



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

00381 11
Zey.

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

El género *Codium* (Chlorophyta) en el
Pacífico de México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS
(B I O L O G I A)

P R E S E N T A:

M. en C. José Francisco Flores Pedroche

DIRECTOR DE TESIS: DR. PAUL CLAUDE SILVA

MEXICO, D. F.

1998

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

259159



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

PAGINACION

DISCONTINUA

El género *Codium* (Chlorophyta) en el Pacífico de México

TABLA DE CONTENIDO

Agradecimientos	iv
Explicación del formato	vi
Resumen	vii
Abstract	vii
Introducción	1
Ubicación taxonómica de <i>Codium</i>	3
Historia Taxonómica de <i>Codium</i>	6
Aspectos florísticos del género <i>Codium</i> en el Pacífico de México	8
Material y método	10
Resultados	13
Clave de identificación	14
Especies presentes	16
<i>Codium setchellii</i> Setchell y Gardner	17
<i>Codium hubbsii</i> Dawson	20
<i>Codium johnstonei</i> P.C. Silva	24
<i>Codium picturatum</i> Pedroche y P.C. Silva	27
<i>Codium schmiederi</i> P.C. Silva	31
<i>Codium latum</i> ssp. <i>palmeri</i> (Dawson) P.C. Silva	34
<i>Codium fragile</i> (Suringar) Hariot	38
<i>Codium amplivesciculatum</i> Setchell y Gardner	43
<i>Codium giraffa</i> P.C. Silva	53
<i>Codium dawsonii</i> P.C. Silva	57
<i>Codium oaxacense</i> P.C. Silva y Chacana	61
<i>Codium brandegeei</i> Setchell y Gardner	65
<i>Codium simulans</i> Setchell y Gardner	77
Discusión y conclusiones	89
Aspectos moleculares de <i>Codium</i> en el Pacífico de México. Ensayo del gen 16S del ADNr mitocondrial	91
Material y método	95
Resultados	103
Discusión y conclusiones	105
Consideraciones Finales	120
Literatura Citada	123
Anexo	A-1

A mi esposa

GABRIELA PARRA-OLEA

mi escape y a la vez vínculo con la
realidad. Su tolerancia, ternura y consejo
constante fueron, en los momentos de mayor
tensión, el remanso más bello por mi
conocido.

AGRADECIMIENTOS

En un trabajo de esta naturaleza han coincidido muchas personas e ideas. Los años que han pasado y los resultados aquí presentes demuestran una formación, buena o mala, que se inició en la escuela de párvulos, modulada fuertemente por mis propios genes y por el ambiente familiar. Con los secretos e inquietudes de los primeros amigos, compañeros y maestros. Los sueños de grandeza, de premios nóbeles, de viajes fantásticos y de descubrimientos extraordinarios se materializaron en una realidad un poco diferente, pero no por esto menos emocionante. Los altibajos económicos y las manos que ayudaron y orientaron, no fueron pocas e ingrato sería no mencionarlas, pero más ingrato olvidarlas. Por ese temor, sólo puedo decir: los recuerdo a todos, en su tiempo, en su espacio, en sus circunstancias y a todos les debo lo que soy ¡GRACIAS!

Los últimos cuatro años en Berkeley, que han resultado en la conclusión de esta Tesis, han sido una experiencia inolvidable por mucho tiempo anhelada. La ayuda y disposición de mi maestro y amigo Paul C. Silva fueron determinantes, el rigor, dedicación y cuidado en el trabajo diario han sido sus más valiosas enseñanzas. Su paciencia, suave dirección y excelente biblioteca fueron y son un oasis en el largo desierto de incomprensión, desconocimiento, malinformación, mediocridad y frustración en el que me hallaba sumido. Para esta estancia, los apoyos económicos de la Organización de Estados Americanos, del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México, de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa -mi Universidad- y del Fondo Papenfuss del Herbario de la Universidad de California fueron necesarios. La comprensión y soporte de mis padres, mis hermanos, mi hijo y mi familia política se tornaron muy importantes en esta ausencia dolorosa, pero elegida.

Mis compañeros de trabajo: Dr. Richard Moe, Dr. Max Chacana y el ahora ausente Dr. Tom DeCew ("ironman") me llenaron la cabeza de nuevas y frescas ideas. Algunas tan disparatadas, que por brillantes todavía revolotean en mi mente. Espero tener el tiempo, para aunque sea iniciarlas.

Los colegas ficólogos, encargados de herbarios, me ayudaron en la difícil tarea de reunir la mayoría de los ejemplares de *Codium* preservados y registrados en diversas Instituciones. María Elena Sánchez y Catalina Mendoza del IPN, Raúl y Luis Aguilar de la UABC, Rafael Riosmena de la UABCS, Marco Antonio Escalante de la ESCM en Mazatlán, Martha Ortega del Instituto de Biología de la UNAM, Michael Wynne de la Universidad de Michigan, Don Reynolds del Museo de Los Angeles y James Norris del Instituto Smithsonian.

En la parte correspondiente a biología molecular, el Dr. Giuseppe Zuccarello me alentó e inició en este intenso, complicado pero fascinante trabajo. La ayuda desinteresada y franca de

los Drs. Bruce Baldwin y Brent Mishler (actual Director del Herbario de la Universidad de California en Berkeley) allanaron mucho el camino, así como la instrucción siempre atinada de Bridget Wessa y del Dr. Mario García París. Agradezco también los consejos de los ahora estudiantes de doctorado Chris Meyer, Raymund Chan, Lisa Schultheis y Staci Markos. En la ciudad de México, la Dra. Concepción Gutiérrez del Departamento de Ciencias de la Salud de la UAM- Iztapalapa, me brindó las facilidades de su laboratorio para unas extracciones "express" en material fresco.

John West amigo, protector, personaje lleno de vida y entusiasmo, me abrió los ojos a la jungla de los profesionales de la ficología y me permitió compartir créditos con él.

Como todos sabemos, la vida cotidiana no se puede llevar a cabo sin el apoyo de personas que detrás de su escritorio realizan el trabajo más tedioso para el investigador, el trabajo administrativo y burocrático. Mi sistema nervioso y mi hígado están más o menos sanos gracias a las Sritas. Teresa Juarez Colorado, de la UAM-Iztapalapa e Irene Acosta de la UC-Berkeley. Ana Laura Ibañez, Margarita Gallegos, José Luis Arredondo y José Luis Gazquez , autoridades de la UAM-Iztapalapa me respaldaron y pusieron su confianza para llevar a feliz término este trabajo.

Mis estudiantes: Abel, Kurt, Alejandrina y Jorge, ahora colegas, han sido siempre un acicate para continuar en el camino intelectual y creativo, para protestar por lo inadecuado, para reir por trivialidades, para calmar ofuscaciones y para reconocer errores. Les reconozco su amistad.

A los Doctores: Oscar Flores Villela, Juan Nuñez Farfán, Paul C. Silva, Max Chacana Rojas, David Hernández Becerril, Hilda León Tejera y María Esther Meave, miembros del comité que revisó y mejoró notablemente el presente trabajo, les agradezco que en tan corto tiempo y con la infinidad de ocupaciones que poseen, se preocuparan por leer, criticar y cumplir con los lapsos que les impuse debido a las circunstancias.

Casí para terminar, quiero mencionar la confianza, ayuda, soporte y buenos, casi siempre, consejos de dos personas que respeto mucho, el Dr. José Ramirez Pulido y el Dr. Jorge Martínez Contreras. Su experiencia y prestigio abrieron varias puertas que nunca hubieran oído mis gritos de "ábrete sésamo".

Por último y por ser la primera, mi más profundo agradecimiento a **Gab** por su paciencia.

¡Amen!

"O sea que, si no entiendo mal, hacéis, y sabéis por qué hacéis, pero no sabéis por qué sabéis que sabéis lo que hacéis"

Adso en
El Nombre de la Rosa (Eco, 1982)

EXPLICACIÓN DEL FORMATO

La presente Tesis está dividida en dos partes, que conforman aspectos diferentes pero complementarios. Por un lado el estudio florístico (**Aspectos florísticos del género Codium en el Pacífico de México**), que forma parte del proyecto Flora de México y que sigue en gran medida el formato propuesto por él. De esta manera, cada especie posee información sobre las autoridades nomenclaturales, datos sobre los holotipos, localidades tipo y sinónimos. Se ha incluido un inciso, que indica los nombres mal aplicados en registros previos y la referencia a los trabajos en cuestión. Posteriormente, una descripción detallada de la morfología externa y de la anatomía, así como detalles de las estructuras reproductivas. Esta información se complementa con: a) distribución geográfica conocida, en la cual se brindan los límites norte-sur. Cuando estos límites han sido publicados previamente, se hace referencia a la cita bibliográfica correspondiente; b) información ecológica, que básicamente incluye el ambiente y en algunas ocasiones, las condiciones en las que se desarrollan los talos; c) notas y comentarios de índole diversa, entre ellos destacan la comparación con especies similares en otras áreas geográficas, datos estadísticos o moleculares, cuando existen y la explicación en ciertos casos de la postura nomenclatural o taxonómica asumida y d) ejemplares examinados, en este inciso y siguiendo el formato de Flora de México, se incluye información referente a la localidad, recolector y número con el cual éste la registro y el herbario donde se encuentra depositado el espécimen. Sólo se mencionan números de herbario en los ejemplares tipo (holotipos, isotipos o paratipos). Se ha anexado también una clave para facilitar la identificación de las especies.

Para la asignación de localidades a los estados de la República Mexicana, se han seguido las abreviaturas convencionales, excepto en el caso de la península de Baja California en la cual se optó por designar a la costa occidental del estado de Baja California como **BC(BCP)** y a su porción oriental, ubicada en el Golfo de California, como **BC(BCG)**. Para el estado de Baja California Sur, las siglas corresponden a **BCS(BCP)** y **BCS(BCG)** respectivamente.

La segunda parte (**Aspectos moleculares de Codium en el Pacífico de México. Ensayo del gen 16S del ADN mitocondrial**), corresponde a la búsqueda y prueba de un marcador genético como herramienta para resolver preguntas en los campos de la Sistemática molecular y de la Sistemática filogenética. Para ello, se emplearon algunas especies representativas del Pacífico americano, desafortunadamente al no poseer material fresco o debidamente preservado, de todas aquellas presentes en la flora del litoral mexicano, la correspondencia con la sección florística no es total. Este capítulo cubre también someramente, algunos métodos de inferencia filogenética.

Para complementar estos dos capítulos, se adicionó una **Introducción** sobre la ubicación e historia taxonómica del género *Codium* y finalmente, a manera de ayuda, se ha incluido un **Anexo** con el método de extracción empleado y algunas sugerencias para aquellos no familiarizados con estas rutinas.

El género *Codium* (Chlorophyta) en el Pacífico de México

RESUMEN

El género *Codium* está representado en el Pacífico mexicano por trece especies. De estas, tres se presentan como especies nuevas para la ciencia (*C. dawsonii* P.C. Silva, *C. schmiederi* P.C. Silva, *C. oaxacense* P.C. Silva y Chacana) y cuatro se pueden considerar como endémicas de esta área geográfica (*C. amplivesciculatum* Setchell y Gardner, *C. schmiederi*, *C. giraffa* P.C. Silva, *C. brandegeei* Setchell y Gardner). Los miembros del complejo de especies *C. decorticatum*, reportados previamente para este litoral, han sido reunidos bajo el epíteto de *C. amplivesciculatum*. Por otra parte, el complejo conocido como *Codium simulans* Setchell y Gardner, habitante principalmente del Golfo de California, se propone integrado por dos especies: *C. brandegeei* y *C. simulans*. Las características de los utrículos reproductivos, resultaron ser de mayor peso para la distinción de las especies en estos complejos y se evidenció, nuevamente, la gran plasticidad fenotípica de su morfología externa. Dos subespecies de *C. fragile* (Suringar) Hariot están presentes en el Pacífico de México, una de ellas registrada por primera vez para esta área, *C. fragile* ssp. *tomentosoides* es considerada como una especie maleza e invasora en varios países. La distribución conocida de *Codium giraffa*, es ampliada. Se brindan descripciones detalladas, fotografías, ilustraciones y mapas de distribución actual. Esta información se complementa con claves y notas de habitat, así como con comentarios taxonómicos. El análisis de secuencias de fragmentos del gen 16S mitocondrial, obtenidas en una muestra de especies, mostró por primera vez, que su empleo es posible para resolver problemas de sistemática y de filogenia a nivel infra e interespecífico en este género mundialmente distribuido.

ABSTRACT

The genus *Codium* in Pacific Mexico has thirteen species. Three of them are presented here as new to science (*C. dawsonii* P.C. Silva, *C. schmiederi* P.C. Silva, *C. oaxacense* P.C. Silva & Chacana) and four can be considered as endemic to this geographic region (*C. amplivesciculatum* Setchell & Gardner, *C. schmiederi*, *C. giraffa* P.C. Silva, *C. brandegeei* Setchell & Gardner). The members of the species complex known as *C. decorticatum* belong to *C. amplivesciculatum*. In the other hand, the species complex *C. simulans* Setchell and Gardner, habitant of the Gulf of California has at least two species named *C. brandegeei*, and *C. simulans*. Characters from reproductive utricles in these species complexes showed to be useful for the recognition of individual species in contrast with gross morphology which is so variable. *C. fragile* (Suringar) Hariot ssp. *tomentosoides*, considered as a weed in temperate oceans is recorded for the first time to Pacific Mexico. The distribution range of *C. giraffa* is modified. Species descriptions, pictures, drawings, and distribution maps are given. Identification key for the species, ecological notes, and taxonomic comments complete the above information. Preliminary analysis of 16S DNA mitochondrial gene fragments in some of the species show its potentiality in phylogenetic and systematic studies. The resolution of this molecular marker in *Codium* seems to be at or below species levels. Its efficiency to section level should be test.

INTRODUCCIÓN

Codium es un género de algas verdes cenocíticas, su condición multinucleada y la ausencia de paredes celulares le han conferido, en algunos casos, el ser considerado el organismo más grande formado de una sola célula. Su tamaño puede ser de pocos milímetros hasta 15 m, como es el caso de *Codium cylindricum* Holmes, especie del Japón. En México, *C. magnum* Dawson (= *C. amplivesciculatum*) habitante de la costa Pacífica de Baja California, llega a alcanzar los 10 m de longitud. Este género posee niveles de organización morfológica que van de costras fuertemente adheridas al sustrato a plantas erectas ramificadas, incluyendo talos membraniformes, pulvinados, esféricos (huecos o no) y acintados o laminares.

Los talos de *Codium* se originan por el crecimiento de filamentos que simpodialmente dan lugar a vesículas denominadas utrículos, dispuestas en forma de palisada, compactas o laxamente dispuestas hacia la periferia de la costra o de los talos ramificados. De esta manera, podríamos decir que se presenta una corteza, integrada por utrículos y una médula, compuesta por una infinidad de filamentos rizoidales, también llamados preutrículares o medulares, entrelazados. Septos o engrosamientos lenticulares ("plugs") son formados en las siguientes circunstancias: después de la formación de un utrículo, por el proceso arriba mencionado; en la integración de un utrículo secundario o hijo, estos generalmente se dan por gemación de los utrículos primarios y en la formación de estructuras reproductoras, los gametangios.

Por lo general estos organismos se fijan al fondo rocoso de las playas de todos los mares del mundo, a excepción de las latitudes polares; sin embargo, también pueden encontrarse adheridos a raíces de manglares, sobre conchas, cascos de barcos u otros objetos. Ocupan desde la franja mesomareal hasta profundidades de 200 m (Chacana com. pers.).

Desde hace algunos años varios autores (Gepp y Gepp, 1911; Schmidt, 1923; Setchell, 1937; Setchell, 1940; Boergesen, 1947; Silva, 1951a; Dellow, 1952; Silva, 1952; Silva, 1955; Silva y Womersley, 1956; Silva, 1957; Delépine, 1959; Silva, 1959; Silva, 1960; Silva, 1962; Jones y Kraft, 1984; Oh *et al.*, 1987; Chacana *et al.*, 1991; Chacana, 1992; Chacana y Gil-Rodríguez, 1993; Heede van den y Coppejans, 1996; Silva *et al.*, 1997) entre los que destaca Silva, han tratado de

integrar un trabajo monográfico con estudios detallados de morfología y anatomía, que permita reunir las especies actuales. El género *Codium* cuenta mundialmente con cerca de 120 especies, de las cuales aproximadamente la mitad son distintivas mientras que el resto conforma agrupamientos o complejos de intrincada variación morfológica.

El Pacífico de México es una de las cuatro áreas geográficas de mayor diversidad en número de especies de este género, las otras tres son: la porción sur de Australia, Japón y África del Sur. Sin embargo a la fecha no existía un estudio monográfico que incluyera a todas las especies presentes en esta área y enfrentara el problema de los complejos específicos. En el presente trabajo se ha hecho una amplia revisión de los registros, ejemplares de herbario y recolectas recientes de representantes de este género en el litoral occidental mexicano, con la finalidad de resolver estos dos problemas. Incluso se presentan los resultados de incursionar en el campo de la biología molecular para tratar de ubicar y probar la eficiencia de algún marcador que facilitara dicha empresa.

El Pacífico mexicano posee 10 especies que fácilmente se pueden distinguir (*Codium setchellii* Setchell y Gardner, *C. hubbsii* Dawson, *C. johnstonei* P.C. Silva, *C. picturatum* Pedroche y P.C. Silva, *C. schmiederi* P.C. Silva, *C. latum* ssp. *palmeri* [Dawson] P.C. Silva, *C. fragile* [Suringar] Hariot, *C. giraffa* P.C. Silva, *C. dawsonii* P.C. Silva y *C. oaxacense* P.C. Silva y Chacana) y 12 que han sido descritas o registradas para esta región, sin caracteres distintivos y que por ende, son consideradas como integrantes de complejos de especies, en este caso dos complejos: *C. simulans* (*C. brandegeei* Setchell y Gardner, *C. anastomosans* Setchell y Gardner, *C. cervicorne* Setchell y Gardner, *C. reductum* Setchell y Gardner, *C. macdougallii* Dawson, *C. simulans* Setchell y Gardner, *C. conjunctum* Setchell y Gardner, *C. cuneatum* Setchell y Gardner y *C. unilaterale* Setchell y Gardner) y *C. decorticatum* (*C. amplivesciculatum* Setchell y Gardner, *C. longiramosum* Setchell y Gardner y *C. magnum* Dawson). En el pasado, los estudios sistemáticos de *Codium* se han basado completamente en morfología comparada, pero el análisis morfológico de estas últimas doce especies no distintivas del Pacífico de México, no ha brindado resultados satisfactorios (Silva, com. pers.). Como se mencionó líneas arriba, uno de los objetivos de la presente tesis es analizar dichos complejos y brindar alternativas para su tratamiento taxonómico.

Ubicación taxonómica de *Codium*

Tradicionalmente, la División Chlorophyta había sido dividida de acuerdo a los diferentes niveles de organización presentes en ella; sin embargo, recientemente y gracias a la incorporación de caracteres ultraestructurales y moleculares, el panorama ha cambiado drásticamente. La lenta pero constante anexión del pensamiento filogenético y las técnicas cladistas, han permitido la propuesta de grupos naturales (monofiléticos), sin dejar de existir aún diferencias en los distintos autores, con respecto a las jerarquías que deben tener cada uno de los clados¹ reconocidos.

Las principales conclusiones de estos trabajos, aunque con algunas contradicciones menores, confirman el sentimiento generalizado años atrás, de que las "plantas verdes" conforman un grupo monofilético, **Chlorobionta** (Bremer y Wanntorp, 1981). Los primeros autores en denominar a este grupo bajo el nombre de Chlorobionta parecen ser Whittaker y Margulis (1978) con el nivel de "superphyllum", pero anteriormente Jeffrey (1971) acuñó Chlorobiota para el concepto de plantas verdes (algas verdes + briofitas + traqueofitas), unos años antes del apogeo del cladismo. Incluso como dato interesante, Reichenbach propuso el nombre de Chlorophyta como una clase del reino vegetal en 1837!

Chlorobionta está caracterizado por la presencia de cloroplastos con clorofilas a y b, con dos membranas envolventes, tilacoides compactos y con almidón intraplastidial. Una apomorfía parece ser singular (autapomorfía) de este grupo, la zona de transición entre los axonemas y los cuerpos basales tiene una configuración estrellada. La comparación reciente de plastos y caracteres moleculares entre los diversos grupos de algas se puede ver en Bhattacharya y Medlin (1995).

Este grupo (Chlorobionta), cuyos posibles ancestros se encuentran entre los flagelados verdes cubiertos de escamas (Mattox y Stewart, 1977), posee a su vez, tres líneas. La primera, llamada Streptophyta (Bremer y Wanntorp, 1981), reúne a los organismos que presentan células móviles (vegetativas o reproductivas) con escamas, dos flagelos con inserción lateral y cuerpos basales

¹ El uso de los términos, en español, derivados de la Sistemática Filogenética concuerdan, principalmente con Sanchíz y Valdecasas (1980)

paralelos asociados a una estructura denominada MLS ("multilayered structure") (Stewart y Mattox, 1978), que ha sido considerada por algunos la sinapomorfía de esa agrupación (Mishler y Churchill, 1985). La división celular es por fragmoplasto y la mitosis es del tipo denominada abierta; es decir, la membrana nuclear no se mantiene y el huso acromático persiste durante la telofase (Pickett-Heaps, 1975). Este conjunto de organismos ha recibido muchísima atención, pues en él se encuentran los grupos que posiblemente dieron origen a las plantas terrestres (Stewart y Mattox, 1978; Mishler y Churchill, 1985).

En el segundo grupo, **Chlorophyta**, que incluye al resto de las algas verdes, la inserción de los flagelos es anterior, con cuerpos basales perpendiculares formando una cruz y con un sistema microtubular de cuatro "raíces", considerado como sinapomorfía por Bremer (1985), se incluyen además unas fibras estriadas asociadas a los microtúbulos (SMAC) y la pérdida de MLS (Hoops *et al.*, 1982). La mitosis es cerrada y un ficoplasto puede o no presentarse. No hay fragmoplasto y el huso acromático generalmente se colapsa en la telofase.

Un tercer grupo, de afinidad no muy clara y filogenéticamente "intermedio", asocia a los organismos unicelulares reconocidos como prasinofitas (Prasinophyta o Micromonadophyta Stewart y Mattox). Poseen cuerpo y flagelos cubiertos por escamas mineralizadas, que en algunos casos forman una teca. Los cuerpos basales son paralelos y se da una depresión en el punto de inserción de los axonemas. La mitosis puede ser cerrada o abierta (Hoek *et al.*, 1995). Algunos autores consideran este grupo parafilético, con cercanía hacia las estreptofitas (Mishler *et al.*, 1994), mientras que otros lo aprecian como una radiación basal a la División Chlorophyta (Melkonian y Surek, 1995).

Dentro de la División Chlorophyta, las algas cenocíticas se encuentran ubicadas en la clase **Ulvophyceae** Mattox y Stewart (1984) que comprende a organismos, en su mayoría multicelulares y marinos, con las siguientes características (Floyd y O'Kelly, 1990) : a) simetría del aparato flagelar en rotación de 180 grados, b) orientación 11/5 de los cuerpos basales, c) arreglo de las "raíces" de los cuerpos basales en patrón x-2-x-2, d) presencia de bandas estriadas conectando las "raíces" con los cuerpos basales, e) mitosis cerrada y central, f) persistencia del huso acromático durante

la mitosis y g) ficoplasto o fragmoplasto ausentes. A esta Clase no se le han podido atribuir sinapomorfías, excepto la ausencia de estructuras multiestratificadas (MLS) asociadas a las “raíces” de los flagelos (Bremer, 1985; Floyd y O’Kelly, 1990) y por ello desde hace tiempo se le ha considerado, posiblemente, como un grupo polifilético (Zechman *et al.*, 1990). Sin embargo, recientemente y con la combinación de datos moleculares y morfológicos la topología indica lo contrario, confirmándose que se trata de una agrupación monofilética o parafilética (Mishler *et al.*, 1994: 479). Como puede observarse, no existe consenso por el momento pero seguramente esto se resolverá al ser incorporados un mayor número de miembros de este gran grupo.

En las filogenias actuales, se reconocen cinco órdenes en esta Clase: Siphonocladales, Dasycladales, Bryopsidales, Ulvales y Ulotrichales. Los miembros de **Bryopsidales** forman un grupo monofilético (esquema 1) cuyas sinapomorfías son, posiblemente, la morfología cenocítica y la presencia de siphonoxantina y siphoneína (xantofilas). Aunado a estas, algunas características del aparato flagelar parecen ser exclusivas: cubiertas terminales simples, vainas proximales rudimentarias en los cuerpos basales y la presencia de una modificación, en forma de ala, en la raíz de los microtúbulos (O’Kelly y Floyd, 1984).

Codium con su construcción multiaxial se encuentra claramente separado de su género hermano *Bryopsis* (Hillis-Colinvaux, 1984; Zechman *et al.*, 1990), que junto con *Derbesia* están constituidos por filamentos simples y presentan esporas estefanocontas². A nivel genérico, no existe un análisis cladístico que nos permita manejar con seguridad caracteres simplisiomórficos o sinapomórficos y los estudios más recientes son de orden molecular y sólo han incorporado una o dos especies (como representativas) de algunos géneros presentes en el orden. Uno de estos estudios (Zechman *et al.*, 1990), utilizó información de la región 18S de ADNr y del árbol filogenético resultante dos linajes nos interesan: el primero con los géneros *Caulerpa*, *Halimeda* y *Udotea* y el otro, como grupo hermano, formado por *Bryopsis* y *Codium*. Estos resultados sustentan la postura de Hillis-Colinvaux (1984), de reconocer dos grupos al interior del orden, con el nivel de suborden:

² Células con una corona de flagelos de tamaño similar, en uno de sus extremos.

Bryopsidinae, incluyendo a *Bryopsis*, *Derbesia* y *Codium* y Halimedinea con *Caulerpa*, *Halimeda* y *Udotea*. El primero presenta plastos de un sólo tipo (homoplastía), manosa o xilano y celulosa como componentes de la pared y septos en la base de las estructuras reproductoras. En contraposición con el otro suborden, los integrantes de Bryopsidinae carecen de un sistema laminar concéntrico en los plastos, su reproducción no es holocárpica, no desarrollan calcificación y carecen de compuestos alelopáticos.

Historia taxonómica de *Codium*

La historia taxonómica de *Codium*, género fascinante cuyos ancestros se remontan quizá hasta el Precámbrico, hace unos 500-600 millones de años, período en el cual algunos autores ubican la principal radiación de la división Chlorophyta (Hoek *et al.*, 1995) se inició, aparentemente, en 1792 cuando Olivi tratando de conmemorar a Lamarck instauro el nombre *Lamarckia* para dos organismos que anteriormente había tratado como animales pero que reconsideró eran realmente algas (Chacana, 1992). Sin embargo, la publicación de este nombre se realizó en una obra zoológica no conocida ni consultada por botánicos, de tal manera que dos años después Moench (1794) describe *Lamarckia* como un género de pastos (Silva, com. pers.). Posteriormente Stackhouse (1797) desconociendo el trabajo de Olivi propuso *Codium*. Para complicar el panorama, Lamouroux (1813) viendo que el nombre de *Lamarckia* Olivi no había sido adoptado y aparentemente sin establecer conexión con el nombre *Codium*, propuso la nueva denominación *Spongodium*. Este nombre fue empleado, durante algún tiempo, por autores franceses pero eventualmente *Codium* fue aceptado universalmente (Silva, com. pers.). Kuntze, en apego al principio de prioridad, reinstaura en 1891 *Lamarckia* Olivi; sin embargo, era demasiado tarde, *Lamarckia* Moench fue finalmente conservado, nomenclaturalmente hablando, dejando a *Codium* como el nombre correcto para el alga en cuestión.

J. Agardh (1887) realiza el primer intento por presentar una síntesis de las especies conocidas de este género hasta esa época y menciona catorce entidades. Durante este trabajo, se percató de ciertas propiedades que permitían construir agrupaciones dentro de *Codium* a las que denominó Tribus: *Tribus Codii adhaerentis*, *Tribus Codii bursae*, *Tribus Codii tomentosii* y *Tribus Codii elongati*.

Él usó frases más que nombres y su categoría "Tribus" debe aplicarse a la subdivisión de una familia (Silva, com. pers.). De Toni (1889) cambia estas denominaciones por las de *Sectio Codii adhaerentis*, *Sectio Codii bursae*, *Sectio Codii tomentosii* y *Sectio Codii elongati*. Finalmente, O.C. Schmidt (1923) le da a estas frases «seccionales» nombres: Adhaerentia, Bursae, Tomentosa y Elongata, subdividiendo cada una en dos subsecciones, con la idea de producir grupos más "naturales" e incluir las treinta y dos especies que reconoce. Posteriormente Setchell (en Lucas, 1935) crea tres secciones adicionales: Spongiosa, Repentia y Cuneata, todas ellas agrupadas en dos subgéneros: *Tylecodium*, para aquellos representantes aplanados, pulvinados o globosos y *Schizocodium* (= *Codium*) para los que presentan talos erectos o reptantes, pero con ramificación por lo general dicotómica o subdicotómica. Más tarde, este mismo autor (Setchell, 1937) aporta un mayor número de elementos que contribuirán a la definición de la clasificación subgenérica. Silva (1951b) discute ampliamente la clasificación subgenérica existente a esas fechas y establece una relación entre ésta y la posible filogenia al interior del género, inclusive propone nuevas secciones. Actualmente, Chacana y Silva se encuentran redefiniendo la clasificación infragenérica de *Codium*.

El primer registro de alguna especie del género *Codium*, en costas del Pacífico mexicano es el de Howe (1911) quien cita a *C. tomentosum* (nombre mal aplicado y que corresponde a *C. simulans*) para La Paz, BCS, basado en el material que le envió Vives. En 1924, Setchell y Gardner publican la ficoflora del Golfo de California, para lo cual reunieron especímenes de varias fuentes, incluyendo los ejemplares recolectados por Brandegey y Bryant en 1890, las recolectas de los esposos Marchant en 1917 y el material de la expedición de la Academia de Ciencias de California al Golfo de California en el verano de 1921, en la que participó Ivan Johnston. En esta flora, se citan once especies: *C. simulans*, *C. conjunctum*, *C. reductum*, *C. cuneatum*, *C. amplivesciculatum*, *C. unilaterale*, *C. longiramosum*, *C. anastomosans*, *C. brandegeei*, *C. cervicorne* y *C. tomentosum*, las diez primeras como especies nuevas para la ciencia. La morfología y las dimensiones de los utrículos y secundariamente, la apariencia externa fueron los atributos ponderados por estos autores. El problema con este trabajo es que varias de las especies se describieron con base en un número muy reducido de ejemplares y algunos de ellos, sin estructuras de reproducción, debilidad que es reconocida explícitamente por Setchell y Gardner (1924).

Posteriormente, Dawson (1944) con material nuevo de la región del Golfo de California y con un punto de vista diferente, reinterpreta los hallazgos de Setchell y Gardner (*supra cit.*), considerando a la morfología externa como el criterio principal en el reconocimiento de las especies de *Codium*; los caracteres utriculares pasan a segundo término. Reconoce que la morfología se modifica con la edad y que posiblemente algunas de las especies descritas por Setchell y Gardner (1924) puedan ser estadios juveniles de otras. Con estos argumentos, reagrupa algunas entidades y describe una nueva especie, *C. macdougalii*. Con el mismo criterio describe *C. magnum* en 1950, para la costa occidental de Baja California.

En contraste con las especies arriba mencionadas, que forman complejos de variación morfológica, han sido descritas algunas otras claramente distintivas como: *C. hubbsii* Dawson (1950), para las zonas templadas del Pacífico mexicano, *C. giraffa* P.C. Silva (1979a) y *C. picturatum* Pedroche y P.C. Silva (1996), para la porción tropical de este litoral.

A pesar de todos estos esfuerzos por circunscribir y definir las diferentes categorías taxonómicas, incluyendo a las especies dentro de *Codium*, aún existe mucha confusión con respecto a las identificaciones y más aún, no poseemos a la fecha un esquema de las relaciones filogenéticas intragenéricas, a excepción de las consideraciones realizadas por Silva en su Tesis doctoral (1951b) o de algunos comentarios aislados de Schmidt (1923), Setchell (1937) y Chacana (1992).

ASPECTOS FLORÍSTICOS DEL GÉNERO *CODIUM* EN EL PACÍFICO DE MÉXICO

La existencia de tres grandes áreas, ecológicamente diferentes, a lo largo de la costa del Pacífico mexicano, es en parte el factor causante de la alta diversidad de especies mencionada en la introducción. El Pacífico de Baja California con la influencia de la corriente de California y la presencia de surgencias a lo largo de su costa de emersión, conforman un ambiente con una disminución gradual de temperatura superficial estableciendo áreas semitempladas con parches de comunidades templadas en las surgencias. La presencia de una neblina advectiva complementa el panorama y permite que en ciertas ocasiones, elementos templados sobrevivan a esas latitudes. Por el contrario, el Golfo de California o Mar de Cortés con sus amplias mareas y su clima extremo demuestra una

Él usó frases más que nombres y su categoría "Tribe" debe aplicarse a la subdivisión de una familia (Silva, com. pers.) De Toni (1889) cambia estas denominaciones por las de *Sectio Codii adhaerentis*, *Sectio Codii bursae*, *Sectio Codii tomentosii* y *Sectio Codii elongati*. Finalmente, O. C. Schmidt (1923) le da a estas frases «seccionales» nombres: Adhaerentia, Bursae, Tomentosa y Elongata, subdividiendo cada una en dos subsecciones, con la idea de producir grupos más "naturales" e incluir las treinta y dos especies que reconoce. Posteriormente Setchell (en Lucas, 1935) crea tres secciones adicionales: Spongiosa, Repentia y Cuneata, todas ellas agrupadas en dos subgéneros: *Tylecodium*, para aquellos representantes aplanados, pulvinados o globosos y *Schizocodium* (= *Codium*) para los que presentan talos erectos o reptantes, pero con ramificación por lo general dicotómica o subdicotómica. Más tarde, este mismo autor (Setchell, 1937) aporta un mayor número de elementos que contribuirán a la definición de la clasificación subgenérica. Silva (1951b) discute ampliamente la clasificación subgenérica existente a esas fechas y establece una relación entre ésta y la posible filogenia al interior del género, inclusive propone nuevas secciones. Actualmente, Chacana y Silva se encuentran redefiniendo la clasificación infragenérica de *Codium*.

El primer registro de alguna especie del género *Codium*, en costas del Pacífico mexicano es el de Howe (1911) quien cita a *C. tomentosum* (nombre mal aplicado y que corresponde a *C. simulans*) para La Paz, BCS, basado en el material que le envió Vives. En 1924, Setchell y Gardner publican la ficoflora del Golfo de California, para lo cual reunieron especímenes de varias fuentes, incluyendo los ejemplares recolectados por Brandege y Bryant en 1890, las recolectas de los esposos Marchant en 1917 y el material de la expedición de la Academia de Ciencias de California al Golfo de California en el verano de 1921, en la que participó Ivan Johnston. En esta flora, se citan once especies: *C. simulans*, *C. conjunctum*, *C. reductum*, *C. cuneatum*, *C. amplivesciculatum*, *C. unilaterale*, *C. longiramosum*, *C. anastomosans*, *C. brandegeei*, *C. cervicorne* y *C. tomentosum*, las diez primeras como especies nuevas para la ciencia. La morfología y las dimensiones de los utrículos y secundariamente, la apariencia externa fueron los atributos ponderados por estos autores. El problema con este trabajo es que varias de las especies se describieron con base en un número muy reducido de ejemplares y algunos de ellos, sin estructuras de reproducción, debilidad que es reconocida explícitamente por Setchell y Gardner (1924)

Posteriormente, Dawson (1944) con material nuevo de la región del Golfo de California y con un punto de vista diferente, reinterpreta los hallazgos de Setchell y Gardner (*supra cit.*), considerando a la morfología externa como el criterio principal en el reconocimiento de las especies de *Codium*; los caracteres utriculares pasan a segundo término. Reconoce que la morfología se modifica con la edad y que posiblemente algunas de las especies descritas por Setchell y Gardner (1924) puedan ser estadios juveniles de otras. Con estos argumentos, reagrupa algunas entidades y describe una nueva especie, *C. macdougallii*. Con el mismo criterio describe *C. magnum* en 1950, para la costa occidental de Baja California.

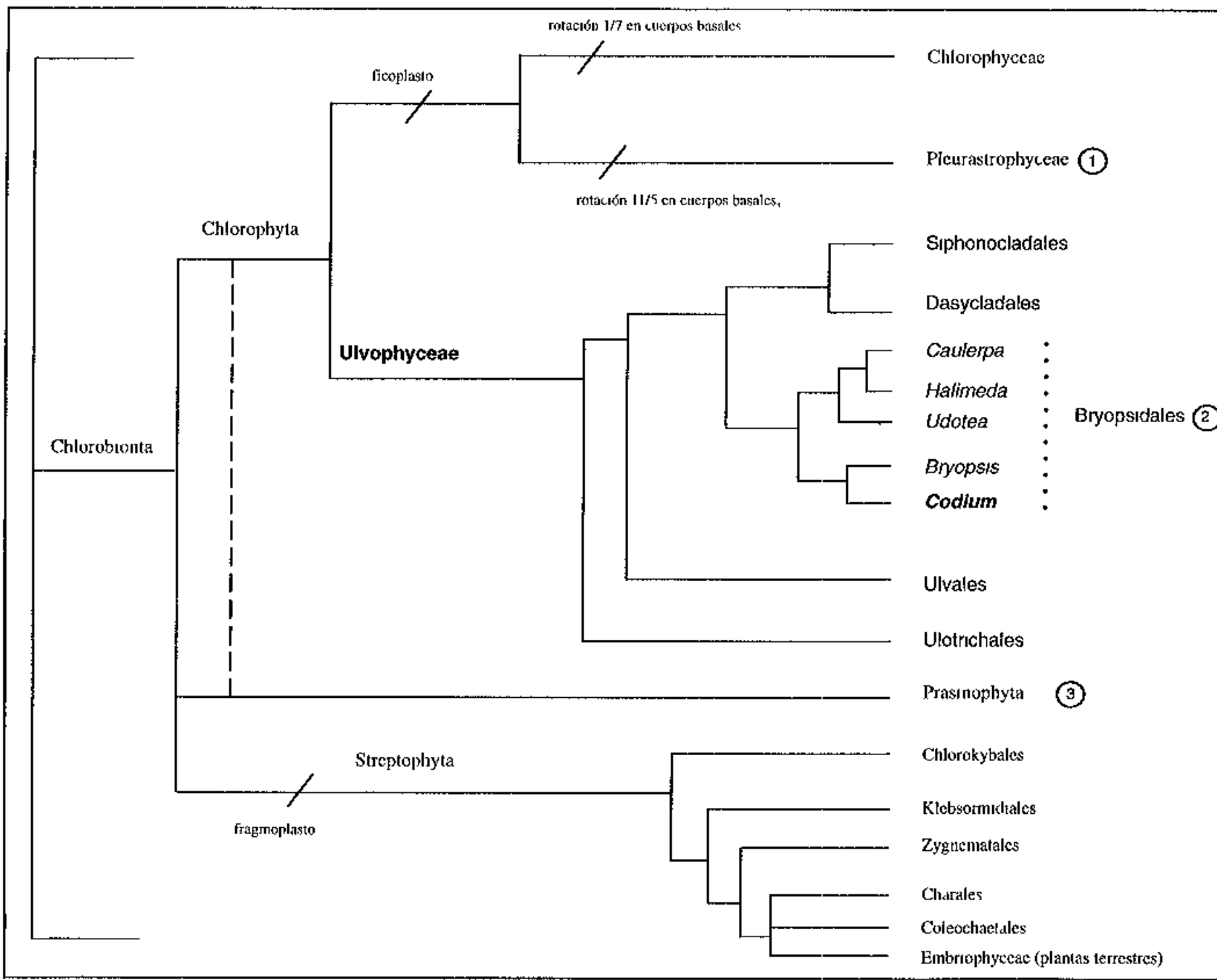
En contraste con las especies arriba mencionadas, que forman complejos de variación morfológica, han sido descritas algunas otras claramente distintivas como: *C. hubbsii* Dawson (1950), para las zonas templadas del Pacífico mexicano, *C. giraffa* P.C. Silva (1979a) y *C. picturatum* Pedroche y P.C. Silva (1996), para la porción tropical de este litoral.

A pesar de todos estos esfuerzos por circunscribir y definir las diferentes categorías taxonómicas, incluyendo a las especies dentro de *Codium*, aún existe mucha confusión con respecto a las identificaciones y más aún, no poseemos a la fecha un esquema de las relaciones filogenéticas intragenéticas, a excepción de las consideraciones realizadas por Silva en su Tesis doctoral (1951b) o de algunos comentarios aislados de Schmidt (1923), Setchell (1937) y Chacana (1992).

ASPECTOS FLORÍSTICOS DEL GÉNERO *CODIUM* EN EL PACÍFICO DE MÉXICO

La existencia de tres grandes áreas, ecológicamente diferentes, a lo largo de la costa del Pacífico mexicano, es en parte el factor causante de la alta diversidad de especies mencionada en la introducción. El Pacífico de Baja California con la influencia de la corriente de California y la presencia de surgencias a lo largo de su costa de emersión, conforman un ambiente con una disminución gradual de temperatura superficial estableciendo áreas semitempladas con parches de comunidades templadas en las surgencias. La presencia de una neblina advectiva complementa el panorama y permite que en ciertas ocasiones, elementos templados sobrevivan a esas latitudes. Por el contrario, el Golfo de California o Mar de Cortés con sus amplias mareas y su clima extremo demuestra una

Esquema 1 Posible filogenia de las plantas verdes (Modificado de: Zechman *et al.*, 1990, Mishler *et al.*, 1994, Maddison y Maddison, 1997) Notas. 1 El nombre utilizado en la hoja árbol de la vida (<http://phylogeny.arizona.edu/tree/phylogeny.html>) para esta agrupación (Trebouxioophyceae) es superfluo 2 Bryopsidales tiene prioridad sobre los otros nombres empleados Caulerpaceae, Codiales, etc 3 Aquí también y por la misma razón, Prasinophyta se usa en contra de Micromonadophyta



progresión de floras durante el año y a lo largo de sus costas. Los elementos mesomareales son poco abundantes pero sus aguas cristalinas y poco agitadas, en la mayoría de los lugares, facilita el crecimiento y establecimiento de comunidades algales inframareales muy particulares.

