaeus. Dos linajes dioicos (originaron los géneros *Ascophyllum* y *Fucus*) surgieron en el Atlántico/Ártico de ancestros hermafroditas. Los dos clados de *Fucus* incluyen linajes dioicos y hermafroditas, y la tendencia de especiación reciente en el clado 2 dió lugar a linajes hermafroditas de ancestros dioicos. La radiación reciente en el clado 2 coincidió con la divergencia en la tolerancia fisiológica al estrés ambiental y la colonización de nuevos

hábitats, sugiriendo especiación ecológica. En este clado, linajes propios se presentaron en los hábitats más extremos, probablemente relacionado con el aseguramiento de la reproducción y el mantenimiento de la adaptación local.

Estudio de especies cultivables (comerciales). Los estudios de introducción de especies suministran información relevante en la generación de nuevas prácticas de manejo. Los efectos de la estructura espacial en la diversidad genética y las consecuencias del reducido tamaño de las poblaciones sujetas a manejo han sido ampliamente investigados, particularmente en el campo de la genética de la conservación, debido al efecto potencial directo en la supervivencia de las poblaciones y especies cultivables. Guillemín *et al.* (2005) estudiaron poblaciones chilenas del alga roja *Gracilaria chilensis*, especie que se cultiva a nivel mundial para la producción de agar. En los años 80's, el colapso de sus poblaciones silvestres como resultado de la sobre-explotación, conllevó a significativas transformaciones en la industria local chilena de algas, re-direccionando la base de su producción del cultivo de lechos naturales a la producción basada en el maricultivo. Ese trabajo constituyó el primero de su tipo en Chile que evaluó los recursos genéticos de las poblaciones naturales y en cultivo de *G. chilensis*, y evaluó además el efecto de la sobre-explotación sobre el patrón de estructura genética de las poblaciones. Como resultado los autores desarrollaron microsatélites polimórficos para estimar la diversidad genética de poblaciones naturales y revelaron bajos niveles de heterocigosidad. Los marcadores desarrollados constituyen candidatos relevantes para evaluar el nivel de los recursos genéticos de las especies que potencialmente sufren sobre-explotación, no solo en localidades de la costa chilena, sino en todo el mundo.

Posteriormente Guillemín *et al.* (2008) evaluaron la posible correlación entre la diversidad genética y las características específicas de la historia de vida asociados con el cultivo de *Gracilaria chilensis* Bird, McLachlan & Oliveira en Chile. Los autores estudiaron con microsatélites tanto poblaciones cultivadas como naturales a lo largo de la costa chilena, donde estimaron la frecuencia de individuos reproductores vs. vegetativos y de individuos haploides vs. diploides, y la distribución de la variación genética en estas poblaciones. Los resultados demostraron que las poblaciones en cultivo se mantienen casi exclusivamente por propagación vegetativa. La predominancia de los individuos

diploides en cultivo demostró que las prácticas de cultivo modifican las características de la historia de vida. Se detectó la esperada reducción en la diversidad genética de las poblaciones en cultivo debido al efecto de cuello de botella que se presenta y, por consecuencia, la propagación clonal. Los autores sugirieron que las prácticas de cultivo en la parte sureña del país contribuyen a la propagación de genotipos seleccionados a escala local. Estos resultados documentaron por primera vez que la selección involuntaria puede operar durante el primer paso de la domesticación de *G. chilensis*, llevando a cambios dramáticos en las poblaciones cultivadas. Finalmente los autores concluyeron que considerando las escasas bases genéticas bajo las cuales se conduce la domesticación en esta alga, las poblaciones en cultivo podrían estar amenazadas en un futuro cercano por una reducción drástica de la variabilidad genotípica.

Estudios de Filogeografía. La evidencia genética ha contribuido a la mayor comprensión de la distribución algal y la distribución de los genotipos, recuperando el patrón histórico de varios grupos algales. Este tipo de estudios han demostrado que incluso para organismos como las algas que liberan esporas en la columna de agua, las poblaciones pueden estar estructuradas en pequeñas escalas espaciales. Zuccarello *et al.* (2011) evaluaron poblaciones del complejo *Bostrychia radicans* (Montagne) Montagne /*B. moritziana* (Sonder ex Kützing) J. Agardh en la costa del Pacífico de Centro América, incluyendo México, Guatemala y El Salvador, y del Atlántico, mediante el uso de secuencias de la región RuBisCO-espaciadora. Los resultados arrojaron alta diversidad genética en las poblaciones del Pacífico, y se encontraron por primera vez numerosos haplotipos en el océano Atlántico (EUA, Brasil). Se manifestó además una alta diferenciación en las poblaciones con poca evidencia de aislamiento por distancia. La diversidad genética disminuyó con dirección sur – norte, presentándose un único haplotipo para el Pacífico de América central (al norte de Chiapas, México) lo que se explica por la expansión norte – sur de este único genotipo, coincidiendo con la recuperación de la temperatura superficial del mar después de la última glaciación. Los datos obtenidos en ese trabajo sugieren, además, que gran parte de la diversidad del Pacífico de América central se originó antes del cierre del Istmo de Panamá.

Estudios de patrones biogeográficos. Yow *et al.* (2011) estudiaron, a partir de secuencias nucleotídicas de los genes *cox1* y la región espaciadora

cox2-3, los patrones de distribución geográfica de las poblaciones de *Gracilaria changii* (Xia & Abbott) Abbott, Zhang & Xia a lo largo de la costa oeste de la península de Malasia, por ser una especie de gran importancia en la extracción de agar. Encontraron una alta variación genética vinculada a la calidad del agar en las diferentes poblaciones. Silberfeld *et al.* (2013) reevaluaron la diversidad global de especies de *Padina*, las relaciones filogenéticas y los patrones de distribución geográfica en este género. Con base en las secuencias de genes (*cox3*, *psaA* y *rbcl*) estimaron los tiempos de divergencia que suministraron el marco histórico para interpretar los patrones biogeográficos del grupo. Dado que la mayoría de las especies de *Padina* tienen una amplia distribución biogeográfica (con una fracción significativa de especies reportadas para más de una cuenca oceánica) y que muchas de las especies recientemente descritas se distribuyen únicamente en un área geográfica pequeña, esto indicaría que la diversidad adicional podría describirse en el género, y por esta razón los autores realizaron el estudio aumentando el número de localidades a evaluar, sin precedentes. Con esto demostraron que los estudios biogeográficos basados en reportes de la literatura y nombres tradicionales son altamente imprecisos para este género, por lo que los rangos biogeográficos que presumiblemente ocupan en varias océanos son artefactos creados por identificaciones erróneas.

Evaluación de procesos de introducción y especies crípticas. El uso de las herramientas moleculares puede detectar la ocurrencia de invasiones crípticas repetidas. Tanto las especies invasoras como sus impactos han sido subestimados debido a la presencia de especies hermanas en hábitats marinos, y las consecuencias de las múltiples invasiones conoespecíficas no solo afectan la diversidad genética sino la conducta, historia de vida y tolerancia fisiológica de los organismos nativos. McIvor *et al.* (2001) evaluaron poblaciones del alga roja *Polysiphonia harveyi* Bailey con secuencias del gen *rbcl*, combinados con datos del cariotipo y de cultivo. Incluyeron en el estudio poblaciones recolectadas desde el Pacífico hasta el Atlántico norte. Los resultados demostraron que los cultivos de *P. harveyi* fueron inter-fértiles, y no se encontraron evidencias de poliploidía o aneuploidía. Esta especie es morfológica y genéticamente variable, donde los haplotipos más divergentes se encontraron en muestras japonesas, indicando que Japón es el centro de diversidad y origen de *P. harveyi*. Un haplotipo se encontró en el Atlántico norte y

Mediterráneo, y excepto para el norte de Carolina, donde el haplotipo encontrado fue el mismo que el que invadió en Nueva Zelanda y California. La introducción de *P. harveyi* en Nueva Zelanda pasó desapercibida debido a que *P. strictissima* Hooker & Harvey es una especie hermana nativa morfológicamente similar a *P. harveyi*. Se detectaron dos invasiones crípticas diferentes de *P. harveyi*. Adicionalmente a esta introducción como especie hermana críptica en Nueva Zelanda, *P. harveyi* se introdujo al menos dos veces en el Atlántico norte, presumiblemente desde diferentes poblaciones fuentes. Estas dos introducciones son genética y fisiológicamente divergentes, pero completamente inter-fértiles. Yang *et al.* (2008) utilizaron dos marcadores, *rbcL* y *cox1*, éste último con mayor éxito para evaluar la calidad del agar en poblaciones japonesas de la especie de *Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss, una especie altamente explotada para la producción de agar en Japón. Los autores encontraron una estructura poblacional con las secuencias de *cox1* que además reveló crípticismo en poblaciones introducidas de *G. vermiculophylla*. García-Rodríguez *et al.* (2013) a partir de datos morfo-anatómicos y moleculares con secuencias de *rbcL* y *cox1*, de poblaciones mexicanas de *Gracilaria parvispora* Abbott, demostraron que esta especie es la segunda del género *Gracilaria* (igual que *G. vermiculophylla*) que ha sido introducida a las costas de Baja California, probablemente desde Corea.

Propuesta de nuevas especies. Boo *et al.* (2011) estudiaron el género *Colpomenia*, presente en aguas templadas y tropicales. Dada la alta variabilidad morfológica de este grupo los autores reevaluaron la taxonomía a nivel de especie, basados en secuencias del gen *cox3*. Como resultado, los autores describieron una nueva especie, *Colpomenia claytonii* Boo, Lee, Cho & Nelson, basada en poblaciones de Corea, Japón, Hong Kong, Australia, Nueva Zelanda, Sudafrica y EUA. Los análisis filogenéticos mostraron que *C. claytonii* se segregó del resto de sus congeneres. *Colpomenia expansa* (Saunders) Lee se ubicó cercanamente relacionada a *C. claytonii*, y el clado que incluyó estas dos especies está cercanamente relacionado con *C. peregrina* Sauvageau. Se encontraron catorce haplotipos en *C. claytonii*, indicando una alta diversidad haplotípica y un patrón reciente de dispersión. Ese estudio reflejó, además, que *C. claytonii* está ampliamente distribuida a lo largo del océano Pacífico y Sudáfrica, y que previamente fue identificada de manera errónea como una variante de *C. peregrina*.