Como tercera región tenemos el conocido y mencionado en varias publicaciones (Dreckmann *et al.*, 1990; Pedroche *et al.*, 1992; González-González *et al.*, 1996) como el Pacífico Tropical Mexicano (PTM), un área de baja diversidad, comparada con las anteriormente mencionadas, pero fascinante en la presencia de taxa poco conocidos y en general de tamaño reducido.

Para *Codium* estas generalidades también se aplican, siendo mayor su diversidad en el Pacífico de Baja California, en donde es necesario destacar la importancia que las islas, principalmente Isla Guadalupe, Rocas Alijos y las Revillagigedo, tienen en los números finales. El Golfo de California, aparentemente debido a su historia, es el escenario para un mosaico de variaciones morfológicas, en donde la plásticidad y los procesos de especiación conforman un problema difícil de resolver con los métodos convencionales de la florística o de la sistemática (Pedroche y Silva, en prep.). Por el contrario, la aparente homogeneidad ambiental, geológica y climática del PTM dan por resultado una flora poco diversa y con caracteres distintivos que facilitan la ubicación de los taxa involucrados.

En el presente capítulo se presenta el resultado de ochenta y seis años de experiencia, presente a través de publicaciones, colecciones en herbarios y muestras recolectadas recientemente. Durante los últimos cinco de esos ochenta y seis, se ha analizado, registrado y comparado todos los ejemplares disponibles, que suman aproximadamente mil y que conforman el cuerpo de esta tesis. El objetivo, como se mencionó en su oportunidad, es brindar el inventario y descripción de las especies encontradas.

Material y método

El material estudiado fue recolectado a lo largo de toda la costa del Pacífico de México por diversas personas, de diversas instituciones y en diferentes ambientes entre 1911 y 1997. Casi mil ejemplares fueron reunidos en el Herbario de la Universidad de California en Berkeley, procedentes

de diversas fuentes (tabla 1). Entre ellos se encuentran incluidos los ejemplares tipo de las especies mencionadas y de sus sinónimos taxonómicos.

Los caracteres macromorfológicos, como el patrón de ramificación, hábito, dimensiones de las ramas, forma de la dicotomías, etc. fueron examinados tanto en los ejemplares herborizados como en los preservados en líquido (formalina 4%, neutralizada con borato de sodio).

Para el estudio anatómico, fragmentos cuidadosamente seleccionados de las porciones casi finales de las ramas (aproximadamente un centímetro debajo del ápice), de los especímenes herborizados, fueron tratados bajo dos técnicas. La primera, sometiendo el fragmento a ebullición en una solución saturada de hidróxido de sodio por cinco minutos. La segunda e ideada como resultado de lo minucioso, peligroso y destructivo de la primera, que consistió en colocar el fragmento en un cristizador con agua jabonosa e introducirlo en un horno de microondas por uno o dos minutos a temperatura alta. Estas técnicas tienen como finalidad rehidratar el tejido y permitir que las estructuras anatómicas, denominadas utrículos, recuperen lo más posible su forma natural.

Tabla 1. Número de especímenes examinados y herbario de procedencia.

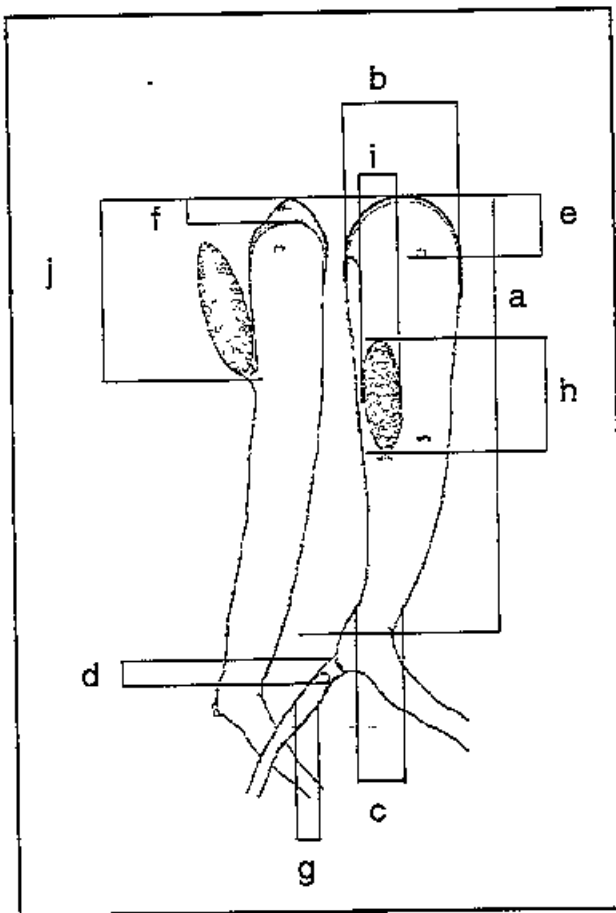
USA	
LAM (Natural History Museum Los Angeles)	75
MICH (University of Michigan)	25
UC (University Herbarium at Berkeley)	333
US (United States National Herbarium)	115
México	
CMEX (Escuela Superior Ciencias Marinas)	38
ENCB (Escuela Nacional Ciencias Biológicas)	42
Escuela de Ciencias Marinas-Mazatlán	11
FBCS (Univer. Autónoma de B.C.S.)	284
FCME (Fac. de Ciencias, UNAM)	10
UAMIZ (Departamento de Biología, UAM-I)	65
<hr/>	
Total	998

Una vez que el tejido se trató de esta manera, fue disgregado con el empleo de pinzas finas. Para evitar la deformación de los utriculos, no se utilizaron cubreobjetos. Las preparaciones fueron observadas bajo microscopio óptico, realizándose fotografías y dibujos con la ayuda de una cámara clara. Un ocular micrométrico fue empleado para obtener las diversas medidas, las cuales fueron registradas en formas *ad hoc* y posteriormente trasladadas a hojas de cálculo.

En el caso de los complejos (*C. decorticatum* y *C. simulans*), en donde el espectro de variación entre las especies es tan amplio que impide distinguir fácilmente caracteres distintivos, se emplearon técnicas de análisis multivariado para examinar dicha variación morfológica en utriculos reproductivos y el valor potencial de estos caracteres como elementos de distinción. Un total de 480 ejemplares pertenecientes a estos complejos fueron examinados. De ellos, se seleccionaron

85 por encontrarse en etapa reproductiva. La morfología externa no fue considerada por la inconsistencia en los caracteres tradicionales.

En todos los casos se realizaron quince mediciones de los siguientes parámetros utriculares (esquema 2): 1) longitud total (a), 2) diámetro máximo (b), 3) diámetro mínimo (c), 4) diámetro del septo (d), 5) distancia del ápice a la zona de pelos o cicatrices (e), 6) grosor de la pared apical (f), 7) diámetro de los filamentos medulares (g), 8) longitud de los gametangios (h), 9) diámetro de los gametangios (i), 10) distancia del ápice a la zona de nacimiento de los gametangios (j). Complementando estas medidas, se elaboraron cuatro relaciones que pudieran expresar matemáticamente caracteres



Esquema 2. Medidas empleadas en el análisis de caracteres utriculares (explicación en el texto).

subjetivos: 11) a $([b + c] / 2)$; 12) a (b / c) ; 13) a / j y 14) a / i. Las letras corresponden a los parámetros métricos mencionados en líneas anteriores.

Para examinar los patrones de variación se emplearon las siguientes pruebas: ANOVA's para evaluar el nivel de significancia de cada carácter entre las poblaciones. Análisis de función discriminante para conocer la capacidad de ciertos caracteres para definir grupos. UPGMA análisis de agrupación, basado en distancia de Mahalanobis, para distinguir UTO's. Finalmente, análisis de componentes principales para evaluar la contribución de los diferentes caracteres en la discriminación de grupos. Los análisis fueron llevados a cabo con datos crudos y transformados logarítmicamente, con la finalidad de estandarizar o hacer homogéneas las comparaciones. Las pruebas se realizaron con la ayuda de los paquetes de cómputo STATVIEW™, SYSTAT™ y STADISTICA™, los dos primeros para Macintosh Power Mac y el último para PC (Gateway Pentium II). Los resultados de estos análisis ya han sido presentados en su oportunidad (Pedroche y Silva, 1997), pero algunas de sus consecuencias serán tratadas en el inciso de notas y comentarios de las especies tratadas a continuación.

Resultados

Familia CODIACEAE Kützinger, *Phycologia generalis* ... pp. 302, 308. 1843, como Codieae.

Los caracteres que distinguen a esta familia, aunados a los inclusivos mencionados en las categorías superiores, mencionados en el inciso de ubicación taxonómica (págs. 3-6), son su condición multiaxial, la presencia de manosa en las paredes celulares, cloroplastos discoidales sin pirenoides, gametos de tamaños diferentes (anisogametos), meiosis efectuándose durante la gametogénesis y la fase dominante es diploide.

Género *CODIUM* Stackhouse, *Nereis britannica* ... p. xvii 1797 (1795-1801). Tipo: *C. dichotomum* S. F. Gray (= *C. tomentosum* Stackhouse).

Talos de morfología externa muy variable, costrosos, con o sin lóbulos libres, esféricos, cintas aplanadas, los más conocidos erectos con ramificaciones dicotómicas, cilíndricos o ligeramente comprimidos alcanzando, algunos de ellos, hasta diez metros en longitud (*C. magnum* Dawson), anclados al substrato por medio de un cúmulo de rizoides que forman un pie de fijación. Talos con

una médula interna de filamentos (sifones) apretados y una palisada periférica de utrículos cilíndricos o claviformes, originados por crecimiento simpodial de los filamentos medulares. Pelos o cicatrices en las porciones superiores de los utrículos. Pared apical lisa u ornamentada, gruesa o delgada. Gametos biflagelados, marcadamente desiguales (anisogametos) en gametangios fusiformes o cilíndricos ubicados lateralmente en el utrículo y separados de él por un septo. Talos por lo general dioicos con meiosis durante la gametogénesis y gametos liberados en el medio. Cigoto desarrollándose en una vesícula bentónica o rara vez epifítica, que origina un sistema rizoidal no consolidado que terminará por formar un patrón de crecimiento organizado, resultando en el talo macroscópico.

Se reconocen actualmente unas ciento veinte especies, basadas principalmente en la forma y tamaño de los utrículos y gametangios, combinados con la morfología externa. Representantes de este género se encuentran en todos los litorales del mundo, a excepción de la Antártida y el Ártico. La mayor diversidad de especies se encuentra en las regiones templadas (Silva, 1992).

Clave de identificación para las especies de *Codium* presentes en la costa mexicana del Pacífico

- 1a. Utrículos formando agrupaciones (familias), varios utrículos secundarios naciendo sobre el primario 2
- 1b. Utrículos individuales (solitarios), raramente utrículos secundarios (hijos), algunas veces con crecimiento simpodial reducido 3

- 2a. Talos pulvinados, utrículos con filamentos medulares en varias direcciones. Paredes apicales alveoladas ***C. hubbsii*** (pág. 20)
- 2b. Talos costrosos, utrículos con filamentos medulares casi paralelos a los utrículos. Paredes apicales lisas ***C. setchellii*** (pág. 17)
- 2c. Talos inicialmente costrosos, con la edad erectos, simples. Utrículos con filamentos medulares casi paralelos. Paredes apicales laminares umbonadas
..... ***C. johnstonei*** (pág. 24)

Codium en el Pacífico Mexicano

- 3a. Talos costrosos a membraniformes, utrículos con crecimiento simpodial reducido, claviformes algo irregulares ***C. picturatum*** (pág. 27)
- 3b. Talos con porciones pulvinadas y porciones erectas, utrículos cilíndricos o claviformes regulares, con dos septos en la mayoría de los utrículos ***C. schmiederi*** (pág. 31)
- 3c. Talos erectos simples o ramificados, cilíndricos, compresos o laminares 4
- 4a. Talos simples o ramificados irregularmente, sus ramas siempre laminares, excepto algunas veces en su base, utrículos cilíndricos y capitados ***C. latum ssp. palmeri*** (pág. 34)
- 4b. Talos simples o ramificados irregularmente, ramas cilíndricas o algo compresas, utrículos con un cuello largo a manera del de una girafa .. ***C. giraffa*** (pág. 53)
- 4c. Talos ramificados dicotómicamente o subdicotómicamente, erectos o algo postrados, utrículos de formas variadas 5
- 5a. Utrículos pequeños, hasta 600 μm en promedio, claviformes o piriformes 6
- 5b. Utrículos de talla mediana, por lo general entre 550-850 μm , casi siempre claviforme 7
- 5c. Utrículos de gran tamaño > de 900 μm , cilíndricos o claviformes con una hinchazón a manera de una cadera en la porción baja 8
- 6a. Utrículos piriformes o campanuliformes, talos muy delicados y profusamente ramificados en la parte terminal ***C. dawsonii*** (pág. 57)
- 6b. Utrículos claviformes con una constricción que le da la forma de un majador de mortero, talos por lo general postrados, poco ramificados y no delicados. ***C. oaxacense*** (pág. 57)
- 7a. Pared apical laminar cónica, utrículos claviformes con una constricción que confiere a la porción apical la forma de una cuchara ***C. brandegeei*** (pág. 66)
- 7b. Pared apical laminar delgada o gruesa pero no cónica, utrículos cilíndricos, si la constricción existe es ligera ***C. simulans*** (pág. 78)

- 8a. Pared apical delgada, dimorfismo utricular, talos de hasta 10 m de longitud
..... **C. amplivesciculatum** (pág. 43)
- 8a. Pared apical laminar terminando en un mucrón, talos no excediendo los 40 cm de longitud
..... **C. fragile** (pág. 38)

Especies presentes en el Pacífico mexicano

En el género *Codium* y como apuntábamos en la introducción, se han reconocido varias agrupaciones infragenéricas. En el primer nivel, dos subgéneros: *Tylecodium* y *Codium* (= *Schizocodium*) y dentro de ellos (segundo nivel) varias secciones, de acuerdo principalmente a la forma externa del talo y a una combinación de caracteres utriculares.

Por lo general, en los listados florísticos o floras locales las especies se agrupan en relación a estos subgéneros o secciones; sin embargo y aunque actualmente se hacen esfuerzos para reconocer y ubicar las categorías infragenéricas (Chacana, com. pers.), no se ha llegado a algún consenso. Silva (1951b) incluso discute las implicaciones evolutivas de las secciones y las posibles líneas de evolución entre ellas.

Hasta no poseer evidencias de mayor peso y con el uso de otras herramientas que complementen los datos morfológicos y anatómicos, se ha evitado en el presente escrito, circunscribir a las especies encontradas en alguna de las secciones o subgéneros. De igual forma no se reconocen, formalmente en la estructura de esta tesis, las categorías infraespecíficas como sucede en *Codium fragile*. En este caso un estudio detallado del resto de las subespecies involucradas dará una plataforma más sólida para consideraciones taxonómicas y evolutivas

A continuación se enlistan las trece especies reconocidas y por razones prácticas, primero se tratan las que poseen hábitos costrosos y se termina con las de talos erectos y ramificados. Este ejercicio facilita la identificación para aquellas personas interesadas en reconocer de manera más o menos sencilla los talos en el campo, pero de ninguna manera el orden adelanta consideraciones de relación filogenética. Algunos comentarios a este respecto pueden consultarse en el capítulo de genética molecular.

Codium en el Pacífico Mexicano

CODIUM SETCHELLII Gardner, Univ. Calif. Publ. Bot. 6: 489-492, 1919. HOLOTIPO. USA Pacific Grove, California, *Weeks s.n.* (UC 97655!). Isotipos distribuidos como no. 523 en Collins, Holden y Setchell, Phyc. Bor.-Amer. 1898

FIGS. 1-10, 26

Talo costroso-aplanado de 3-6 (15) mm de grosor, superficie lisa, ondulada o ligeramente lobulada, brillante y de textura firme-esponjosa, color verde oscuro, adherido fuertemente al substrato formando una costra de forma irregular con márgenes sobrelapados entre sí y desprendibles en algunas ocasiones. Talo fácil de disecar, resultando en grupos (familias) de utrículos. Utrículos primarios y secundarios cilíndricos o claviformes estrechos (520-) 610-870 (-1100) μm en longitud, (67-) 81-103 (-114) μm en diámetro, con un septo desarrollándose en el punto de origen del utrículo secundario (hijo). Ápices truncados o ligeramente redondeados, con una constricción conspicua debajo del ápice, pared utricular moderadamente engrosada en los ápices (7 μm). Pelos o cicatrices ausentes. Filamentos medulares sencillos, no ramificados y en dirección recta hacia la porción medular, adelgazándose paulatinamente, la mayoría con 19-30 μm de diámetro.

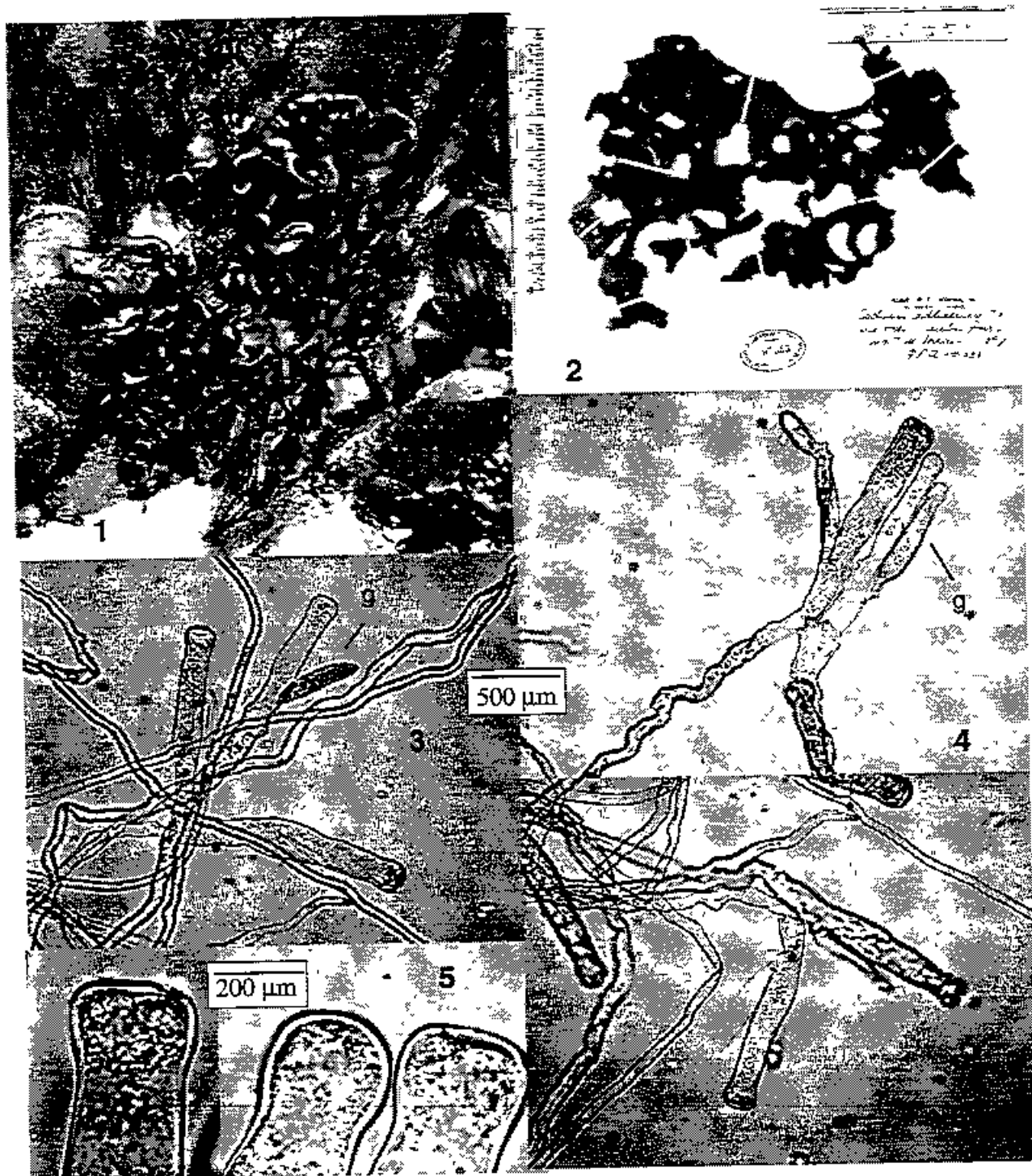
Gametangios cilíndricos a ligeramente fusiformes, 280-350 (-382) μm en longitud, (48-) 60-70 (-76) μm de diámetro, uno o dos por utrículo naciendo sobre un pedicelo cilíndrico de 14 μm de longitud, situados en una zona entre 350-470 μm , por debajo del ápice.

Distribución geográfica conocida. Costa pacífica de América, Khaz Bay, Chichagof Island, Alaska (Rosenthal y Barilotti 1974: 77) a Isla Asunción, BCS (BCP); Isla Guadalupe, BC (BCP); Fig. 26.

Información ecológica. Esta especie se encuentra típicamente en las zonas de mareas e inframareal, en áreas de mezcla de arena y roca. Silva (1951a) ha comentado que esta especie tiene un microhabitat muy particular, crece en zonas rocosas en los extremos de playas arenosas, desarrollándose en las partes sombreadas o menos iluminadas e inclusive, con porciones del talo cubiertas por arena. En cuanto a la apariencia externa, *C. setchellii* forma talos rugosos y gruesos con lóbulos (cerebriforme) y no se desprende con facilidad del substrato, excepto en algunas veces cuando la arena se ha acumulado bajo los bordes de la costra. Aunque es una especie común, no es abundante y en muchas ocasiones es difícil de encontrar, pues durante algunas épocas del año y en relación a la actividad del mar, es enterrada bajo la arena (Trowbridge, 1996).

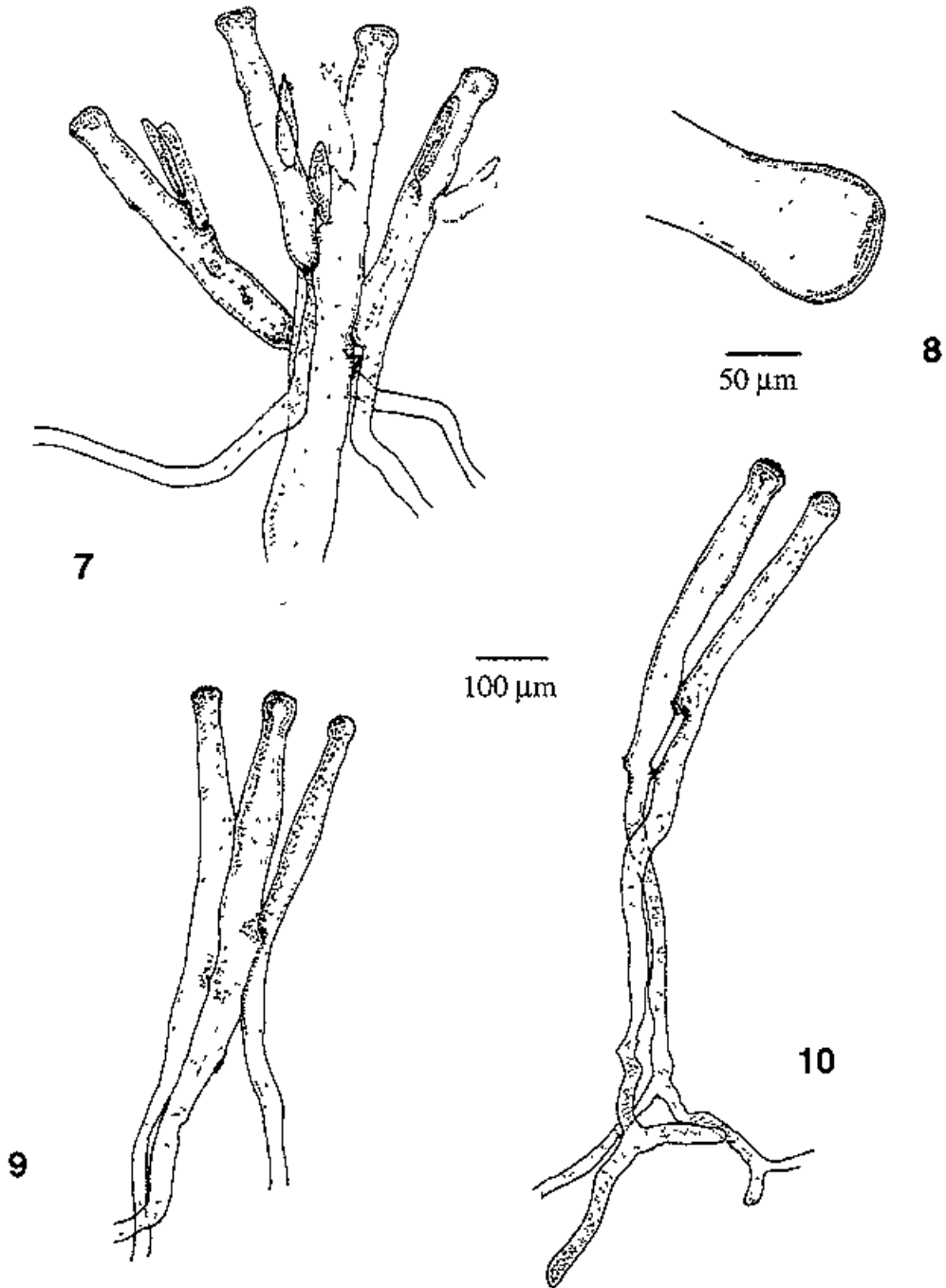
Notas y comentarios. *Codium setchellii* es una de las tres especies costrosas que se encuentran en las costas del Pacífico mexicano, junto con *C. hubbsii* son habitantes típicos de la costa oeste de Baja California. *Codium setchellii* se presenta preferentemente en las áreas de surgencia, en donde por lo general la temperatura del agua está entre 2-3° C por debajo que las aguas circundantes (Dawson, 1950b) y el registro de Dawson (1949) para Punta Baja representaba, previamente, el límite sur para esta especie. La tercera especie con hábito costroso es *C. picturatum* y aparentemente está restringido a las porciones tropical del Pacífico o subtropical del Golfo de California. Las dos primeras especies tienen utrículos que conforman agrupamientos (familias), mientras que en *C. picturatum* los utrículos son individuales con un crecimiento simpodial reducido (ver adelante). *Codium setchellii* se puede distinguir fácilmente de *C. hubbsii* por la presencia, en este último, de ornamentaciones en la pared apical; además, los filamentos medulares de *C. setchellii* siempre corren paralelos a los utrículos y a los otros filamentos medulares, adelgazándose progresivamente conforme se internan en la médula. El registro de Cabeza Ballena mencionado por Dawson (1949) como sorprendente, seguramente corresponde a *C. picturatum* y no a *C. setchellii*; sin embargo, no hemos podido ubicar el espécimen en UC.

Ejemplares examinados. BC (BCP). Isla Guadalupe, Dawson 8293a (LAM), Hubbs, C. [EYD 19266] (US); San Quintín, Dawson 8765 (LAM); Punta Baja, Dawson 1171 (UC, NY), Dawson 8686 (LAM) BCS (BCP). Isla Asunción, García de la Rosa s.n. (FBCS), Mateo y Aguirre s.n. (ENCB).



Figs. 1-6. *Codium setchellii*. 1. Hábito sobre una roca (Pigeon Point, Calif., USA). 2. Ejemplar tipo (UC 97655) Monterey Peninsula, Calif., USA. 3-4,6. Diversidad de utrículos con gametangios (g) 5 Porción apical de tres utrículos. Las fotografías de los utrículos provienen de material de San Quintín, BC (BCP).

Codium en el Pacífico Mexicano



Figs. 7-10. *Codium setchellii*. 7, 9-10. Diferente disposición de familias de utrículos. 8. Detalle de la pared apical (San Quintín, BC{BCP}).

CODIUM HUBBSII Dawson, Amer. J. Bot. 37: 151, 153. 1950a. HOLOTIPO: México: Islas San Benito, BC (BCP), *Hubbs 46-205* (AHFH 36930 en LAM).

Nombre mal aplicado. *Codium setchellii*, Dawson, 1957.

FIGS. 11-26

Talo postrado pulvinado de 3-8 mm de grosor, superficie de aspecto granuloso, lobulada, de textura suave y esponjosa, color verde oscuro, adherido laxamente al substrato, formando una costra orbicular o irregular (fig. 12). Talo fácil de disecar, resultando en grupos (familias) de utrículos. Utrículos primarios y secundarios cilíndricos (600-) 800-1200 (-1800) μm en longitud, (54-) 65-110 (-230) μm en diámetro, con un septo desarrollándose en el punto de origen del utrículo secundario (hijo). Apices truncados o ligeramente redondeados, con una ligera constricción debajo del ápice; pared apical engrosada en diversos grados hasta alcanzar 48 μm , pero siempre alveolada, cribosa. Cicatrices abundantes alrededor de la constricción. Filamentos medulares ramificados en varias direcciones, más o menos tortuosos, con 30-60 μm de diámetro.

Gametangios cilíndricos, fusiformes o lanceolados, (215-) 260-340 (-400) μm en longitud, (50-) 70-110 (-135) μm de diámetro, uno por utrículo naciendo sobre un pedicelo cilíndrico de 10 μm de longitud, situados en una zona entre 125-500 μm , por debajo del apice.

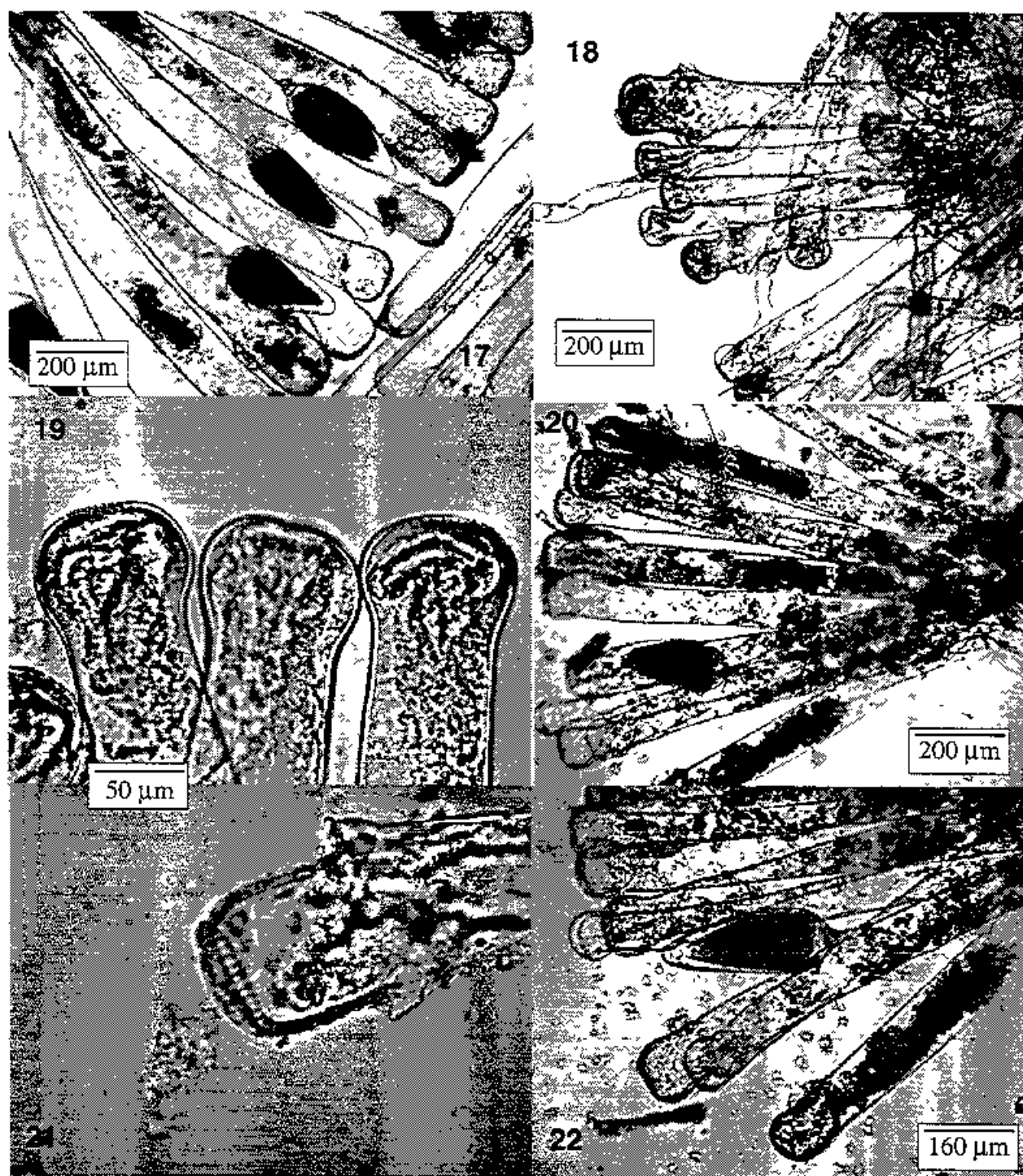
Distribución geográfica conocida. Costa pacífica de América, Santa Catalina Island, California (Silva 1951: 85) a Bahía Asunción, BCS (BCP); Isla Guadalupe, BC (BCP); Rocas Alijos, BCS (BCP); Fig. 26. Japón.

Información ecológica. Se desarrolla en la zona intermareal sobre rocas en áreas protegidas del oleaje fuerte, incluso en cubetas o pozas de marea. También como epífita de algas corallinas. En zona inframaral se ha recolectado hasta los 27 m de profundidad.

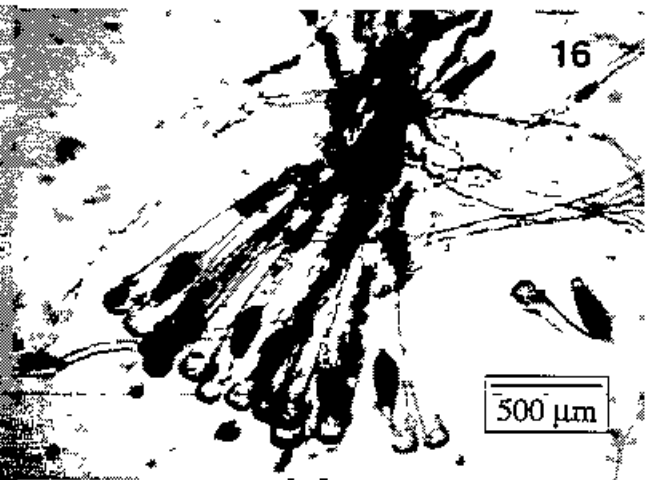
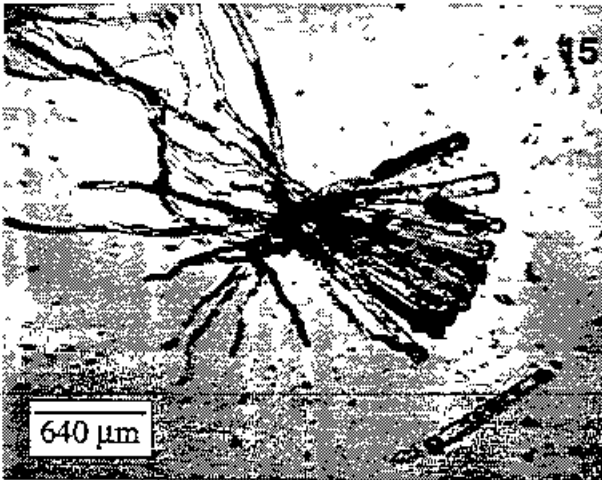
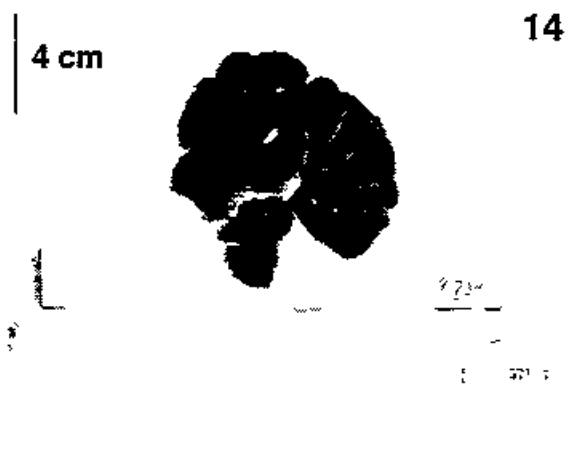
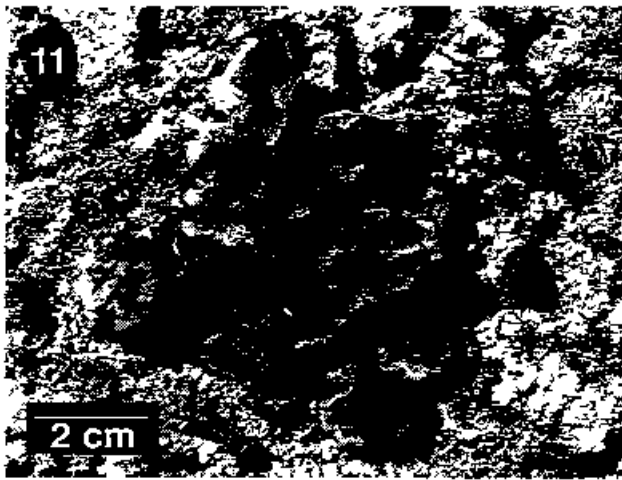
Notas y comentarios. La condición alveolada de la pared apical de *Codium hubbsii*, hace a esta especie única en el Pacífico de México. La presencia de diversos tipos de ornamentaciones, en la pared apical en varios miembros del género *Codium*, parece ser constante y particular a ciertos grupos (Setchell, 1940; Silva, 1951a). Cabe mencionar, que los ejemplares procedentes de Rocas Alijos presentaron una mayor variación en la ornamentación; en algunos identificable con facilidad y en otros casi imperceptible, lo cual origina preguntas sobre los factores que determinan su presencia y desarrollo diferencial. Aunado a esta condición, los filamentos medulares de *C. hubbsii* no corren paralelos a los utrículos, como es el caso de *C. setchellii*, sino más bien en ángulos diversos. Otro parámetro, percibido por Dawson (1950a) al describir por primera vez *C. hubbsii*, es la diferencia en dimensiones de los utrículos entre ambas especies. En la especie que nos ocupa, los utrículos son de mayor tamaño, tanto en longitud como en diámetro, relación que también se presenta en los gametangios. La existencia de pelos y cicatrices en *C. hubbsii* también permite diferenciar a estas dos especies. Finalmente, la apariencia externa es diferente en estas dos especies, *C. setchellii* presenta un talo aplanado-costroso y en *C. hubbsii* es pulvinado.

Aunque con anterioridad, *C. hubbsii* fue considerado por Silva (1951a) como restringido principalmente a las islas, el presente estudio lo reconoce como habitante de la región continental y sólo cohabitando con *C. setchellii* en dos localidades. Aparentemente las condiciones que permiten su establecimiento son diferentes entre ellas; sin embargo, estudios más detallados de distribución brindarán un mejor escenario.

Ejemplares examinados. BC (BCP): Isla Guadalupe, *Dawson 8126* (LAM), *P.C. Silva 5776* (UC), Isla Los Coronados, *Dawson 4221* (LAM); Bahía de Todos Santos, *L. y R. Aguilar Rosas s.n.* (UC); Tres Hermanas, *R. Aguilar Rosas s.n.* (CMMEX); Islas San Benito, *P.C. Silva 6386* (UC), *P.C. Silva 6436* (UC), *Dawson 9056* (UC, LAM), *Dawson 9375* (UC, LAM); Isla Cedros, *Dawson 6554* (LAM), *Dawson 9780* (LAM),



Figs. 17-22. *Codium hubbsii* 17 Detalle de gametangios 18 Apices mostrando cicatrices. 19, 21. Pared apical con ornamentaciones (Rocas Alijos y Bahía Asunción, BCS {BCP}). 20, 22. Utrículos con gametangios, (Figs 17-18, 20, 22, Rocas Alijos, BCS {BCP}).



Figs. 11-16. *Codium hubbsii*. 11. Talo creciendo sobre substrato rocoso (Isla Cedros, BC {BCP}). 12. Especimen de Punta Malarrmo, BCS {BCP} (AHFH 57279 en LAM). 13. Punta Eugenia, BCS {BCP} (AHFH 58081 en LAM). 14. Isla Cedros, BC {BCP} (AHFH 57176 en LAM). 15-16. Familias de utrículos reproductivos (Rocas Alijos, BCS {BCP}).

Dawson 10505 (UC, LAM) **BCS (BCP)** Punta Eugenia, Dawson 10468 (UC, LAM); Punta Malarmmo, Dawson 9907 (UC, LAM), Dawson 10293 (UC, LAM); Bahía Asuncion, Dawson 9146 (UC, LAM), Mateo y Aguirre s.n. (ENCB), Rocas Alijos, C. Limbaugh [Dawson 16161] (UC), Schmieder et al. s.n. (UC), Skinner s.n. (UC), Prunty s.n. (UC), Krauss y Avila s.n. (UC), R. Schmieder et al. 90-146 (UC), H. Van Tilburg s.n. (UC), McDonnell s.n. (UC), Vaughan s.n. (UC).

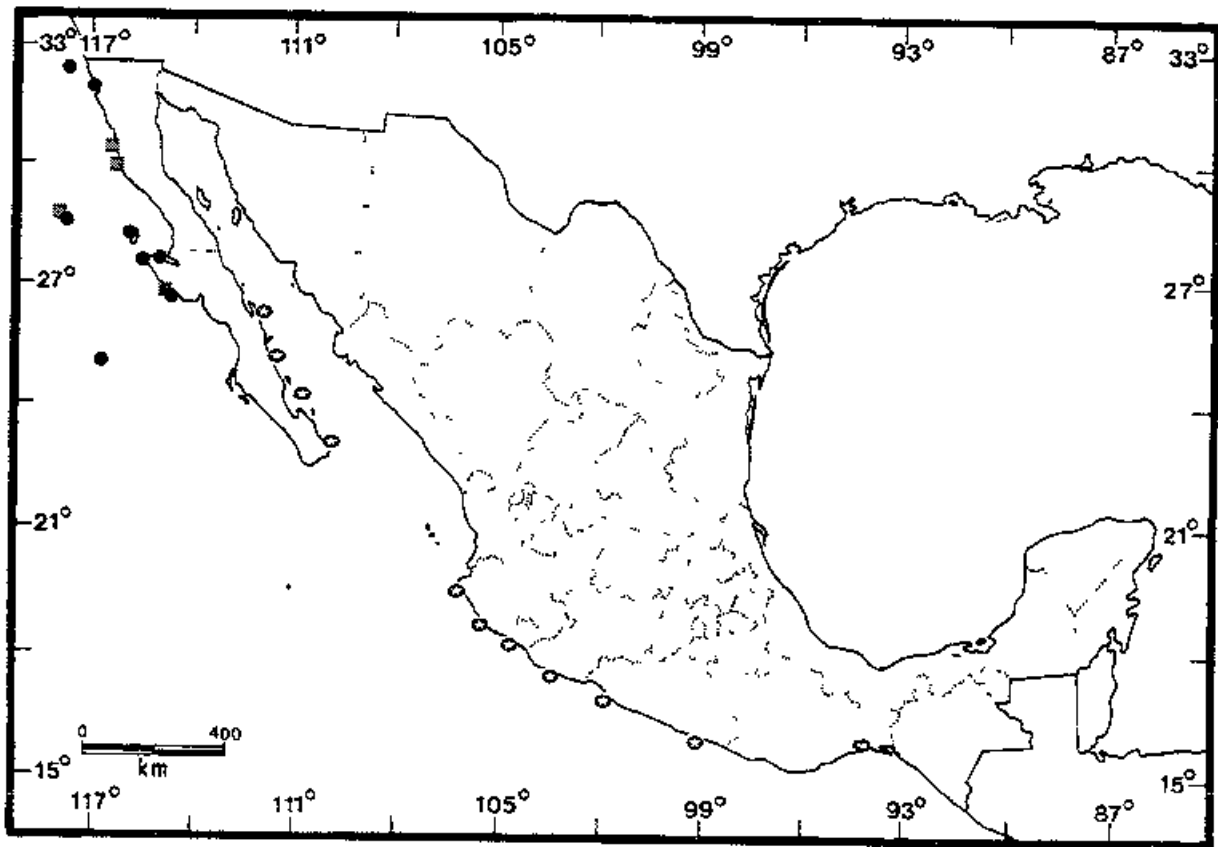
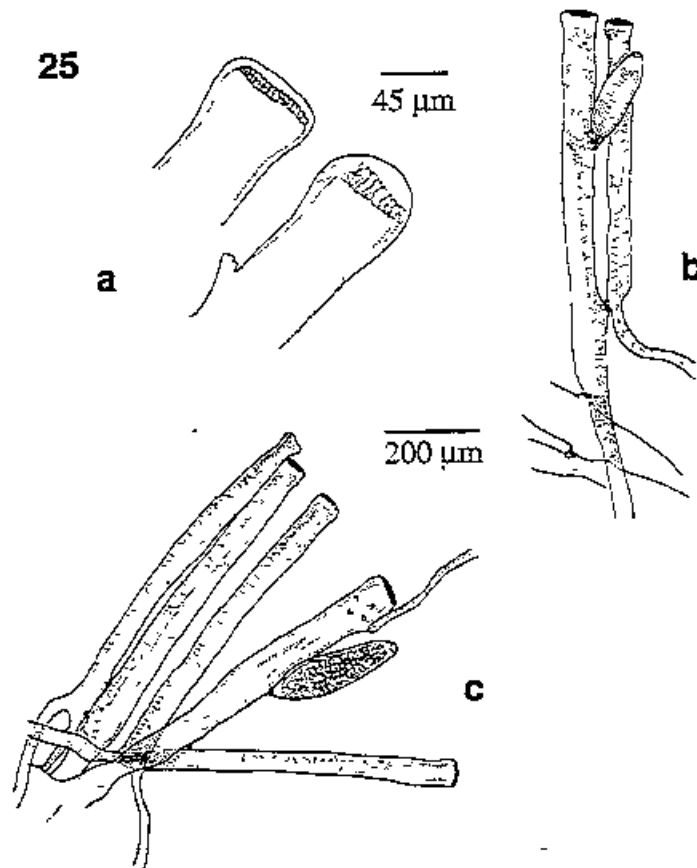
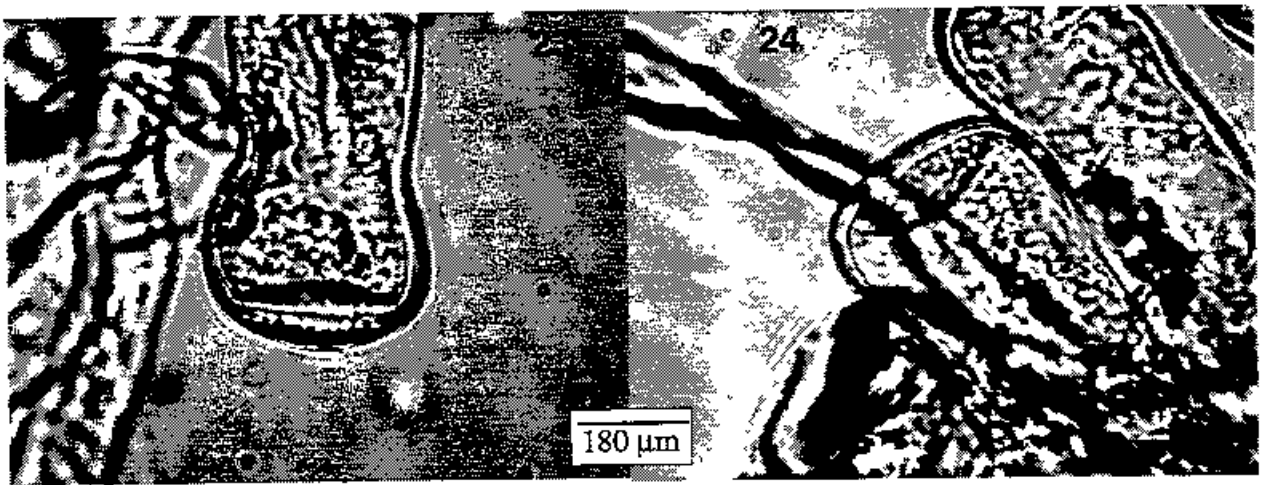


Fig 26. Distribución de *Codium setchellii* (■), *C. hubbsii* (●) y *C. picturatum* (⊙) en la República Mexicana

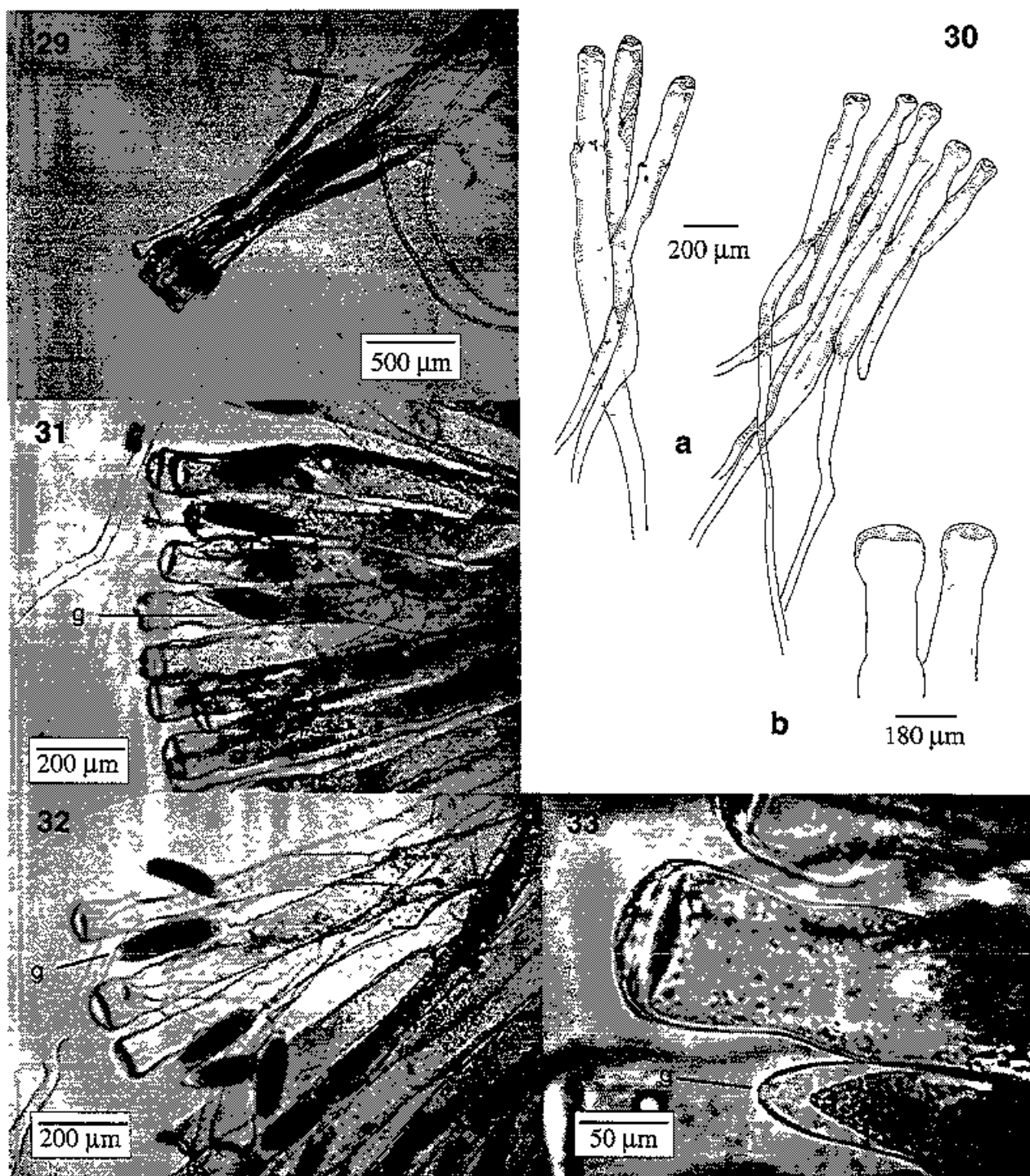
CODIUM JOHNSTONEI P.C Silva, Univ. Calif. Publ. Bot. 25 94-95. 1951a. HOLOTIPO USA. Santa Cruz Island, California, *Johnstone s.n.* (UC 903021).

FIGS. 27-34

Talo postrado, pulvinado cuando joven, posteriormente erecto hasta 10 cm de longitud, sin ramificaciones, cilíndrico o algo comprimido, 1.3-2.2 cm de diámetro, superficie lisa, color verde oscuro; adiendo al substrato mediante un pie costroso. Talo fácil de disecar, resultando en grupos (familias) de utrículos. Utrículos primarios y secundarios cilíndricos (570-) 610-1040 (-1200) μm en longitud, (75-) 85-105 (-120) μm en diámetro, con un septo desarrollándose en el punto de origen del utrículo secundario (hijo). Ápices redondeados, capitados, con una constricción debajo del ápice; pared apical engrosada hasta alcanzar 60 μm , laminar y umbonada. Pelos o cicatrices ausentes. Filamentos medulares simples, en dirección paralela a los utrículos, adelgazándose progresivamente, con 20-40 μm de diámetro



Figs. 23-25. *Codium hubbsii*. 23-24. Vistas diferentes de las paredes apicales en especímenes de Bahía Asunción, BCS {BCP}. 25. Utrículos (b, c) y ápices (a) de ejemplares de Punta Eugenia, BCS {BCP}.



Figs. 29-33. *Codium johnstonei* 29, 31 Utrículos en familias, en donde se pueden observar algunos gametangios y la pared apical laminar umbonada (Islas Coronados, BC {BCP}) 30 a) Dibujo de utriculos y b) ápices de material procedente de Islas de Todos Santos, BC {BCP}. 32. Utrículos reproductivos. 33. Detalle de la pared apical laminar y umbonada. Ambos Islas Coronados, BC (BCP) (g = gametangio)

Codium en el Pacífico Mexicano

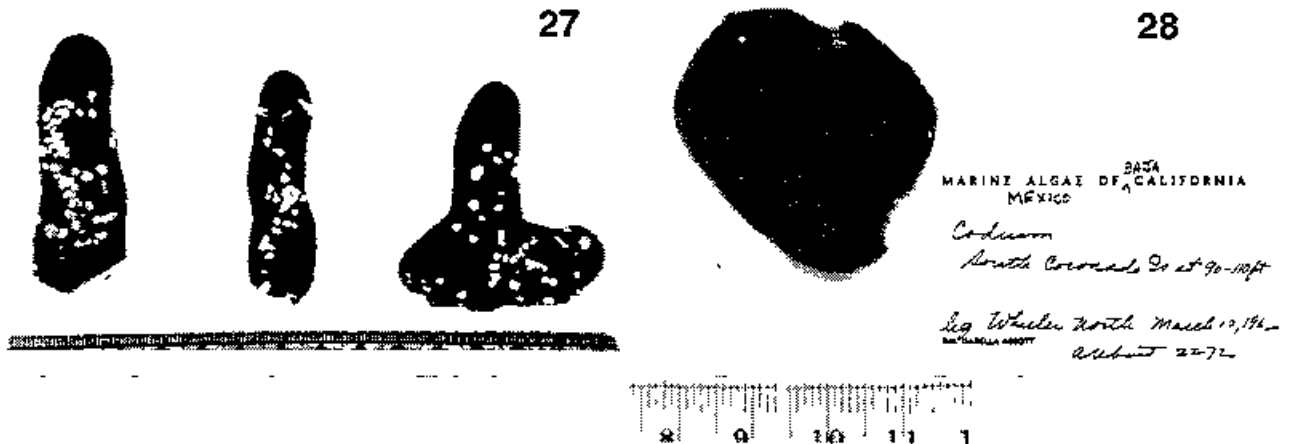
Gametangios cilíndricos o fusiformes, (170-) 180-240 (-280) mm en longitud, (45-) 50-65 (-75) mm de diámetro, uno o dos por utrículo naciendo sobre un pediceolo cilíndrico de 10 mm de longitud, situados en una zona entre 245-470 mm, por debajo del ápice

Distribución geográfica conocida. Costa pacífica de América, Redondo Beach, California (Silva 1951: 95) a Islas de Todos Santos BC(BCP); Fig. 34.

Información ecológica. Crece en la zona inframareal hasta los 26 m de profundidad, sobre rocas o nódulos calcáreos

Notas y comentarios. Como se puede apreciar en las fotografías (figs. 27-28), el hábito de esta planta es muy característico, cuando joven se inicia como un talo costroso pulvinado para después engirse en un talo cilíndrico sin ramificaciones. Los utrículos forman agrupamientos y presentan filamentos medulares como los de *C. setchellii*. Sin embargo, los utrículos de *C. johnstonei* muestran una constricción más extensa que les llega a conferir la forma de un cuello corto, aunado a la existencia de una pared apical umbonada, tanto hacia el interior como hacia el exterior del utrículo. Estas plantas son raras y aparentemente están restringidas al piso inframareal (Silva, 1951a). Cuando fue descrita, incluso Silva (op. cit.) decidió establecer una sección especial para ubicar a esta especie, la sección Digitaliformia, debido a su morfología y anatomía tan particulares. Este mismo autor, considera que la especie más relacionada con *C. johnstonei* es *C. pomoides* J. Agardh, especie europea que posee características utrículares semejantes a *C. johnstonei*, pero con hábito de la sección *Bursae*, es decir globoso y hueco. Estudios en proceso nos brindarán una idea de sus relaciones filogenéticas con el resto de los miembros de este género.

Ejemplares examinados. BC (BCP) Islas Los Coronados, Hubbs 48-218 {PARATIPO} (AHFH en UC), Hubbs 48-305 {PARATIPO} (AHFH en UC), Hubbs 4719 (UC), W North s.n. [Abbott 2272] (US), P.C. Silva 4719 (UC), Islas de Todos Santos, L. Aguilar Rosas LA 71a (CMDEX).



Figs. 27-28. *Codium johnstonei*. 27. Hábitos de plantas adultas de Islas de Todos Santos, BC (BCP) (CMDEX 2003b). 28. Hábito de una planta juvenil de Islas Coronados, BC (BCP) (US 39220).

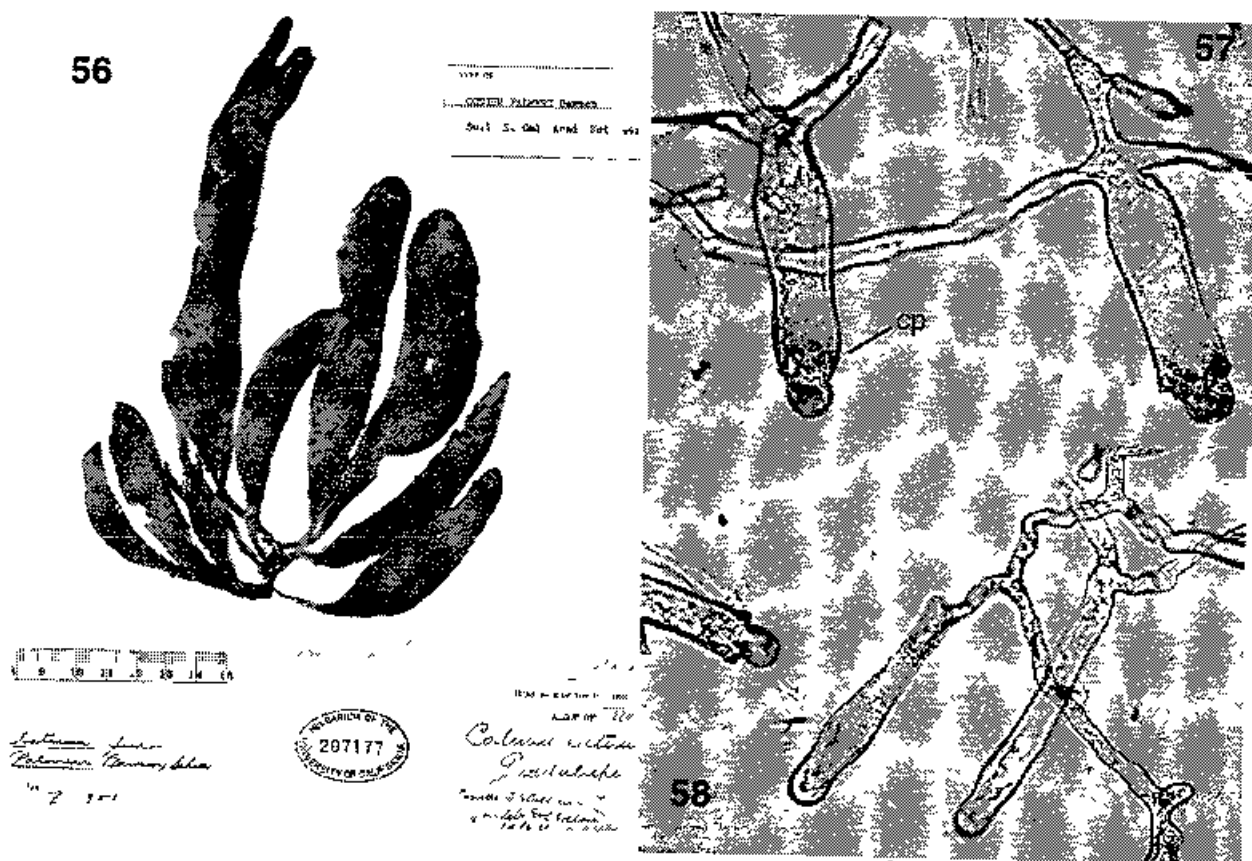
Codium en el Pacífico Mexicano

Gametangios cilíndricos o ligeramente fusiformes (162-) 210-280 (-335) μm de longitud, (46-) 55-90 (-123) μm de diámetro, uno o dos por utrículo, situados a una altura del ápice que oscila entre (270-) 330-430 (-539) μm y sobre un pedicelo de hasta 23 μm de longitud

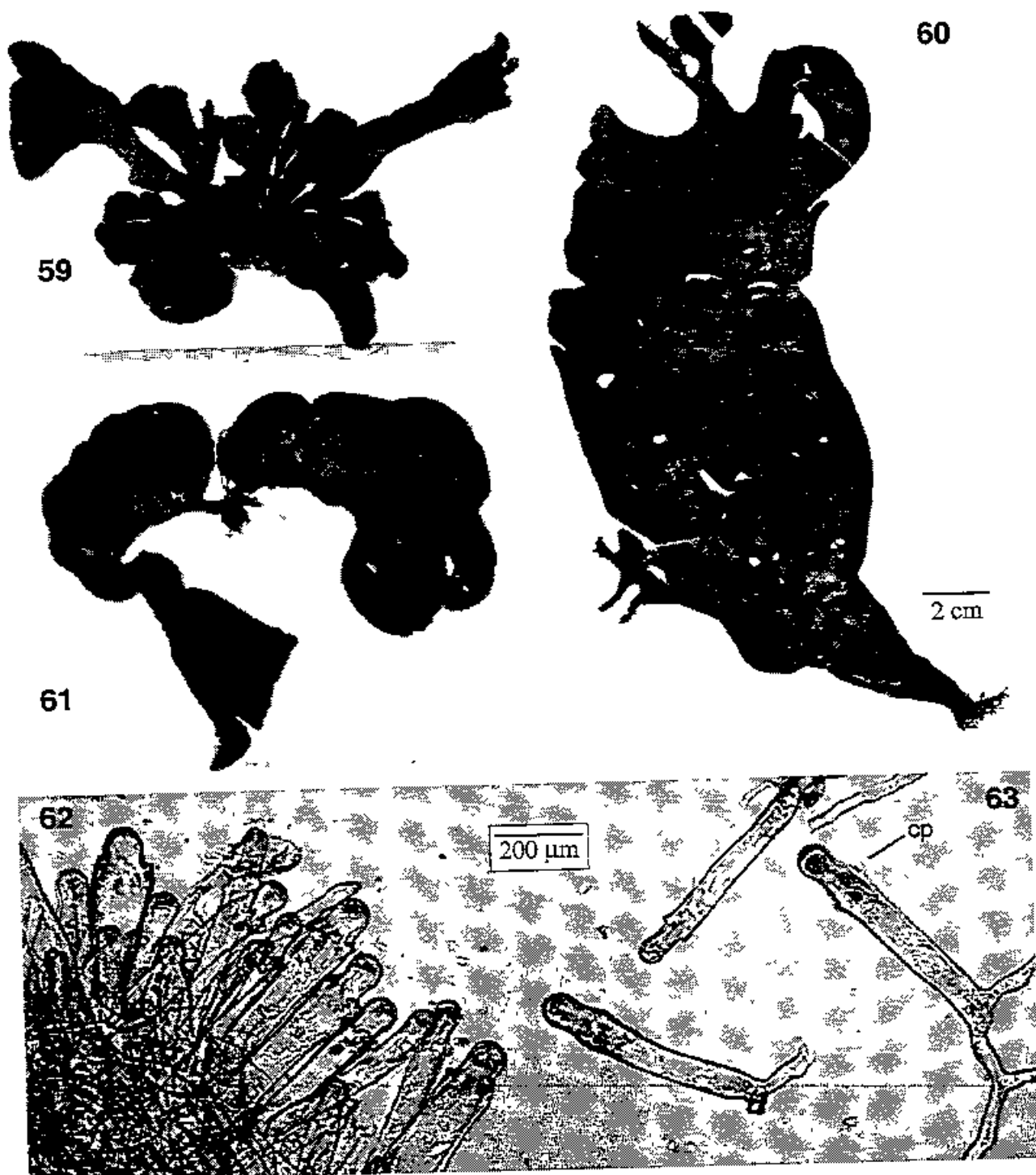
Distribución geográfica conocida. México: Isla de Todos Santos e Isla Guadalupe, BC(BCP); Fig. 81

Información ecológica. Se desarrolla sobre rocas, en la zona intermareal y en pozas de marea.

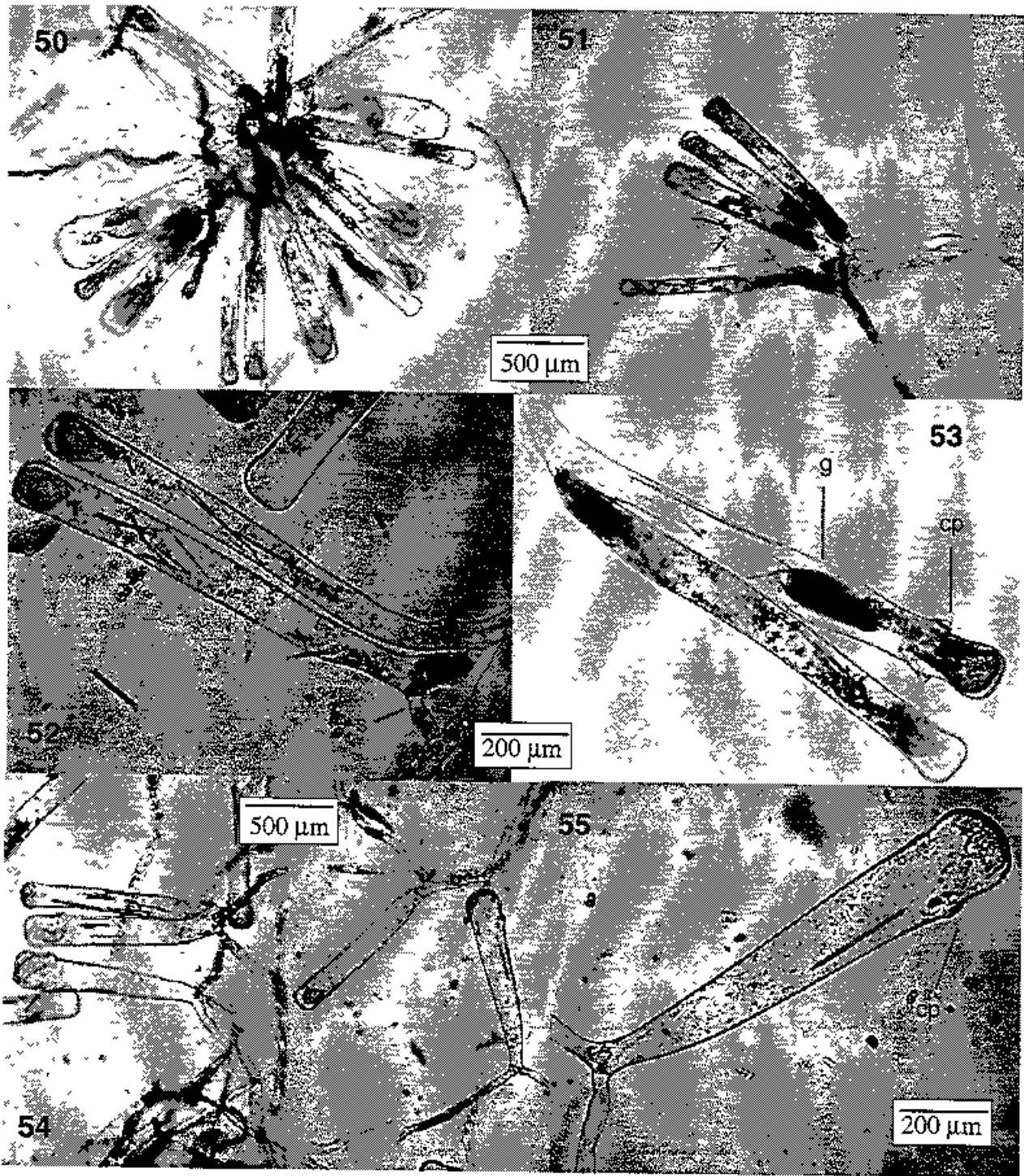
Notas y comentarios Muy poco se conoce sobre esta especie, como bien se puede apreciar por el número de ejemplares examinados y hasta la fecha se puede considerar entre las especies endémicas de México. El primer registro de *Codium latum* ssp. *palmeri* data de 1920, cuando Setchell y Gardner basados en una planta recolectada por Palmer en 1875, citan a *Codium latum* para Isla Guadalupe. Su decisión se sostuvo en el hábito de las plantas, muy parecido a la especie típica del Japón y a la existencia de una región de cicatrices, formando un círculo por debajo de la constricción apical. Posteriormente, Dawson (1945) comparando la morfología externa y juzgando que la presencia o ausencia de pelos es variable,



Figs 56-58. *Codium latum* ssp. *palmeri*. 56 Especimen tipo (UC 207177) 57-58. Utrículos del ejemplar tipo (cp = cicatrices de pelos dispuestas alrededor de la constricción).



Figs. 59-63 *Codium latum* ssp. *palmeri*: 59-61 Hábitos de tres diferentes talos laminares de Isla Guadalupe, BC(BCP) (AHFH s.n. en UC; CMEX 103). 62-63. Diversidad de utriculos en el ejemplar tipo. (cp = cicatrices de pelos).



Figs 50-54. *Codium schmiederi*. 50-53. Diversidad de utrículos de la porción costrosa 52. Crecimiento simpodial reducido, nótese los dos septos del utrículo. 53 Utrículo secundario 54-55 Utrículos de las porciones erectas (ambos de Rocas Alijos, BCS {BCP}). (g = gametangio; s = septo; cp = cicatriz de un pelo al caerse).

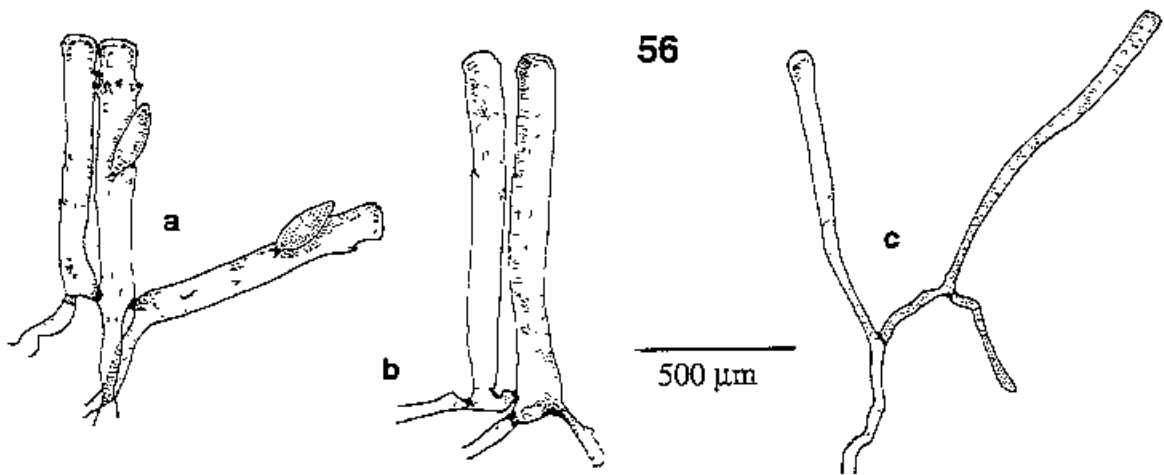


Fig 56. *Codium schmiederi*. a-b) Dibujos diversos de utrículos vegetativos y en reproducción c) utrículos jóvenes. (Rocas Alijos, BCS {BCP}).

Otra posibilidad es que la combinación de morfología externa y las diferencias utriculares quizá nos estén evidenciando la presencia de un intergrado (Silva, 1960), de un híbrido o de una especie "verdadera", aunque bizarra. Los estudios, a la fecha, sobre hibridación en algas son pocos y en *Codium*, nulos. Este es un ejemplo perfecto para estudios de morfogénesis, ecofisiología y ADN, los cuales brindarán una idea más clara de las posibles relaciones entre estas especies.

Ejemplares examinados. BC (BCP): Isla Guadalupe, P.C. Silva 5731 (UC), Hubbs (Dawson 19264) (AHFH en LAM), Hubbs (Dawson 19276) (AHFH en LAM), Dawson 8128 (US), Dawson 8314 (US), Dawson 8315 (AHFH en UC), Dawson 8401 (US), Dawson 8518 (US), Dawson 8519 (US), Arvizu y Castro s.n. (ENCB); BCS (BCP): Rocas Alijos, Dan Prunty s.n. (UC), Avila s.n. (UC), McDonnell s.n. (UC), Krauss y Avila s.n. (UC).

CODIUM LATUM Sunngar ssp. PALMERI (Dawson) P. C. Silva, Proc. Ninth Pac. Sc. Congr. 4. 208. 1962.

Codium palmeri Dawson, Bull. Soc. Calif. Acad. Sc. 44: 23-24. 1945. HOLOTIPO México: Isla Guadalupe, BC(BCP), Palmer s.n. (UC 207177').

Nombre mal aplicado *Codium latum*. Setchell y Gardner, 1920.

FIGS. 56-71, 81

Talo erecto, simple o ramificado muy cerca de la base, dando origen abruptamente a ramas compresas a manera de cintas de forma regular o lobuladas irregularmente de hasta 40 cm de longitud, 12-90 mm de anchura y 2-4 mm de grosor. Color verde oscuro. Fijo al sustrato mediante filamentos rizoidales que integran una pequeña masa esponjosa. Talo fácil de disecar, resultando en utrículos individuales, cilíndricos delgados o robustos, de (400-) 465-660 (-825) μm de longitud, (58-) 70-110 (-180) μm de diámetro en la porción apical y (46-) 52-85 (-108) μm de diámetro en la base; ápices capitados, redondeados, constricción conspicua debajo del ápice dándole la forma de la cabeza de un cenillo, pared apical laminar de 2-19 μm de grosor. Pelos o cicatrices abundantes justo debajo de la constricción, los pelos con base abultada; filamentos medulares de 23-46 μm de diámetro. Algunos utrículos forman utrículos secundarios sin filamentos medulares.

CODIUM SCHMIEDERI P.C Silva ined. en R.W. Schmieider (ed.) Rocas Alijos. Scientific Results from the Cordell Expeditions: 231, 235-236 1996 HOLOTIPO México: Rocas Alijos, BCS (BCP), *Avila s n.* (UC)

FIGS. 34,46-56

Talo postrado, pulvinado con porciones erectas o reptantes ramificadas irregular o subdicotómicamente. Ramas cilíndricas o comprimidas, 3-11 mm de ancho, presencia de anastomosis y filamentos rizoidales. La porción pulvinada de 3-5 mm de grosor, superficie lisa de textura muy suave y esponjosa, color verde medio, adherido laxamente al substrato. Talo fácil de disecar, utrículos cilíndricos alargados (900-) 1000-1300 (-1800) μm en longitud, (89-) 110-190 (390) μm en diámetro, septos laterales. Utrículos de la costra con crecimiento simpodial muy reducido, resultando en grupos que aparentan familias, la mayoría con dos septos, uno para cada filamento medular; los de las partes ramificadas con crecimiento más laxo, no compactados. Ápices truncados o ligeramente redondeados con una ligera constricción debajo del ápice; pared apical delgada, 2-4 μm de grosor. Cicatrices comunes alrededor de la constricción. Filamentos medulares con 30-60 μm de diámetro

Gametangios fusiformes o lanceolados, (150-) 210-300 (-350) μm en longitud, (45-) 60-90 (-120) μm de diámetro, varios por utrículo naciendo sobre un pedicelo cilíndrico de 15-30 μm de longitud, situados en una zona entre 330-540 μm , por debajo del ápice.

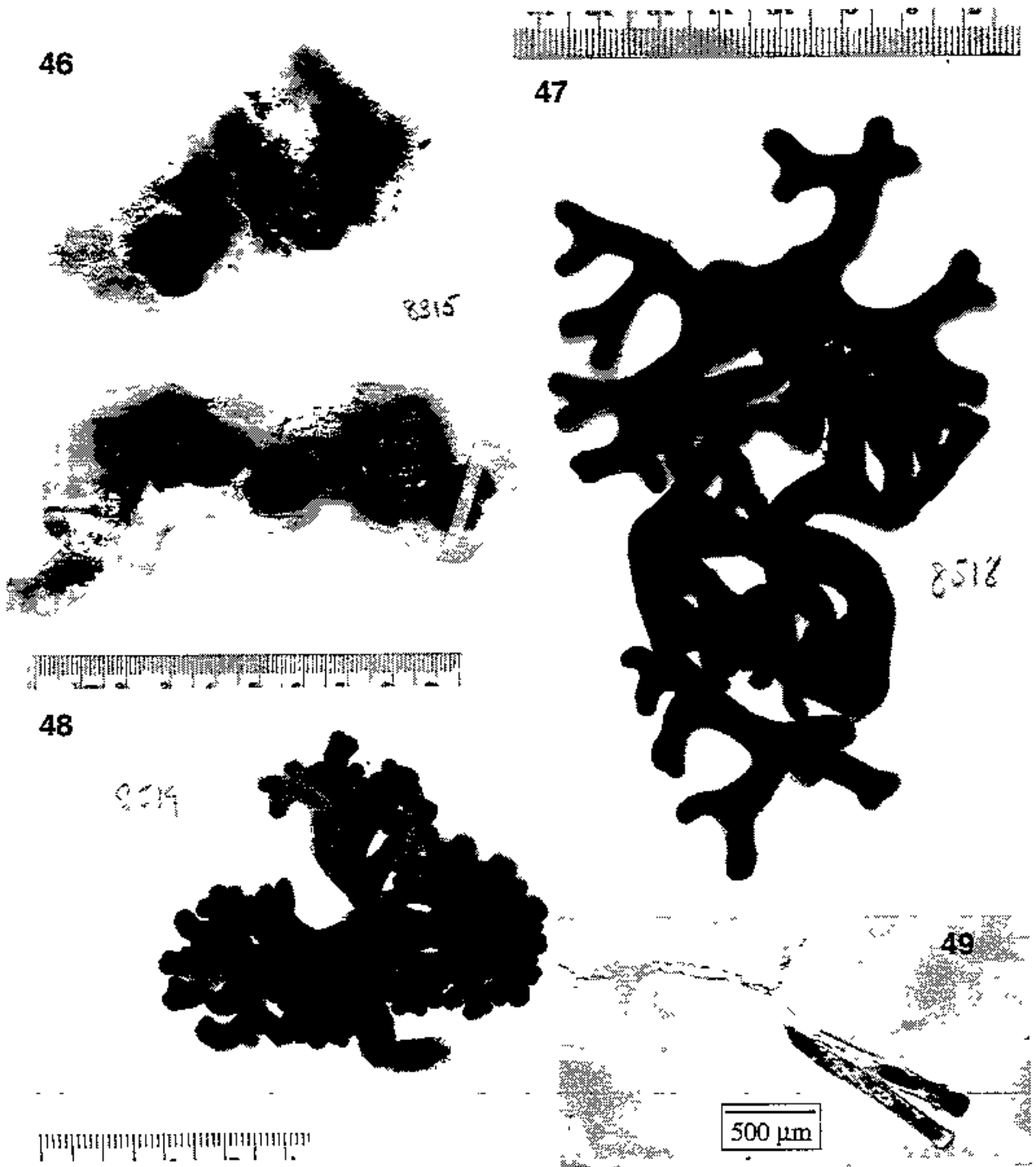
Distribución geográfica conocida. México, Isla Guadalupe BC (BCP) y Rocas Alijos, BCS (BCP); Fig 34.

Información ecológica. Se desarrolla en zona intermareal sobre rocas y en la inframareal hasta 30 m de profundidad.

Notas y comentarios Esta especie presenta una condición excepcional, los talos parecen iniciarse como un talo adiendo al substrato que posteriormente, con el crecimiento, se desprende en sus partes terminales para curvarse dorso-ventralmente y con el tiempo integrar porciones erectas ramificadas, que pueden ser de tipo rastreo. Los utrículos de la parte costrosa presentan un crecimiento simpodial secundario (Silva, 1979a) muy reducido, que hace que cada uno de ellos crezca muy cerca del otro dando la apariencia de integrar agrupamientos (familias), como en los miembros del subgénero *Tylecodium*. Un análisis detallado de estos utrículos indica que cada uno de ellos desarrolla rizoides o filamentos medulares que poseen septos, característica de las especies erectas. A diferencia de los utrículos de la parte costrosa, los de las ramas muestran también el crecimiento simpodial, pero más espaciado dándole independencia a cada uno de ellos.

En algunos ejemplares estudiados, el estadio se encontraba en la fase costrosa y a primera vista hacían pensar en *C. hubbsii* del Pacífico mexicano, por la apariencia y grosor de su talo; sin embargo, ciertas particularidades saltan a la vista, las cuales han sido constatadas por análisis estadísticos, entre ellos análisis de varianza (ANOVA): a) el diámetro de los utrículos es mayor en *C. schmieideri*, por lo que su apariencia es más robusta si se comparan con los utrículos de *C. hubbsii*, b) los gametangios son más cortos que en *C. hubbsii* y nunca alcanzan el nivel del ápice y c) siempre hay más de un gametangio por utrículo.