Rutas de dispersión de especies. Un factor clave del manejo y control de especies invasoras es la evaluación de la frecuencia con la que estas especies se introducen en las áreas, la magnitud de la introducción y el patrón de dispersión. El análisis de datos genéticos moleculares permite identificar la población fuente o múltiples introducciones, cuantificar los niveles de diversidad genética, trazar la historia biogeográfica de grupos algales y explorar el estatus de las poblaciones nativas e introducidas cuya taxonomía y biogeografía se encuentre un poco comprendida. El cambio climático ha exacerbado esta tendencia, facilitando la invasión de hábitats por especies introducidas (por actividad humana) que previamente no podían establecer grandes poblaciones, llevando a que sea más difícil distinguir entre introducciones naturales y antropogénicas. La detección temprana de especies no-nativas incrementa la oportunidad de erradicarlas antes de que se establezcan completamente, pero también es difícil discernir entre poblaciones nativas y recientemente establecidas de algas marinas debido a la escasez de datos sistemáticos, biogeográficos e históricos en numerosos casos (Teske *et al.* 2014).

Varela-Álvarez *et al.* (2011) desarrollaron microsatélites para explorar la estructura clonal y diversidad genética de poblaciones recientemente establecidas en el Mediterráneo de las especies invasoras *Caulerpa taxifolia* (M.Vahl) C.Agardh y *C. racemosa* (Forsskål) J. Agardh, y de las poblaciones nativas de *C. prolifera* (Forsskål) Lamouroux. Los autores comentaron que en 1984, *C. taxifolia* fue liberada accidentalmente en las costas del Mediterráneo y se extendió a Francia e Italia, y de ahí a las Islas Baleares, España. En las dos décadas pasadas *Caulerpa taxifolia* se extendió a lo largo de la costa mediterránea, donde dos especies (*C. taxifolia* y *C. racemosa*) se han diseminado en diversas áreas, anteriormente ocupadas por pastos marinos. Los autores evaluaron la diversidad genética de *Caulerpa* en dos escalas geográficas: una a escala poblacional (donde se recolectaron talos en Cala d'Or, Mallorca, España), y otra a escala de especie (donde se recolectaron muestras de diferentes sitios en el Mediterráneo, Atlántico y Océano Pacífico). Los resultados permitieron desarrollar nuevos microsatélites polimórficos para las tres especies estudiadas, lo que permitió entender la dinámica de la propagación de *Caulerpa* y el por qué de la dinámica de poblaciones y de la variación de la competitividad entre las especies y poblaciones.

Provan *et al.* (2005) evaluaron poblaciones de *Codium fragile* ssp. *tomentosoides* (van Goor)

Silva, especie nativa de Japón, que se dispersó a Holanda y posteriormente a Europa. Los autores comentaron que en 1957 fue reportada en el Atlántico nor-occidental y desde entonces se convirtió en una especie problemática a lo largo de la costa este de EUA, dañando los bosques nativos de *kelp*. Posteriormente *C. fragile* ssp. *tomentosoides* se encontró en la costa pacífica de Norte América, en el pacífico chileno, Sudáfrica, Australia y Nueva Zelanda. Los autores rastrearon la historia invasiva de esa especie combinando marcadores plastidiales y microsatélites. Evaluaron además los niveles y patrones de diversidad genética de las poblaciones nativas y no nativas en el intervalo de distribución. Los resultados arrojaron valores muy bajos de variación genética (i.e., cuello de botella resultante de un efecto fundador) en *C. fragile* ssp. *tomentosoides*, tanto en poblaciones introducidas como en las nativas. Se encontraron además valores de variación genética extremadamente bajos, con solo cuatro haplotipos presentes en el intervalo nativo de la especie en Japón y solo dos en las poblaciones introducidas. La población invasora mostró un alto nivel de estructuración geográfica de haplotipos, con un haplotipo localizado en el Mediterráneo y los otros en las poblaciones del Atlántico noroeste, norte de Europa y Pacífico sur. Finalmente, se postuló que ocurrieron al menos dos eventos de introducción independientes de *C. fragile* ssp. *tomentosoides* en su historia biogeográfica. El análisis reveló la existencia de dos haplotipos dominantes que tienen un alto grado de estructuración geográfica en poblaciones invasoras, sugiriendo distintas introducciones en el Mediterráneo y el Atlántico Norte de poblaciones nativas en Japón.

CONSIDERACIONES FINALES.

La herramienta de la genética de poblaciones se ha utilizado en el campo de la ficología con diversos enfoques y métodos, su aplicación ha permitido un mejor entendimiento de los fenómenos evolutivos involucrados en la variación y distribución de las frecuencias alélicas en una población, cuyo resultado será la variación genética que dará origen a nuevas especies, como producto final de la evolución. La aplicación de esta herramienta, se ha direccionado fundamentalmente a las algas pardas y rojas, donde el método utilizado con mayor frecuencia ha sido el empleo de secuencias moleculares (Cuadro 1).

Finalmente debemos comentar que hasta la fecha existen escasos trabajos publicados de genética de

poblaciones que incluyen material mexicano de macroalgas (Boo *et al.* 2011; García-Rodríguez *et al.* 2013; Silberferd *et al.* 2013) debido probablemente a los altos costos que implican este tipo de estudios y al bagaje teórico previo que se debe tener para integrar diversas líneas como biogeografía, filogenia molecular y taxonomía del grupo en cuestión. Actualmente en nuestra Área de Ficología Comparada, Departamento de Hidrobiología, de la UAM-Iztapalapa se están formando a estudiantes especialistas en este campo de conocimiento. A la fecha se tiene en proceso una tesis doctoral que aborda a la variación genética de las poblaciones de *Hydropuntia cornea* (J. Agardh) Wynne (Gracilariaceae, Rhodophyta) en las costas del Golfo de México y el Caribe mexicano.

AGRADECIMIENTOS.

Los autores agradecen el apoyo a PROMEP, a través del Proyecto PROMEP/103.5/13/6732.

REFERENCIAS

- Alberto, F., R. Santos & J.M. Leitao. 1997. DNA extraction and RAPD markers to assess the genetic similarity among *Gelidium sesquipedale* (Rhodophyta) populations. *Journal of Phycology* 33: 706-710.
- Ashley, M.V. & Dow, B.D. 1994. The use of microsatellite analysis in population biology: background, methods and potential applications. In Schierwater, B., Streit, B., Wagner, G. P. & DeSalle, R. [Eds.] *Molecular Ecology and Evolution: Approaches and Applications*. Birkhauser Verlag, Basel, 185-201.
- Billard, E., C. Gaguin, G. Pearson, E. Serrao, C. Engel & M. Valero. 2005. Genetic isolation between three closely related taxa: *Fucus vesiculosus*, *F. spiralis* and *F. ceranoides* (Phaeophyceae). *Journal of Phycology* 41: 900-905.
- Boo, S.M., K.M. Lee, G.Y. Cho & W. Nelson. 2011. *Colpomenia claytonii* sp. nov. (Scytosiphonaceae, Phaeophyceae) based on morphology and mitochondrial *cox3* sequences. *Botanica Marina* 54: 159-167.
- Buchanan, J. & Zuccarello, G.C. 2012. Decoupling of short- and long-distance dispersal pathways in the endemic New Zealand seaweed *Carpophyllum maschalocarpum* (Phaeophyceae, Fucales). *Journal of Phycology* 48: 518-529.
- Cánovas, F.G., C.F Mota, E.A Serrão & G.A Pearson. 2011. Driving south: a multi-gene phylogeny of the brown algal family Fucaceae reveals relationships and recent drivers of a marine radiation. *BMC Evolutionary Biology* 11: 371.
- Caujapé-Castells, J. 2006. Brújula para botánicos desorientados en la genética de poblaciones. *Exegen*