En cuanto a su anatomía, *C. schmieideri* se asemeja a *C. bermudense* Chacana y Silva, una especie inédita del Atlántico americano, que posee un talo pulvinado con utrículos muy parecidos en crecimiento, forma y dimensiones, incluso con los dos septos en cada utrículo. La otra especie interesante de comparar es *C. coralloides* (Kützinger) Silva, del mar Adriático con un talo pequeño, de ramas muy cortas y simples y aunque sus utrículos son más claviformes que cilíndricos, presentan el crecimiento simpodial reducido y los dos septos por utrículo. Pero en ninguna de estas dos especies se conoce la existencia simultánea de talos costrosos y erectos como en *C. schmieideri*.

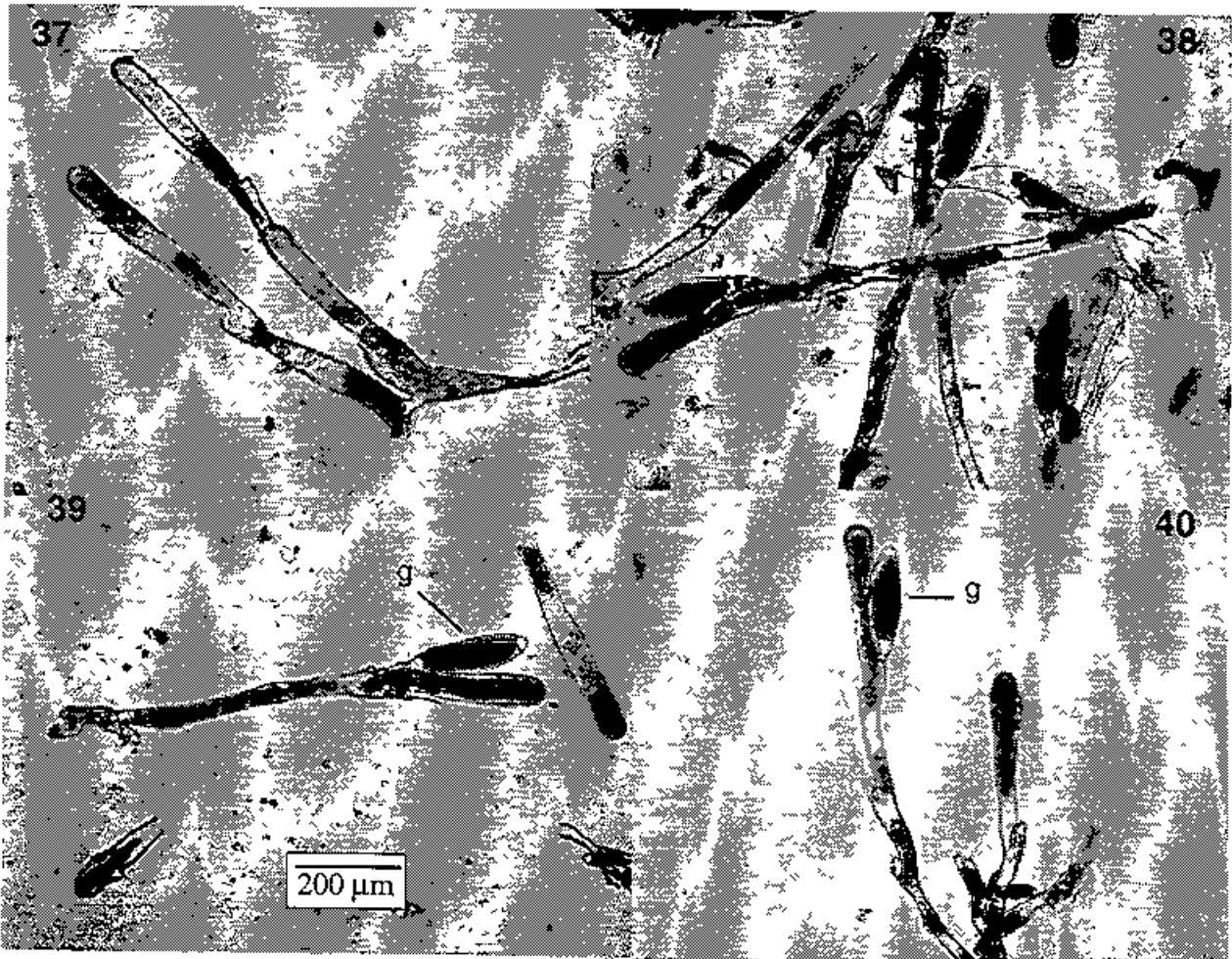


Figs 46-49. *Codium schmiederi*. 46-48. Hábitos diversos en poblaciones de Isla Guadalupe, BC (BCP) (AHFH s.n.; US 42335; US 42336). 49. Utrículos reproductivos en material de Rocas Alijos BCS (BCP).

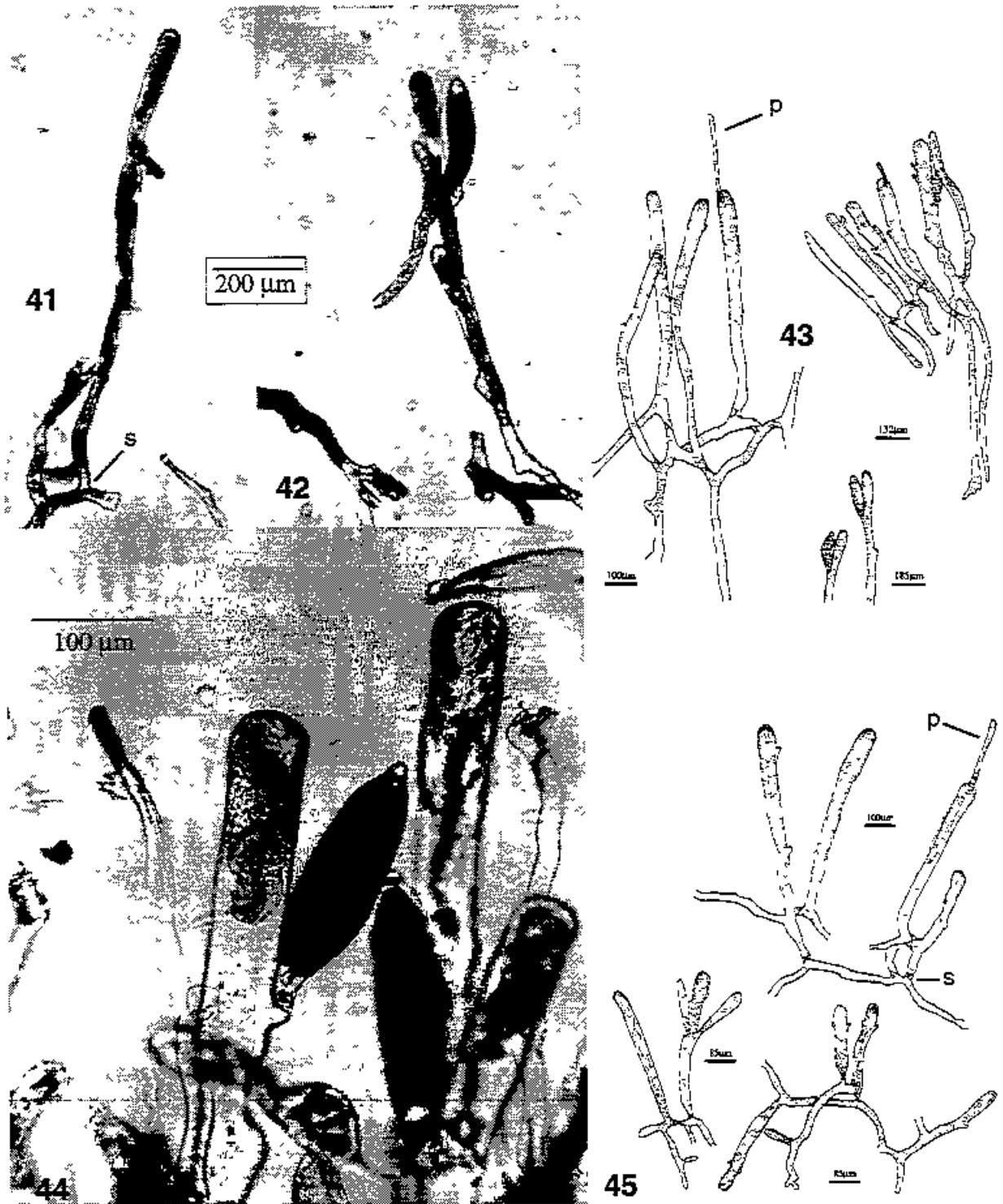
Codium en el Pacífico Mexicano

está restringida a situaciones mesomareales con fuerte exposición al oleaje pero también tiene una formación de utrículos irregular, involucrando en su mayoría, filamentos simpodiales reducidos. Sin embargo, los análisis preliminares de ADN mitocondrial no muestran relación filogenética cercana entre estas dos especies. Esto deberá ser corroborado al incluir, un número mayor de representantes en los estudios moleculares.

Ejemplares examinados. **BCS (BCG):** Isla San Ildefonso, Dawson 18725 (LAM); Isla Carmen, P.C. Silva 7-24 (UC); Puerto Escondido, Dawson 18779 (UC, LAM), Bahía Agua Verde, Dawson 18911 (LAM); Punta San Evaristo, Dawson 18956 (LAM); Isla Partida, Dawson 18587 (LAM); entre Isla Espíritu Santo e Isla Partida, Dawson 18932 (UC, LAM); Isla Espíritu Santo, Nen Melo s.n. (FBCS), Calenta, Riosmena-Rodríguez s.n. (FBCS). **Jal.** Chamela, Pedroche et al. ch-2-36 (FCME), Mezcalez, Pedroche et al. FP5ne (UAMIZ); Tenacatita, Pedroche FP28ne (UAMIZ). **Col.** Playa La Audiencia Pedroche et al. FP12ne (MEXU {HOLOTIPO}, UAMIZ {ISOTIPO}, UC {ISOTIPO}). **Mich.** Caleta de Campos, D. Fragoso y D. León PTM 3964. **Gro** Zihuatanejo, Pedroche s.n. (UAMIZ); Acapulco, Candelana s.n. (FCME)



Figs 37-40. *Codium picturatum*. Diversidad de utrículos: 37- 38: Mezcalez, Jal. (en 37, nótese el crecimiento simpodial reducido; 39-40: Zihuatanejo, Gro. (g = gametangio).



Figs. 41-45. *Codium picturatum*. 41-42. Utrículos de la porción central del talo (Mezcález, Jal.). 43. Secuencia de utrículos en los que se observa la reducción de crecimiento simpodial y los procesos de fijación en algunos filamentos medulares (Playa La Audiencia, Col.). 44 Gametangios en la porción superior de los utrículos (*ibid*). (s = septo; p = pelo).

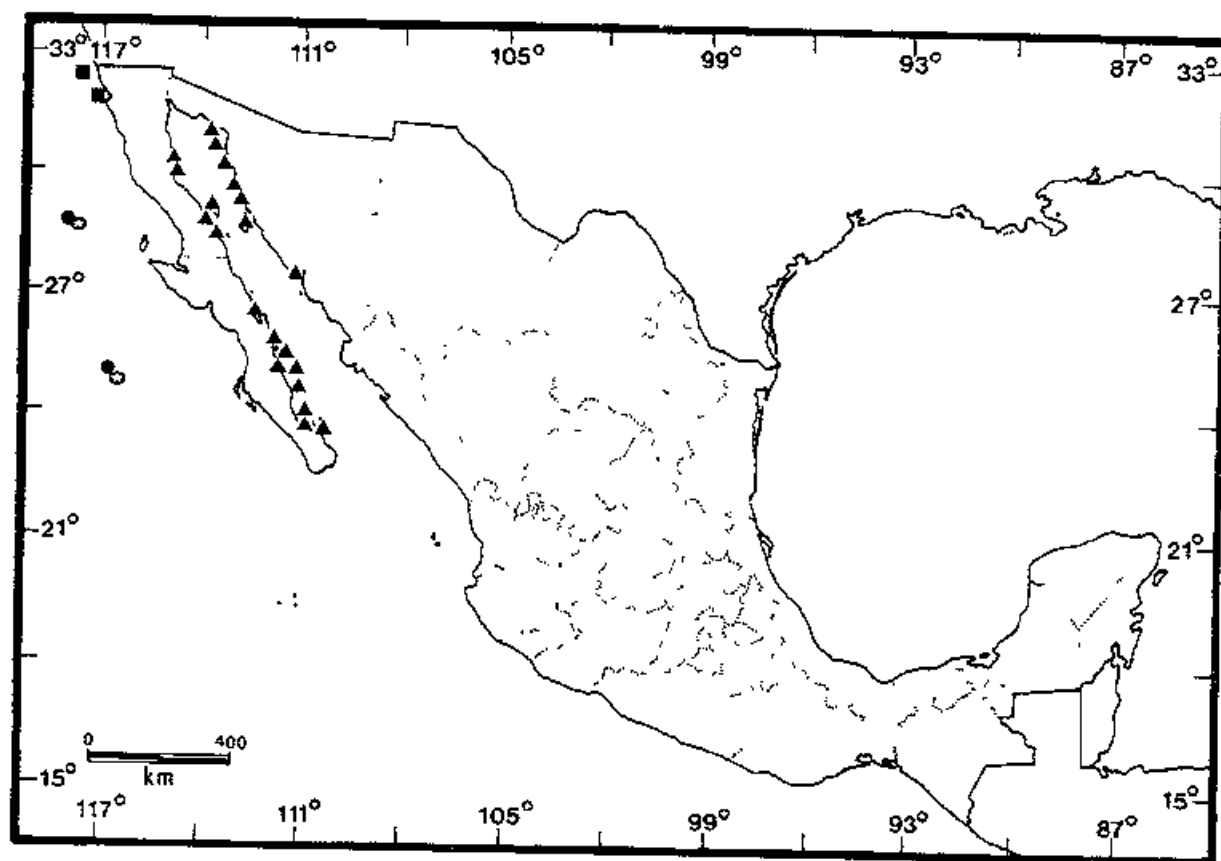


Fig 34. Distribución de *Codium johnstonei* (■), *C. schmiederi* (●), *C. dawsonii* (◊) y *C. brandegeei* (▲) en la República Mexicana

CODIUM PICTURATUM Pedroche y P.C. Silva, Acta Bot Mex 35: 2 1996. HOLOTIPO México: Playa La Audiencia, Colima, Pedroche et al FP12ne (MEXU!)

Nombre mal aplicado *Codium setchellii*, Riosmena Rodríguez et al. (1992) León Álvarez y González González (1993) León Tejera et al. (1993)

FIGS. 26, 35-45

Talo aplanado de 1-2 mm de grosor, superficie lisa, textura firme-esponjosa, firmemente adherido al substrato formando una costra irregular e indefinida sin márgenes libres. Talo difícil de disecar, resultando en grupos pequeños de utrículos, pero sin formar agrupaciones (familias). Utrículos primarios indistinguibles de los secundarios, todos formados simpodialmente a partir de filamentos que surgen, de manera altamente irregular, de la región basal de utrículos ya existentes o de otros filamentos medulares, la mayoría de las veces con un septo desarrollándose en el punto de origen del filamento. Utrículos subcilíndricos a ligeramente claviformes (335-) 480-900 (-1200) μm en longitud, (38-) 55-85 (-125) μm en diámetro. Apices redondeados, pared utricular delgada (1.6 μm), ligeramente engrosada (-2.4 μm) en los ápices. Pelos o cicatrices ocasionales, de uno a varios por utrículo, situados entre (45-) 60-115 (-160) μm del ápice. Filamentos medulares tortuosos y ramificados cercanamente, la mayoría con 20-35 μm de diámetro, comúnmente formando estructuras de fijación, integrando una capa fina por debajo de la palisada de utrículos.

Gametangios fusiformes, 160-240 (-270) μm en longitud, 48-78 μm de diámetro, uno por utrículo naciendo sobre un pedicelo cilíndrico de 15 μm de longitud, situados en una zona entre (190-) 230-335 (-365) μm por debajo del ápice.

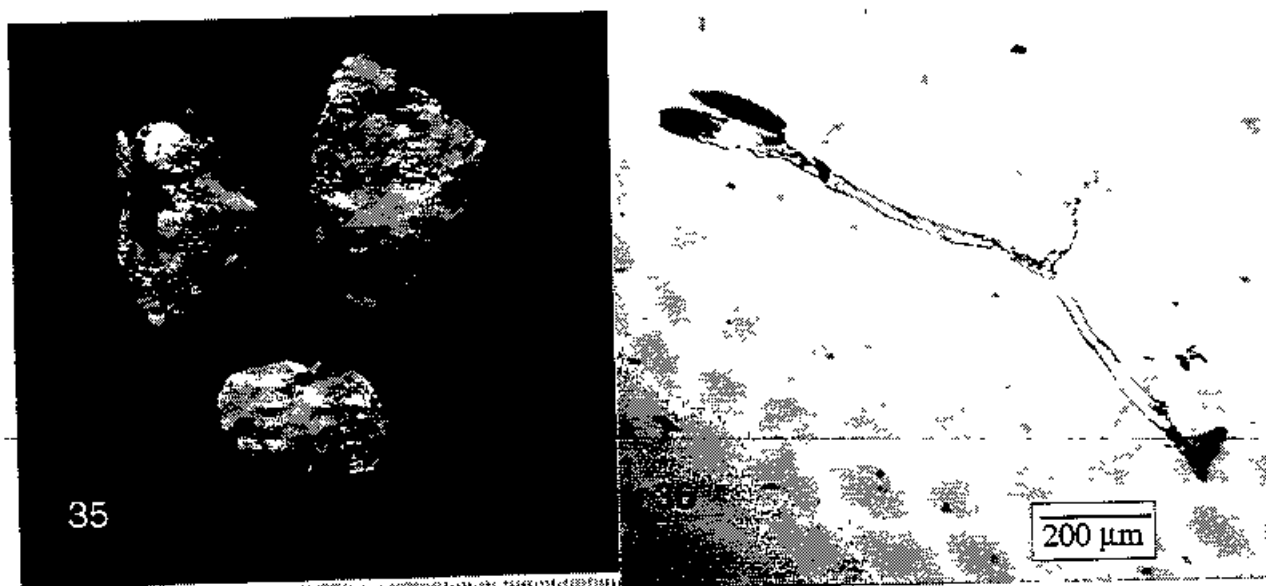
Distribución conocida. Costa pacífica de América, Isla San Ildefonso, BCS (BCG) a Islas Galápagos, Ecuador (Pedroche y Silva 1996: 4); Fig. 26.

Información ecológica: Crece adherido a rocas y conchas de bivalvo, libres de arena, en zona mesomareal baja o inframareal somera.

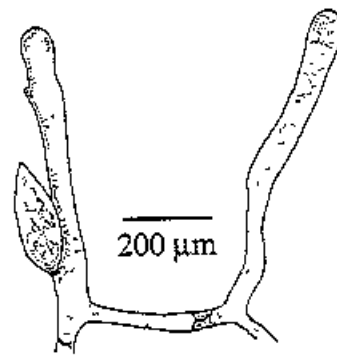
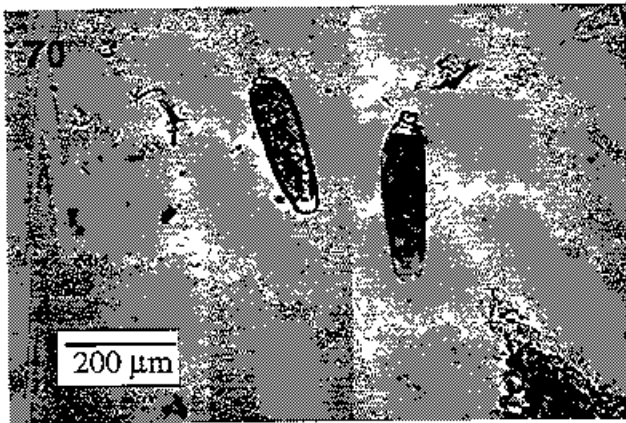
Notas y comentarios. Esta especie posee características anatómicas, casi únicas para éste género. Mientras que el talo tiene, a simple vista, parecido con otras especies costrosas (por ejemplo, *C. hubbsii* Dawson y *C. setchelli* Gardner en la flora ficológica del Pacífico de Baja California), el desarrollo y la estructura madura de los utrículos difieren completamente de aquellas características en esas especies. En *C. picturatum*, todos los utrículos se desarrollan, aparentemente, a partir de los ápices curvados de filamentos simpodiales, como en las especies erectas y dicotómicamente ramificadas. Sin embargo, la formación utricular en *C. picturatum* es altamente irregular, con la mayoría de los filamentos acortados, algunos al extremo de que un nuevo utrículo nace directamente en el utrículo existente. En esta última situación, un septo, que normalmente se desarrolla en el punto de origen del filamento simpodial, aparece en la base de un nuevo utrículo. La palisada de utrículos está sostenida por una capa muy delgada de filamentos medulares, los cuales son tortuosos, frecuentemente ramificados cercanamente y firmemente adheridos al sustrato, haciendo difícil la disección del talo.

Codium hubbsii y *C. setchelli* son miembros del grupo *C. adhaerens*, en el cual, utrículos hijos son producidos por gemación de los utrículos parentales, dando por resultado agrupaciones (familias) fácilmente disgregables por disección, carácter por mucho tiempo empleado para distinguir al subgénero *Tylecodium* (Setchell en Lucas 1935).

El desarrollo de un septo en la base de la mayoría de los utrículos ofrece un parecido superficial con *C. pelliculare* de Sudáfrica (Silva, 1959). Sin embargo, el talo de esta especie es membraniforme y cuando madura es removido fácilmente del sustrato. También, la formación de los utrículos es mucho más ordenada que en *C. picturatum*. En términos anatómicos la especie más relacionada parece ser *C. giraffa* Silva (1979a), a pesar de su hábito erecto. Esta especie, que tiene una distribución más o menos similar (Nayar a Oaxaca),



Figs. 35-36. *Codium picturatum*. 35. Hábito sobre una roca (Playa La Audiencia, Col.). 36. Utrículo que muestra el filamento medular que se fija al sustrato.



Figs. 70-71. *Codium latum* ssp. *palmeri*. 70. Detalle de gametangios (Isla Guadalupe) 71. Formación de un utrículo joven por crecimiento simpodial secundario.

decidió considerar a esta entidad como una especie diferente: *Codium palmeri* Silva (1962, p. 208) al discutir la distribución global de ciertas especies del género *Codium*, menciona someramente que ésta debe ser una subespecie de *Codium latum*, estableciendo la combinación correspondiente

En el presente trabajo comparamos, tanto morfológicamente como anatómicamente, los ejemplares mexicanos con especímenes de Japón y con base en las dimensiones utriculares, de plantas reproductivas, realizamos pruebas estadísticas de varianza y multivariadas, resultando en diferencias no significativas entre ambas poblaciones, lo cual sustenta la relación cercana entre estas entidades propuesta por Silva (op. cit.). El problema radica en si se debe considerar a las poblaciones de México como una subespecie de las de Japón o como la misma especie. Análisis de un número mayor de especímenes, complementado con estudios de ADN, podrán en un futuro cercano, ofrecer información sobre el grado de divergencia existente entre estos taxa.

Ejemplares examinados, BC (BCP). Isla de Todos Santos, L. Aguilar Rosas LA 70c (CMMEX); Isla Guadalupe, Palmer s.n. (UC {HOLOTIPO}), P.C. Silva 5791 (UC), Dawson 8526 (AHFH en UC), Pineda s.n. (ENCB, CMMEX).

CODIUM FRAGILE (Sunngar) Harlot, Miss. Cap Horn 5 32-33. 1889

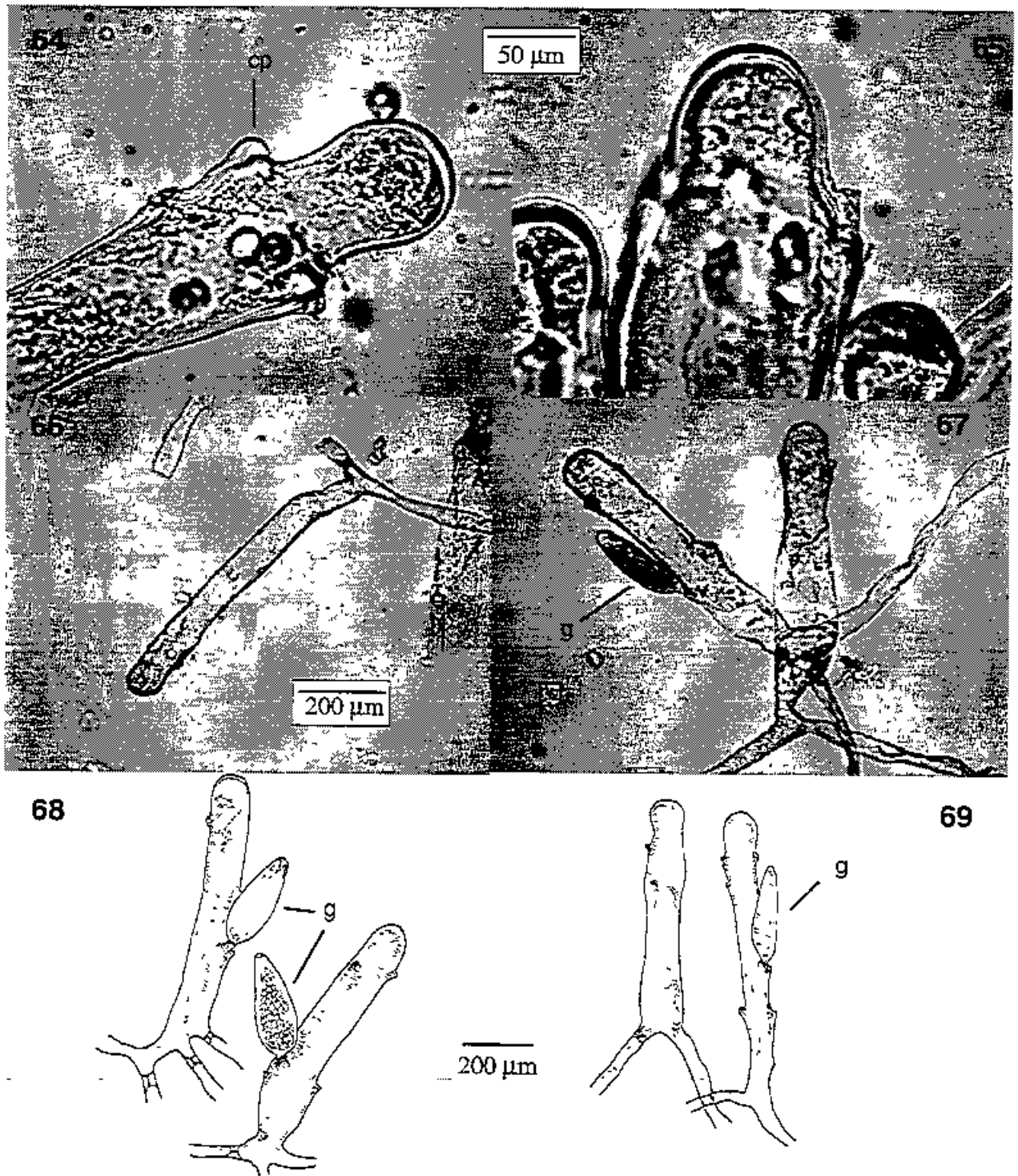
Acanthocodium fragile Suringar, Ann. Mus. Bot. Lugd.-Bat. 3. 258. 1867 HOLOTIPO. Japón, Textor (L 910.187-1712)

Codium mucronatum J Agardh, Alg. syst. 5. 43. 1887

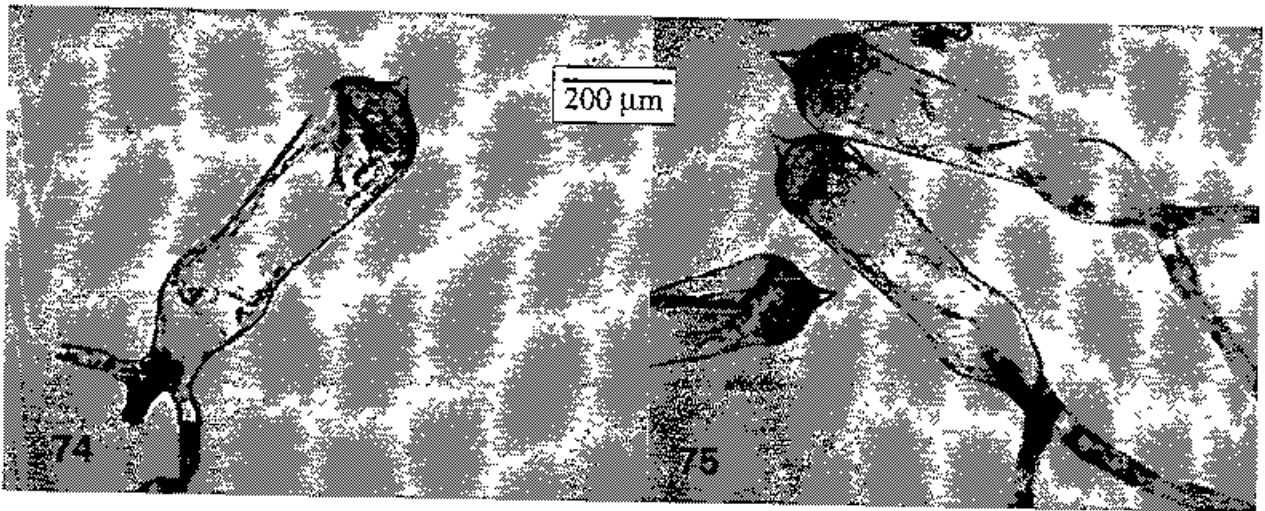
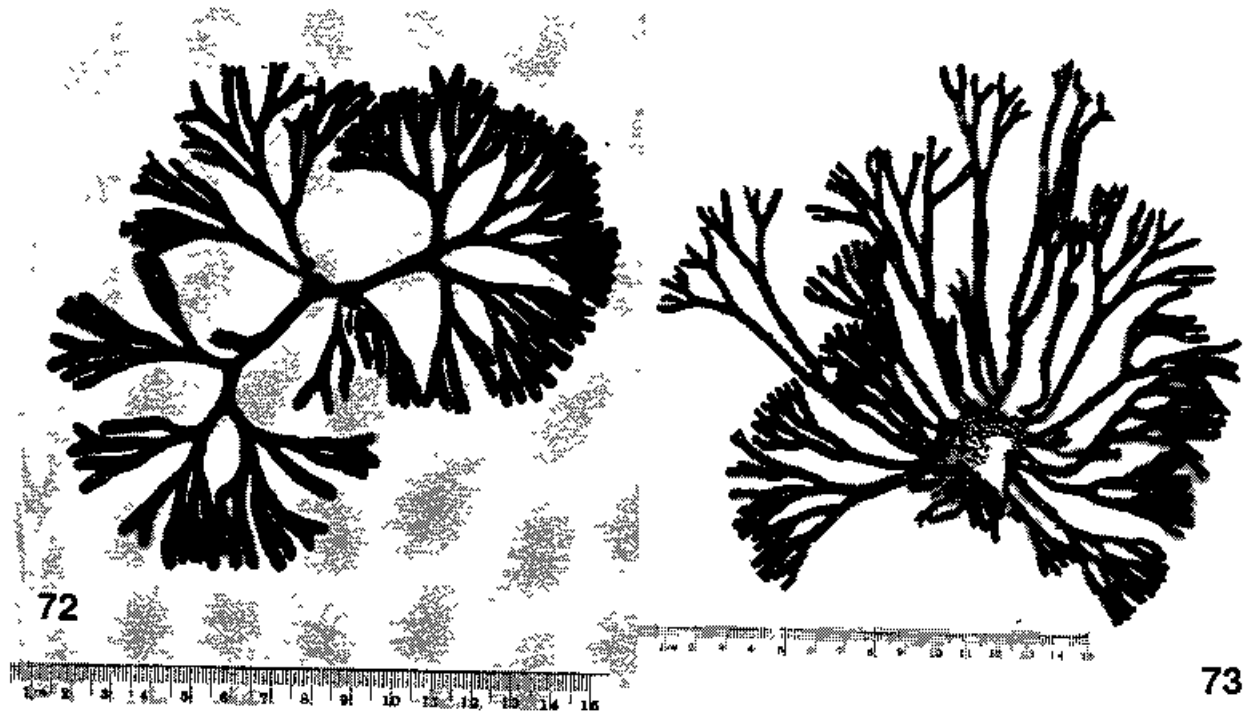
Codium mucronatum J Agardh forma (var.) *californicum* J. Agardh, Alg. syst. 5. 44 1887

FIGS. 72-81

Talo erecto, ramificado dicotómicamente o subdicotómicamente, formando matas de hasta de 40 cm de longitud, de color verde oscuro, en ocasiones de aspecto granuloso; suave y compacto al tacto. Fijo al sustrato fuertemente mediante filamentos rizoidales que integran una masa esponjosa. Ramas cilíndricas, 3-9 mm de diámetro, lisas o con pequeñas proliferaciones semiesféricas. Talo fácil de disecar, resultando en utrículos individuales, cilíndricos o claviformes, amplios o estrechos en su parte superior; algunas veces constricción debajo del ápice que le confiere aspecto capitado, (660-) 891-1210 (-1500) μm de longitud, (69-) 144-244 (-350) μm de diámetro en la porción apical y (31-) 70-134 (-231) μm de diámetro en la base; ápices redondeados, pared apical mucronada hasta 92 μm de longitud. Pelos o cicatrices presentes en una zona de 345 μm por debajo del ápice; filamentos medulares de 23-77 μm de diámetro.



Figs. 64-69. *Codium latum* ssp. *palmeri*. 64-65 Detalles de porciones apicales (Isla Guadalupe, BC {BCP}). 66-67. Utrículos maduros uno de ellos con gametangio. 68-69. Utrículos de material procedente de Japón. (cp = cicatrices de pelos; g = gametangios).



Figs. 72-75. *Codium fragile* 1. Hábito de *C. fragile* ssp. *fragile* de Ensenada , BC (BCP) (FBCS 10). 73 Hábito de *C. fragile* ssp. *tomentosoides* de Punta Tomatal, BC (BCP) (FBCS (8)9) 74-75 Utrículos de *C. fragile* ssp. *tomentosoides* (Bahía de Todos Santos, BC (BCP)), en los que se puede apreciar una marcada constricción y la amplitud de la porción apical con la típica pared apical mucronada.

Codium en el Pacífico Mexicano

Gametangios cilíndricos, lanceolados o fusiformes (185-) 240-340 (-410) μm de longitud, (60-) 80-120 (-150) μm de diámetro, uno o varios por utrículo, situados en una protuberancia conspicua a una altura del ápice que oscila entre (370-) 480-645 (-755) μm y sobre un pedicelo de hasta 20 μm de longitud.

Distribución geográfica conocida. Costa pacífica de América, Sitka, Alaska (Abbott y Hollenberg 1976: 118) a Punta Abreojos, BCS (BCP), Isla Guadalupe, BC (BCP); Fig. 81. Cosmopolita de mares templados.

Información ecológica. Se desarrolla sobre rocas, en la zona intermareal, en condiciones de fuerte exposición al oleaje. También es habitante de pozas o cubetas de marea y se le encuentra en la zona inframareal hasta 5 m de profundidad.

Notas y comentarios. Entre las especies erectas, de ramificación principalmente dicotómica, *Codium fragile* es la más robusta en México. La presencia característica de una pared apical mucronada la hacen inconfundible entre el resto de los representantes del género. El desarrollo de este mucrón es muy variable, desde apenas perceptible hasta terminaciones extensas y filosas. Al igual que hace setenta años (Setchell y Gardner, 1920, pp. 171-172) no tenemos idea de las condiciones o factores que determinan la amplitud de su crecimiento. Aunque la disección del talo en utrículos es fácil, se puede percibir una textura rasposa, quizá debido a la presencia de los mucrones apicales

Aparentemente, en el caso de las poblaciones mexicanas, los utrículos jóvenes desarrollan desde muy temprana "edad" el primordio del mucrón; conforme avanza el desarrollo, este se hace muy largo y agudo. El utrículo al crecer y desarrollar un diámetro mayor, en la porción apical, atenúa la altura del mucrón y reduce su agudeza. La presencia de gametangios parece no estar relacionada con la "vejez" o madurez de los utrículos. Lo que sí he observado es que los utrículos pequeños forman sólo un gametangio y los más viejos o robustos, varios. En *C. fragile* también se observa, en algunas ocasiones, un septo basal en los utrículos recién formados

Algunos ejemplares muestran crecimientos semiesféricos sobre las ramas y al disecarlos se observan masas compactas de utrículos. Estas estructuras representan posiblemente, formas de propagación vegetativa.

Codium fragile, originalmente descrita para el Japón, es una especie cosmopolita y varias subespecies han sido descritas, entre ellas la más dispersa, geográficamente es *C. fragile* ssp. *tormentosoides* (van Goor) Silva. Su importancia radica en que es considerada como una maleza, que con el paso de los años ha ido incrementando sus límites de distribución, invadiendo las áreas de aguas quietas en las latitudes templadas (Silva, 1979b, Goff et al., 1992). A la fecha, el límite sur reconocido para esta subespecie es Tomales Bay, en la costa de California, USA (Silva, com. pers.); sin embargo entre los ejemplares examinados existen tres poblaciones (El Tomatal, Bahía Tortugas y Ensenada) que posiblemente sean representantes de esta subespecie. El resto de los ejemplares representan la subespecie típica *C. fragile* ssp. *fragile*. La discusión sobre los rangos taxonómicos infraespecíficos rebasa la intención del presente estudio y por ello no he realizado el tratamiento formal de estas entidades. El trabajo de Goff et al. (1992), empleando herramientas moleculares, justifica la distinción de ambas taxa pero cuestiona si estas diferencias en los mapas de restricción del ADN del cloroplasto, tienen valor a nivel de especie o de subespecie. Más aún, la ponderación de la presencia de un mucrón en la pared apical de los utrículos, como elemento definitorio a nivel específico o subespecífico, deberá ser corroborada con una combinación de datos morfológicos, anatómicos, ontogenéticos, ecológicos y de filogenia.