- Ediciones. 133 pp.
- Cornejo, R.A., D.A. Serrato, B.R. Aguilar & M.G.R. Munive (compiladoras). 2014. Herramientas moleculares aplicadas en ecología: Aspectos teóricos y prácticos. SEMARNAT, INECC, UAM-I. 1ª Edición, 274 pp.
- Deluqui-Gurgel, C.F., S. Fredericq & J.N. Norris. 2004. Phylogeography of *Gracilaria tikvahiae* (Gracilariaceae, Rhodophyta): A Study of genetic discontinuity in a continuously distributed species based on molecular evidences. *Journal of Phycology* 40: 748-758.
- Eguiarte, L.E., V. Souza & X. Aguirre (compiladores). 2007. Ecología Molecular. SEMARNAT, INE, CONABIO, IEUNAM. 1ª Edición, 594 pp.
- Engel, C.R., C. Destombe & Valero, M. 2004. Mating system and gene flow in the red seaweeds *Gracilaria gracilis*: effect of haploid-diploid life history and intertidal rocky shore landscape on fine-scale genetic structure. *Heredity* 92: 289-298.
- García-Rodríguez, L.D., R. Riosmena-Rodríguez, S.Y. Kim, M. Lopez-Meyer, J.J.M. Lopez-Vivas & S.M. Boo. 2013. Recent introduction of *Gracilaria parvispora* (Gracilariales, Rhodophyta) in Baja California, Mexico. *Botanica Marina* 56(2): 143-150.
- Guillemin, M.L., C. Destombe, S. Faugeron, J.A. Correa & M. Valero. 2005. Development of microsatellites DNA markers in the cultivated seaweed, *Gracilaria chilensis* (Gracilariales, Rhodophyta). *Molecular Ecology Notes* 5: 155-157.
- Guillemin, M.L., S. Faugeron, C. Destombe, F. Viard, J.A. Correa & M. Valero. 2008. Genetic variation in wild and cultivated populations of the haploid-diploid red alga *Gracilaria chilensis*: How farming practices favor asexual reproduction and heterozygosity. *Evolution* 62(6): 1500-1519.
- Gulbransen, D.J., K.J. McGlathery, M. Marklund, J.N. Norris & C.F.D. Gurgel. 2012. *Gracilaria vermiculophylla* (Rhodophyta, Gracilariales) in the Virginia coastal bays, USA: *cox1* analysis reveals high genetic richness of an introduced macroalgae. *Journal of Phycology* 48: 1278-1283.
- Ho, C-L, P. S-M. & T. Pang. 2011. Application of polymerase chain reaction (PCR) using random amplified polymorphic DNA (RAPD) primers in the molecular identification of selected *Sargassum* species (Phaeophyta, Fucales). *European Journal of Phycology* 30(4): 273-280.
- Kim, G.H., J.B. Shim, T.A. Klochkova, J.A. West & G.C. Zuccarello. 2008. The utility of proteomics in algal taxonomy: *Bostrychia radicans/B. moritziana* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) as a model study. *Journal of Phycology* 44: 1519-28.
- Leliaert, F., H. Verbruggen, P. Vanormelingen, F. Steen, J.M. Lopez-Bautista, G.C. Zuccarello & O. De Clerck. 2014. DNA-based species delimitation in algae. *European Journal of Phycology* 49: 179-196.
- Macaya, E.C. & Zuccarello, G.C. 2010. Genetic structure of the giant kelp *Macrocystis pyrifera* along the southern Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 420: 103-112.
- Marston, M. & Villavard-Bohnsack, M. 2002. Genetic variability and potential sources of *Grateloupia doryphora* (Halymeniaceae, Rhodophyta), and invasive species in Rhode Island waters (USA). *Journal of Phycology* 38: 649-658.
- Mc Ivor, L., C.A. Maggs, J. Provan & M.J. Stanhope. 2001. *rbcl* sequences reveal multiple cryptic introductions of the Japanese red alga *Polysiphonia harveyi*. *Molecular Ecology* 10: 911-919.
- Neiva, J., J. Assis, F. Fernandes, G.A. Pearson & E.A. Serrao. 2014. Species distribution models and mitochondrial DNA phylogeography suggest an extensive biogeographical shift in the high-intertidal seaweed *Pelvetia canaliculata*. *Journal of Biogeography* 1: 1-12.
- Oppliger, L.V., P. von Dassow, S. Bouchemousse, M. Robuchon, M. Valero, J.A. Correa, S. Mauger & C. Destombe. 2014. Alteration of sexual reproduction and genetic diversity in the Kelp species *Laminaria digitata* at the southern limit of its range. *PLoS ONE* 9(7): e102518. doi:10.1371/journal.pone.0102518.
- Provan, J., S. Murphy & C.A. Maggs. 2005. Tracking the invasive history of the green alga *Codium fragile* ssp. *tomentosoides*. *Molecular Ecology* 14: 189-194.
- Silberfeld, T., L. Bittner, C. Fernández-García, C. Cruaud, F. Rousseau, B. de Reviers, F. Leliaert, C.E. Payri & O. De Clerck. 2013. Species diversity, phylogeny and large scale biogeographic patterns of the genus *Padina* (Phaeophyceae, Dictyotales). *Journal of Phycology* 49: 130-142.
- Sook, M.K., E. Chan-Yang, S. Yeon-Kim, K. Hwang & S. Min-Boo. 2008. Reinstatement of *Gracilariopsis chorda* (Gracilariaceae, Rhodophyta) based on plastid *rbcl* and mitochondrial *cox1* sequences. *Algae* 23(3): 209-217.
- Sosa, P.A., M.A. Cabrera-Pérez & G. García-Reina. 1996. Genetic variation of *Gracilaria cervicornis* (Rhodophyta) gametophytes from the Canary Islands. *European Journal of Phycology* 3: 143-7.
- Teske, P.R., J. Sandoval-Castillo, J.M. Waters & L.B. Beheregaray. 2014. Can novel genetic analyses help to identify low-dispersal marine invasive species? *Ecology and Evolution* 1-19.
- Tronholm, A., F. Steen, L. Tyberghein, F. Leliaert, H. Verbruggen, M.A. Ribera-Siguan & O. De Clerck. 2010. Species delimitation, taxonomy, and biogeography of *Dictyota* in Europe (Dictyotales, Phaeophyceae). *Journal of Phycology* 46: 1301-1321.
- Van Oppen, M.J.H., H. Klerk, J.L. Olsen & W.T. Stam. 1996. Hidden diversity in the marine algae: some examples

- of genetic variation below the species level. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 76: 239-42.
- Varela-Álvarez, E., T.C. Glenn, E.A. Serrão, C.M. Duarte, B. Martínez-Daranas, M. Valero & N. Marbá. 2011. Dinucleotide microsatellite markers in the genus *Caulerpa*. *Journal of Applied Phycology* 23: 715-719.
- Wattier, R., J.F. Dallas, C. Destombe, P. Saumitou-Laprade & M. Valero. 1997. Single locus microsatellites in Gracilariales (Rhodophyta): high level of genetic variability within *Gracilaria gracilis* and conservation in related species. *Journal of Phycology* 33: 868-880.
- Wichachucherd, B., A. Prathep & G.C. Zuccarello. 2014. Phylogeography of *Padina boryana* (Dictyotales, Phaeophyceae) around the Thai-Malay Peninsula. *European Journal of Phycology* 49(3): 313-323.
- Yang, E.C., M.S. Kim, P.J.L. Geraldino, D. Sahoo, J.A. Shin & S.M. Boo. 2008. Mitochondrial *cox1* and plastid *rbcL* genes of *Gracilaria vermiculophylla* (Gracilariaceae, Rhodophyta). *Journal of Applied Phycology* 20: 161-168.
- Yow, Y.Y., P.E. Lim & S.M. Phang. 2011. Genetic diversity of *Gracilaria changaii* (Gracilariaceae, Rhodophyta) from west coast, Peninsular Malaysia based on mitochondrial *cox1* gene analysis. *Journal of Applied Phycology* 23: 219-226.
- Zuccarello, G.C., J. Bartlett & P.H. Yeates. 2000. Differentiation of *Caloglossa leprieurii* (Rhodophyta) populations in northern and eastern Australia using plastid haplotypes. *European Journal of Phycology* 35: 357-363.
- Zuccarello, G.C., J. Buchanan, J.A. West & F.F. Pedroche. 2011. Genetic diversity of the mangrove-associated alga *Bostrychia radicans/Bostrychia moritziana* (Ceramiales, Rhodophyta) from southern Central America. *Phycological Research* 59: 98-104.
- Zuccarello, G.C., G. Burger, J.A. West & R.J. King. 1999a. A mitochondrial marker for red algal intraspecific relationships. *Molecular Ecology* 8: 1443-1447.
- Zuccarello, G.C., N. Schidlo, L. Mcivor & M.D. Guiry. 2005. A molecular re-examination of speciation in the intertidal red alga *Mastocarpus stellatus* (Gigartinales, Rhodophyta) in Europe. *European Journal of Phycology* 40(4): 337-344.
- Zuccarello, G.C., J.A. West, M. Kamiya & R.J. King. 1999b. A rapid method to score plastid haplotypes in red seaweeds and its use in determining parental inheritance of plastids in the red alga *Bostrychia* (Ceramiales). *Hydrobiologia* 401: 207-214.
- Zuccarello, G.C., J.A. West & R.J. King. 1999c. Evolutionary divergence in the *Bostrychia moritziana/B. radicans* complex (Rhodomelaceae, Rhodophyta): molecular and hybridization data. *Phycologia* 38(3): 234-244.

Recibido: 23 de febrero de 2015

Revisado: 15 de abril de 2015

Corregido: 22 de abril de 2015

Aceptado: 28 de abril de 2015

Revisor: Laura M. Márquez Valdelamar

Cuadro 1. Resumen de enfoques, métodos y grupos macroalgales abordados con la herramienta de la genética de poblaciones.