Ejemplares examinados BC (BCP): Islas Los Coronados, P.C. Silva 4859 (UC); Isla Guadalupe, Dawson 08127 (AHFH en UC), Dawson 08134 (US, AHFH en UC), Clark 538 (CAS en UC), Dawson 08316 (AHFH en UC), Dawson 08523 (AHFH en UC), Harbison (Dawson 19270) (AHFH en LAM), Mason 7, (UC,

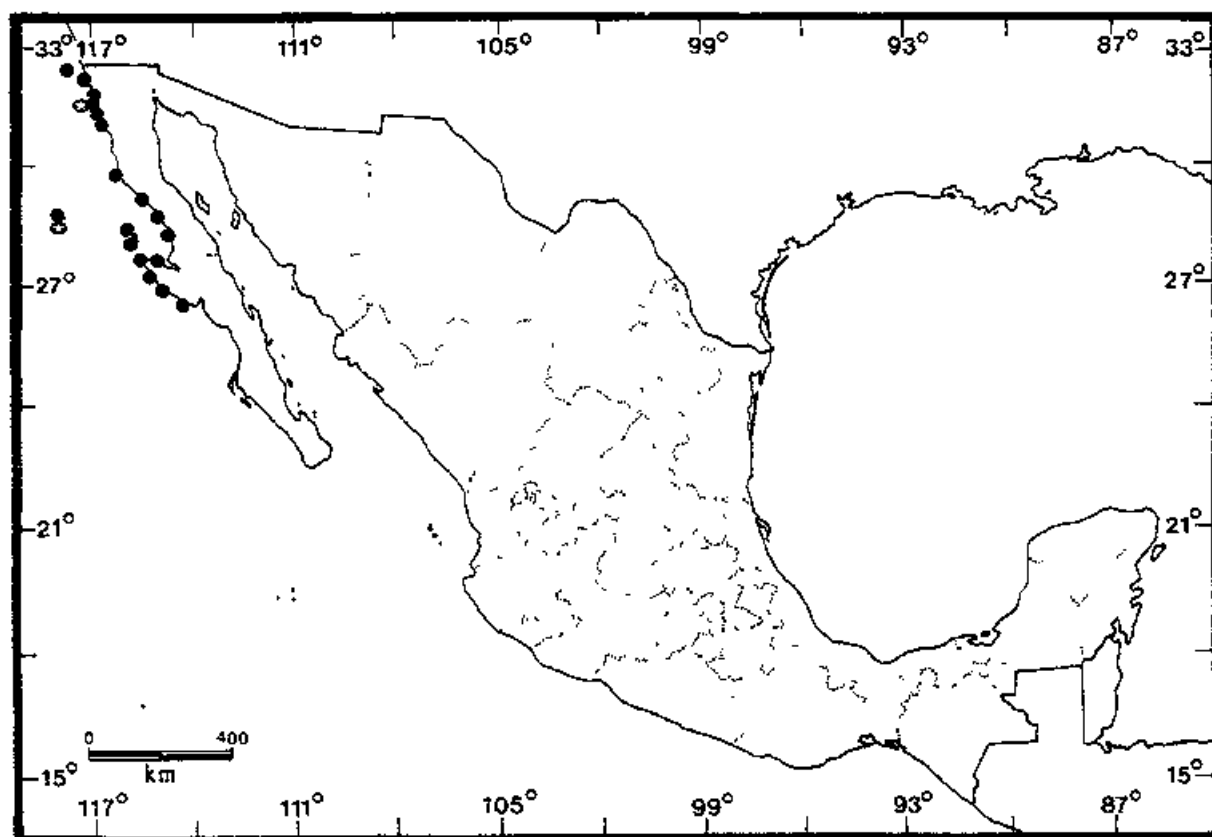
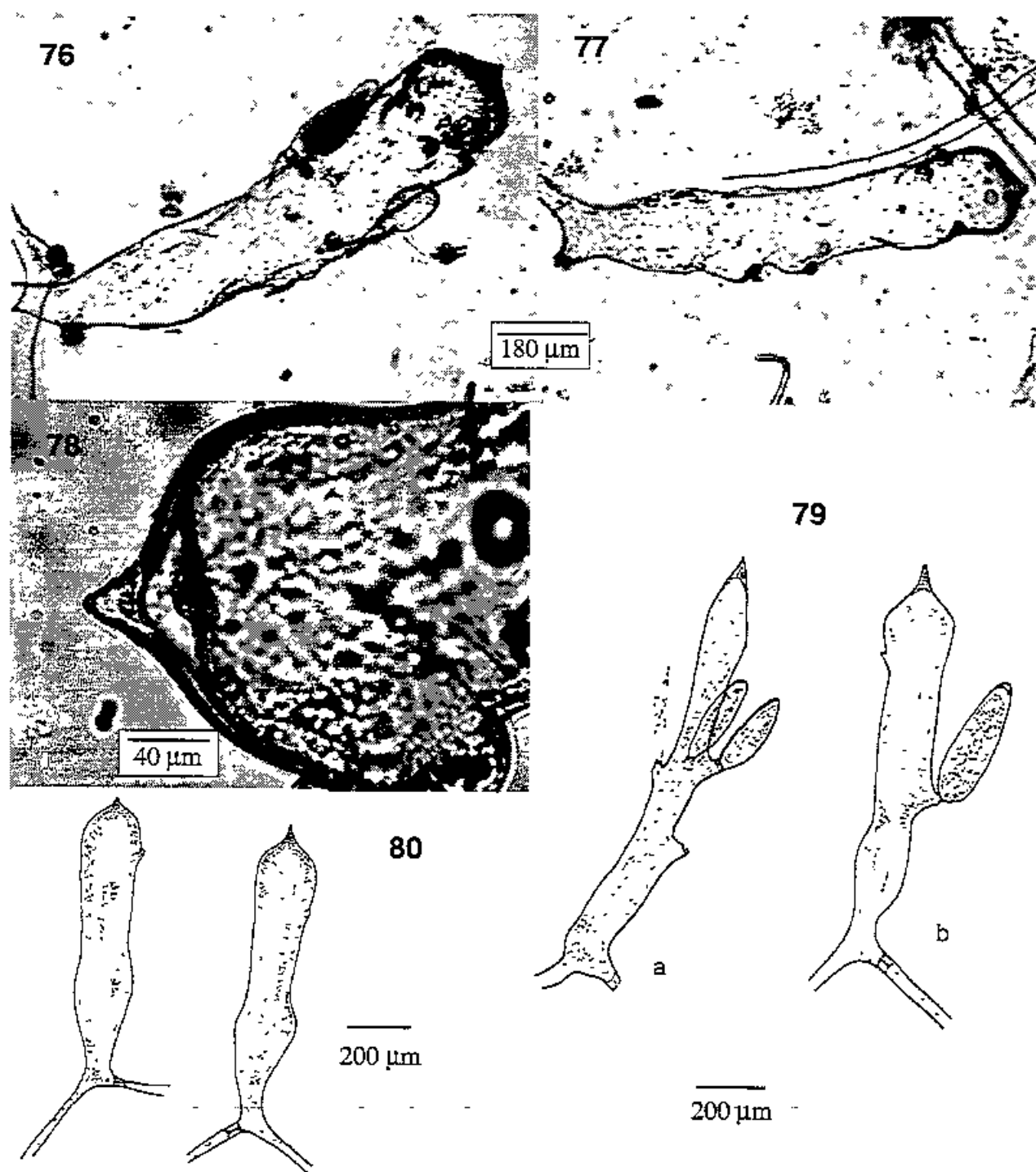
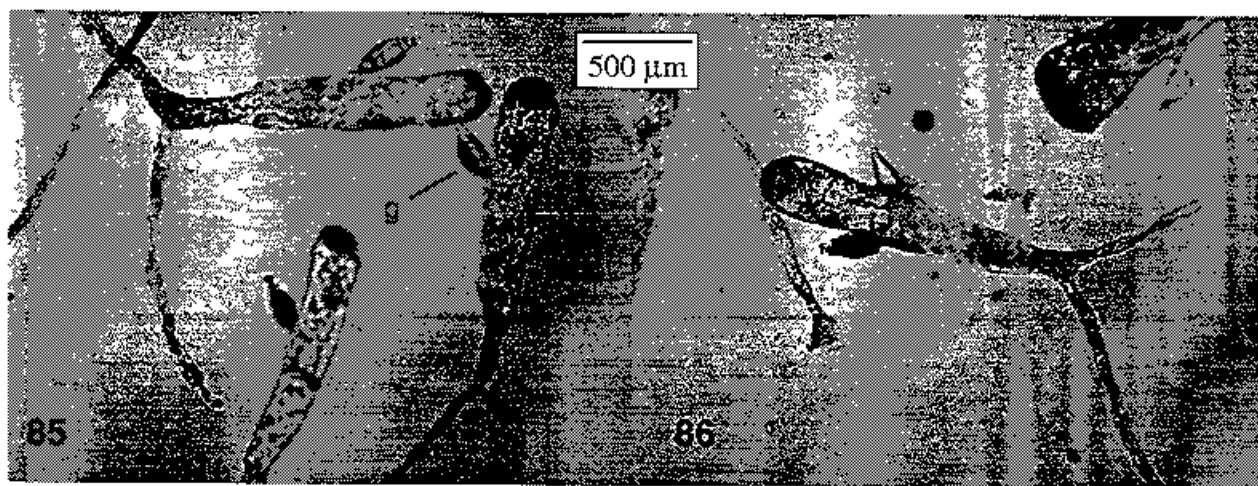
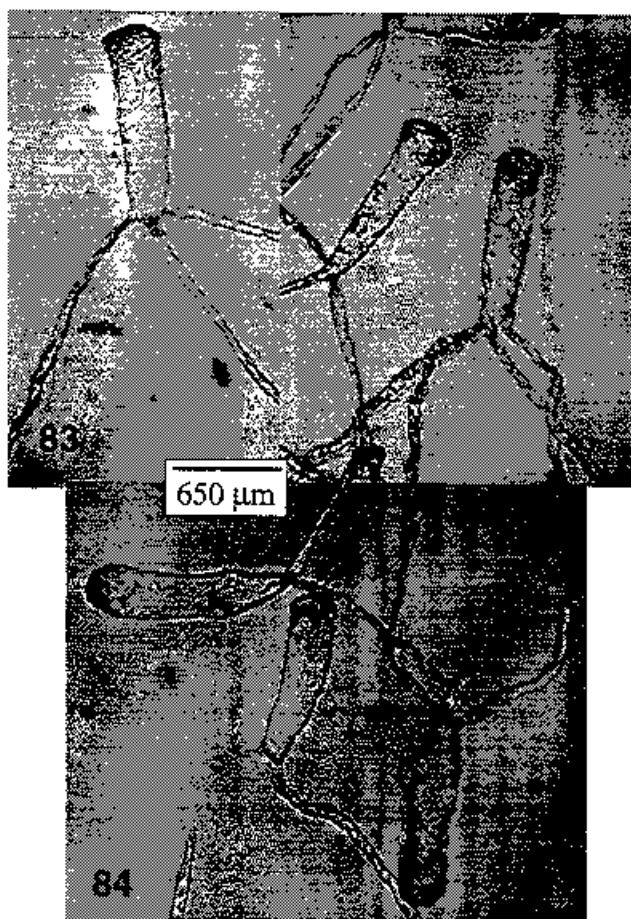


Fig. 81. Distribución de *Codium latum* ssp. *palmeri* (○) y *C. fragile* (●) en la República Mexicana.

CAS en UC), *P.C. Silva* 5729 (UC), *P.C. Silva* 5786 (UC), *P.C. Silva* 5787 (UC), *P.C. Silva* 6362-63 (UC), *Hubbs* H46-201 (AHFH en LAM), *Hansen* s.n. (AHFH en LAM), Punta Descanso, *Dawson* 00271 (AHFH en LAM), *N.C. Cooper* s.n. (AHFH en LAM); Punta Morro, *Chacana* y *P.C. Silva* s.n. (UC), *Delgado* s.n. (FBCS), Isla de Todos Santos, *L. Aguilar-Rosas* (LA 8) (CMMEX), *P.C. Silva* 4803 (UC); Bahía de Todos Santos, *Dawson* 05205 (UC, AHFH en LAM), *Garcimarrero* s.n. (CMMEX), *R. Aguilar Rosas* s.n. (CMMEX), *Bourillon* s.n. (CMMEX), *Cuellar* s.n. (CMMEX), *Robledo* s.n. (CMMEX), *E. Huerta* s.n. (CMMEX), *R. Aguilar Rosas* s.n. (CMMEX), *Batalla* s.n. (CMMEX), *Robles* s.n. (FBCS), *Navarro* s.n. (CMMEX), *Castro* s.n. (FBCS), *Leree* s.n. (FBCS), *Trasvina* s.n. (FBCS), *Arellano* s.n. (FBCS), *L. y R. Aguilar Rosas* s.n. (CMMEX); Ensenada, *Gardner* 4980 (UC), *Gardner* 7132 (UC), *Morales* s.n. (CMMEX), *Escalante et al.* s.n. (ECM-UAS), *Meza* s.n. (FBCS), *Grayeb* s.n. (FBCS), *Eiseu* 5226 (UC), Punta Banda, *Hubbs et al.* s.n. (UC); Santo Tomás, *M. Peynado* s.n. (CMMEX), *Vaca Rodriguez* s.n. (CMMEX), *N.C. Cooper* 778 (AHFH en LAM), Ejido Eréndira, *Barrera y Guerra* s.n. (CMMEX); Cabo Colonet, *Hendry* s.n. (CAS en UC); Punta Baja, *Dawson* 01274 (UC, AHFH en LAM), *Dawson* 08863 (AHFH en UC); El Cardón, *Dawson* 01640 (UC, AHFH en LAM), Ojito, *Dawson* 01578 (UC, AHFH en LAM); Punta Santa Rosalita, *Dawson* 01409 (UC, AHFH en LAM), *Dawson* 02790 (AHFH en LAM), *Dawson* 02837 (AHFH en LAM); Desembarcadero de Miller, *Dawson* 02952 (UC), *Dawson* 01380 (UC, AHFH en LAM), Islas San Benito, *P.C. Silva* 6385 (UC), *P.C. Silva* 6386 (UC), *P.C. Silva* 6435 (UC), *Dawson* 09374 (UC, AHFH en LAM, MICH), *Hubbs* H46-209 (AHFH en LAM), *Hubbs* H46-210 (AHFH en LAM), *Guzmán del Proo* s.n. (CMMEX); Isla Cedros, *Dawson* 06508 (AHFH en UC), *Dawson* 06545 (AHFH en UC), *Dawson* 09842 (UC), *Dawson* 10507 (UC, AHFH en LAM, MICH). **BCS (BCP)** Punta Malarimo, *Dawson* 10039 (UC, AHFH en LAM, MICH); Punta Eugenia, *Dawson* 10387 (UC, AHFH en LAM), Bahía San Bartolomé, *Howell* 20, *Howell* 21 (CAS en UC), *Howell* 675, (UC), *Howell* 751 (CAS en



Figs 76-80. *Codium fragile*. 76-77. Utrículos de *C. fragile* ssp. *fragile*, con gametangios y cicatrices de pelos apicales (Isla Guadalupe, BC {BCP}). 78. Detalle del mucron apical en el mismo ejemplar. 79. *C. fragile* ssp. *fragile* (a Punta Santo Tomás, BC {BCP}; b. Punta Morro, BC {BCP}). 80. *C. fragile* ssp. *tomentosoides* (Bahía de Todos Santos, BC {BCP}).



Figs. 82-86 *Codium ampivesciculatum*. 82. Hábito del ejemplar tipo (tomado de Setchell y Gardner, 1924). 83-84. Utrículos del holotipo. 85-86 Utrículos con gametangios (Mismaloya, Jal.) (g = gametangio).

Codium en el Pacífico Mexicano

UC), *W.R. Taylor 34-620* (UC, MICH), *O. García s.n.* (FBCS), *Mendoza, Flores y Garduño s.n.* (ENCB en FBCS); Bahía Asunción, *Dawson 09137* (UC, MICH), *M. Aguirre s.n.* (FBCS), *O. García s.n.* (FBCS); Punta Abreojos, *Dawson 09507* (AHFH en UC).

CODIUM AMPLIVESCICULATUM Setchell y Gardner, Proc. Calif. Acad. Sci. IV, 12: 709-710. 1924. HOLOTIPO: México: Isla Estanque, BC(BCG), *Johnston 74* (fragmento en UC 221031!).
Codium longiramosum Setchell y Gardner, Proc. Calif. Acad. Sci. IV, 12: 710-711. 1924 HOLOTIPO: México: Isla Estanque, BC(BCG), *Johnston 74 b* (fragmento en UC 472559!).
Codium magnum Dawson, Bull. Torrey Bot. Club 77: 298-300. 1950b. HOLOTIPO: México: Bahía de San Quintín, BC(BCP), *Dawson 8714* (AHFH 50271 en UC!).

Nombres mal aplicados *Codium decorticatum*. Howe, 1911. Setchell y Gardner, 1930 W.R. Taylor, 1939 Silva, 1996. *Codium dichotomum* Dawson, 1949 (pro parte). *Codium fernandezianum*. W.R. Taylor 1945 (pro parte).

FIGS. 82-119

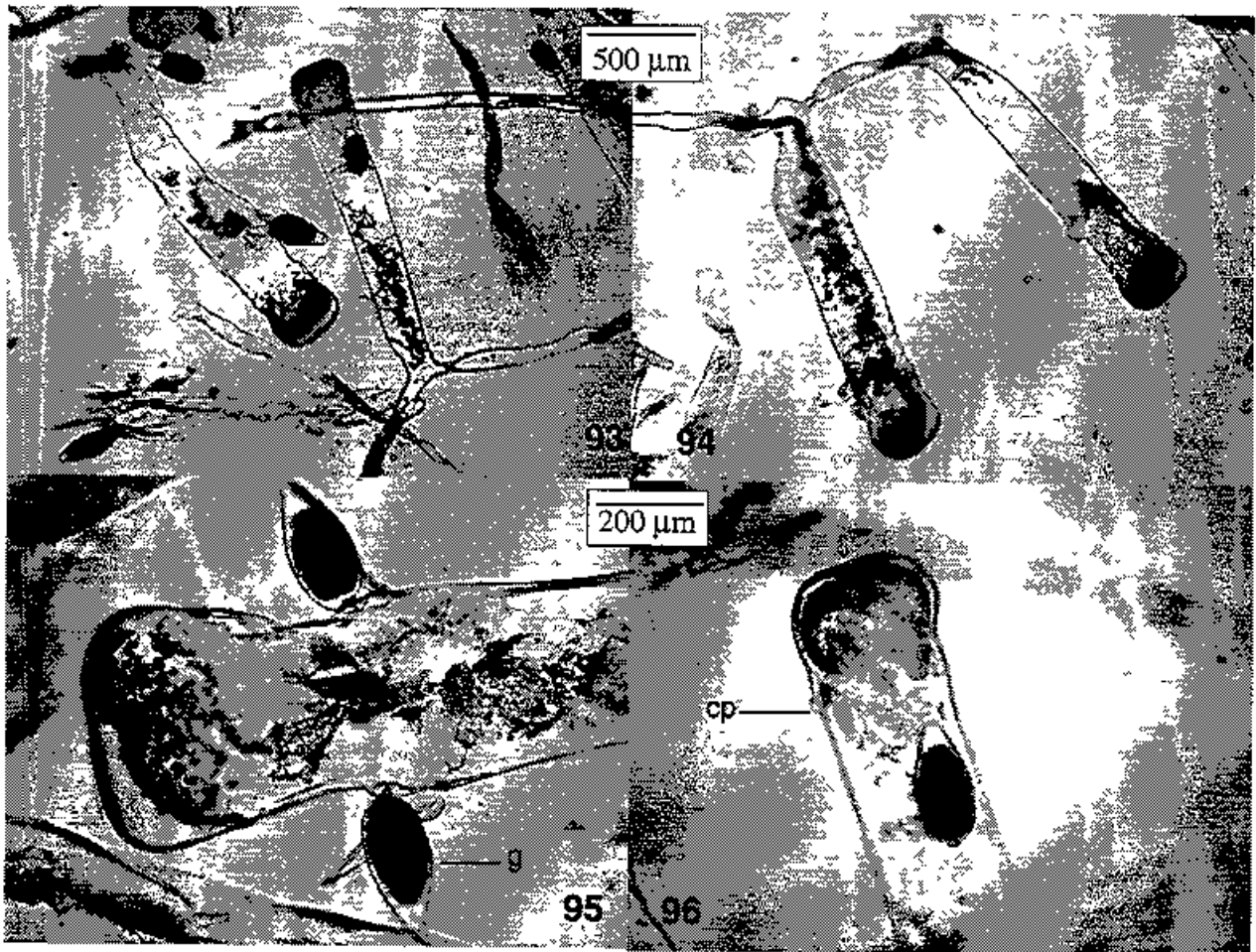
Talo erecto simple o ramificado, dicotómicamente o subdicotómicamente, hasta 10 m de longitud. Color verde medio u oscuro. Dicotomías cuneadas y comprimidas de hasta 10 cm de ancho, interdicotomías cilíndricas o algo comprimidas que se adelgazan progresivamente, 3-9 mm de diámetro en las partes terminales. Fijo al sustrato mediante filamentos rizoidales que integran una masa esponjosa. Crecimiento y expansión del talo a tal grado que da la sensación de estar flotando sin anclaje. Talo fácil de disecar, resultando en utrículos individuales, cilíndricos o claviformes robustos, (840-) 1180-1930 (-3025) μm de longitud, (140-) 230-410 (-655) μm de diámetro en la porción apical y (40-) 110-235 (-385) μm de diámetro en la base; ápices truncados o redondeados, leve constricción, debajo del ápice, en los menos robustos; pared apical laminar delgada, 2-23 μm de grosor. Pelos o cicatrices presentes, aunque no abundantes, en una zona alrededor de 220 μm bajo el ápice; filamentos medulares, 25-110 μm de diámetro con septo lateral.

Gametangios lanceolados, amplios en su base, u ovoides, (160-) 255-340 (-430) μm de longitud, (46-) 90-140 (-170) μm de diámetro, uno o dos por utrículo, situados a una altura del ápice que oscila entre (370-) 450-600 (-750) μm y sobre un pedicelo de hasta 15 μm de longitud.

Distribución geográfica conocida. México, Bahía San Quintín, BC (BCP) a Mismaloya, Jal., incluyendo el Golfo de California; Isla Guadalupe, BC (BCP); Rocas Alijos, BCS (BCP); Arch. Revillagigedo, Col.; Fig. 119.

Información ecológica. *C. amplivesciculatum* es una especie típica de lugares con aguas tranquilas y fondos arenosos, los cuales llegan a incluir lagunas costeras y manglares. Parece existir una relación entre la tranquilidad de las aguas que habita y la longitud de los talos y el grado de ramificación que exhiben.

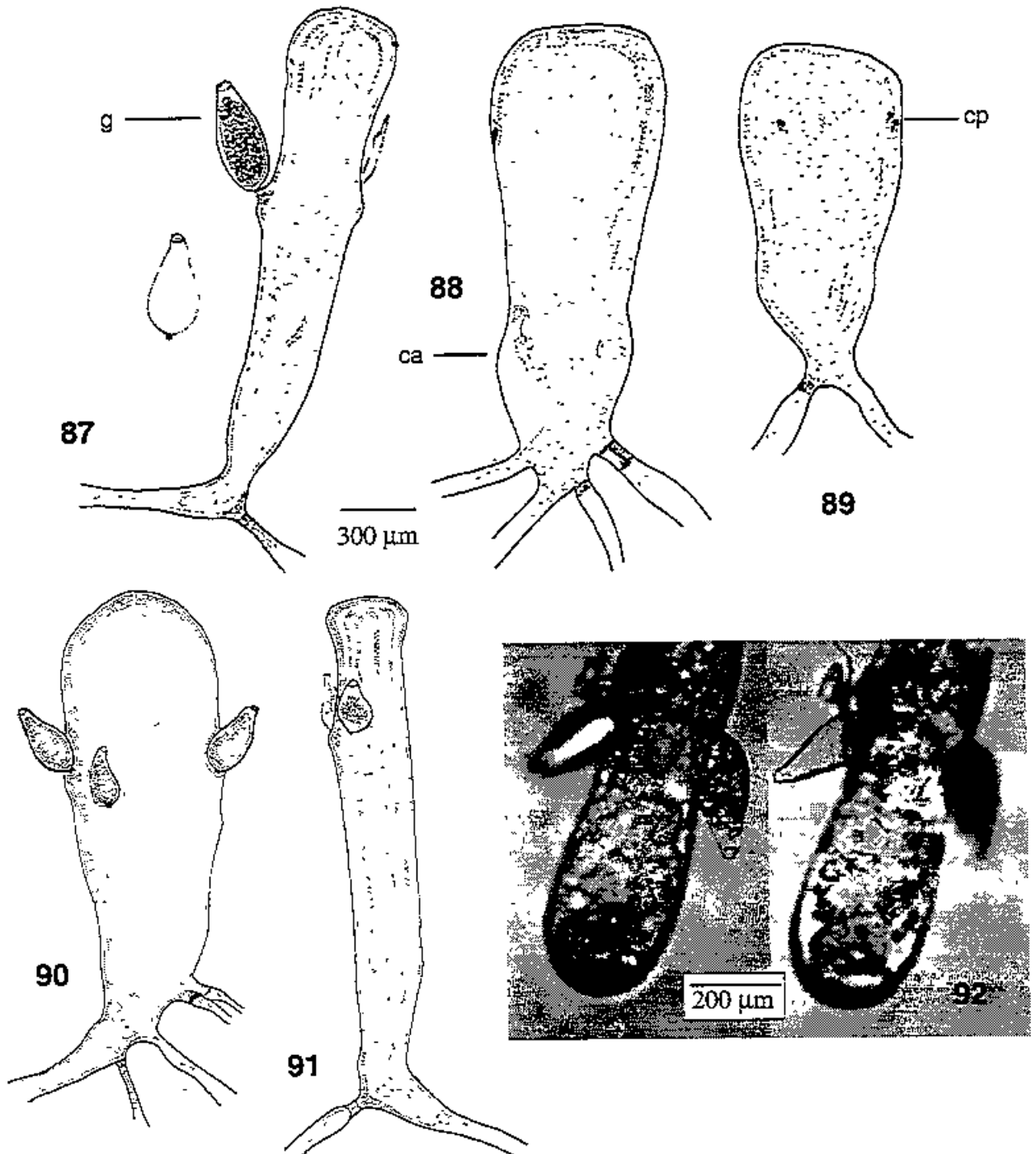
Notas y comentarios. Las tres especies aquí consideradas, son miembros del complejo *C. decorticatum* en el Pacífico mexicano. Como se puede constatar, tanto *Codium amplivesciculatum* como *C. longiramosum* fueron descritos para la misma localidad (Isla Estanque), ambas flotando en el agua y la segunda de ellas, con base en un espécimen estéril. Estas dos especies presentan talos y utrículos muy grandes, características de la agrupación conocida como sección *Decorticata*. Además del tamaño, los utrículos muestran una especie de "cadera" en la porción baja (fig. 88). Al parecer el habitat de esta especie, las aguas tranquilas del Golfo de California o de Bahía San Quintín en la costa occidental de Baja California, favorece el desarrollo de talos de grandes dimensiones que se expanden y brindan un tejido no compactado con utrículos arregiados laxamente. De esta manera los talos jóvenes, de menor talla o las porciones recientes en talos maduros, presentan utrículos cilíndricos y menos ensanchados que sus contrapartes viejas, dándose un dimorfismo utricular que indica posiblemente estos grados de solidez en el tejido.



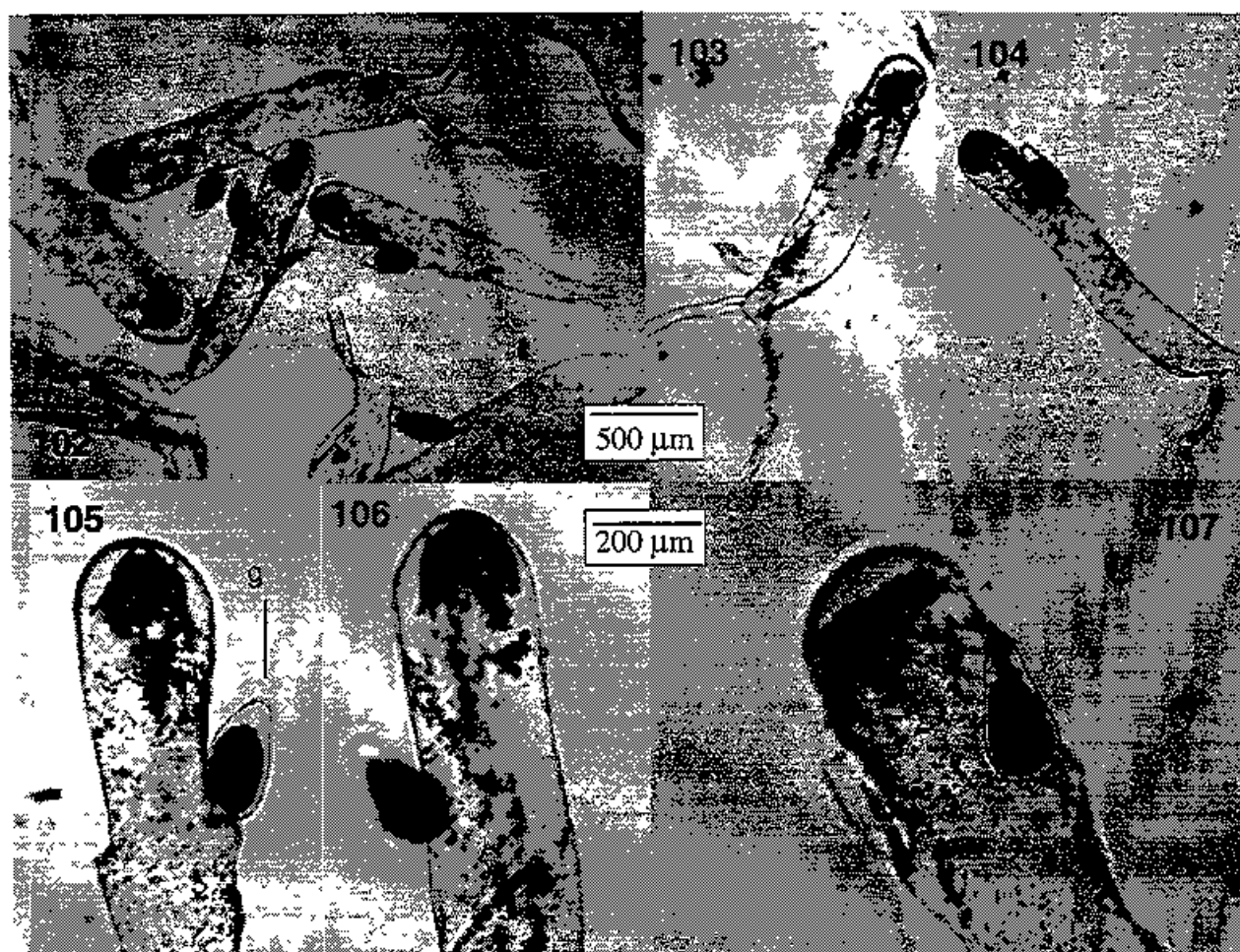
Figs. 93-96. *Codium amplivesciculatum* Utrículos vegetativos y en reproducción (Isla Angel de la Guarda, BC{BCG}) (g = gametangio, cp = cicatrices de pelos)

En 1950, Dawson describió *Codium magnum*, una especie con las mismas características anotadas arriba, sin embargo, la publicación es muy breve y superficial. El autor parece olvidar lo que el mismo escribió sólo seis años atrás, con respecto a la variabilidad morfológica que *Codium* presenta (Dawson, 1944). En la breve discusión de *Codium magnum* hace referencia a *Codium elongatum* C. Ag. (= *C. decorticatum*), como la especie más grande descrita en la literatura, ponderando obviamente la talla que los talos alcanzan. Desafortunadamente, no incluye un sólo dibujo de los utrículos y menos aún hace referencia a las especies descritas por Setchell y Gardner (1924) para el Golfo de California. También pasó por alto la comparación con *Codium cylindricum* Holmes, de Japón, ¡un área con mayor relación biogeográfica que el Atlántico!

Después de haber revisado detenidamente los ejemplares tipo de *C. amplivesciculatum* y *C. longiramosum* y *C. magnum*, así como de las diversas colecciones mencionadas, no hemos encontrado diferencias significativas entre los utrículos y sus estructuras reproductoras, que sostengan la existencia independiente de estas tres entidades. Un análisis estadístico de las dimensiones utriculares en plantas reproductivas, empleando ANOVA y Análisis de Componentes Principales respaldan dicha decisión, al igual que los estudios de ADN ribosomal en las especies *C. amplivesciculatum* y *C. longiramosum* (ver más adelante y figs. 252-255). Queda pendiente, sin embargo, incorporar el ADN de *C. magnum* para sostener completamente la presente aseveración.



Figs. 87-92. *Codium amplivesciculatum*. 87-91. Utrículos vegetativos y en reproducción en donde se observa dimorfismo (87. San Juan de la Costa, BCS {BCG}, 88-89. Punta Inés, BCS {BCG}, 90. Mismaloya, Jal., 91. Isla Angel de la Guarda, BCS {BCG}). 92. Detalle de la porción apical de un utrículo y gametangios femeninos (Mismaloya, Jal.) (g = gametangio, c p= cicatrices de pelos, ca = "cadera").

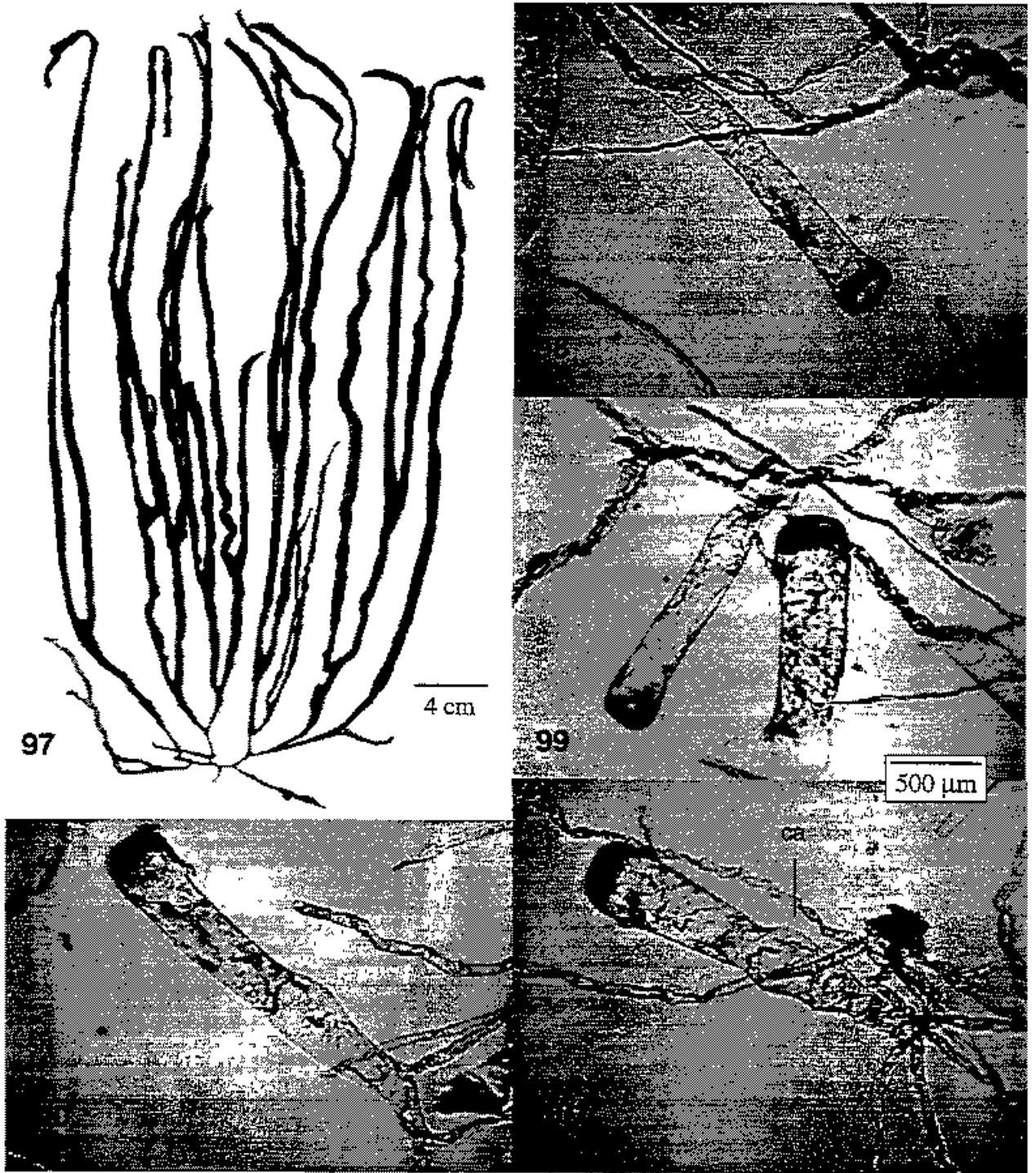


Figs 102-107 *Codium amplivesciculatum* (= *C. longiramosum*). Diversidad de utrículos en reproducción (Puerto Libertad, Son)

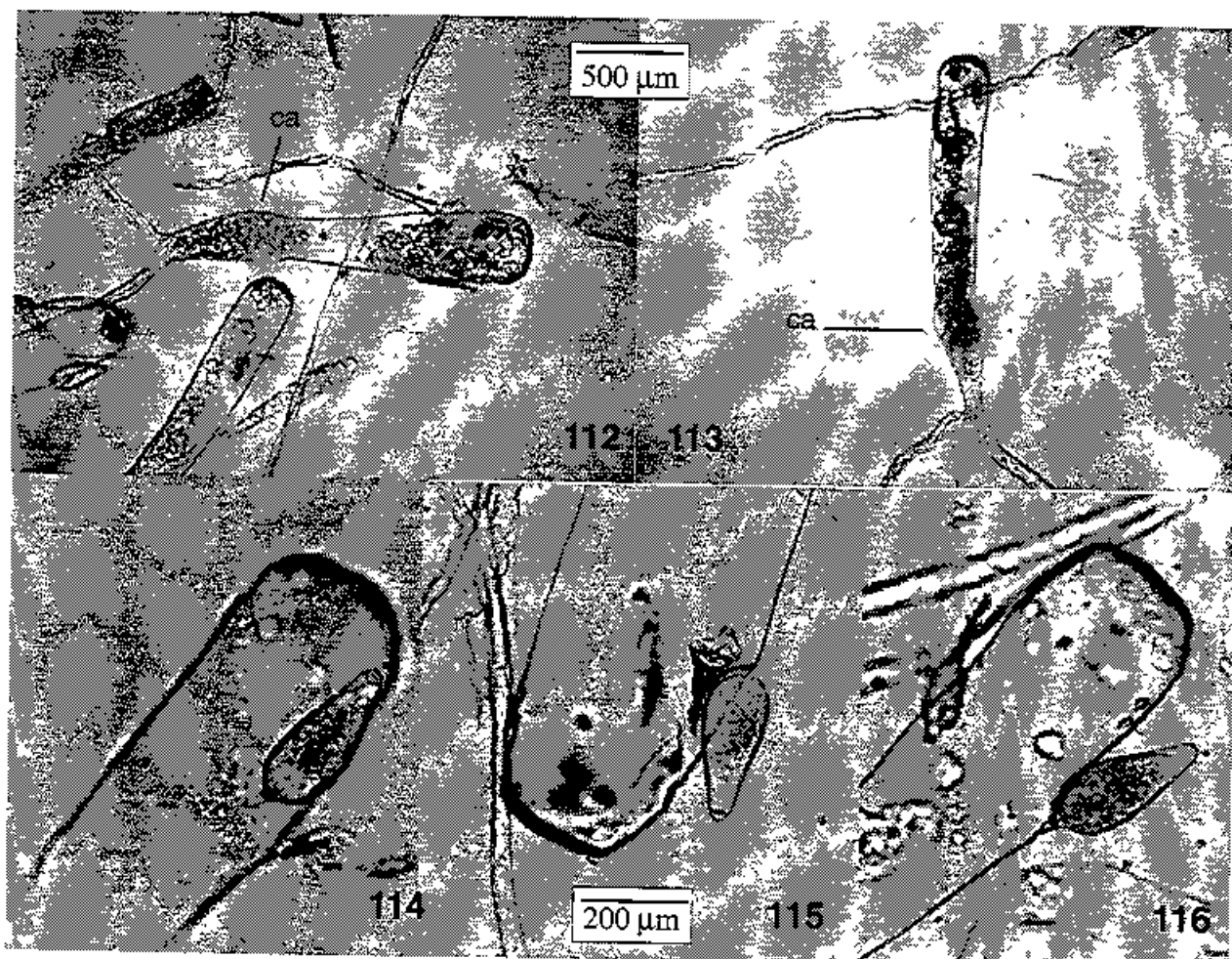
La casi ausencia de ramificación en *C. longiramosum*, mencionada por algunos de los autores como caracter importante se debe, aparentemente, a factores ambientales entre los que podrían encontrarse, la agitación del agua y la temperatura; estudios intensivos y extensivos en el campo acertarán a explicar estas modificaciones

Aunque ejemplos de *C. cylindricum* del Japón fueron incorporados en los análisis estadísticos y estos no mostraron grandes diferencias con el material del Pacífico de México, es necesario efectuar un estudio amplio, detallado y comparativo con más poblaciones japonesas de esta especie y de *C. decorticatum* (Woodward) Howe, en aguas del Atlántico para sugerir las relaciones filogenéticas entre estos componentes y el grado de divergencia existente entre ellos.

Entre los especímenes revisados, existe uno (Dawson 03913 (AHFH en UC)) con etiqueta de Acapulco, Gro. y que considero no corresponde a esa localidad; incluso la misma etiqueta menciona que el fragmento fue recolectado de una red de pescadores. Posiblemente, fragmentos de esta especie fueron acarreados por las corrientes y "pescado" por esa red o bien, esta arte de pesca fue empleada en una región diferente y luego transportada a Acapulco donde Dawson la encontró. Hasta no encontrar evidencia de que *C. amplivesciculatum* se distribuye hasta esas latitudes, he decidido eliminar este registro

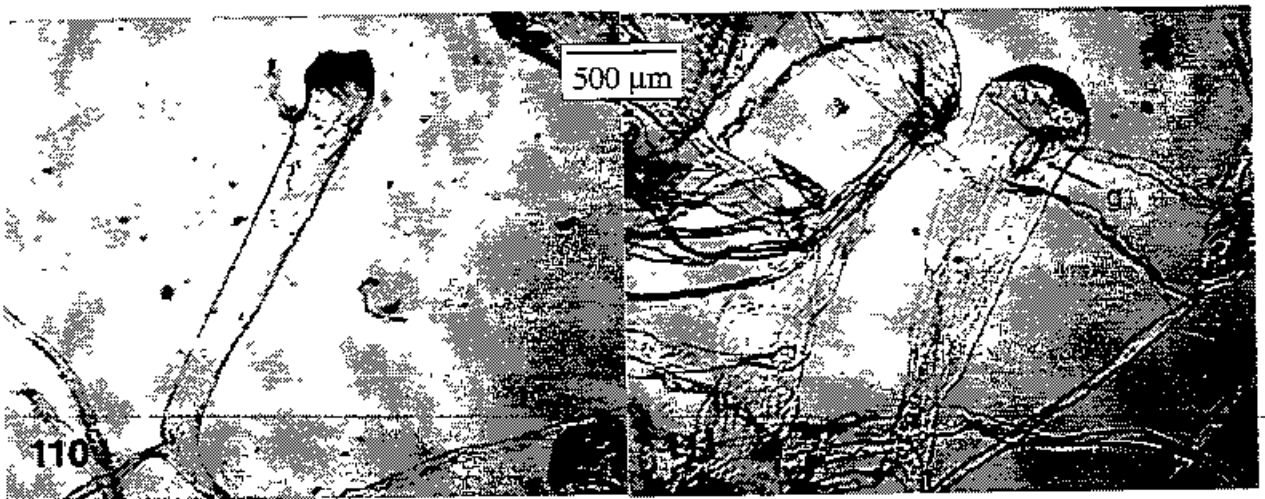
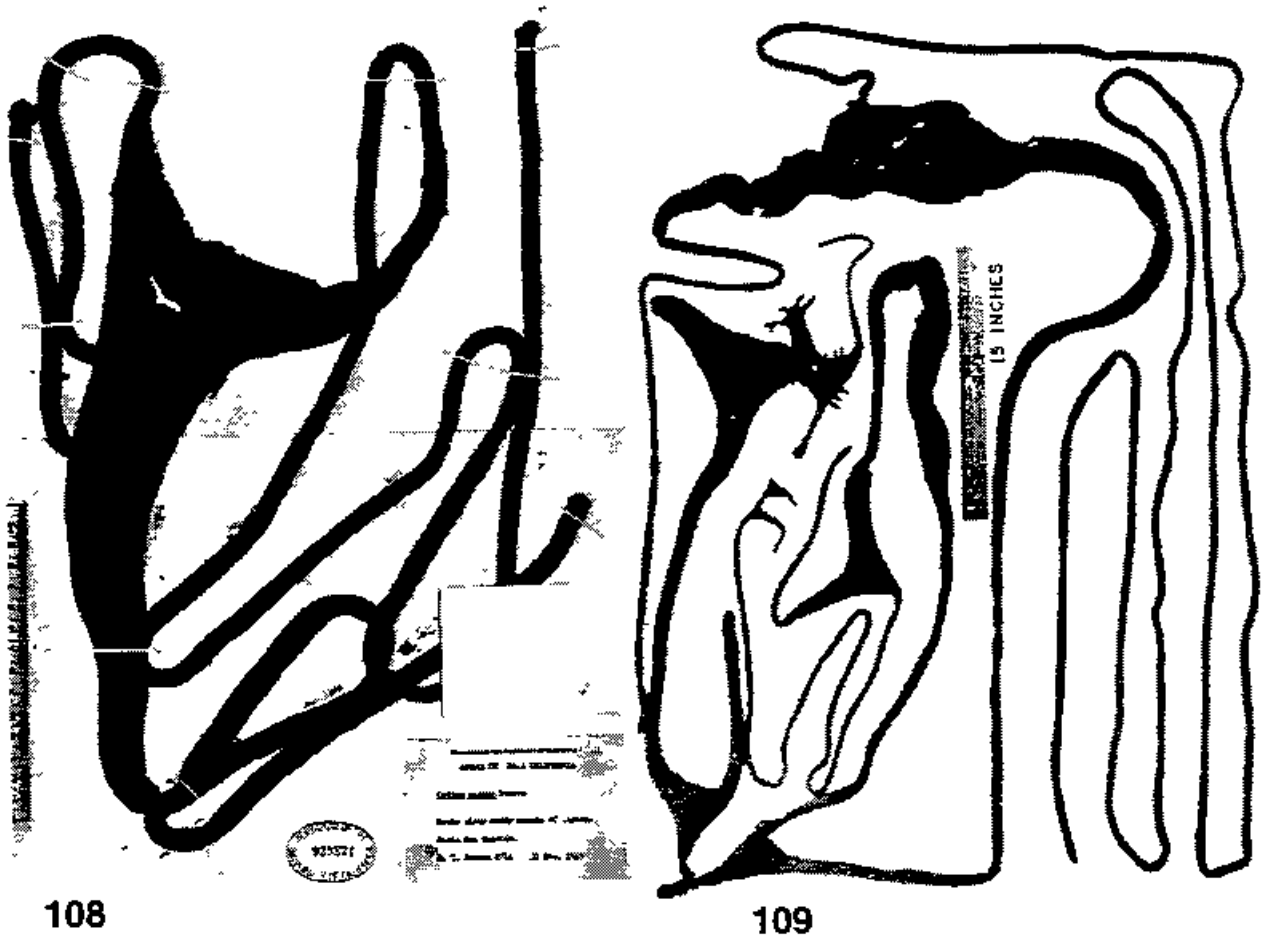


Figs 97-101. *Codium amplivesciculatum* (= *C. longiramosum*). 97. Hábito del ejemplar tipo de *Codium longiramosum* (tomado de Setchell y Gardner, 1924). 98-101. Diversidad de utriculos vegetativos provenientes de un fragmento de ese espécimen, en los que se puede apreciar cierto grado de dimorfismo. (ca = "cadera").