Enfoque	Método	Grupo algal abordado (Ejemplos)	Referencias
Filogeografía	Secuenciación de ADN (genes mitocondriales: <i>cox1</i> , <i>cox3</i> , <i>cox2-3</i> espaciadora, 23S/trnK espaciadora intergénica; plastidiales: <i>rbcL</i> , RuBisCO espaciadora; y nucleares: 28S, ITS, 18S)	Parda (<i>Padina boryana</i>) y Roja (<i>Gracilaria tikvahiae</i>)	Wichachucherd <i>et al.</i> 2014, Deluqui-Gurgel <i>et al.</i> 2004
Patrones Biogeográficos	Secuenciación de ADN (genes mitocondriales: <i>cox3</i> ; plastidiales: <i>rbcL</i>)	Parda (<i>Padina</i>)	Silberferd <i>et al.</i> 2013
Delimitación de especies	Secuenciación de ADN (genes mitocondriales: <i>cox1</i> , <i>cox2-3</i> espaciadora; nucleares: 18S, ITS, 28S; plastidiales: <i>rbcL</i> , RuBisCO espaciadora, <i>psbA</i> , <i>nad1</i>)	Roja (<i>Gracilariopsis chorda</i>) y Parda (<i>Dictyota dichotoma</i>)	Sook <i>et al.</i> 2008, Tronholm <i>et al.</i> 2010
	Microsatélites	Parda (<i>Fucus vesiculosus</i>)	Billard <i>et al.</i> 2005
	RAPD	Parda (<i>Sargassum</i>)	Ho <i>et al.</i> 2011
Diversidad Genética	SSCP	Roja (<i>Bostrychia radicans</i>)	Zuccarello <i>et al.</i> 1999c
	Secuenciación de ADN (genes mitocondriales: <i>cox1</i> , <i>cox2-3</i> espaciadora; nucleares: 28S; plastidiales: <i>rbcL</i> , UPA, RuBisCO espaciadora)	Roja (<i>Gracilaria changii</i>)	Yow <i>et al.</i> 2011
	Microsatélites	Roja (<i>Gracilaria gracilis</i>)	Wattier <i>et al.</i> 1997
	Isoenzimas	Roja (<i>Gracilaria cervicornis</i>)	Sosa <i>et al.</i> 1996
	RAPD	Roja (<i>Gelidium sesquipedale</i>)	Alberto <i>et al.</i> 1997
Estructura genética	SSCP	Roja (<i>Caloglossa leprieurii</i>)	Zuccarello <i>et al.</i> 2000
	Secuenciación de ADN (genes mitocondriales: espaciador <i>atp8</i> - trnS; plastidiales: RuBisCO espaciadora; nucleares: ITS1)	Parda (<i>Macrocystis pyrifera</i>) y Roja (<i>Bostrychia radicans</i>)	Macaya y Zuccarello 2010
	Microsatélites	Roja (<i>Gracilaria gracilis</i>)	Engel <i>et al.</i> 2004
Patrones de especiación (Radiación)	SSCP	Roja (<i>Bostrychia radicans</i>)	Zuccarello <i>et al.</i> 1999b
	Secuencias de ADN (genes nucleares: ITS)	Parda (<i>Fucus</i>)	Cánovas <i>et al.</i> 2011
Especies cultivables (comerciales)	RFLP	Roja (<i>Mastocarpus stellatus</i>)	Zuccarello <i>et al.</i> 2005
	Microsatélites	Roja (<i>Gracilaria chilensis</i>)	Guillemin <i>et al.</i> 2005
	Secuenciación de ADN (genes mitocondriales: <i>cox2-3</i> espaciadora, <i>cox1</i> ; plastidiales: RuBisCO espaciadora)	Roja (<i>Gracilaria changii</i>)	Yow <i>et al.</i> 2011
	RAPD	Roja (<i>Gelidium sesquipedale</i>)	Alberto <i>et al.</i> 1997

Procesos de Introducciones múltiples crípticas	Secuenciación de ADN (genes plastidiales: <i>rbcL</i>)	Roja (<i>Polysiphonia harveyi</i>)	Mc Ivor <i>et al.</i> 2001
Propuesta de nuevas especies	Secuenciación de ADN (genes mitocondriales: <i>cox3</i>)	Parda (<i>Colpomenia claytonii</i>)	Boo <i>et al.</i> 2011
Rutas de dispersión de especies (invasoras y no invasoras)	Secuenciación de ADN (genes plastidiales: <i>rbcL</i> , <i>rp116-rps3</i> ; mitocondriales: <i>cox2-3</i> espaciadora, <i>cox1</i>)	Roja (<i>Gracilaria vermiculophylla</i>) y Verde (<i>Codium fragile</i>)	Gulbransen <i>et al.</i> 2012, Provan <i>et al.</i> 2005
	Microsatélites	Verde (<i>C. taxifolia</i>)	Varela-Alvarez <i>et al.</i> 2011
	RAPD	Roja (<i>Grateloupia doryphora</i>)	Marston y Villavard-Bohnsack 2002
	SSCP	Parda (<i>Carpophyllum maschalocarpum</i>)	Buchanan y Zuccarello 2012

Descripción morfológica y autoecología de *Thalassiosira cedarkeyensis* A.K.S.K. Prasad (Bacillariophyta: Thalassiosirales), en la laguna de Sontecomapan, Veracruz, México

Morphological description and autecology of *Thalassiosira cedarkeyensis* (Bacillariophyta: Thalassiosirales) in Sontecomapan Lagoon, Veracruz, Mexico

José Antolín Aké Castillo

Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana, Calle Hidalgo No. 617,
Boca del Río, Veracruz, C. P. 94290. Teléfono-Fax: +52 (229) 956 70 70.
Correspondencia: aake@uv.mx

RESUMEN

Thalassiosira cedarkeyensis fue descrita en 1993 en los cayos Cedar Key, Florida, USA como una especie marina de afinidad bentónica. El registro de este taxón en la laguna de Sontecomapan, Veracruz, México, se realizó en un estudio de la comunidad planctónica. Se estudió su dinámica temporal durante un ciclo anual relacionando su densidad celular con algunos parámetros fisicoquímicos de la laguna. *Thalassiosira cedarkeyensis* se distribuyó en toda la laguna, con un crecimiento óptimo en el período más seco del año (abril-junio), alcanzando densidades celulares de 372 cells·ml⁻¹ en abril. Representó entre el 80%-94% del total de células en la columna de agua y fue la diatomea dominante junto con algunos dinoflagelados. Los análisis de los parámetros fisicoquímicos indicaron que la especie prefiere ambientes con salinidades entre 11 y 26 ups, temperaturas cálidas, altas concentraciones de ortofosfatos, amonio y sustancias húmicas derivadas del sistema de manglar, por lo que *Thalassiosira cedarkeyensis* puede considerarse como una especie bentónica-planctónica de ambientes eutrofizados con preferencia a ambientes salobres.

Palabras clave: aguas salobres, Bacillariophyceae, indicador biológico, morfología de la valva, nanoplankton

ABSTRACT

Thalassiosira cedarkeyensis was described in 1993 in Cedar Key, Florida, USA as a marine benthic species. The record of this taxon in Sontecomapan Lagoon, Veracruz, México, was done in a study of plankton community. Its temporal dynamics through an annual cycle was studied relating its abundance to some physical chemistry parameters of the lagoon. *Thalassiosira cedarkeyensis* was distributed in whole the lagoon, with an optimal growth in the driest period (April-June), having cell densities of 372 cells·ml⁻¹ in April. It represented 80%-94% from the total cells in the water column and it was the dominant diatom along with some dinoflagellates. The physicochemical analyses indicated that the species prefers environments with salinities between 11 and 26 psu, warm temperatures, high concentrations of orthophosphates, ammonia and humic substances derived from mangrove forest, so *Thalassiosira cedarkeyensis* can be considered as a benthic-planktonic species from eutrophic environments, with preference to brackish water environments.

Keywords: Bacillariophyceae, biological indicator, brackish water, nanoplankton, valve morphology.

INTRODUCCIÓN

Thalassiosira cedarkeyensis A. K. S. K. Prasad posee todos los caracteres propios del género *Thalassiosira* Cleve, i.e. foramen externo, criba interna, rimopórtulas, fultopórtulas y aún más, procesos ocluidos que pueden estar presentes en algunas especies del género (Hasle & Syvertsen 1997).

La especie se describió primero como una especie marina y bentónica pues se encontró abundantemente sobre la superficie de un arrecife artificial (Prasad *et al.* 1993). Posteriormente, se le registró como una especie abundante en la comunidad planctónica en una laguna costera (Aké-Castillo & Vázquez 2008), y subsecuentemente se le reconoció como una especie planctónica por los mismos autores que describieron a la especie, al encontrarla en la columna de agua en diferentes sitios del norte del Golfo de México y la costa del Atlántico en los Estados Unidos de Norteamérica (Prasad *et al.* 2011). Los registros de la especie se han extendido a Bahía de Guaratuba, Brasil (Lehmkuhl *et al.* 2010) y la costa sur de China (Li *et al.* 2013), no obstante, estos registros aún son pocos en el mundo. Una causa probable de los pocos registros es su pequeño tamaño (menor a 10 μm), lo que hace posible que la especie haya pasado desapercibida o incluso mal identificada en algunos estudios rutinarios de fitoplancton. Así pues, el objetivo de este trabajo es proporcionar la descripción morfológica de *Thalassiosira cedarkeyensis* y relacionar su presencia con características ambientales de la laguna de Sontecomapan, durante un ciclo anual (octubre 2002 a octubre 2003).

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio. La laguna de Sontecomapan se localiza entre los 18°30'–18°34' N y 94°59'–95°04' O y es un sistema tropical rodeado por un bosque de manglar (Aké-Castillo & Vázquez 2008). La máxima profundidad de la laguna es de 1.5 m con una conexión permanente con el mar a través de un canal que alcanza una profundidad de hasta 15 m (Aké-Castillo *et al.* 1995). Las características fisicoquímicas del agua de la laguna varían estacionalmente, con el período seco (abril y mayo) en el que se registran las concentraciones más altas de nutrientes y materia orgánica, derivadas de la descomposición de la hojarasca del manglar. La dinámica hidrológica de la laguna afecta la salinidad la cual puede variar de 0 a 36 ups ya sea estacional o espacialmente. En cuanto al fitoplancton de la laguna, las diatomeas son dominantes la mayor parte

del año, mientras que los dinoflagelados dominan durante los períodos de transición antes (marzo) y después (junio) de la época seca (Aké-Castillo & Vázquez 2008).

Muestreo y análisis de laboratorio. Se colectaron muestras de fitoplancton en la superficie y fondo en 10 estaciones de muestreos distribuidas en toda la laguna de Sontecomapan con una botella van dorn. Las muestras se colectaron bimensualmente de octubre del 2002 a octubre del 2003. Se fijaron con unas gotas de acetato-lugol. Las células fitoplanctónicas se contaron siguiendo el método de Utermöhl (Hasle 1978a) usando un microscopio invertido (Leica DMIL) con los objetivos de 40x y 63x. Durante los muestreos, en las mismas estaciones de muestreo se midieron la temperatura, salinidad, pH, oxígeno disuelto y se tomaron muestras de agua para análisis de amonio, nitrato, ortofosfato, silicato y sustancias activas al folin-fenol (SAFF) como un indicador de sustancias húmicas (taninos, ácidos fúlvicos, ácido húmicos) derivadas del manglar (Aké-Castillo *et al.* 2006). Todos los análisis químicos se hicieron de acuerdo a los procedimientos señalados en Aké-Castillo & Vázquez (2008).