Figs. 112-116. *Codium amplivesiculatum* (= *C. magnum*). Diversidad de utrículos vegetativos y en reproducción (Isla Clarón, Arch Revillagigedo) En ellos (113) se observa claramente la "cadera" (ca) característica del grupo Decorticata.

Ejemplares examinados. BC (BCP) San Quintín, *Menzies 9001* (UC), *Pointdexter 6365* (Herbarium Maxwell Doty en UC), *Dawson 08714* (AHFH en UC {HOLOTIPO de *C. magnum*}, UC {ISOTIPO de *C. magnum*}), *Dawson 08784* (UC, AHFH en UC, AHFH en LAM), *Dawson 21751* (MICH), *Perez-Arroyo s.n.* (CMMEX), *S. Solís s.n.* (CMMEX), *Salinas s.n.* (CMMEX), *P.C. Silva 10781* (UC), *R. Aguilar Rosas s.n.* (CMMEX), *R. Moreno s.n.* (FBCS), *DeVita y Setzer 4860* (UC); Isla Guadalupe, *Dawson 08317* (US, AHFH en UC), *Dawson 08402* (AHFH en UC), *Crucero INIBP-Gr-6501* (ENCB), Isla Cedros, *Hubbs H-46-215* (UC) **BCS (BCP)** Laguna Ojo de Liebre, *W. Williams 2646* (AHFH en UC); Rocas Aijos, *McDonnell s.n.* (UC), *Hans Van Tilburg s.n.* (UC), *Bozanic s.n.* (UC), *Van Syoc s.n.* (UC), *P. Avila s.n.* (UC), Isla Margarita, *R. Ríos s.n.* (FBCS), *Zarate s.n.* (FBCS), *C. Payan s.n.* (FBCS), *Benoit s.n.* (FBCS), *A. Angeles s.n.* (FBCS), *Peralta s.n.* (FBCS), *Bustamante s.n.* (FBCS), *P. Sanchez s.n.* (FBCS), *R. Carmona s.n.* (FBCS); Bahía Las Almejas, *Dawson 13440* (AHFH en LAM); Bahía Magdalena, *Schmitt 3-38* (US), *Schmitt 127A-33* (UC, MICH), *Chavez. y Quintanar s.n.* (ENCB), *O. Tafall 7870* (AHFH en UC) **BC (BCG)**. Isla Angel de la Guarda, *Johnston 74* (UC {HOLOTIPO de *C. amplivesiculatum*}), *Johnston 74b* (UC {HOLOTIPO de *C. longiramosum*}), *Norris y Bucher s.n.* (US), *Pedroche s.n.* (UAMIZ); Isla Rasa, *BernardoVilla s.n.* (US), *Mandujano s.n.* (FBCS), *Anaya s.n.* (FBCS), Isla San Esteban, *D. Chivers s.n.* (UC). **BCS (BCG)**. Bahía



Figuras 108-111 *Codium amplivesciculatum* (= *C. magnum*). 108-109. Fragmentos del ejemplar tipo de *Codium magnum*. 110-111. Utrículos vegetativos y en reproducción procedentes del espécimen tipo. En estos se puede apreciar el dimorfismo mencionado en el texto. (g = gametangio).

Santa Inés, *Crocker s.n.* (AHFH en UC); Bahía Concepcion, *Salas s.n.* (FBCS), *Bautista s.n.* (FBCS); Punta Pulpito, *Silva y Moe 13-17, 13-43, 14-8* (UC); Isla Carmen, *Dawson 07062* (UC), *Anaya s.n.* (FBCS), *Silva y Moe 7-13, 7-14, 8-6, 8-7, 8-13* (UC); Isla Monserrate, *Moran 3900* (UC); Isla Santa Catalina, *Silva y Moe 2-1, 2-4, 16-2* (UC); San Esteban, *Norris, Paul y Robertson JN-5716*, (US); Puerto Escondido, *Dawson 18753* (UC, LAM en AHFH); Isla San José, *Lewin R s.n.* (UC); San Juan de la costa, *Rosa s.n.* (FBCS), *Flores s.n.* (CMMEX, ENCB), *Jimenez s.n.* (FBCS), *Benoit s.n.* (FBCS), *Ochoa s.n.* (FBCS), *Rodriguez León* (FBCS), *Peñalosa s.n.* (FBCS), *Riosmena s.n.* (FBCS), *Riosmena s.n.* (FBCS), *Riosmena s.n.* (FBCS); Isla Espiritu Santo, *Silva y Moe 1A, 1-C* (UC); Cabo San Lorenzo, *Riosmena s.n.* (FBCS); Bahía de La Paz, *Holguín y Vazquez* (ENCB), *Holguín s.n.* (CMMEX), *García s.n.* (FBCS), *García s.n.* (FBCS), *Laureano s.n.* (FBCS), *Vargas s.n.* (FBCS), *McGregor s.n.* (FBCS), *Calerta, Garciglia s.n.* (FBCS), *Muñeton s.n.* (FBCS), *Bojorquez s.n.* (FBCS), *Rodríguez s.n.* (FBCS), *Moreno s.n.* (FBCS), *sin colector* (FBCS); Balandra, *Fuentes y Maravilla s.n.* (FBCS), *Maravilla y Fuentes s.n.* (FBCS), *Bolaños s.n.* (FBCS), *Murragon s.n.* (FBCS), *J. Taylor s.n.* (FBCS), *Técnica Pesquera, Talavera s.n.* (FBCS), *El Presidente, Riosmena s.n.* (FBCS), *Armenta, García s.n.* (FBCS); Las Pacas, *Rivera s.n.* (FBCS); Piedra ahogada, *Munoz s.n.* (FBCS); Saladito, *Valadez s.n.* (FBCS), *Riosmena s.n.* (FBCS), *Sosa s.n.* (FBCS), *Punta Arena, J. Taylor s.n.* (FBCS); **Son.:** Bahía Kino, *Escante et al., s.n.* (UCM-UAS); **Sin.:** Topolobampo, *Dawson 10892* (AHFH, LAM), *Dawson 10893* (AHFH en LAM), *Sinsel s.n.* (FBCS); **Nay.** Matanchen, *Pedroche fp14ne(1), fp17ne*, (UAMIZ), *Playa Guayabitos, Mendoza y Mateo s.n.* (ENCB), *Lo de Marcos, Soto s.n.* (ENCB); **Jal.:** Mismaloya, *Huerta s.n.* (UC), *Tirado s.n.* (ENCB); **Col.:** Isla Clanón, *Mason 14* (UC, MICH, AHFH), *Mason 16* (UC, AHFH en UC, CAS en UC), *W.R. Taylor 39-21* (UC, AHFH en LAM), *W.R. Taylor 39-30* (UC, AHFH en LAM, MICH); **I. Socorro,** *W.R. Taylor 39-6* (AHFH en UC)

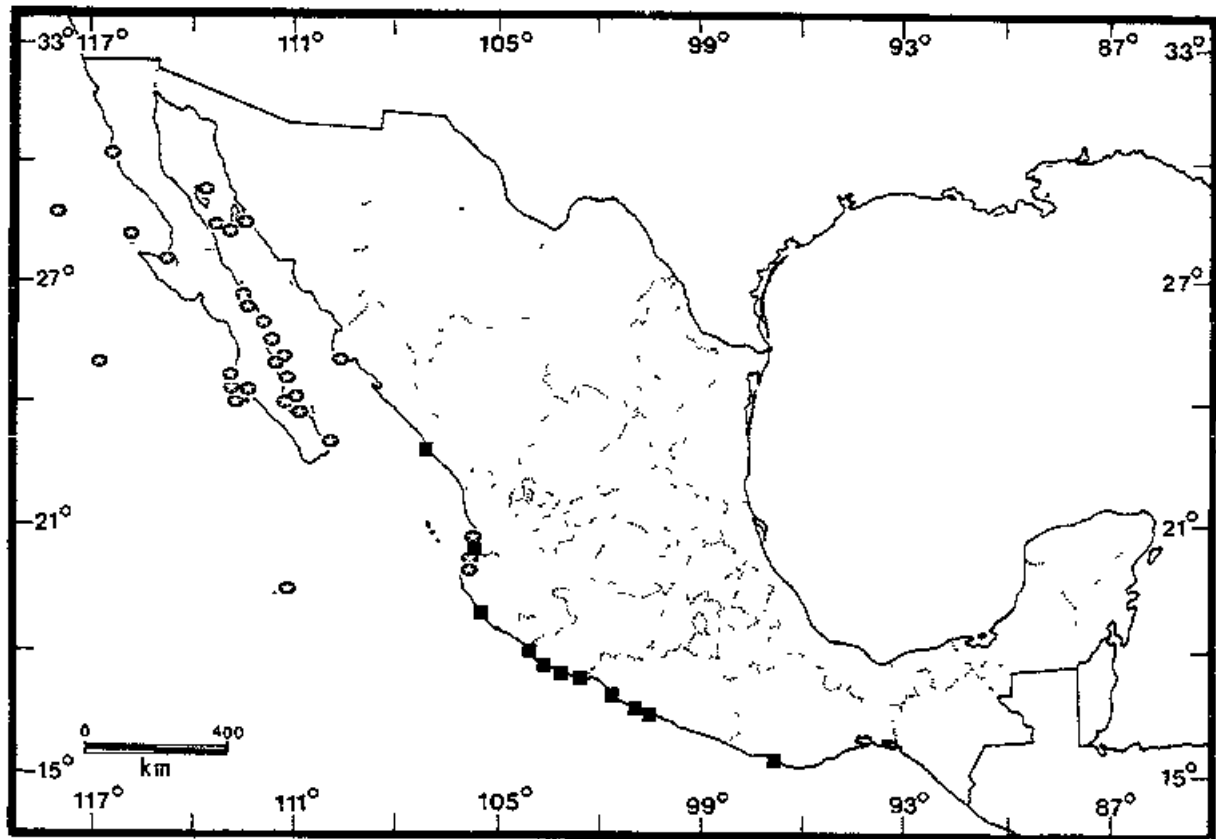


Fig. 119 Distribución de *Codium amplivesciculatum* (○) y *C. giraffa* (■) en la República Mexicana.

Fig. 117. *Codium amplivesciculatum* (= *C. magnum*). Utrículos con gametangios (Rocas Alijos e Isla Clarión, Arch. Revillagigedo).

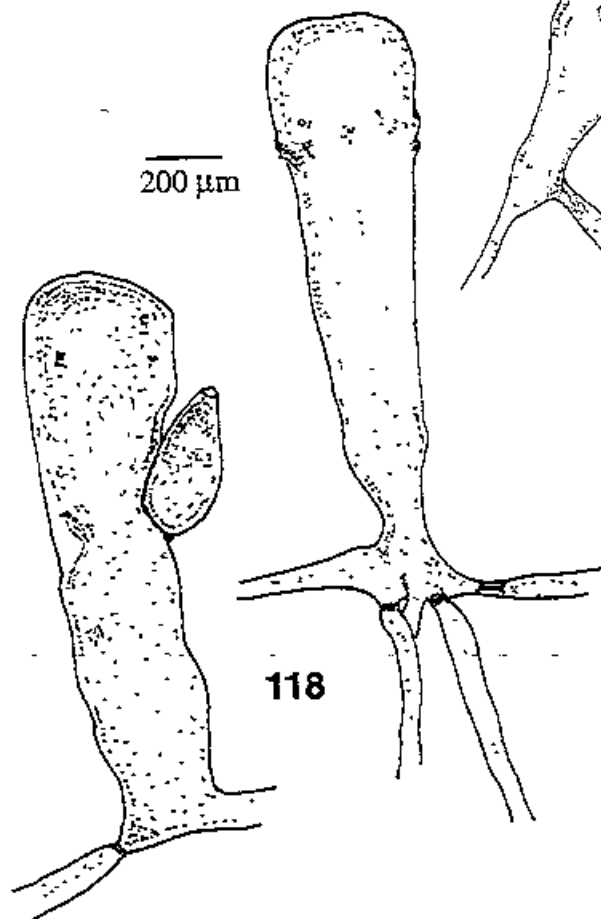
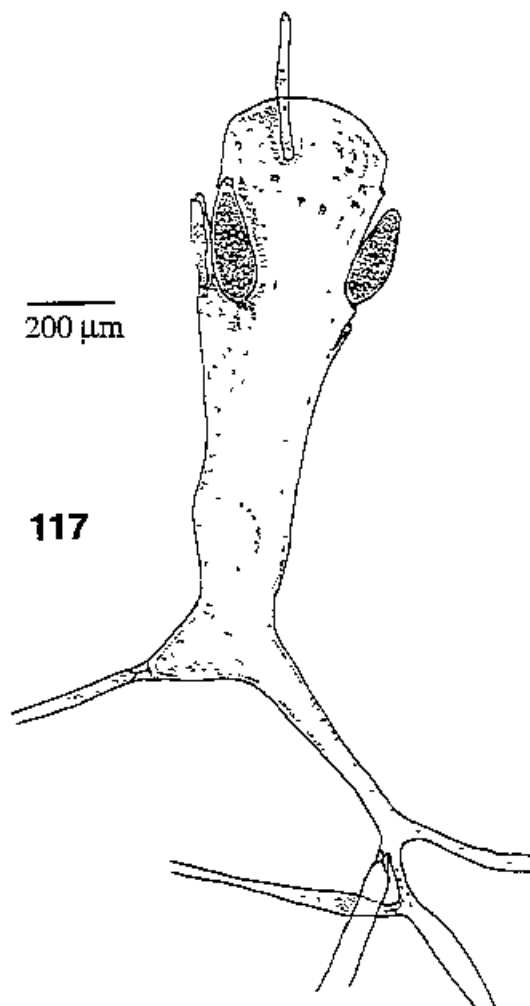
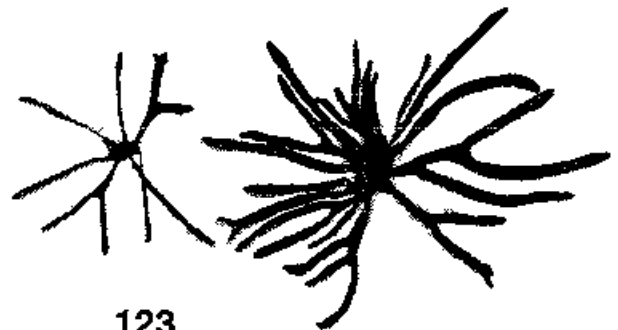
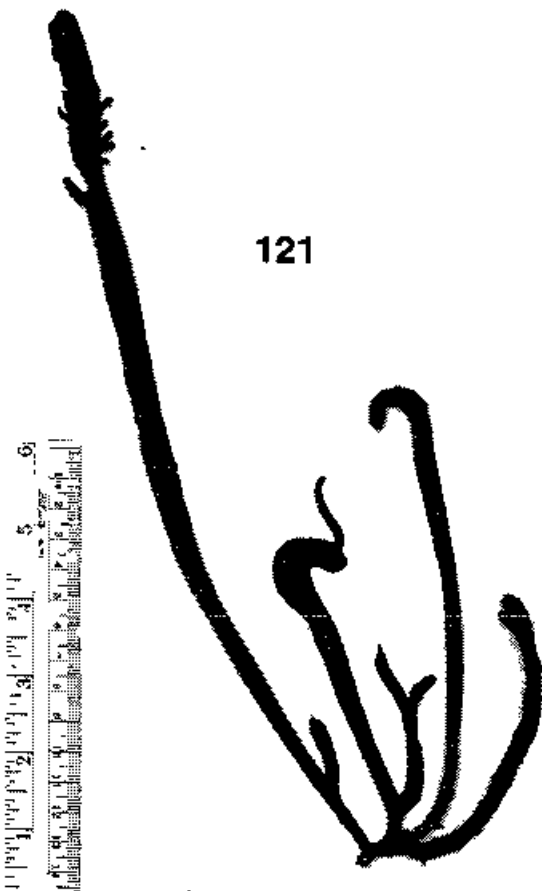
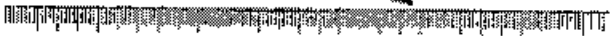


Fig. 118 *Codium amplivesciculatum* (= *C. longiramosum*). Utrículos maduros (Isla San José, BCS (BCG)).



Figs 120-123. Hábitos diversos de *Codium graffa* 120 Ejemplar creciendo sobre una roca en Playa La Saladita, Mich. 121. Fotografía del holotipo. 122. Playa Las Peñas, Mich. (UAMIZ s.n.). 123. Playa Manzanilla, Mich. (UAMIZ s.n.)

Codium en el Pacífico Mexicano

CODIUM GIRAFFA Silva, Phycologia 18: 264-265. 1979a. HOLOTIPO: México. Papanaoa, Gro., Pedroche et al. s.n. (UC 1446015!).

Nombres mal aplicado. *Codium longiramosum*. W.R Taylor, 1945 (pro parte) *Codium decorticatum*. Huerta, 1978 (pro parte).

FIGS. 119-138

Talo erecto, simple o ramificado esporádicamente, formando matas de hasta de 80 cm de longitud. Color verde oscuro, casi negro; suave y compacto al tacto. Fijo fuertemente al sustrato mediante filamentos rizoidales que integran una masa esponjosa. Ramas cilíndricas o algo compresas con la edad, 3-20 mm de diámetro, lisas o con proliferaciones diversas a manera de tumores. Talo fácil de disecar, resultando en utrículos individuales, cilíndricos y alargados en forma de mortero, construcción debajo del ápice que se extiende hasta casi la base del utrículo, (1150-) 1250-1800 (-2250) μm de longitud, (100-) 120-200 (-250) μm de diámetro en la porción apical y (35-) 46-70 (-92) μm de diámetro en la base; ápices redondeados, pared apical delgada de 3-4 μm de grosor. Pelos o cicatrices ausentes; filamentos medulares de 20-55 μm de diámetro.

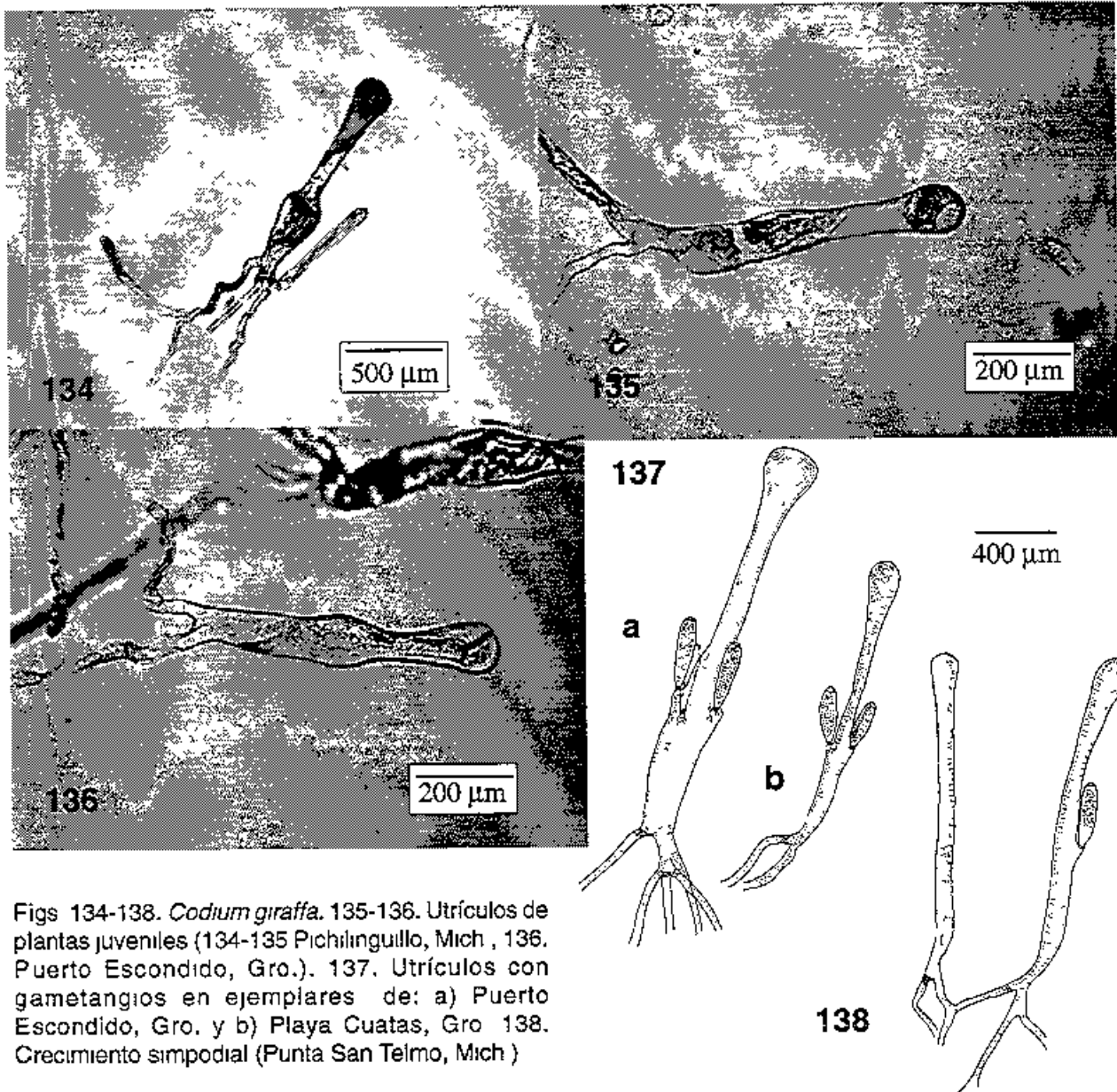
Gametangios cilíndricos o ligeramente fusiformes, (165-) 220-320 (-400) μm de longitud, (54-) 60-93 (-160) μm de diámetro, uno o varios por utrículo, situados en una protuberancia conspicua a una altura del ápice que oscila entre (515-) 800-1250 (-1440) μm y sobre un pedicelo de hasta 50 μm de longitud.

Distribución geográfica conocida. México, Mazatlán, Sin. a Puerto Escondido, Oax.; Fig. 119.

Información ecológica. Crece en la zona intermareal sobre rocas, en situaciones expuestas al oleaje fuerte como canales de corriente, en plataformas o riscos y en lugares sombreados.

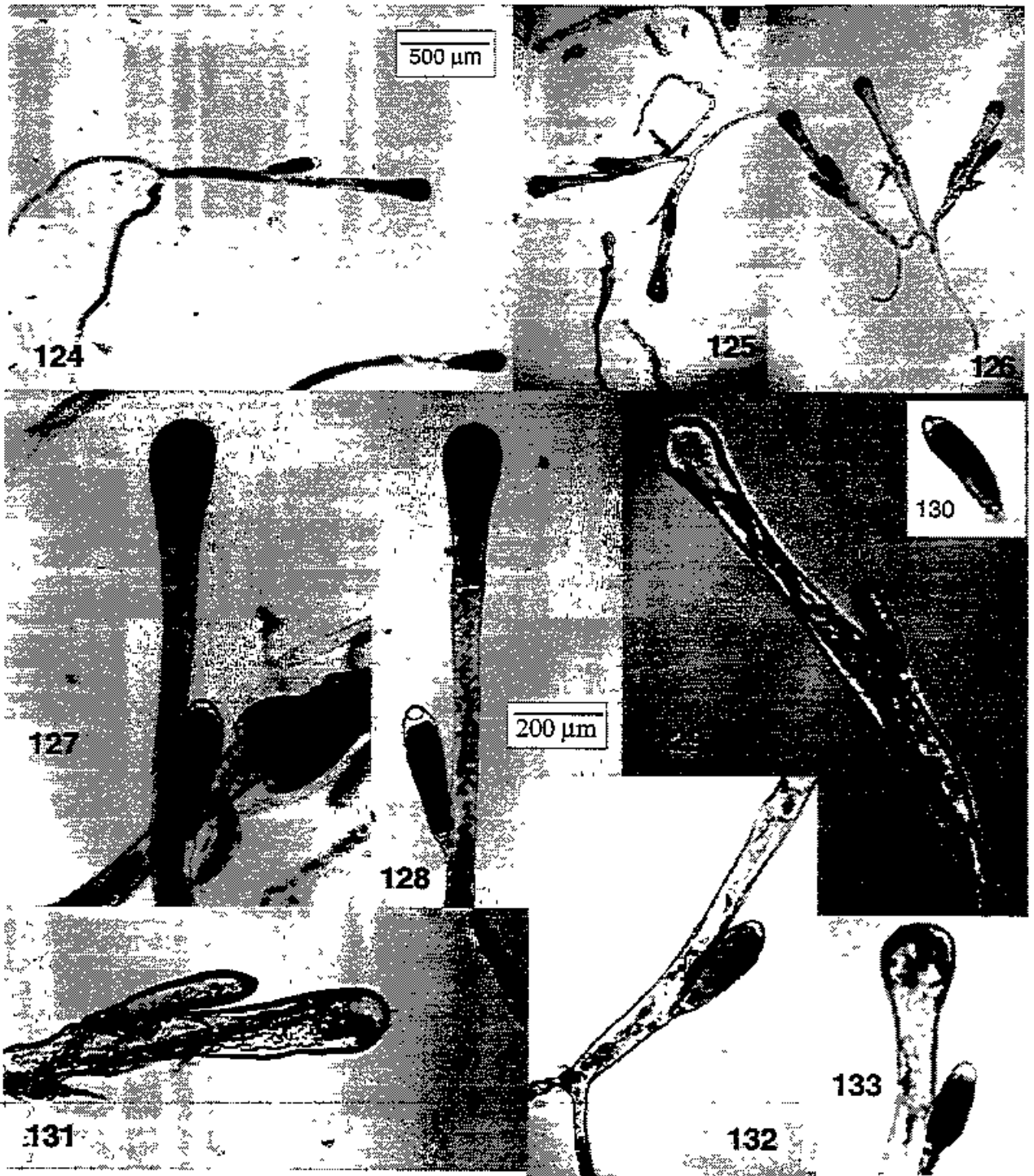
Notas y comentarios. *Codium giraffa* está restringida a la porción tropical del Pacífico mexicano y es fácilmente distinguible por el gran tamaño que puede alcanzar, única entre las especies tropicales y por su talo largo simple, de color oscuro que parecen ser cabelleras moviéndose al ritmo de las olas. Sin embargo y aunque extremadamente raros, es posible encontrar talos ramificados subdicotómicamente que pueden ser confundidos con otras especies erectas de este género, como es el caso del ejemplar de *Chavez-Forsman* de Isla Ixtapa, Gro., identificado como *C. cuneatum*. Sin embargo, el examen anatómico revela rápidamente que se trata de *C. giraffa*. Las dimensiones utriculares son sólo comparables con los miembros de las especies: *C. amplivesiculatum*, *C. magnum* y menor medida con *C. fragile*. El epíteto específico elegido por Silva (1979a) aduce a la extensión, a manera de cuello de una girafa, que se presenta en los utrículos. Incluso en los ejemplares más jóvenes examinados, esta característica es fácilmente observable (figs. 135-137). El registro de Mateo Cid y Mendoza González (1992) para las playas de Guayabitos y Las Peñas, en el estado de Nayarit, representaba el límite norte en la distribución de esta especie, ahora extendido hasta Mazatlán, Sin. Los ejemplares de esta localidad son de menor tamaño comparados con los de la región netamente tropical. Aparentemente el límite sur se podría encontrar en Bahía La Ventosa (Leon Tejera com pers.), falta confirmar dicho registro.

Ejemplares examinados. Sin.: Mazatlán, *Ochoa-Escalante s.n.* (ECM-UAS). Nay.: Bahía Chacala, Huerta, Casas, Garcia y Hernandez s.n. (ENCB); Lo de Marcos, Chavez s.n. (ENCB). Jal.: Bahía Chamela, Pedroche et al. s.n. (UC) Mich.: Punta San Telmo Pedroche et al. s.n. (UAMIZ), Pedroche s.n. (UAMIZ); Bahía de Maruata, Ceballos s.n. (ENCB), Pedroche mp-2 (UAMIZ); Pichilinguillo, Senties s.n. (UAMIZ); Caleta de Campos, Chavez s.n. (ENCB), La Saladita, Pedroche et al., s.n. (UAMIZ); Chuquiapan, Pedroche et al., s.n. (UAMIZ); Playa Manzanilla, Avila Ortiz s.n. (UAMIZ); Playa Las Peñas, Pedroche y Senties Pp 12a (UAMIZ), Avila Ortiz s.n. (UAMIZ). Gro.: Puerto Escondido, Avila Ortiz 69 (UAMIZ), Avila Ortiz s.n. (FESZ, UAMIZ), Avila Ortiz s.n. (UAMIZ); Isla Ixtapa, Dawson 21341 (US), Chavez-Forsman s.n. (ENCB);



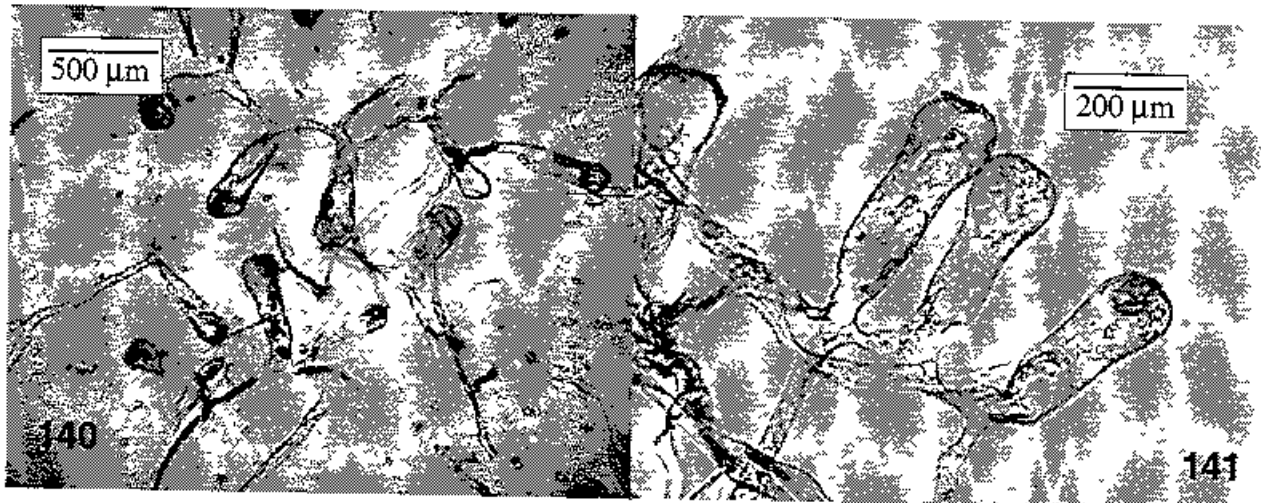
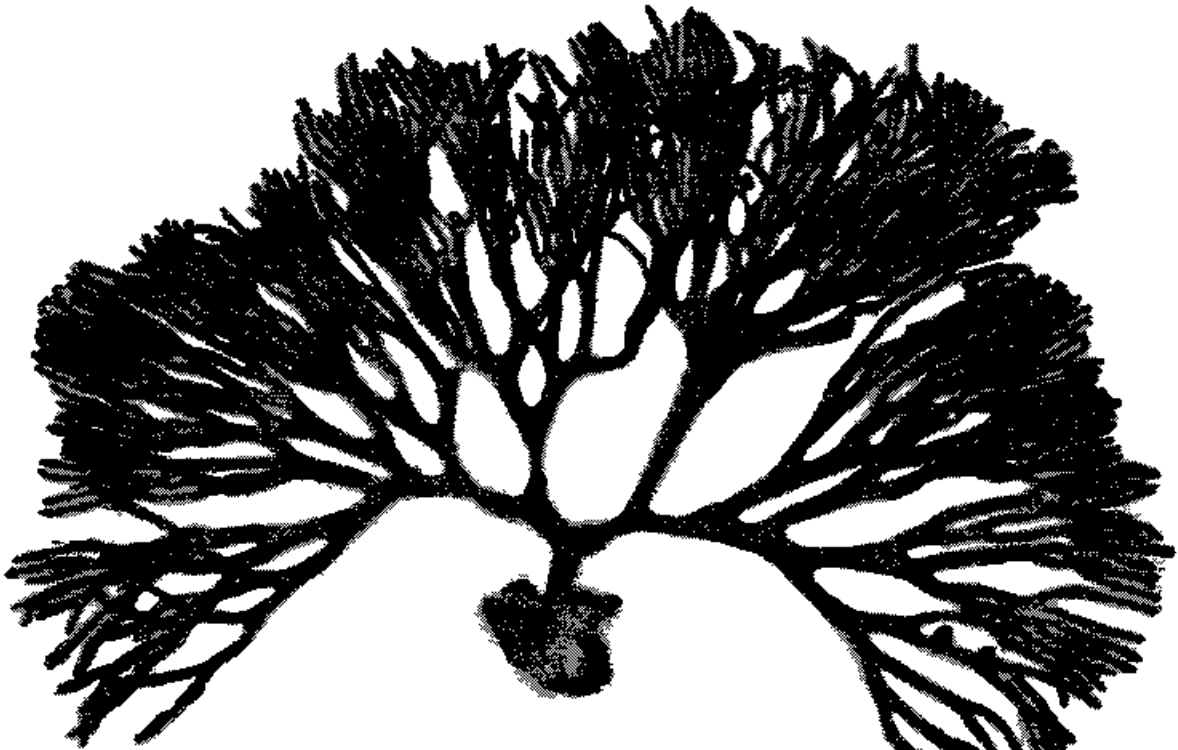
Figs 134-138. *Codium giraffa*. 135-136. Utrículos de plantas juveniles (134-135 Pichilinguillo, Mich , 136. Puerto Escondido, Gro.). 137. Utrículos con gametangios en ejemplares de: a) Puerto Escondido, Gro. y b) Playa Cuatas, Gro 138. Crecimiento simpodial (Punta San Telmo, Mich)

Playa Cuatas, *Pedroche s.n.* (UAMIZ), *Senties s n* (UAMIZ); Playa Majahua, *Avila O. s/n.* (UAMIZ); Morro de Petatlán *Schmitt 120 A-33* (AHFH en UC, UC); Papanoa, *Pedroche et al. s.n.* (UC {HOLOTIPO}), La Barrita, *Sanchez y Gonzalez ChP-515* (ENCB) Oax.: Puerto Escondido, *Alum Fac. Ciencias s n.* (UC)



Figs. 124-133. Utrículos con gametangios. 124, 127-128, 130, 132-133. Playa Cuatas (Zihuatanejo), Gro
125-126, 129, 131. Maruata, Mich (124-126 la misma escala, 127-133 la misma escala).

139



Figs 139-141. *Codium dawsonii*: 139. Hábito del espécimen tipo 140-141. Utrículos individuales del mismo espécimen

CODIUM DAWSONII P.C. Silva ined. en Goff *et al.*, 1992. HOLOTIPO. México, Isla Guadalupe, BC (BCP), *Silva* 5734 (UC!).

FIGS 34, 139-149

Talo erecto, ramificado profusamente de manera dicotómica o subdicotómica, formando matas de hasta de 12 cm de longitud, de color verde claro, muy delicado y suave al tacto. Fijo al sustrato mediante filamentos rizoidales que integran un disco compacto. Ramas cilíndricas o ligeramente comprimidas, 1-2 mm de diámetro, lisas. Talo fácil de disecar, resultando en utrículos individuales, claviformes o campanulados cortos, crecimiento simpodial evidente; leve constricción debajo del ápice, (370-) 400-500 (-580) μm de longitud, (70-) 100-170 (-200) μm de diámetro en la porción apical y (40-) 60-90 (-110) de diámetro en la base; ápices truncados o redondeados, pared apical delgada hasta 13 μm de grosor. Pelos o cicatrices presentes en una zona alrededor de 45-100 μm del ápice; filamentos medulares de 20-30 μm de diámetro.

Gametangios lanceolados o fusiformes de (140-) 160-190 (-210) μm de longitud, (58-) 60-75 (-85) μm de diámetro, uno por utrículo, situados a una altura del ápice que oscila entre 200-300 μm , sobre un pedicelo muy corto.

Distribución geográfica conocida. México, Isla Guadalupe, BC (BCP) y Rocas Alijos BCS (BCP); Fig. 34. Catalina Island, California, USA (Goff *et al.*, 1992).

Información ecológica. Crece sobre rocas, desde la zona intermareal baja hasta la inframareal, alcanzando los 50 m de profundidad.

Notas y comentarios. Esta especie se caracteriza por talos muy delgados y profusamente ramificados, sobre todo en las porciones terminales. La apariencia externa es de un talo frágil y delicado. Entre las especies presentes en el Pacífico mexicano, es la única con estas características y restringida a Isla Guadalupe y Rocas Alijos. En cuanto a su anatomía, también es particular, pues los utrículos son pequeños y globosos o campanulados.

Algunas especies de otras floras se asemejan en ciertas características, por ejemplo *Codium tenue* de África posee ramas terminales abundantes y muy delgadas, aunque las dicotomías son cuneadas, atributo no presente en *C. dawsonii*. Los utrículos de estas ramas son de forma similar a las de *C. dawsonii*, pero de un tamaño mayor. Otra especie algo parecida es *C. isthmocladum* ssp. *clavatum*, del Atlántico; en esta especie, los talos llegan a ser también delicados y los utrículos son claviformes con ápices amplios, pero nuevamente el tamaño de los utrículos rebasa los de *C. dawsonii*. Finalmente, *C. barbatum* del Japón, posee una morfología externa muy cercana a la de la especie que nos ocupa, con utrículos pequeños pero de una complexión diferente, son más cuadrados que claviformes. Por relaciones geográficas esta podría ser la especie con la que está más emparentado *C. dawsonii*; sin embargo, estudios de genética molecular darán una idea más precisa sobre estas relaciones.

Ejemplares examinados. BC (BCP): Isla Guadalupe, *Dawson* 08293 (AHFH en LAM), *Dawson* 08398 (US, AHFH en LAM), *Dawson* 08415 (US), *Dawson* 08520 (US, AHFH en LAM), *C. Limbaugh* (*Silva*, P.C. 5734) (UC), P.C. *Silva* 5792 (UC {HOLOTIPO}). BCS (BCP): Rocas Alijos, *Skinner* s.n. (UC).