Para el estudio morfológico, las muestras que contenían a *Thalassiosira cedarkeneyensis* se utilizaron para hacer limpieza de las frústulas siguiendo el procedimiento indicado por Hasle (1978b). Las frústulas limpias se utilizaron para elaborar preparaciones permanentes y para montajes para su observación en un microscopio electrónico de barrido (JEOL-5600).

Análisis estadísticos. Para determinar la posible relación entre las densidades celulares de *Thalassiosira cedarkeyensis* y los parámetros ambientales medidos, se utilizó un modelo de ajuste de regresión lineal múltiple (Zar, 1999). Se utilizó este modelo ya que considera a todas las variables para el cálculo del coeficiente de determinación entre la variable de respuesta (densidad celular) y las variables independientes (variables ambientales). Todos los datos fueron transformados utilizando una función logarítmica (log base 2 de $x+1$). Se utilizó el programa estadístico Statistica versión 7 (Statsoft, 1984-2004).

RESULTADOS

Descripción morfológica. Microscopio de luz: Células solitarias con cloroplastos esféricos o semiesféricos que varían en número de 5 a 10. Frústulas compuestas por valvas gruesas muy silicificadas de

forma cilíndrica con la superficie valvar ondulada (Fig. 1). En vista valvar, el contorno es circular con un diámetro de 9-10 μm . El eje pervalvar es de 5-7 μm . Las areolas se distinguen claramente en valvas limpias en una densidad de 12 a 16 en 10 μm (Figs. 2-3). Existen procesos visibles en el margen de la valva, y la rimopórtula se distingue claramente en cada valva de la frústula por ser la más grande (Fig. 4). El manto de la valva es muy corto y presenta costillas en una densidad de 20-22 in 10 μm .

Microscopio electrónico de barrido: La superficie de la valva es claramente ondulada y con ornamentaciones de procesos de diferentes tipos: rimopórtulas, fultopórtulas y procesos ocluidos. Cada valva presenta una rimopórtula en el margen, un anillo de fultopórtulas marginales, una fultopórtula central y procesos ocluidos en el margen posicionados únicamente en la parte elevada de la valva (Figs. 5, 6). La rimopórtula está posicionada en la parte elevada de la valva, por lo que la rimopórtula de la epivalva queda opuesta a la posición de la rimopórtula de la hipovalva (Fig. 7). El manto es angosto con las fultopórtulas al final de las costillas (Fig. 6). La vista interna muestra una criba con muchas perforaciones (Fig. 3-4). La rimopórtula tiene la estructura típica de labio (Fig. 7) y las fultopórtulas marginales tienen 4 poros satélites mientras que la central tiene 3 (Fig. 8).

Autoecología. La presencia de *Thalassiosira cedarkeyensis* en la laguna de Sontecomapan es durante todo el año. Presentó un pico de abundancia en el mes de abril (Fig. 9). En este mes, la especie se registró en todas las estaciones de muestreo y presentó la densidad celular máxima (132-372 células ml^{-1}), lo que representa entre el 80% y 94% del total de células, por lo que se consideró como la especie dominante en la comunidad fitoplanctónica, seguida del dinoflagelado *Prorocentrum cordatum* (Ostenfeld) Dodge (= *P. minimum* (Pavillard) J. Schiller) y *Ceratium furca* var. *hircus* (Schöder) Margalef ex Sournia. Por otra parte, la abundancia de *T. cedarkeyensis* declinó en el mes de junio y espacialmente solo estuvo presente en cinco estaciones, no obstante siguió siendo aún el taxón dominante de la comunidad con el mayor porcentaje de la densidad celular.

El Cuadro 1 muestra los intervalos óptimos donde se registraron las mayores densidades celulares de *T. cedarkeyensis*. La densidad celular de *T. cedarkeyensis* se asoció significativamente con los parámetros fisicoquímicos estudiados ($R^2 = 0.56$; $F_{9,81}$; $p < 0.001$). Las mayores densidades celulares se asociaron

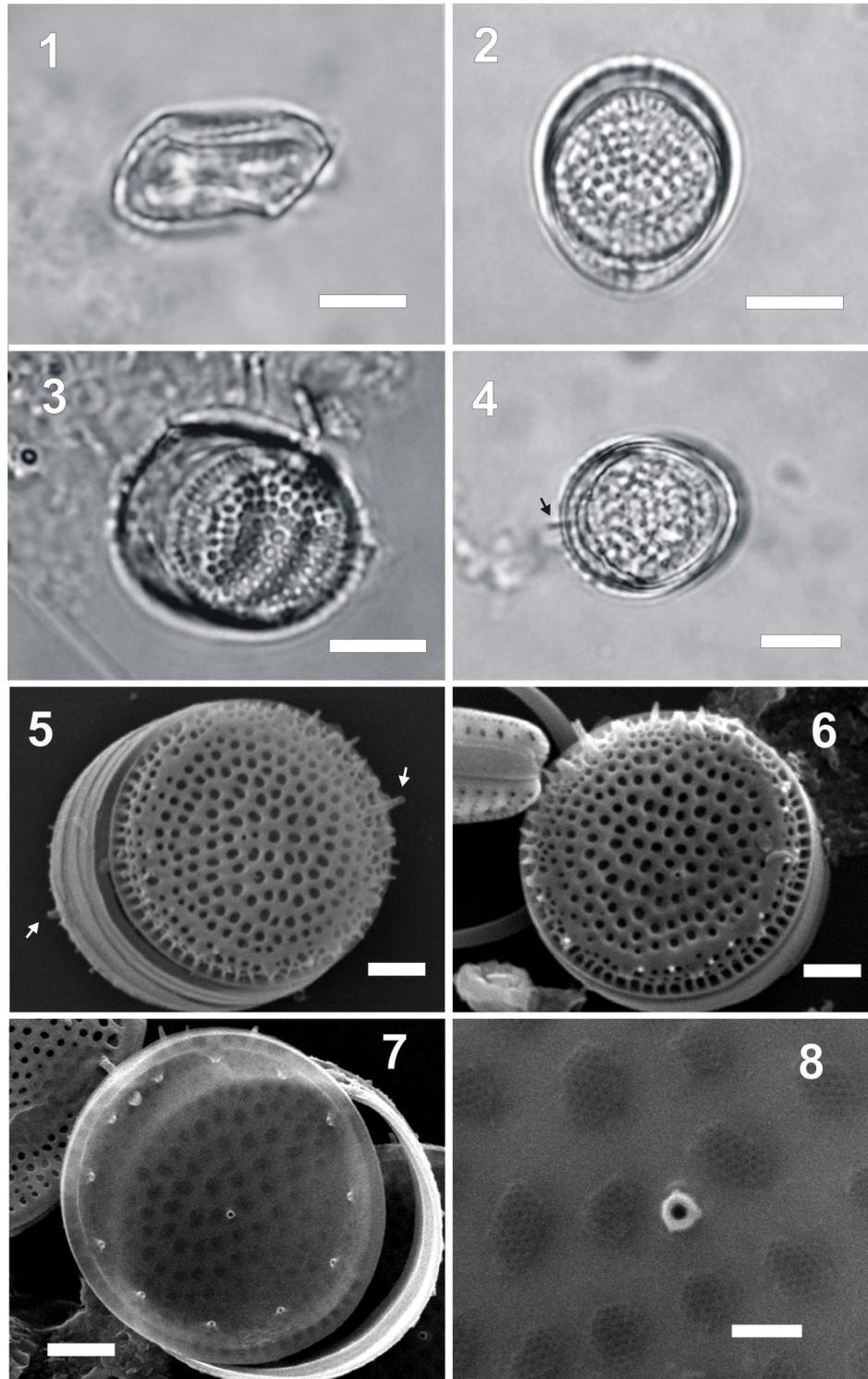
positivamente con la concentración de amonio y ortofosfatos. La temperatura y los SAFF igualmente tuvieron una influencia significativa (Cuadro 1). Las máximas concentraciones de nutrientes se registraron en abril y junio, y en estos meses los silicatos tuvieron concentraciones más bajas (valor promedio para cada mes cercano a los 200 μM). En cuanto a la salinidad, la especie se registró comúnmente en valores menores de 30 ups.

En el Cuadro 2, se enlistan las localidades y los intervalos de temperatura y salinidad en donde *Thalassiosira cedarkeyensis* ha sido registrada.

DISCUSIÓN

Thalassiosira cedarkeyensis es una diatomea muy pequeña que en los estudios rutinarios puede confundirse con algunas especies del género *Cyclotella* (Kützinger) Brébisson, debido principalmente a la característica de la ondulación de la superficie valvar. Sin embargo, en frústulas limpias (sin cloroplastos), los caracteres típicos del género *Thalassiosira* se pueden observar con relativa facilidad en microscopía de luz. Los caracteres morfológicos de los organismos estudiados de Sontecomapan, corresponden en general a los descritos previamente (Prasad *et al.* 1993, Lehmkuhl *et al.* 2009, Prasad *et al.* 2011, Li *et al.* 2013). El carácter diagnóstico de la especie es la ondulación de la superficie valvar con los procesos ocluidos y la rimopórtula restringidos a la parte elevada de la valva. Las descripciones del detalle de la valva de nuestros ejemplares confirman las observaciones previas, con la excepción de que los especímenes de Sontecomapan poseen 3 poros satélites en la fultopórtula central, mientras que otros autores han reportado 4 poros (Prasad *et al.* 1993, 2011). Esta nueva observación muestra la variación de tal carácter como se ha registrado en otras especies del género *Thalassiosira* (Hasle & Fryxell 1977). Otra diferencia importante es la organización celular, ya que Prasad *et al.* (2011) reportaron células formando cadenas a través de filamentos quitinosos uniendo a las células. En Sontecomapan solo se registraron células solitarias.