149

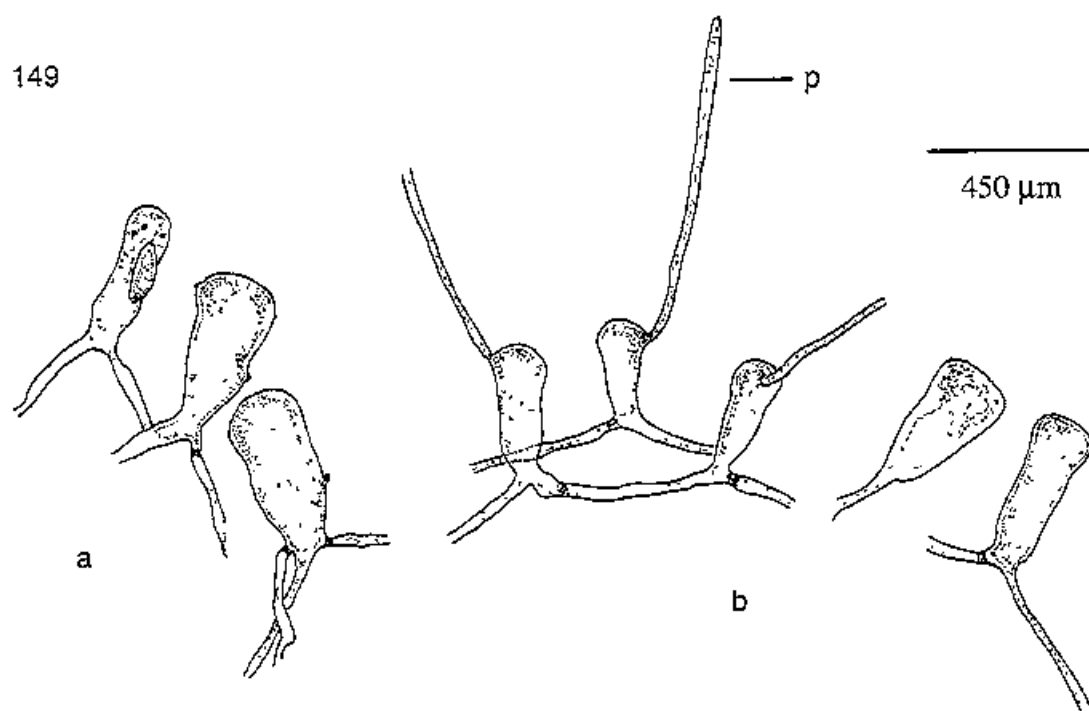
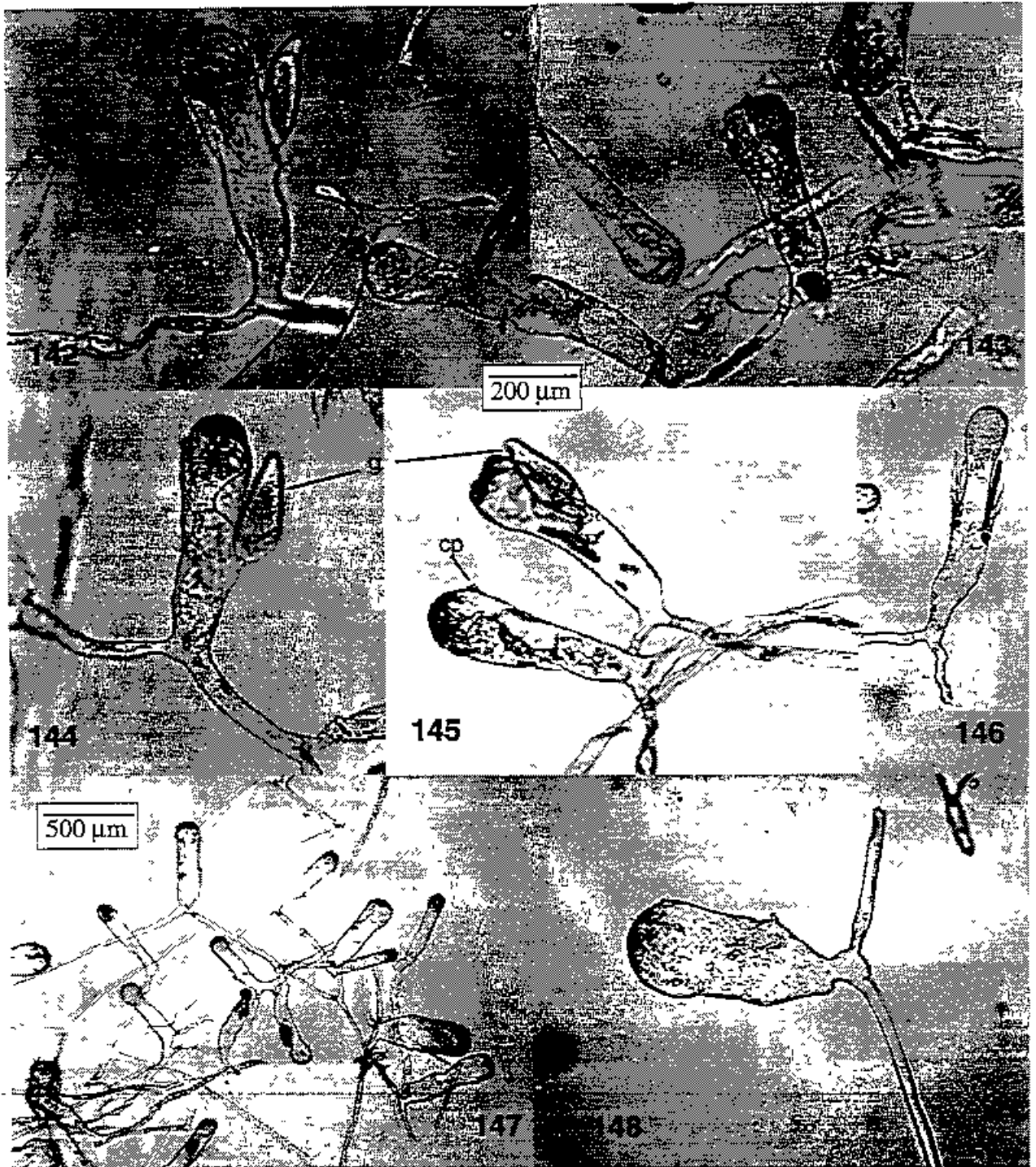
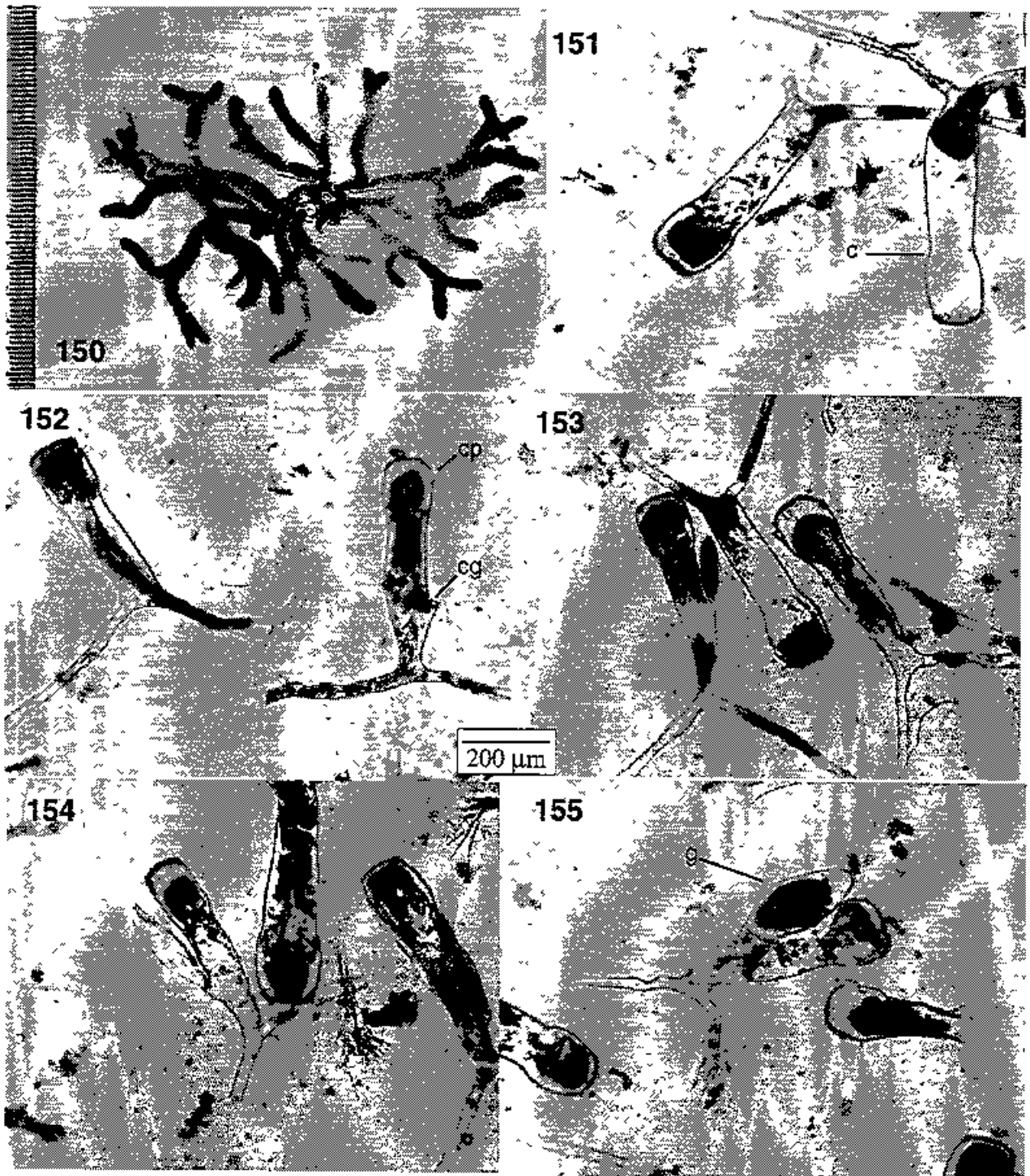


Fig. 149. *Codium dawsonii*. a) Utrículos provenientes de ejemplares de Rocas Alijos. b) Utrículos mostrando pelos (p) (Isla Guadalupe, BCP).



Figs. 142-148. *Codium dawsonii*. 142-145. Utriculos varios del holotipo, entre ellos algunos con cicatrices de pelos (cp) y estructuras reproductoras (g). 146-148. Utriculos de ejemplares provenientes de Rocas Añijos, BCP.



Figs. 150-155. *Codium oaxacense* 150. Especimen tipo. 151-155 Utriculos varios, vegetativos y reproductivos en donde se observa la constricción (c) que forma la típica cabeza en forma de mortero, cicatrices de pelos (cp) y gametangios (cg), así como gametangios completos (g) (Matanchen, Nay).

CODIUM OAXACENSE P.C. Silva y Chacana ined. HOLOTIPO: México, Barra Santa Elena, Oax., León Tejera s.n. (UCI).

Nombres mal aplicados: *Codium dichotomum*. Dawson, 1949 (pro parte). Dreckmann *et al.*, 1990. León Tejera y González González, 1993. *Codium edule*. Mateo Cid y Mendoza González, 1992. León Tejera y González González, 1993. León Tejera *et al.*, 1993. Mendoza González *et al.*, 1994. *Codium geppiorum*. Stout y Dreckmann, 1993. *Codium isabelae*. Serviere Zaragoza, González González y Rodríguez Vargas, 1993. León Tejera *et al.*, 1993. *Codium decorticatum* Mateo Cid y Mendoza González, 1992. *Codium isthmocladum*. Huerta, 1978 (pro parte).

FIGS. 150-164

Talo procumbente, a menudo divaricado y anastomosado, formando matas de hasta 10 cm de diámetro, de color verde oscuro y suave al tacto; irregularmente o dicotómicamente ramificado, ramas cilíndricas o ligeramente comprimidas de 2-3 mm de grosor; segmentos terminales cortos de 3 cm de longitud y fijo al sustrato mediante un disco esponjoso. Utrículos cilíndricos o claviformes, con una marcada construcción por debajo del ápice, que le confiere aspecto de majador de mortero o pistilo de una flor, (350-) 430-620 (-800) μm de longitud, (60-) 100-165 (-240) μm de diámetro en la porción apical y (23-) 45-80 (-115) μm en la base, pared utricular hasta 3.5 μm de grosor; ápices aplanados o redondeados, sin engrosamientos apicales. Pelos y cicatrices escasos, situados a una distancia del ápice utricular que oscila entre 30-75 μm ; filamentos medulares de 20-40 μm de diámetro.

Gametangios fusiformes de (150-) 190-340 (-360) μm de longitud, (30-) 65-85 (-105) μm de diámetro, de uno a tres por utrículo, situados a una altura del ápice entre 250-350 μm , sobre una prominencia pequeña

Distribución geográfica conocida. México, Mazatlán, Sin. a Golfo Dulce, Costa Rica (Chacana, com. pers.); Fig. 164.

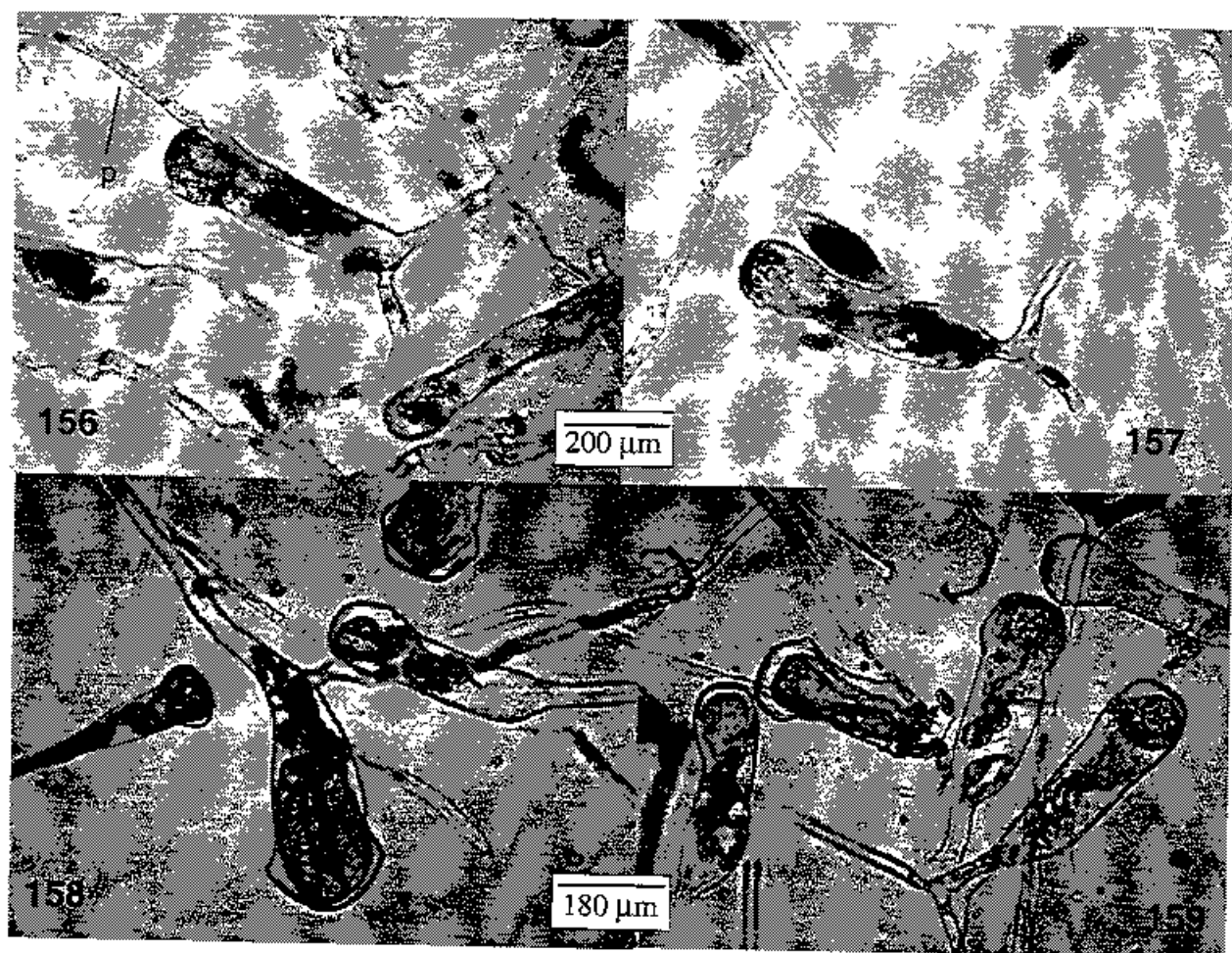
Información ecológica. Crece adhiriendo a rocas, en charcos o pozas de marea de la zona intermareal en situaciones protegidas, generalmente en oquedades y áreas sombreadas.

Notas y comentarios. El talo procumbente y anastomosado, con ramificación dicótoma, de *C. oaxacense* lo asemejan a *Codium edule* P. C. Silva; sin embargo, su anatomía difiere completamente de esta última especie por la forma de los utrículos, que son piniformes con porciones apicales ensanchadas. *Codium dworkense* Børgesen, entidad típica del Océano Índico (Silva *et al.*, 1996), comparte las dimensiones utriculares y la construcción por debajo del ápice utricular con *C. oaxacense*, pero el hábito que presenta no es anastomosado. El carácter de las ramas anastomosadas parece ser variable entre los miembros del Pacífico mexicano y hasta la fecha no se ha podido establecer alguna correlación ambiental o biológica.

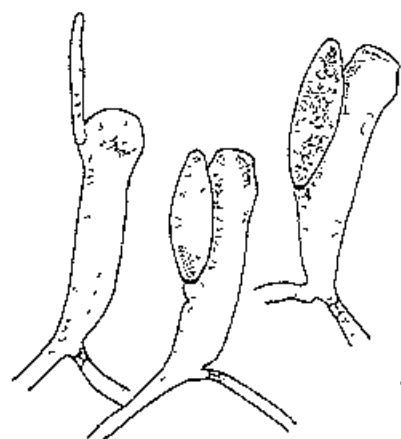
Algunos de los representantes de *Codium simulans*, de la porción sur del Golfo de California, llegan a tener una longitud utricular similar a *C. oaxacense* e incluso una ligera construcción por debajo del ápice, pero nunca llegando a presentar la típica cabeza de majador de mortero de este último. Por lo general, los miembros del complejo *C. simulans* presentan una pared apical laminar engrosada, carácter no observado en *C. oaxacense*.

Ejemplares examinados. Sin.: Mazatlán, Dawson 10832 (AHFH en LAM), Dawson 3605 (UC, AHFH en UC), Mendoza y Mateo s.n. (ENCB), Isla Venado, Dawson s.n. (UC). Nay.: Matanchen, Pedroche fp21ne (UAMIZ), Pedroche fp14ne(2) (UAMIZ); Bahía Chacala, Huerta *et al.* s.n. (ENCB); Chacalilla, Pedroche fp7ne (UAMIZ); Sayulita, Serviere s.n. (FCME); Punta de Mita, Mateo y Mendoza s.n. (ENCB), Mateo y Lopez s.n. (ENCB), León Tejera s.n. (FCME), Pedroche fp22ne (UAMIZ), Cruz de Huanacaxtle, Pedroche fp2ne (UAMIZ); Faro de Bucerías, Senties s.n. (UAMIZ). Jal.: Colemilla, Serviere s.n. (FCME); Tenacatita,

Codium en el Pacífico Mexicano



160

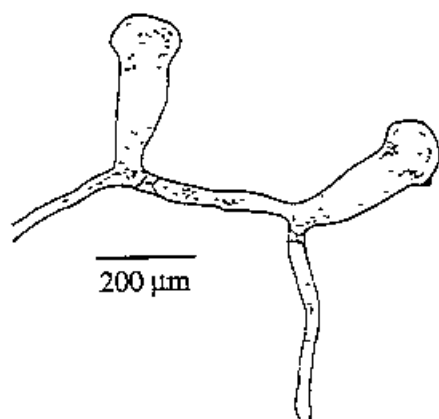


161

200 μm

Figs. 156-161. *Codium oaxacense* 156-157. Utrículos provenientes de ejemplares de Cruz de Huanacaxtle, Nay. 158-159 Matenal de La Saladita, Mich. (p = pelo). 160-161 Utrículos reproductivos de Mazatán, Sin.

162



30 μ m

163



Figuras 162-163 *Codium oaxacense*. Material de La Saladita, Mich 163. Detalle del septo en un filamento medular.

Dawson 12396 (US), *Pedroche fp29ne* (UAMIZ), Careyes, *Pedroche fp27ne* (UAMIZ), *Pedroche et al. s.n.* (UAMIZ). Mich.: Punta San Juan de Alima, *Pedroche et al. s.n.* (UAMIZ); Pichilinguillo, *Pedroche et al. fm-57* (UAMIZ), *Senties et al. s.n.* (UAMIZ); Bahía Maruata, *Serrano 108* (IZTA); La Saladita, *Pedroche et al. s.n.* (UAMIZ); Chuquiapan, *Pedroche et al. s.n.* (UAMIZ). Gro.: Zihuatanejo, *Avila O. s.n.* (UAMIZ); Puerto Escondido, *Avila 26, 69'* (UAMIZ). Oax.: Barra Santa Elena, *León Tejera s.n.* (UC {HOLOTIPO}, FCME).

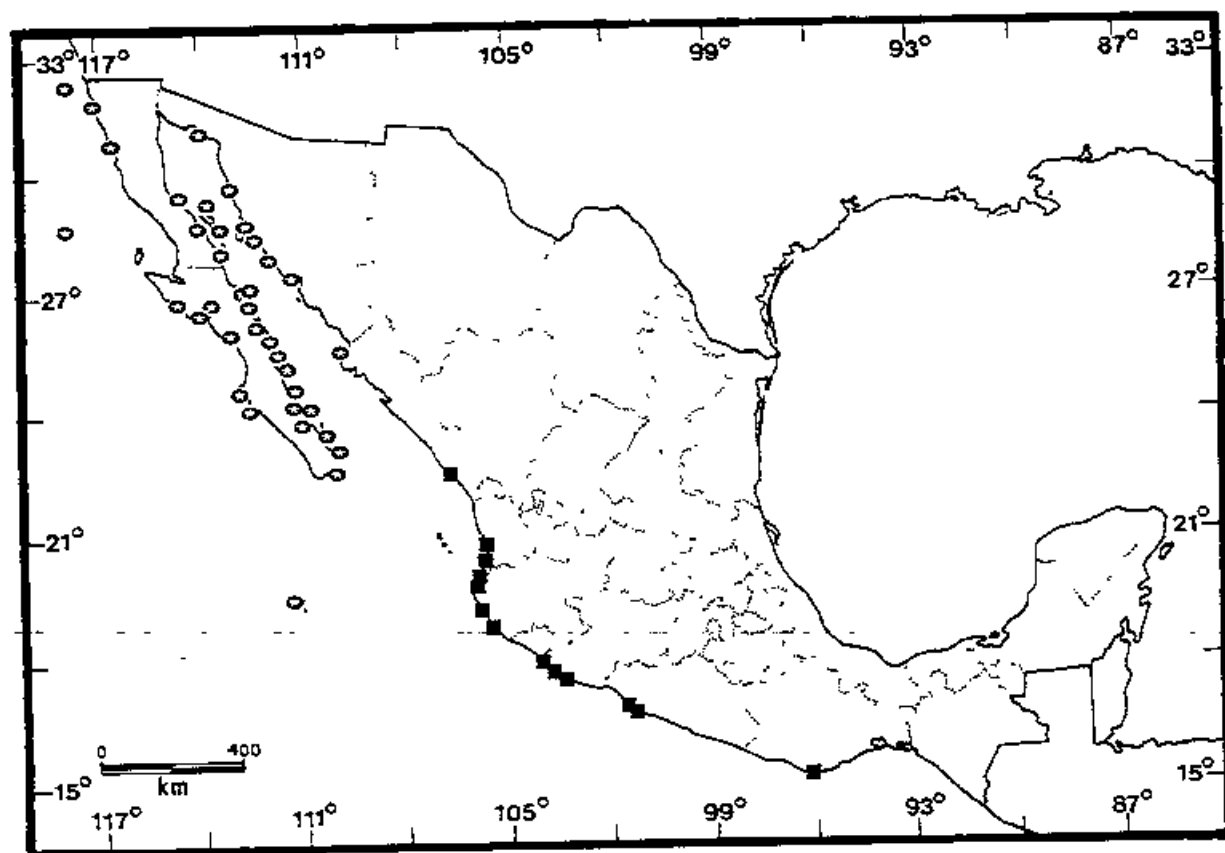
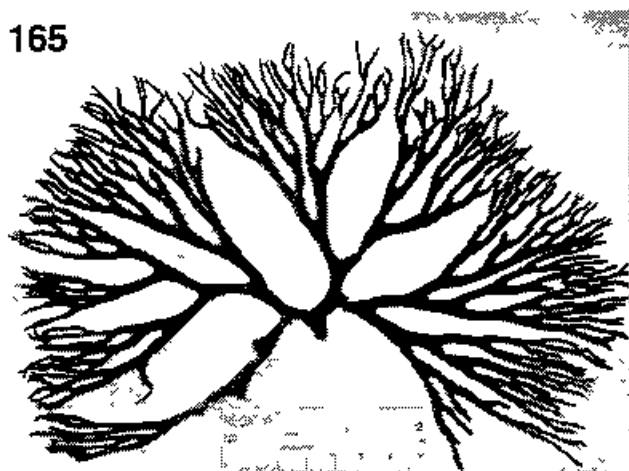


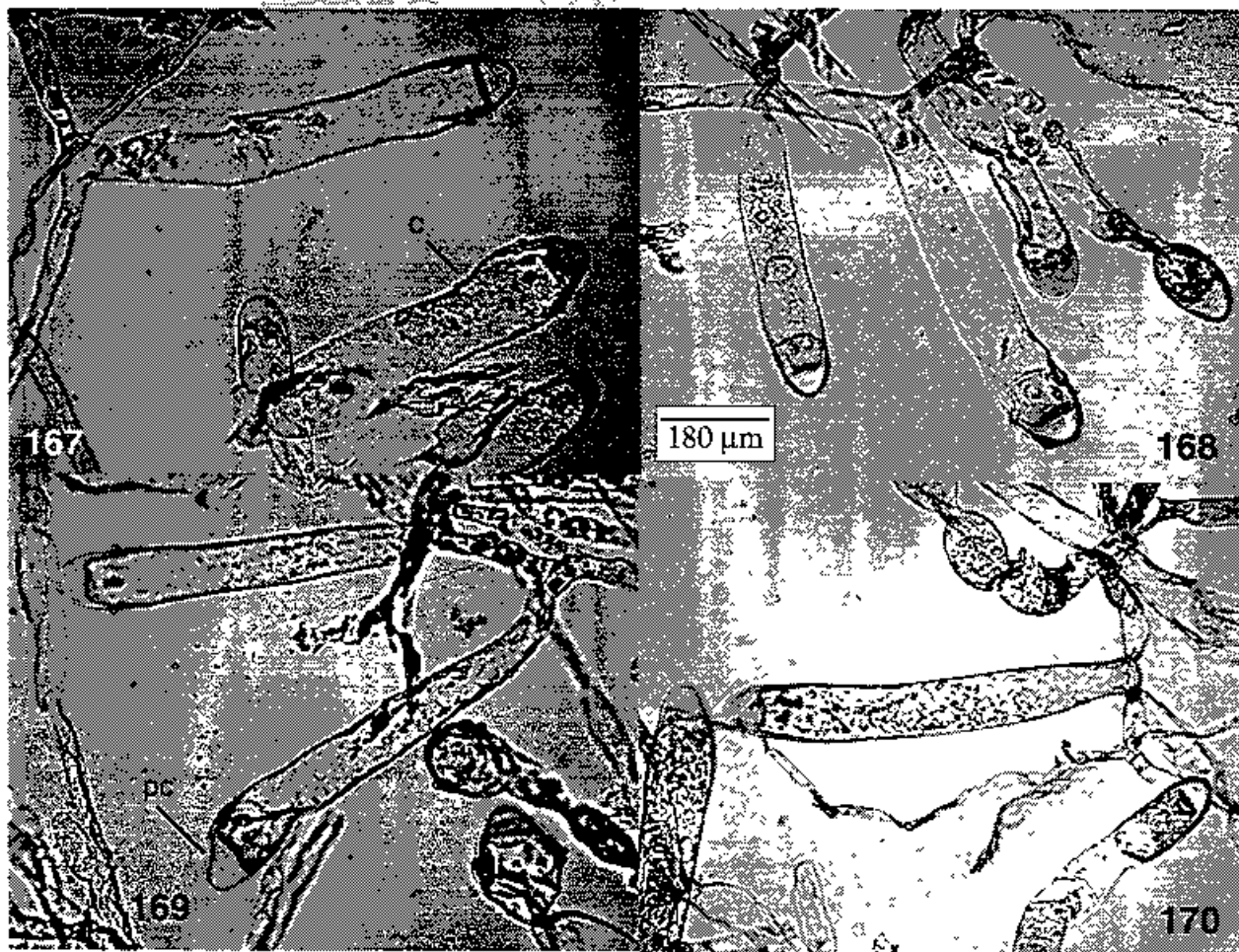
Fig. 164. Distribución de *Codium oaxacense* (■) y *C. simulans* (○) en la República Mexicana.

165



Herbarium of the University of California
Codium brandegeei J. Ag. 1881
 No. 1111 475
 Received at the Herbarium of the University of California
 August 1, 1906
 From the collection of
 J. S. Gardner, 1881
 No. 1111 475
 State of Calif. University
 Herbarium, University of California
 1906

166



Figs. 165-170. *Codium brandegeei* 165. Ejemplar tipo (tomado de Setchell y Gardner, 1924). 166 Fragmento del tipo en UC 167-170. Variedad de utrículos en los que se puede apreciar una pared apical cónica (pc) y una constricción debajo del ápice (c). Todos los utrículos provienen del fragmento del tipo

Codium en el Pacífico Mexicano

CODIUM BRANDEGEEI Setchell y Gardner, Proc. Calif. Acad. Sci. IV, 12: 712. 1924. HOLOTIPO: México, La Paz?, *Brandeggee s.n.* (fragmento en UC 221030!).

Codium anastomosans Setchell y Gardner, Proc. Calif. Acad. Sci. IV, 12: 711-712. 1924. HOLOTIPO: México, Isla Angel de la Guarda, *Johnston 84e* (fragmento en UC 472560!).

Codium cervicome Setchell y Gardner, Proc. Calif. Acad. Sci. IV, 12: 712-713. 1924. HOLOTIPO: México, Eureka, *Marchant 8* (UC 221045!).

Codium reductum Setchell y Gardner, Proc. Calif. Acad. Sci. IV, 12: 707-708. 1924. HOLOTIPO: México, Bahía de los Angeles, *Johnston 42* (fragmento en UC 472557!).

Codium macdougalii Dawson, Allan Hancock Pac. Exp. 3: 218. 1944. HOLOTIPO: México, Puerto Libertad, *MacDougal s.n.* (UC 468623!).

Nombres mal aplicados: *Codium tomentosum*. Mendoza González y Mateo Cid, 1986.

FIGS. 34, 165-214

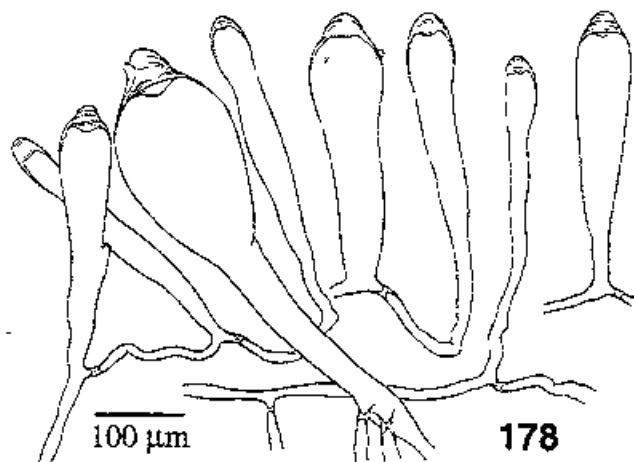
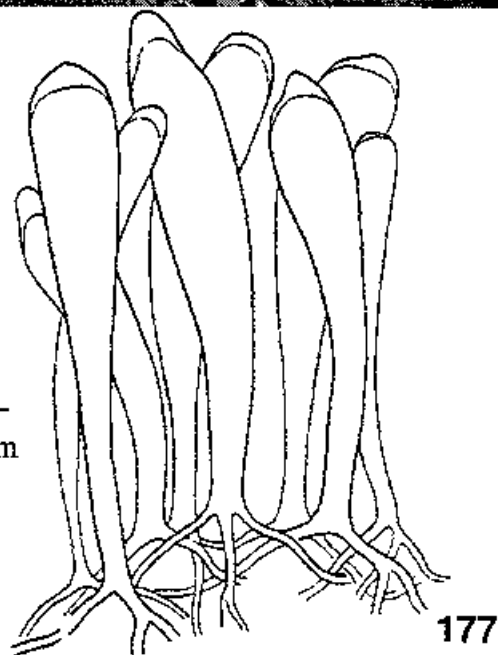
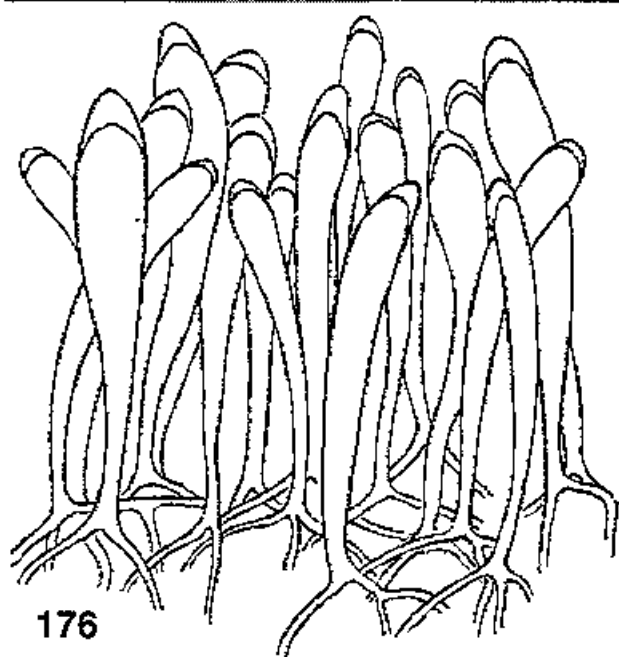
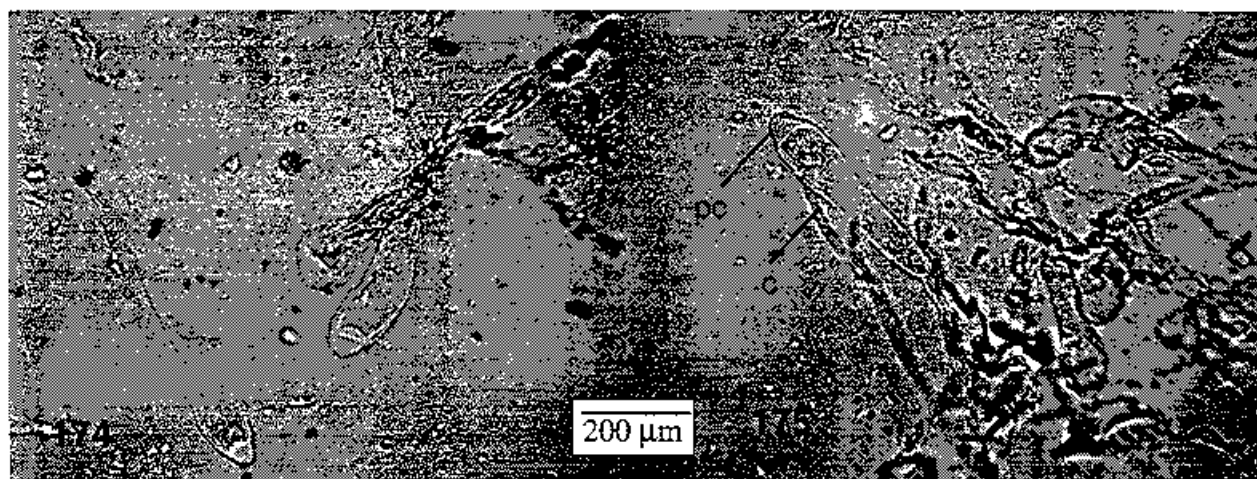
Talo erecto, ramificado dicotómicamente o subdicotómicamente, formando matas de hasta de 15 cm de longitud, de color verde medio, suave y compacto al tacto. Fijo al sustrato mediante filamentos rizoidales que integran un disco. Ramas cilíndricas, comprimidas y en algunas ocasiones, infladas en las porciones terminales hasta 10 mm de ancho. Anastomosis presente, en ciertos talos, en la porción inferior. Talo fácil de disecar, resultando en utrículos individuales, claviformes o cilíndricos, delgados, en ocasiones con utrículos secundarios; crecimiento simpodial secundario siempre evidente; constricción conspicua debajo del ápice que le confiere el aspecto de una cuchara o espátula, (460-) 540-820 (-1150) μm de longitud, (70-) 95-160 (-290) μm de diámetro en la porción apical y (30-) 40-70 (-112) μm de diámetro en la base; ápices redondeados pero estrechos, pared apical laminar cónica hasta 85 μm de longitud. Pelos o cicatrices presentes en una zona alrededor de 95 μm del ápice; filamentos medulares de 23-46 μm de diámetro.

Gametangios fusiformes o cilíndricos de (130-) 200-270 (-330) μm de longitud, (40-) 60-90 (-125) μm de diámetro, uno por utrículo, situados en una protuberancia ligera a una altura del ápice que oscila entre (230-) 280-390 (-500) μm y sobre un pedicelo corto de hasta 10 μm de longitud

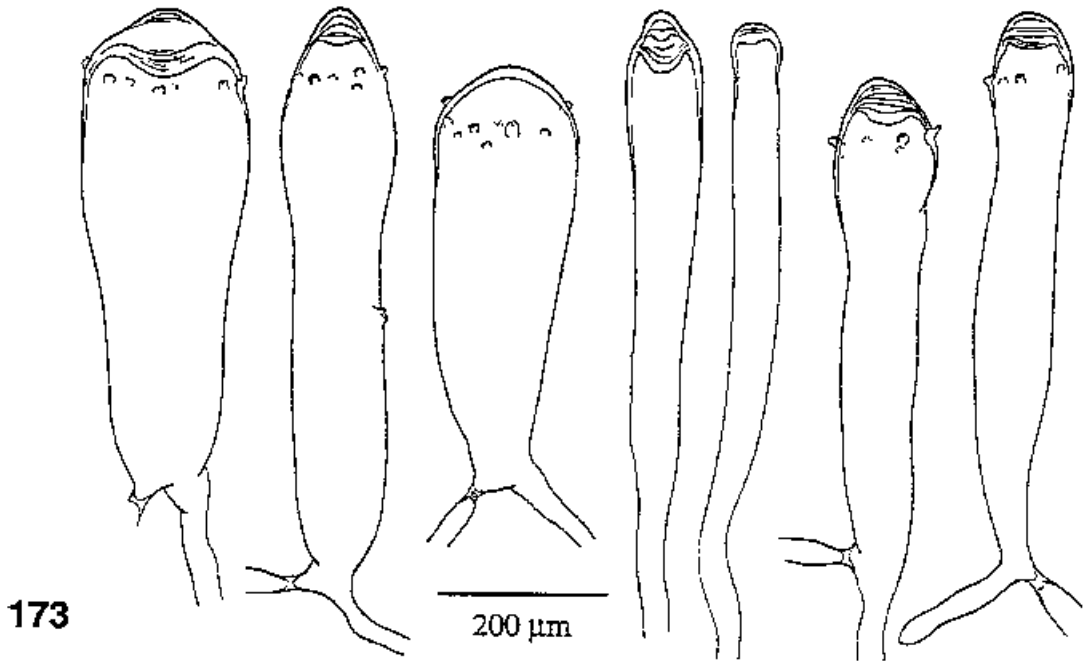
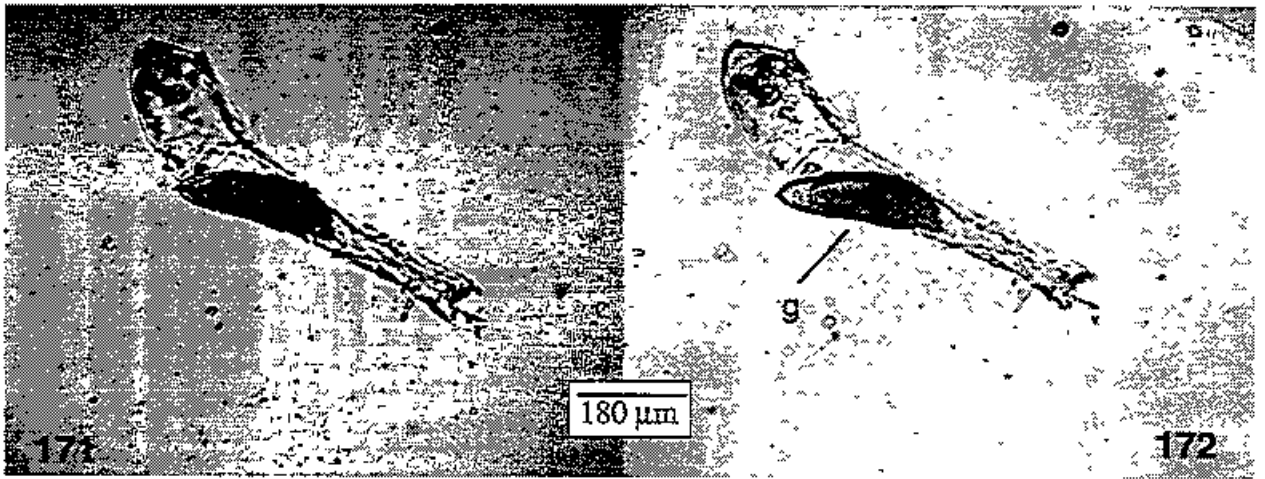
Distribución geográfica conocida. México, a lo largo del Golfo de California hasta Guaymas, Son.; Fig 34

Información ecológica. Crece en la zona intermareal, en pozas o charcos de marea y en la inframareal hasta 10 m de profundidad

Notas y comentarios. En el complejo *C. simulans*, citado al principio de este trabajo, se encontraban nueve especies, descritas originalmente para el Golfo de California. Un análisis exhaustivo y cuidadoso de los ejemplares tipo, así como de una gran cantidad de especímenes provenientes de esa área geográfica, evidenció una diversidad muy grande de formas macroscópicas. Esta gama de morfología externa ha sido el foco de atención y de opiniones encontradas entre los autores que han trabajado este complejo de especies (Setchell y Gardner, 1924, 1930; Dawson, 1944 y Silva, 1951). Esta plasticidad morfológica no posee correspondencia alguna con los atributos utriculares, por tal motivo decidimos probar la eficiencia de los caracteres presentes en los utrículos reproductivos, en parte siguiendo la opinión de Silva (1957: 130) de que los factores ambientales parecen tener un mayor efecto sobre el hábito de las plantas que sobre su anatomía. Pruebas estadísticas de análisis multivariado de varianza, función discriminante y componentes principales fueron aplicadas y a diferencia del complejo *C. decorticatum*, mencionado páginas atrás, aquí revelaron la existencia de cuando menos, dos grupos (Pedroche y Silva, 1997). Resultados preliminares de estudios moleculares en el gen 16S mitocondrial (ver adelante) indican una relación muy estrecha entre estos dos grupos.