La concentración de nutrientes cuando *Thalassiosira cedarkeyensis* estuvo en mayor densidad celular parece indicar que el amonio y el ortofosfato promueven su crecimiento, y esto sucede en la época seca (abril-mayo). La concentración de silicatos disminuye en el periodo seco y las diatomeas que previamente habían dominado desaparecen (Aké-Castillo &



Figuras. 1-8. *Thalassiosira cedarkeyensis*. **Figs. 1-4.** Frústulas limpias vistas con microscopía de luz. **1.** Vista cingular. **2.** Vista valvar mostrando el arreglo radial de las areolas. **3.** Frústula mostrando el manto y el cingulo. **4.** Frústula mostrando una rimopórtula (flecha). **Figs. 5-8.** Frústulas limpias vistas con microscopía electrónica de barrido. **5.** Frústula completa con una rimopórtula en cada valva (flechas). **6.** Vista valvar. **7.** Vista interna de la valva, nótese el proceso labiado típico. **Fig. 8.** Detalle de la fultopórtula central. **Figs. 1-4.** Escala de la barra 5 μm . **Figs. 5-7.** Escala de la barra 2 μm , **Fig. 8.** Escala de la barra 0.5 μm .

Cuadro 1. Intervalos de parámetros fisicoquímicos en donde *Thalassiosira cedarkeyensis* estuvo presente

Parámetros	<i>T. cedarkeyensis</i> , intervalo: 2-372 cels· ml ⁻¹	β estimada del modelo de regresión múltiple	<i>T. cedarkeyensis</i> , mayores densidades celulares: >130 cels· ml ⁻¹
N-NH ₄ (μM)	2.28-146.69	0.254733	14.28-100
N- NO ₃ (μM)	0-14.14	NS	0.29-8.57
P-PO ₄ (μM)	0.17-4.51	0.292721	1.29-4.52
Si-SiO ₄ (μM)	0-485.39	NS	71.43-214.29
FPAS (mg/L)	0-0.22	0.379388	0.06-0.22
Salinidad (ups)	0-36.2	NS	11-26
Temperatura (°C)	26.8-33.6	0.505699	29-33
Oxígeno (mg/l)	3.0-11.8	NS	3-8
pH	6.7-8.2	NS	6.7-7.5

NS: valor de β no significativo $p > 0.05$ del modelo de regresión lineal múltiple con densidad celular como variable de respuesta.

Vázquez 2008). Aun cuando los silicatos parecen ser no limitantes en la región (Ramos-Escobedo & Vázquez 2001), la comunidad de diatomeas parece responder a pulsos de entrada de los nutrientes al sistema lagunar. *Thalassiosira cedarkeyensis* parece ser más eficiente compitiendo con los dinoflagelados que con otras diatomeas durante el período seco. Además de la alta concentración de nutrientes (amonio y ortofosfato), la materia orgánica proveniente del sistema de manglar juega un papel importante en la estructuración de la comunidad fitoplanctónica (Aké-Castillo & Vázquez 2008). *Thalassiosira cedarkeyensis*, junto

con algunos dinoflagelados, es la única diatomea planctónica que en Sontecomapan muestra una relación positiva a las altas concentraciones de taninos provenientes del manglar.

En general, los registros de *T. cedarkeyensis* han sido en ambientes costeros semi-cerrados. No obstante que se describió como una especie de hábitos bentónicos, posteriormente se consideró parte de la comunidad planctónica en ambientes someros. En la laguna de Sontecomapan, en el ciclo estudiado, *T. cedarkeyensis* estuvo siempre presente con un pico de abundancia y fue la especie dominante en el período seco. La dominancia de nano-diatomeas

Cuadro 2. Intervalos de temperatura y salinidad en donde *T. cedarkeyensis* ha sido registrada.

Localidad	Latitud y Longitud	Temperatura °C	Salinidad ups	Hábitat	Referencia
Cedar Key, Bahía Apalachee, Florida, EUA	29° 08' N, 83° 08' O	12.3-30.8	18.5-37	bentónico	Prasad <i>et al.</i> (1993)
Bahía Guaratuba, Brasil	25° 49' - 25° 51' S, 48° 34' - 48° 38' O	13.0-25.0	0.2-36.0	planctónico	Lehmkuhl <i>et al.</i> (2009)
Bahía Apalachee, Estuarios de Encofina y Fenholloway, EUA	30° 02' N, 83° 55' O	25.0-28.7	14.1-33.1	planctónico	Prasad <i>et al.</i> (2011)
Costa de Guandong, Mar del Sur de China	20° 12'-25° 31' N, 109° 45'-117° 20' E	Dato no disponible	Dato no disponible	planctónico	Li <i>et al.</i> (2013)
Laguna de Sontecomapan, México	18° 30'-18° 34' N, 94° 59'-95° 04' O	26.8-33.6	0-36.2	planctónico	Este estudio

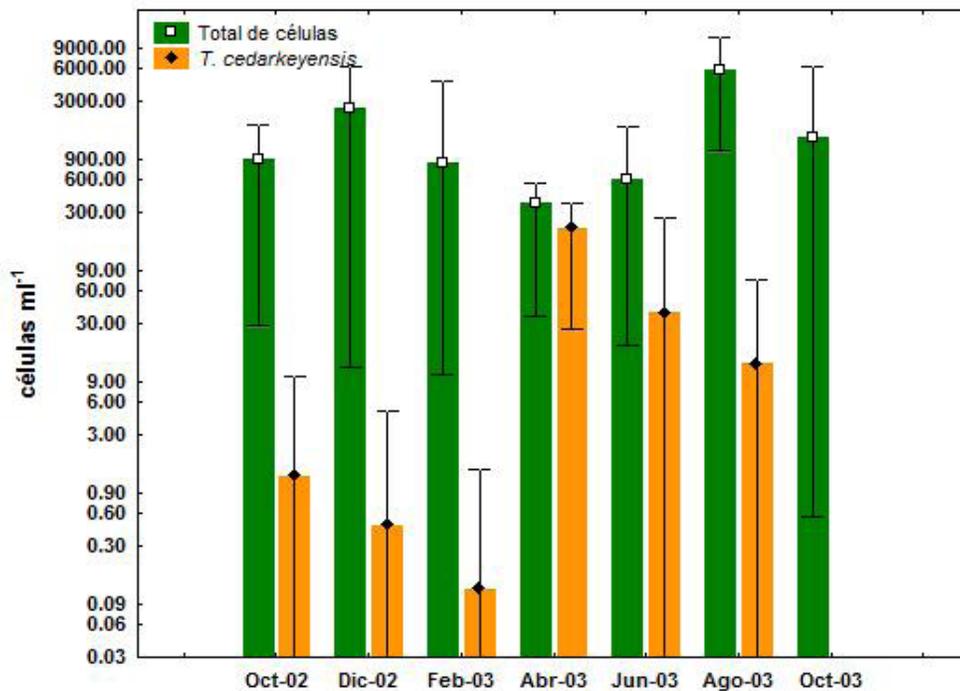


Figura 9. Variación de la densidad celular de *Thalassiosira cedarkeyensis* en la laguna de Sontecomapan, Veracruz, México. Se grafican los valores promedio y el largo de los bigotes representan los valores mínimos y máximos. La escala "Y" es logarítmica para una mejor representación de valores.

en sistemas estuarinos parece ser común, ya que pequeñas diatomeas y dinoflagelados causan florecimientos en este tipo de ecosistemas. *T. cedarkeyensis* ha sido reportada formando florecimientos (Prasad *et al.* 2011), lo cual indica que es un componente importante en la comunidad fitoplanctónica. Asimismo, diferentes especies de *Thalassiosira* y el dinoflagelado *Prorocentrum minimum* han sido registradas en un sistema parecido en España (Trigueros & Orive 2000). No obstante que el dinoflagelado *Ceratium furca* var. *hircus* había sido registrado previamente en la laguna de Sontecomapan causando florecimientos en el periodo seco (Guerra-Martínez & Lara-Villa 1996), durante el ciclo anual estudiado en este trabajo (2002-2003) tal dinoflagelado fue desplazado por *T. cedarkeyensis*. La dominancia de *T. cedarkeyensis* en lugar de *Ceratium furca* var. *hircus* puede ser el resultado de un efecto a largo plazo en el cambio de las condiciones ambientales, tal y como se ha demostrado en comunidades fitoplanctónicas estuarinas (Rothenberger *et al.* 2009).

Con base en nuestros resultados y los registros previos, *Thalassiosira cedarkeyensis* puede entonces caracterizarse como una especie bentónica-plancónica, con afinidades a ambientes marinos y sa-

lobres por lo que su presencia puede ser común en ambientes estuarinos (incluyendo lagunas costeras) en zonas tropicales y templadas. Dada su afinidad a altas concentraciones de nutrientes (*i.e.* compuestos fosfatados y nitrogenados) y material orgánico, dicha especie puede considerarse como un indicador de condiciones eutróficas.

AGRADECIMIENTOS.

Ricardo Madrigal, Javier Tolome y Olivia Hernández ayudaron en el trabajo de campo. Gabriela Vázquez dio financiamiento a través de los proyectos 902-17 and 902-11-280 en INECOL A. C. y CONACYT (32732-T). Ariadna Martínez ayudó con los análisis químicos de agua y Tiburcio Lázé asistió las sesiones de microscopía electrónica en INECOL, A. C. Xalapa.

REFERENCIAS

- Aké-Castillo, J.A., M.E. Meave, & D.U. Hernández-Becerril. 1995. Morphology and distribution of species of the diatom genus *Skeletonema* in a tropical coastal lagoon. *European Journal of Phycology* 30: 107-115.
- Aké-Castillo, J.A., G. Vázquez & J. López-Portillo. 2006. Litterfall and decomposition of *Rhizophora mangle* L. in a coastal lagoon in the southern Gulf of Mexico.

- Hydrobiologia* 559: 101-111.
- Aké-Castillo J.A. & G. Vázquez. 2008. Phytoplankton variation over a year and its relation to nutrients and allochthonous organic matter in Sontecomapan, a tropical coastal lagoon on the Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78: 705-714.
- Guerra-Martínez, S.L. & M.A. Lara-Villa. 1996. "Florecimiento" de *Ceratium furca* (Peridinales: Ceratiaceae) en un ambiente salobre: Laguna de Sontecomapan, México. *Revista de Biología Tropical* 44: 23-30.
- Hasle, G.R. & G.A. Fryxell. 1977. The genus *Thalassiosira*. Some species with a linear array. *Nova Hedwigia, Beihefte* 54: 15-66.
- Hasle, G.R. 1978a. The inverted-microscope method. In Sournia, A. (Ed.). *Phytoplankton Manual*. UNESCO, Paris: 88-96.
- Hasle, G.R., 1978b. Diatoms. In Sournia, A. (Ed.). *Phytoplankton Manual*. UNESCO, Paris: 136-142.
- Hasle, G.R. & E.E. Syvertsen. 1997. Marine diatoms. In Tomas, C. (Ed.). *Identifying marine diatoms and dinoflagellates*. Academic Press, San Diego: 5-385.
- Lehmkuhl, E.A.; P.I. Tremarin; H. Moreira-Filho & T.A.V. Ludwig. 2010. Thalassiosirales (Diatomeae) from Guaratuba bay, Paraná state, Brazil. *Biota Neotropica* 10: 313-324.
- Li, Y.; Q. Zhao & S. Lü. 2013. The genus *Thalassiosira* of the Guangdong coast, South China Sea. *Botanica Marina* 56: 83-110
- Prasad, A.K.S.K.; G.A. Fryxell, & R.J. Livingston. 1993. The genus *Thalassiosira* (Bacillariophyta): *T. cedarkeyensis*, a new marine benthic diatom from the Florida coast of the Gulf of Mexico. *Phycologia* 32: 204-212.
- Prasad, A.K.S.K.; J.A. Nienow & P. Hargraves. 2011. Plicate species of the diatom Genus *Thalassiosira* (Bacillariophyta) from the Atlantic and Gulf Coasts of Southeastern United States, with the description of *T. livingstoniorum* sp. nov. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 161:1-34
- Ramos-Escobedo, M.G. & G. Vázquez. 2001. Major ions, nutrients and primary productivity in volcanic neotropical streams training rainforest and pasture catchments at Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Hydrobiologia* 445: 67-76.
- Rothemberger, M.B.; J.M. Burkholder & T.R. Wentworth. 2009. Use of long-term data and multivariate ordination techniques to identify environmental factors governing estuarine phytoplankton species dynamics. *Limnology & Oceanography* 54: 2107-2127
- StatSoft, Inc. 2004. STATISTICA (Data Analysis Software System), ver. 7.0. <http://www.statsoft.com>.
- Trigueros, J.M. & E. Orive. 2000. Tidally driven distribution of phytoplankton blooms in a shallow, macrotidal estuary. *Journal of Plankton Research* 22: 969-986
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc, USA, 662 pp.
- Recibido: 4 de marzo de 2015*
Revisado: 27 de marzo de 2015
Corregido: 8 de abril de 2015
Aceptado: 10 de abril de 2015
Revisor: Francisco Omar López Fuerte

Acerca de la biología de la rareza

About the biology of rarity

Rosaluz Tavera*

Algas Continentales. Ecología y Taxonomía. Departamento de Ecología y Recursos Naturales.
Facultad de Ciencias, UNAM

*correspondencia: r_tavera@ciencias.unam.mx

Uno de los seminarios de nuestro laboratorio versó sobre el tema, “La biología de la rareza” (Kunin & Gaston 1997). El planteamiento central se desarrolló en un fresco intercambio de opiniones sobre la pregunta ¿qué es la rareza en biología? Hubo una riqueza de intervenciones, pero no es un tema fácil de agotar y me gustaría presentar aquí un asunto de los varios que se quedaron sin abordar.

La rareza en biología ¿existe realmente? ¿es aparente?, o es limitada por el porqué, por el cuándo y por el cuánto conocemos? Dentro de los asuntos sin abordar, qué tal si tratamos de explicar, a propósito del origen de las algas, el origen de la Ribulosa Bifosfato Carboxilasa-Oxigenasa (RuBisCO), una enzima con dos sitios activos. Es la proteína-enzima más abundante en la biosfera, un elemento básico de la fotosíntesis que cataliza la fijación del dióxido de carbono a una forma orgánica, pero también cataliza la fijación de O₂ en un proceso llamado fotorrespiración, que libera CO₂ y disipa energía; este es un funcionamiento ineficiente porque la enzima sólo secuestra una molécula de oxígeno por cada 3 a 4 moléculas de dióxido de carbono. Cuando pensamos en el origen de esta molécula, hace más de 2,700 MA, y en su acoplamiento con el metabolismo de células auténticamente primitivas, entonces, surge la idea de lo raro:

¿Acaso no es raro que la RuBisCO, capaz de metabolizar oxígeno, haya surgido contemporánea con poblaciones de procariontes que, en principio, eran capaces de vivir en ambientes carentes de oxígeno? ¿sería posible pensar en una “endosimbiosis” a nivel molecular?

No es fácil condensar, en unas cuantas líneas, la explicación tan complicada que subyace al origen

de la RuBisCO, pero ocurrirá igual si intentamos explicar el origen tanto de los componentes químicos, como de las formas biológicas. Hay demasiadas transformaciones estructurales y metabólicas, representadas en los distintos niveles de complejidad de los organismos de origen más antiguo, anoxigénicos y oxigénicos.

Estructuralmente, en las bacterias purpúreas los fotosistemas están presentes en la membrana plasmática, mientras que en las bacterias verdes estos se encuentran asociados a clorosomas, considerados como orgánulos especiales (Frigaard & Bryant 2006). En las cianoprocariontes más antiguas (*Synechococcus*, *Gloeomargarita*) se presentan estructuras membranosas internas más complejas, los tilacoides.

En el aspecto metabólico, la presencia de pigmentos como la clorofila en ese escenario primitivo no es tan simple de imaginar porque su biosíntesis requiere al menos 17 pasos (Beale 1999). La biosíntesis de RuBisCO no es menos sofisticada en tanto que se utilizan diferentes compartimentos celulares en la transcripción y la traducción de genes de la enzima (Gutteridge & Gatenby 1995). Aun así, la RuBisCO puede haber surgido antes que la clorofila, basta con considerar la diversidad de genomas procariontes y eucariontes en los que están presentes varios operones relacionados con su síntesis (Heinhorts *et al.* 2014; Wheatley *et al.* 2014).

Podemos pensar que algunas reacciones químicas se hubieran producido espontáneamente en el medio ambiente, aisladas de una “maquinaria celular”. Por ejemplo, hay enzimas en la síntesis de clorofila-*a* que pueden ser activas de esta forma, como la hidroximetilbilano sintasa, que

produce porfirina y asimismo hay reacciones químicas espontáneas que alteran la reactividad entre productos de otras reacciones, facilitando las uniones químicas. El propio hidroximetilbilano, aislado del cloroplasto de la célula, se cicla espontáneamente y forma el uroporfirinógeno I, propio de la biosíntesis del heme, y no el III, propio de la biosíntesis de clorofila. Recordemos que los pasos iniciales de la síntesis de la clorofila son compartidos por otras vías biosintéticas que conllevan la formación de anillos pirrólicos, principalmente la biosíntesis heme. Después de la formación de la porfirina, la liberación de protones forma una porfirina aniónica que aparentemente se requiere en la unión con el magnesio, uno de los pasos críticos en la síntesis de clorofila porque químicamente es muy difícil insertar Mg_2^+ en el núcleo de la porfirina (Beale 1999). En el medio celular estos procesos no son erráticos, están regulados con precisión por decenas de enzimas con una codificación genética precisa también. A veces la codificación falla, como en la biosíntesis del heme, en el trastorno hereditario que ocasiona la porfiria en el ser humano.

¿Cómo pudieron evolucionar y acoplarse las vías biosintéticas oxigénicas, que ni siquiera estaban bajo una presión selectiva? Empecemos con lo más aceptable, las primeras formas fotosintéticas fueron anoxigénicas (bacterias) y los metabolismos, que utilizan la luz como activador de alguna vía biosintética productora de energía, pueden haber compartido información por transferencia lateral y reemplazo genético. Es ilustrativo que muchos procariontes anoxigénicos comparten enzimas y funcionamiento del aparato fotosintético con organismos fotosintéticos aerobios. Experimentalmente se han inducido alteraciones en bacterias purpúreas y las células acumularon uno de los tipos de protoporfirina, causando incapacidad para sintetizar los precursores de bacterioclorofilas, que contienen magnesio (Bollivar *et al.* 1994). También destaca el caso de *Acaryochloris marina*, la especie más estudiada de este género cuyo contenido de clorofila-*d* como pigmento fotosintético principal es particular (¿acaso raro?), y a pesar de esta diferencia, comparte varias similitudes con la biosíntesis de la clorofila-*a*, y la presencia de carotenoides y biliproteínas, aunque no forman ficobilisomas (Swingley *et al.* 2008). Quizá fue un reemplazo genético o quizá una versión diferente de aparato fotosintético que tampoco encontró barreras para la oxidación del agua. De cualquier modo, refuerza la categoría de "rareza".

Es significativo que todos estos organismos fotosintéticos oxigénicos y anoxigénicos comparten también la presencia de carotenoides, que funcionan como pigmentos accesorios y están relacionados con foto-protección, pero no comparten pigmentos (Blankenship 2010). Los centros de reacción de la fotosíntesis son un asunto distinto, todos los fotosintéticos aerobios tienen ambos, así que comparten alguno de ellos, el tipo I o el tipo II, con las bacterias púrpura que sólo tienen el tipo II, o con las bacterias verdes que sólo tienen el tipo I (Blankenship 2010). Es alta la probabilidad de que la transferencia horizontal haya modulado muchas de las semejanzas que comparten los aparatos fotosintéticos y que el reemplazo genético haya dirigido en gran parte las diferencias, pero aunque tenemos caracterizadas las relaciones y las posibles modificaciones, y aunque somos capaces de asociar la eficiencia del metabolismo oxigénico con argumentos que explican su selección desde el punto de vista evolutivo, no podemos explicar el giro evolutivo que produjo el metabolismo aerobio en una atmósfera reductora. Sólo podemos calificarlo como algo que desde el punto de vista biológico, puede ser tratado como una rareza. ¡Una rareza que condujo al cambio de la atmósfera terrestre y permitió la vida aerobia!

REFERENCIAS

- Beale, S.I. 1999. Enzymes of chlorophyll biosynthesis. *Photosynthesis Research* 60: 43-73.
- Blankenship, R.E. 2010. Early Evolution of Photosynthesis. *Plant Physiology* 154: 434-438.
- Bollivar, D.W., Z.-Y. Jiang, C.E. Bauer, & S.I. Beale. 1994. Heterologous expression of the bchM gene product from *Rhodobacter capsulatus* and demonstration that it encodes s-adenosyl-L-methionine: Mg-protoporphyrin IX methyltransferase. *Journal of Bacteriology* 176: 5290-5296.
- Frigaard, N.-U. & D.A. Bryant 2006. Chlorosomes: Antenna organelles in photosynthetic green bacteria. In: J.M. Shively. Ed. *Complex Intracellular Structures in Prokaryotes*. Microbiology Monographs 2, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg. pp: 80-114.
- Gutteridge, S. & A.A. Gatenby. 1995. RuBisCO synthesis, assembly, mechanism, and regulation. *The Plant Cell* 7: 809-819.
- Heinhorst, S., G.C. Cannon & J.M. Shively. 2014. Carboxysomes and their structural organization in Prokaryotes. In: L. L. Barton, D.A. Bazylinski & H. Xu. Eds. *Nanomicrobiology. Physiological and environmental characteristics*, Springer, New York. pp: 75-101.
- Kunin, W.E. & K. Gaston. Eds. 1997. *The Biology of rarity*.

Causes and consequences of rare-common differences. Population and community biology Series. Chapman & Hall, London.

Swingley, W.D., M. Chen, P.C. Cheung, A.L. Conrad, L.C. Dejesa, J. Hao, B.M. Honchak, L.E. Karbach, A. Kurdoglu, S. Lahiri, S.D. Mastrian, H. Miyashita, L. Page, P. Ramakrishna, S. Satoh, W.M. Sattley, Y. Shimada, H.L. Taylor, T. Tomo, T. Tsuchiya, Z.T. Wang, J. Raymond, M. Mimuro, R.E. Blankenship, J.W. Touchman. 2008. Niche adaptation and genome expansion in the chlorophyll d-producing cyanobacterium *Acaryochloris marina*. *Proceedings of National Academy of Sciences* 105: 1-6.

Wheatley, M.N., Ch.D. Sundberg, S.D. Gidaniyan, D.

Cascio & T.O. Yeates. 2014. Structure and identification of a pterin dehydratase-like protein as a RuBisCO assembly factor in the alpha-carboxysome. *Journal of Biological Chemistry* 289: 7973-7981.

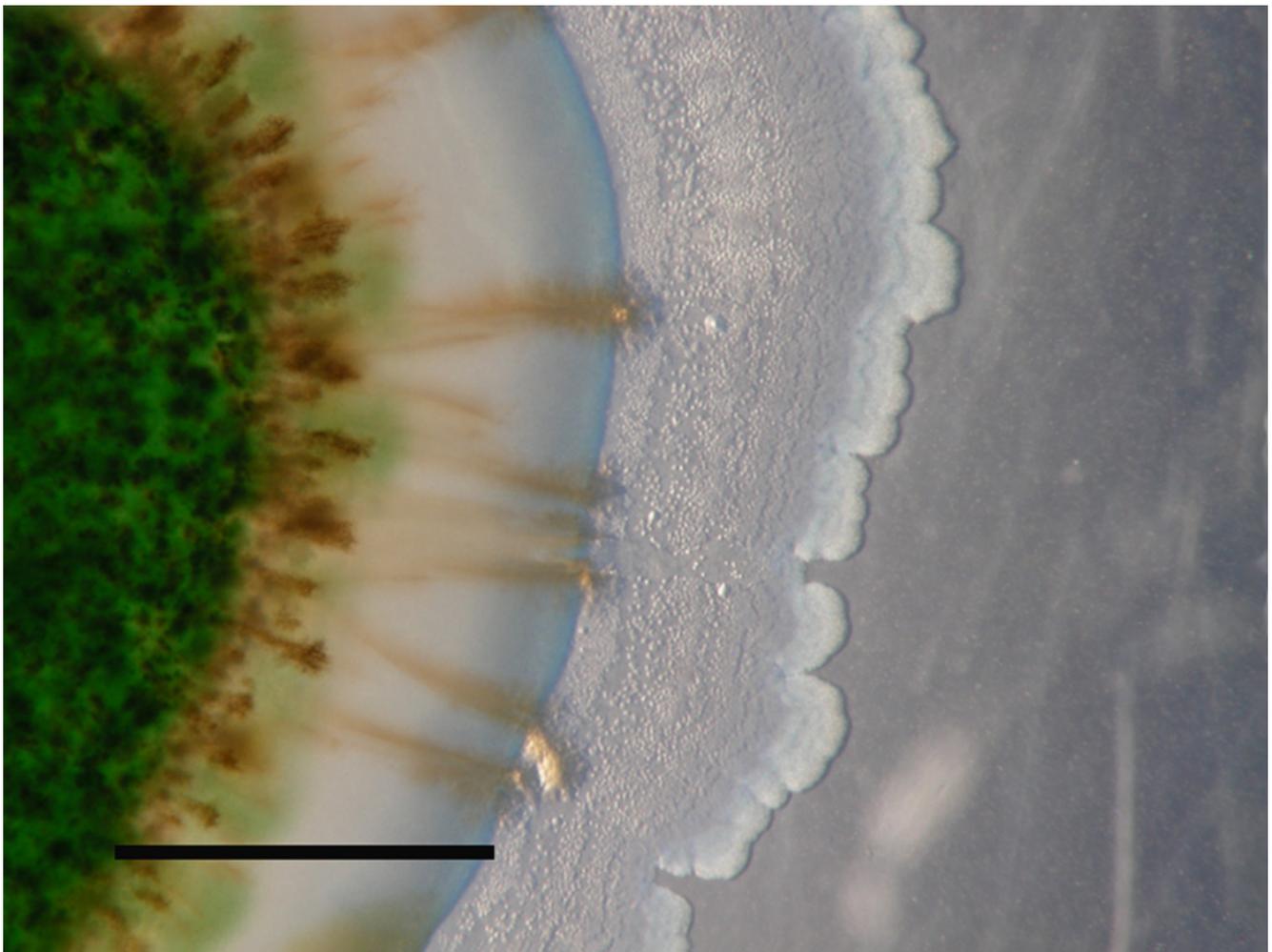
Recibido: 27 de abril de 2015.

Revisado: 6 de mayo de 2015.

Corregido: 7 de mayo de 2015.

Aceptado: 7 de mayo de 2015.

Editor responsable: Eberto Novelo.



Colonia de *Candidatus Gloeomargarita lithophora*; cultivo de 14 semanas. En el margen mucilaginoso de la colonia (verde turquesa), se aprecian los crecimientos rojizos de *Porphyrobacter sanguineus* (α -Proteobacteria). Barra = 1 mm. Foto de E. Novelo

Erika Susana Loyo Espíndola. 2015.
**Ecología de algas epilíticas de la zona arqueológica
de Palenque, Chiapas.**

Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental).

Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 155 pp.

Los monumentos prehispánicos son importantes porque guardan gran parte de la historia y cultura antigua, por ello es importante el estudio de crecimientos algales que han sido catalogados como agentes deteriorantes y que tienen la capacidad de establecerse y desarrollarse bajo variables ambientales consideradas por muchos como extremas. En dos edificios en la Zona arqueológica de Palenque (Chiapas) en época de lluvias y de secas, se identificaron 6 tipos de crecimiento y se recolectaron en total 120 muestras al azar de 1 cm² por cuadrantes, en 3 muros con diferentes orientaciones y se registraron las variables micro y macroambientales relacionadas con esos crecimientos. Se identificaron 64 especies de cianoprocariontes (cianobacterias), principalmente del Orden Chroococcales. Se logró la purificación de 29 especies en cultivo y se evaluó el crecimiento calculando el área, el volumen (por análisis de imágenes) y la concentración de clorofila *a* (por fluorimetría). Un análisis de correlación mostró que la evaluación del área mediante el análisis de imágenes es un parámetro que puede sustituir la evaluación

de clorofila *a*, evitando la pérdida de material biológico y realizar evaluaciones *in situ* mientras que el volumen no fue significativo y se sugiere evaluarse nuevamente. Se determinó el conjunto de variables que determinan la presencia de crecimientos algales en las construcciones, un análisis de componentes principales estableció que el efecto y relación que guarda cada una de estas variables con las especies es particular y diferencial en cada caso, por lo que no pueden establecerse generalizaciones sobre su presencia y distribución en los diversos muros muestreados. La ecología de las algas epilíticas debe referirse, entonces, a la de cada una de las especies en particular y su participación en el posible deterioro del sustrato debe evaluarse según el tipo de crecimiento y requerimientos particulares.

Palabras clave: ambiente subaéreo, biodeterioro, cianoprocariontes, ecología, monumentos arqueológicos

**Texto completo disponible en la Dirección
General de Bibliotecas, UNAM / TesisUNAM:
<http://tesis.unam.mx/F>**

CRÉDITOS A LAS FOTOS DE LA PORTADA

Cymbella mexicana (Ehrenberg) Cleve. Cantera Oriente, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, CU, UNAM. México, D.F. Fotos de E. Novelo