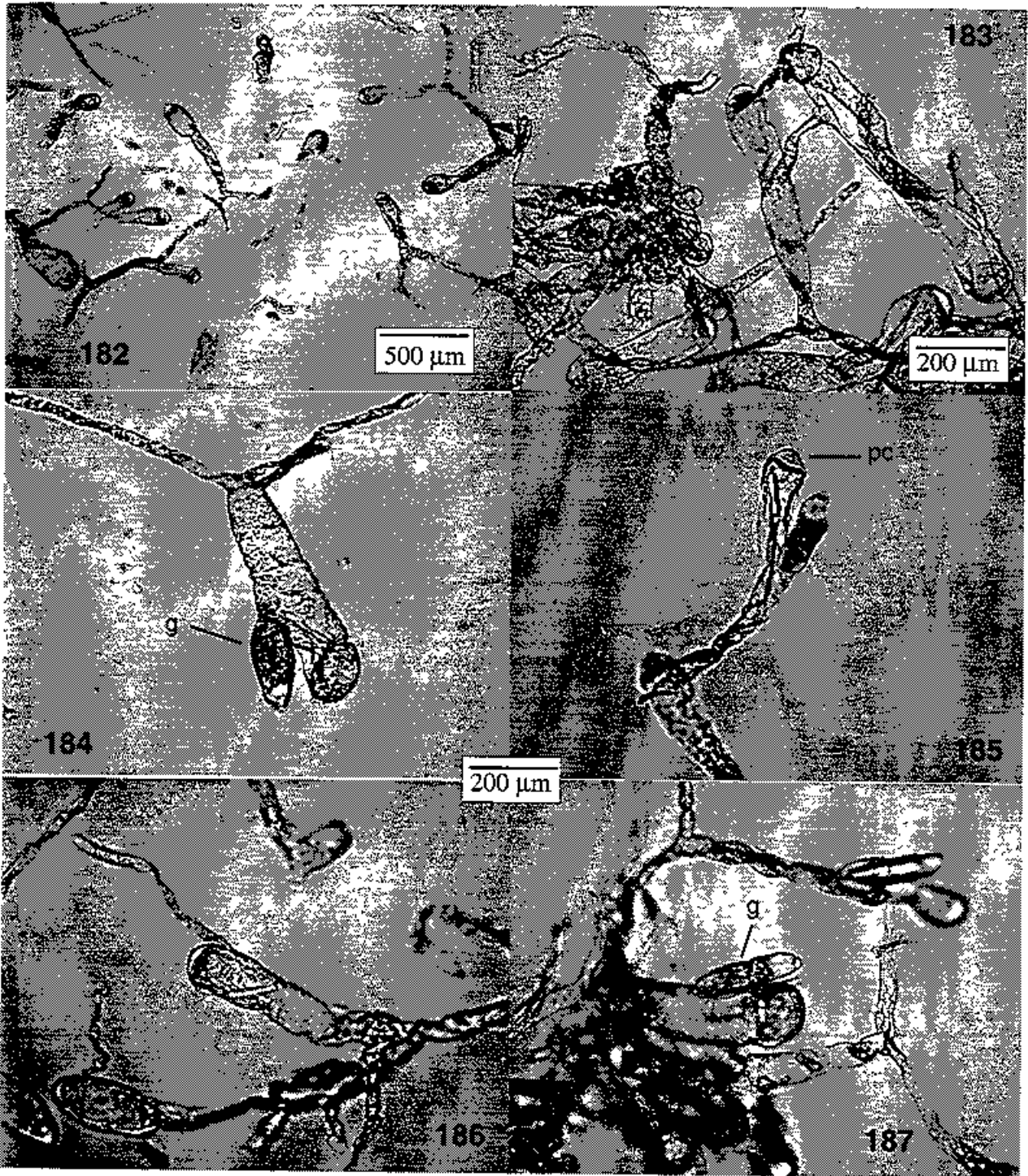
Figs. 174-178 . *Codium brandegeei* (= *Codium anastomosans*). 174-175 Utriculos del ejemplar tipo de *C. anastomosans*. Como se puede apreciar en estas fotografías, la condición del tipo es pésima, pero suficiente para considerar los detalles apicales. 176-177 Dibujos publicados por Setchell y Gardner (1924, p. 804). 178. Utriculos provenientes del tipo (dibujo inédito de Setchell)



Figs. 171-173. *Codium brandegeei*. Utrículos del fragmento del ejemplar tipo con gametangia (g). 173. Dibujo inédito de Setchell, proveniente del tipo.

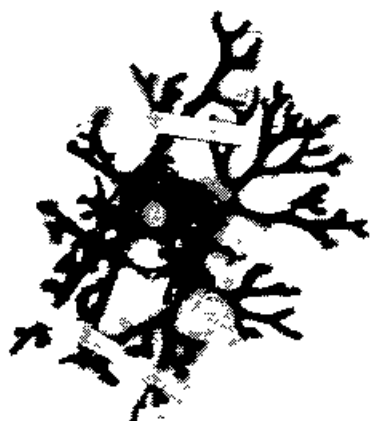
En el presente trabajo he elegido, hasta no poseer mayor información de morfogénesis, ontogenia y genética molecular, reconocer estas agrupaciones como dos especies, con los siguientes nombres. *Codium brandegeei* y *Codium simulans*. En términos anatómicos, ambos presentan crecimiento simpodial secundario evidente bajo el microscopio, con utrículos cercanos, aunque no al grado de considerarlo reducido, como sucede en los casos de *C. schmiederi* o *C. picturatum*

Codium brandegeei, especie endémica del Golfo de California, incluye talos erectos de tamaños, texturas, colores y patrones de ramificación muy diversos. Las características que se emplearon para diferenciar a esta especie, se pueden resumir en las siguientes: a) presencia de una constricción marcada por debajo del ápice (figs. 167, 175, 190, 208), b) pared apical laminar engrosada de forma cónica (figs. 169, 175, 185), c) posición de los gametangios en la mitad superior del utrículo y d) la relación entre la longitud de los gametangios y su diámetro es menor de 3.



Figs 182-187. *Codium brandegeei* (= *Codium cervicorne*). Utriculos rehidratados del ejemplar tipo de *Codium cervicorne* (pc = pared apical cónica, g = gametangio).

179



TYPE OF
Codium cervicorne S. & G.
 New Marine Algae from the Gulf of Calif.
 Setchell & Gardner. Proceedings of Calif.
 Acad. Sci., Vol. XII, No. 29, 4th Series,
 p. 712. 1924.

HERBARIUM OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA

ALGAE OF THE GULF OF CALIFORNIA

Codium cervicorne S and G.

Setchell & Gardner Type

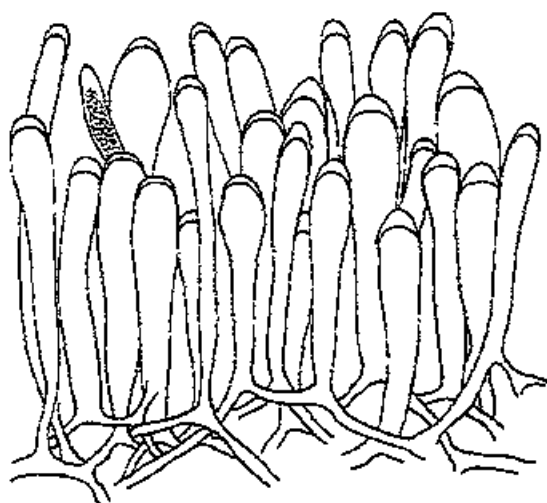
HERBARIUM OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA

Codium brandegeei S & G

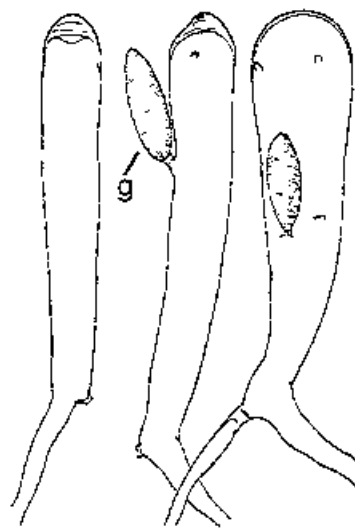
D. C. SEVA

III 1950

180



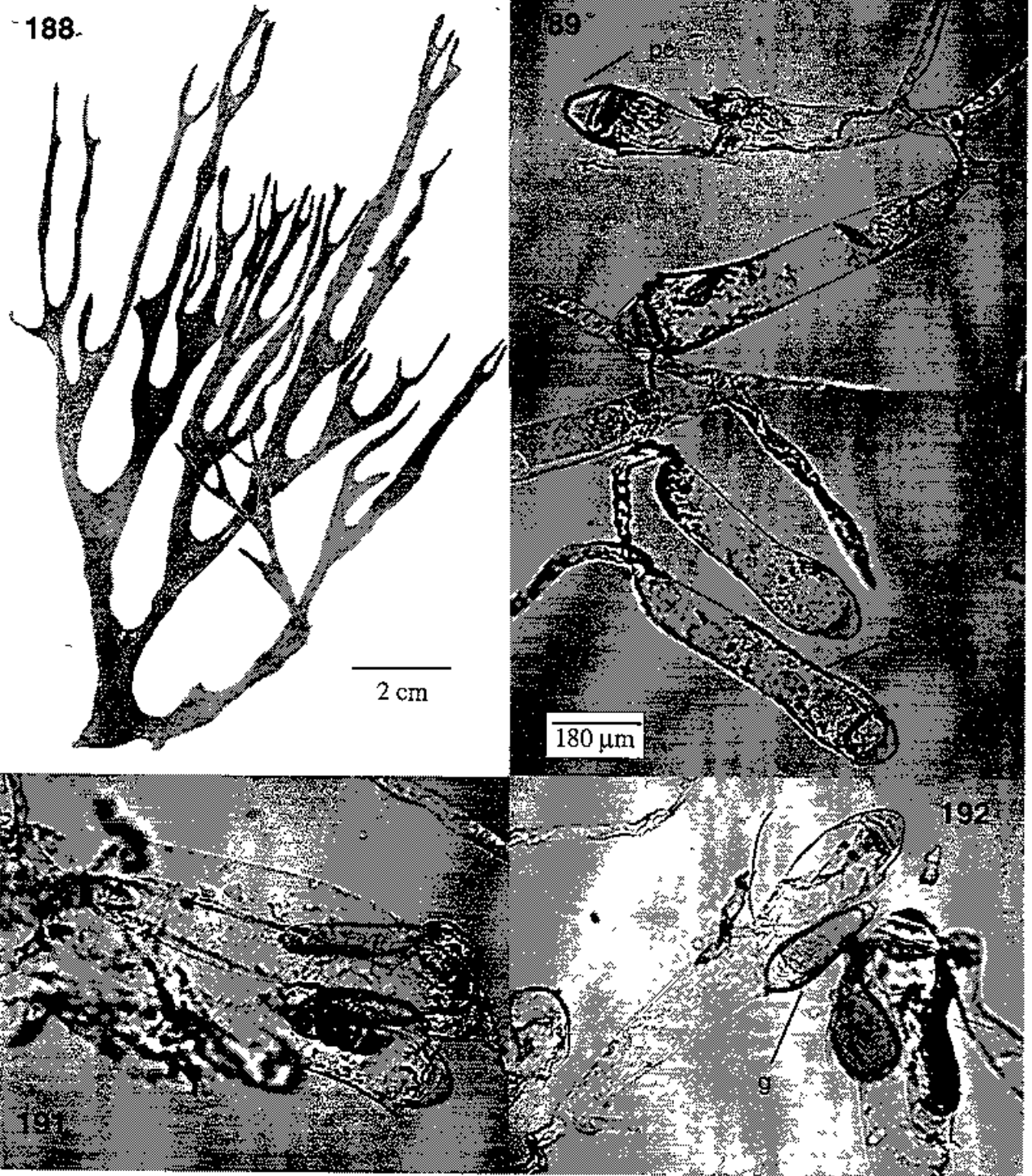
200 μ m



100 μ m

181

Figs. 179-181. *Codium brandegeei* (= *Codium cervicorne*). 179. Holotipo de *C. cervicorne*. 180. Dibujo publicado por Setchell y Gardner (1924, p. 801). 181. Dibujo mérito de Setchell que muestran utrículos provenientes del tipo (g = gametangio)



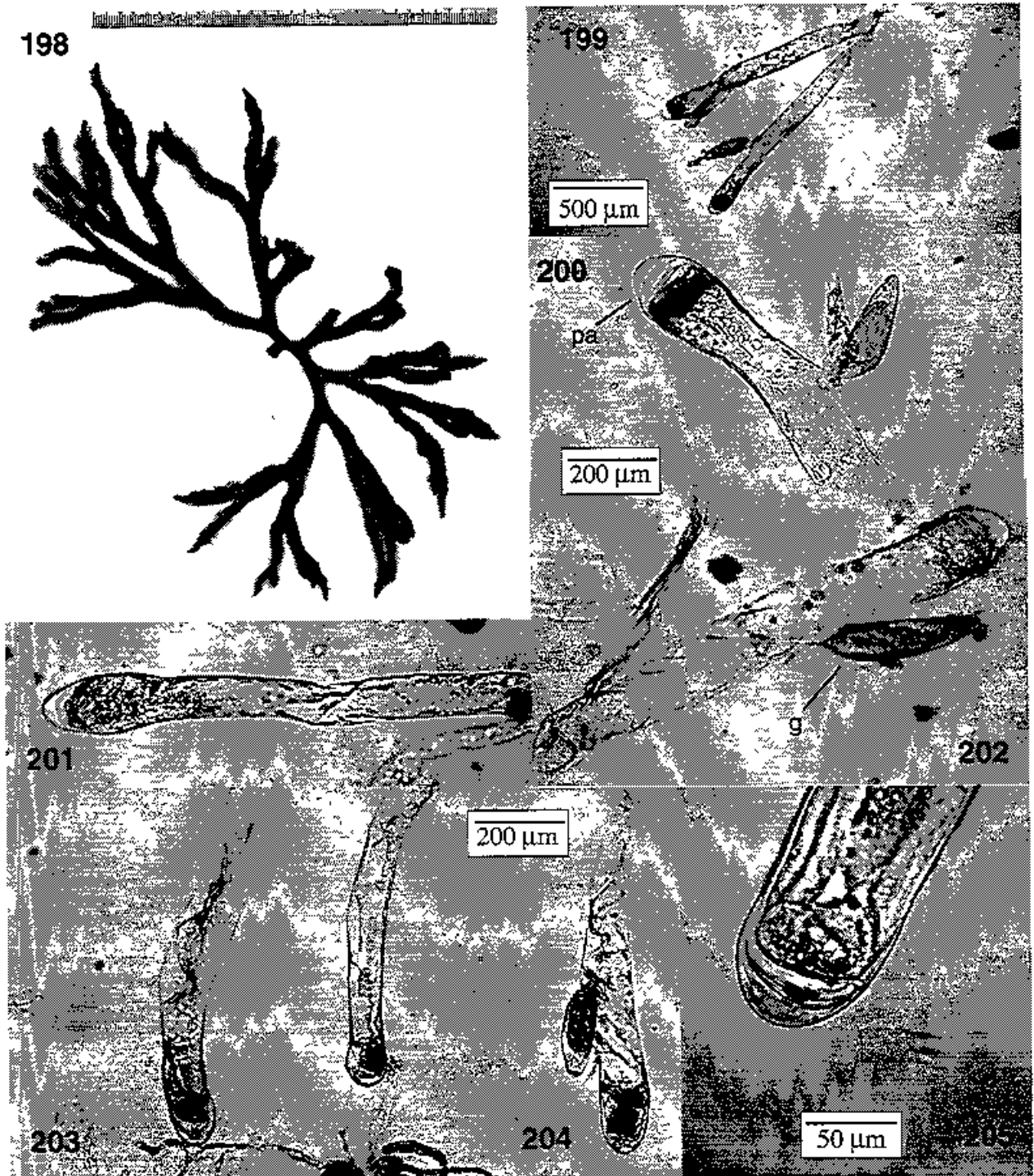
Figs. 188-192. *Codium brandegeei* (= *Codium reductum*). 188 Ejemplar tipo de *Codium reductum* (tomado de Setchell y Gardner, 1924). 189-190. Utrículos vegetativos, nótese la construcción debajo del ápice (c) y la pared apical cónica (pc). 191-192. Utrículos con estructuras reproductoras (g). Todos los utrículos provienen del ejemplar tipo.

De los nombres disponibles para este conjunto de organismos, cuatro de ellos fueron publicados en 1924 por Setchell y Gardner, por lo que tienen prioridad y uno por Dawson en 1944. De los cuatro primeros, he elegido el de *Codium brandegeei* ya que este epíteto específico no establece ninguna relación de cualidad como lo hacen: *C. anastomosans*, que alude a la condición anastomosada de las partes bajas del talo, *C. cervicome*, cuyo epíteto se relaciona al patrón de ramificación semejante a astas de venado o *C. reductum* que indica posiblemente la cualidad de que los talos tienen a reducir el diámetro de sus ramas hacia el ápice.

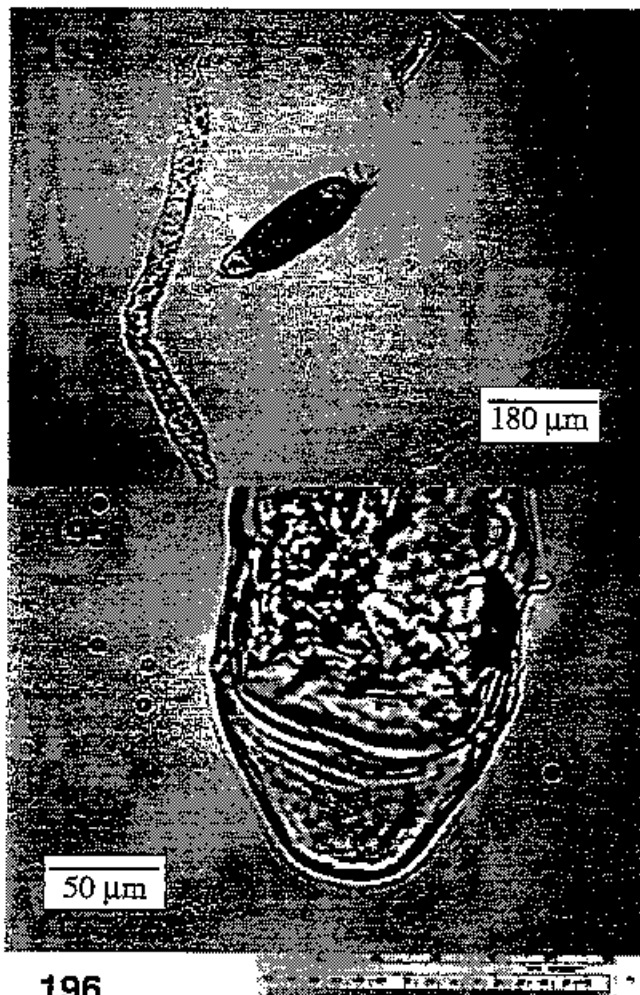
Codium anastomosans fue descrita con un sólo espécimen y estéril. Setchell y Gardner (págs. 711-712) mencionan que esta especie combina, aparentemente, caracteres de otras especies e inclusive se sobrepone con algunas, en concreto con *C. cervicome*. La característica ponderada por estos autores fue la presencia de anastomosis en las partes bajas del talo y aunque con dudas, decidieron erigir una nueva entidad. La existencia de anastomosis es común en varios miembros del género, entre los que podemos adicionar a *C. oaxacense*, *C. cuneatum* y *C. conjunctum* de las costas mexicanas. *Codium brandegeei* y *C. cervicome* también se describieron con base en un solo ejemplar, esta última especie con un talo arrojado a la playa y en ambos casos en el área de La Paz, Golfo de California. Setchell y Gardner mencionan que *C. brandegeei* está cercanamente relacionado a *C. simulans*.

Finalmente, *Codium macdougalii* se describió considerando una característica particular de morfología externa, que es la presencia de ramas terminales abultadas. Después del registro de Dawson (1944) sólo existe una localidad adicional (B. San Francisco) de esta especie y no muchas observaciones de su presencia en las localidades mencionadas por Dawson, lo cual considero se debe a que el morfotipo no es común. Incluso, los ejemplares adicionales en la hoja del holotipo, presentan características morfológicas no similares al ejemplar elegido por el autor para la fotografía de la obra publicada (Dawson, 1944, lám. 53, fig. 1), aunado a que no se incluyeron dibujos de los utrículos.

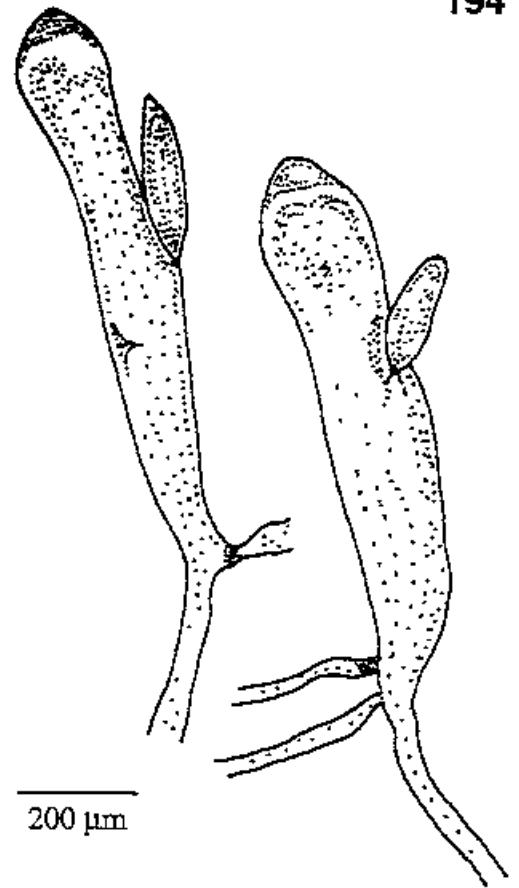
Ejemplares examinados. BC (BCG): Playa Santa Teresa, L. y R. Aguilar Rosas s.n. (CMMEX), Campo speedy, L. y R. Aguilar Rosas s.n. (CMMEX); Puertecitos, Boehler y J. Norris JN-3279 (US); Bahía de Los Angeles, Johnston 42 (UC {HOLOTIPO de *C. reductum*}), Dawson 1329 (AHFH en UC), Dawson 1331 (AHFH en UC, US), Dawson 1332 (AHFH en UC), Flores et al. s.n. (ENCB), DeCew s.n. (UC), Norris y Buchers.n (US); Isla Angel de la Guarda, Johnston 84e (UC {HOLOTIPO de *C. anastomosans*}), Pedroche 31ne (JAMIZ); Bahía de las Animas, Anaya s.n. (FBCS). BCS (BCG): Bahía Concepción, Mañón s.n. (FBCS), Loreto, A. Carter y Chisaki 1285 (UC); Isla Carmen, P.C. Silva y Moe 7-15 (UC); Isla San Diego, Dawson 18915 (UC, AHFH en LAM); Bahía Agua Verde, Dawson 18884 (UC), Isla San Jose, R. Lewin s.n. (UC), J. Perez s.n. (FBCS); Isla Espíritu Santo, Dawson 7018 (AHFH en UC, US), Mercado s.n. (ENCB), La Paz, Brandegee s.n. (UC {HOLOTIPO de *C. brandegeei*}), Armenta s.n. (FBCS), Magallanes s.n. (FBCS), Bolaños s.n. (FBCS), Verdugo s.n. (FBCS), Estrada s.n. (FBCS), Saad s.n. (FBCS), Garcia s.n. (FBCS), Sánchez s.n. (FBCS), Riosmena s.n. (FBCS), C. Flores s.n. (ENCB), O. García s.n. (FBCS), E. Sanchez s.n. (FBCS), F. Cosío s.n. (FBCS), C. Hernández s.n. (FBCS), Bervera s.n. (FBCS), Saenz s.n. (FBCS), Olimpia s.n. (FBCS), Rivera s.n. (FBCS), Salazar s.n. (FBCS); Calenta, Riosmena s.n. (FBCS), Romeros.n. (FBCS), Astudillo s.n. (FBCS), Martínez s.n. (FBCS), Estrada s.n. (FBCS), F. Garza s.n. (FBCS), G. Anaya s.n. (FBCS), Rodríguez s.n. (FBCS), Meza s.n. (FBCS), Vazquez s.n. (FBCS), Grayeb s.n. (FBCS), Balandra, Miller s.n. (FBCS), Aguilar s.n. (FBCS), Vasquez s.n. (FBCS), Perez Gómez s.n. (FBCS), McGregor s.n. (FBCS), Velasco s.n. (FBCS), Sinsel s.n. (FBCS), Garza s.n. (FBCS), J. Taylor s.n. (FBCS), Tovar s.n. (FBCS), Coronado s.n. (FBCS), Riosmena s.n. (FBCS), F. Alvarez s.n. (FBCS), Maldonado s.n. (FBCS), Tapia s.n. (FBCS), J. Perez s.n. (FBCS), J. Perez s.n. (FBCS), J. Sotos.n. (FBCS), E. Sanchez s.n. (FBCS), O. Garcia s.n. (FBCS), Alarcón s.n. (FBCS), Zenteno s.n. (FBCS), Avendaño s.n. (FBCS), Vebara n s.n. (FBCS), Mendivil s.n. (FBCS), Esquer s.n. (FBCS), Bejarano s.n. (FBCS), Eureka, Marchant 8 (UC {HOLOTIPO de *C. cervicome*}). Son.: Puerto Peñasco, Pointdexter s.n. (UC, AHFH en LAM, MICH); Punta Pelicano, R. y L. Aguilar Rosas s.n. (CMMEX), Isla San Jorge, Dawson 867 (AHFH en UC); Bahía Tepoca, Dawson 396 (AHFH en UC); Cabo Tepoca, Norris, Cheney y Dawes JN-7090 (US); Puerto Libertad, MacDougal s.n. (UC {HOLOTIPO de *C. macdougalii*}), Dawson 705 (AHFH en UC); Desemboque, Wm. N.



Figs. 198-205. *Codium brandegeei* (= *Codium macdougallii*). 198 Hábito de un talos maduro de Balandra, BCS 199-202. Utrículos del ejemplar tipo de *C. macdougallii*, nótese el engrosamiento apical. (g = gametangio, pa = pared apical). 203-205. Imágenes de utrículos de otros fragmentos del tipo.

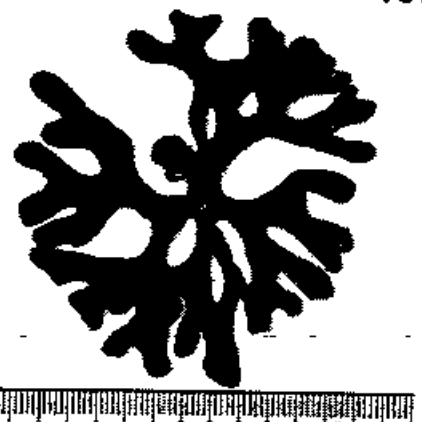
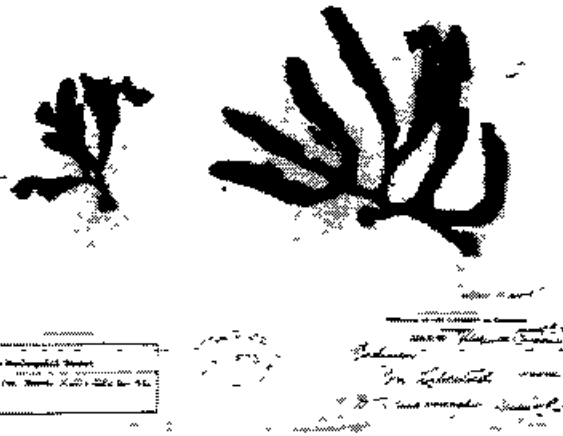


196

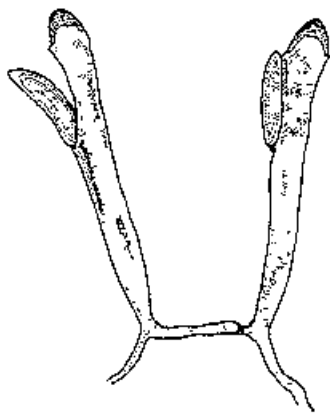
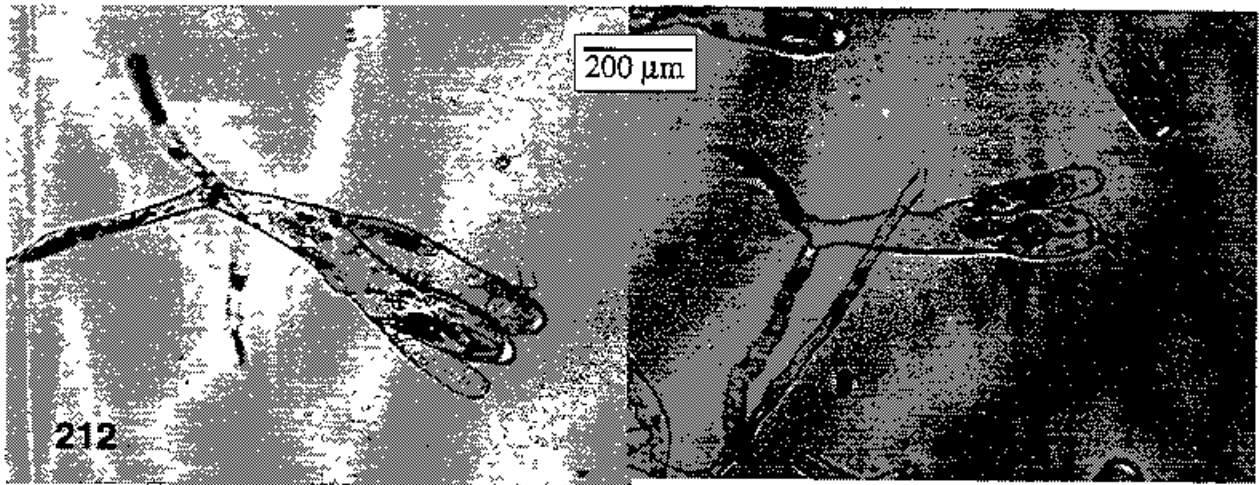


194

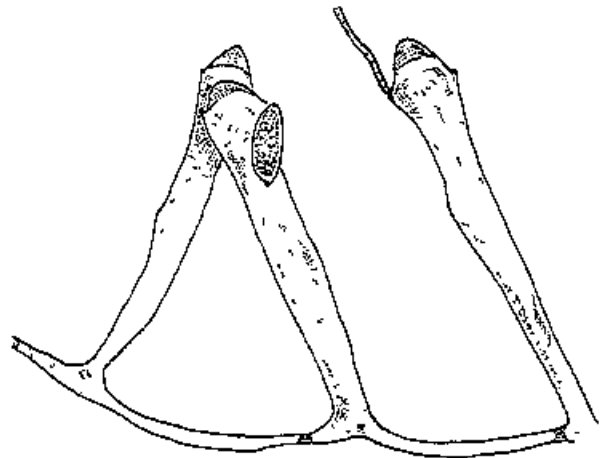
197



Figs. 193-197. *Codium brandegeei* (= *Codium reductum*). 193. Detalle de un gametangio del ejemplar tipo de *Codium reductum*. 194. Dibujo de utrículos reproductivos. 195. Detalle de la pared apical laminar, también del espécimen tipo de *Codium reductum*. Figs. 196-197. *Codium brandegeei* (= *Codium macdougali*). 196. Imagen del holotipo de *C. macdougali*. 197. Hábito de un talo maduro de Punta Peñasco, Son



214

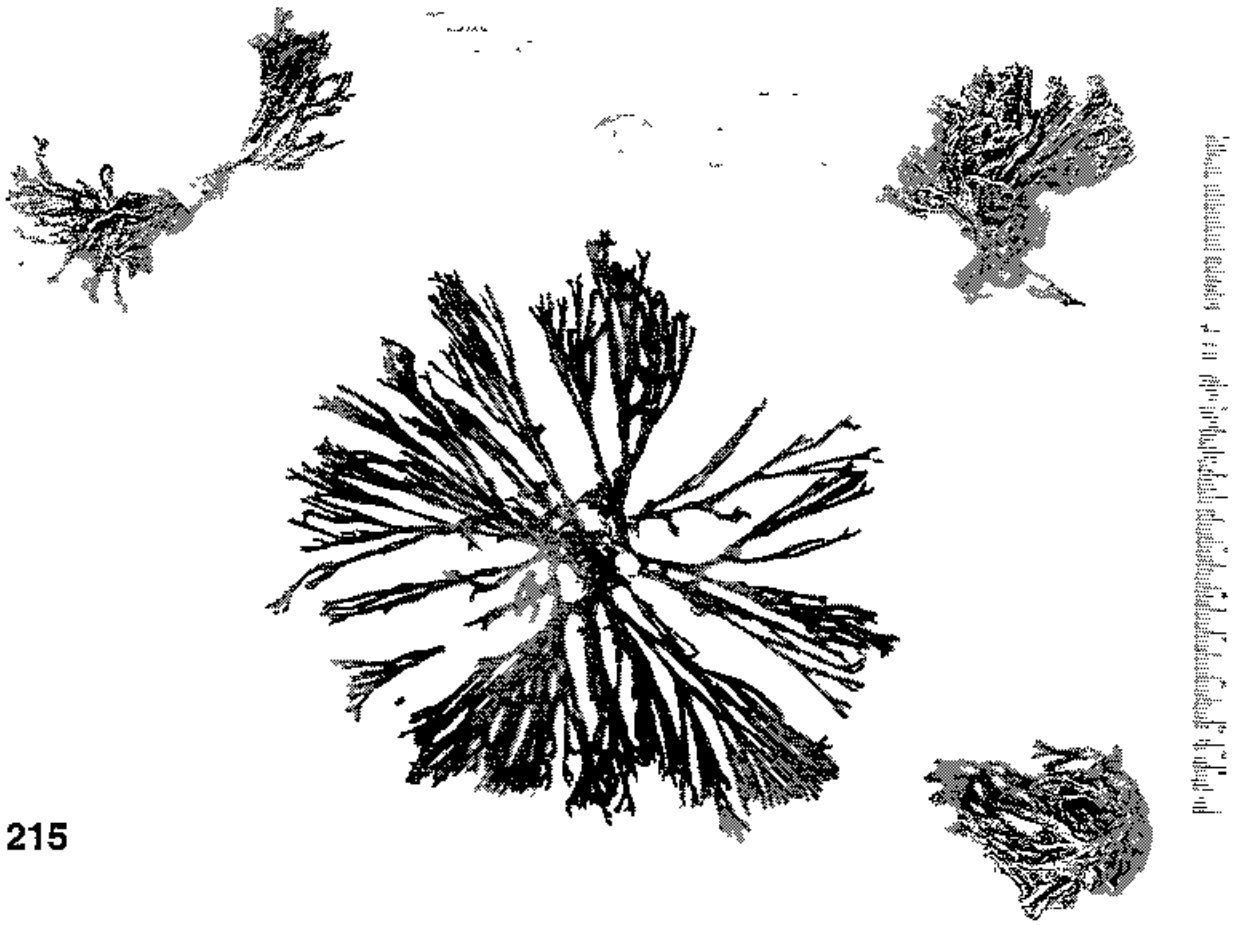


Figs 212-214. *Codium brandegeei* (= *Codium macdougalii*) 212-213. Utrículos mostrando algunos utrículos secundarios (Isla Angel de la Guarda, BC {BCG}). 214. Dibujos de utrículos reproductivos en material de Balandra, BCS (BCG) (misma escala).

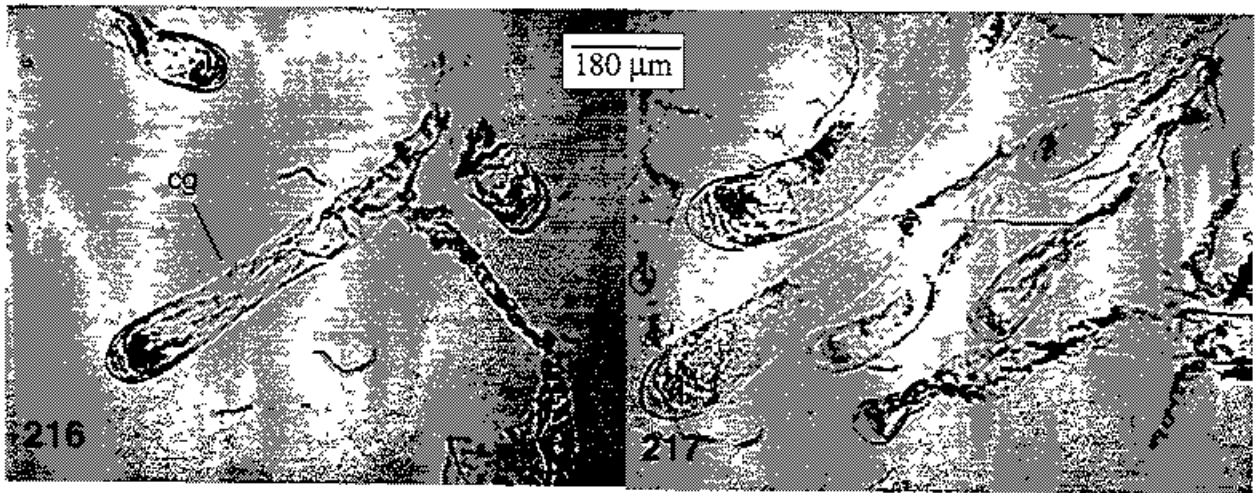
Smith II s n (UC), Bahía Agua Dulce, *Holguin s.n.* (ENCB), *Dawson 900* (AHFH en UC, NY), Isla Patos, *Dawson 722* (UC), Isla Tiburón, *Norns et al. JN-5412* (US), *Dawson 107, 109, 110* (AHFH en UC), Isla Patos, *Dawson 722* (UC), Bahía Kino, *Dawson 1074* (AHFH en UC), *Holguin s.n.* (ENCB), *Escalante et al. s.n.* (ECM-UAS); Guaymas, *Dawson 1675*, (AHFH en UC), *Dawson 1848* (UC, AHFH en UC).



Figs. 206-211. *Codium brandegeei* (= *Codium maddougali*). 206-207. Material de Punta la Gringa. 208-209. Utrículos de Campo Speedy . 210-211. Material de Playa Santa Teresa. Todas las localidades están en el Golfo de California. En la serie de fotografías se puede apreciar la forma de clava generalizada, la pared apical cónica y una constricción por debajo del ápice (c) (p = pelo; cp = cicatrices de pelos).



215



Figs. 215-217 *Codium simulans*. 215. Fotografía del isotipo en UC (221025). 216-217. Utrículos rehidratados del holotipo. (cg = cicatriz de gametangio)

Codium en el Pacífico Mexicano

CODIUM SIMULANS Setchell y Gardner, Proc. Calif. Acad. Sci. IV, 12: 706. 1924. HOLOTIPO: México, Isla San Marcos *Johnston 8* (fragmento en UC s.n.).
Codium conjunctum Setchell y Gardner, Proc. Calif. Acad. Sci. IV, 12: 706-707. 1924. HOLOTIPO: México, Isla Tortuga, *Johnston 16* (fragmento en UC s.n.).
Codium cuneatum Setchell y Gardner, Proc. Calif. Acad. Sci. IV, 12: 708-709. 1924. HOLOTIPO: México, Isla Coronado (= Isla Smith), *Johnston 47* (fragmento en UCI).
Codium unilaterale Setchell y Gardner, Proc. Calif. Acad. Sci. IV, 12: 710. 1924. HOLOTIPO. México, Isla Estanque, *Johnston 74a* (fragmento en UC 472558!).

Nombres mal aplicados: *Codium tomentosum* Howe, 1911. *Codium dichotomum*. Dawson, 1949 (pro parte). W.R. Taylor, 1945 (pro parte). *Codium isabellae*. Dawson, 1949. W.R. Taylor, 1945 (pro parte).

FIGS. 164, 215-248

Talo erecto, ramificado dicotómicamente o subdicotómicamente, formando matas de 20-30 cm de longitud; talo de varias tonalidades de verde, suave y compacto al tacto. Fijo al sustrato mediante filamentos rizoidales que integran un disco. Ramas cilíndricas o comprimidas hasta 15 mm en diámetro; algunas dicotomías cuneadas. Talo fácil de disecar, resultando en utrículos individuales, cilíndricos o claviformes; crecimiento simpodial secundario siempre evidente; ligera constricción debajo del ápice, (330-) 450-800 (-1300) μm de longitud, (70-) 114-220 (-440) μm de diámetro en la porción apical y (30-) 40-120 (-385) de diámetro en la base; ápices redondeados, pared apical laminar engrosada hasta 46 μm . Pelos o cicatrices presentes en una zona alrededor de 120 μm del ápice; filamentos medulares de 19-77 μm de diámetro.

Gametangios en su mayoría fusiformes, (130-) 180-250 (-330) μm de longitud, (54-) 70-110 (-162) μm de diámetro, uno o dos por utrículo, situados en una protuberancia ligera a una altura del ápice que oscila entre (90-) 230-350 (-670) μm y sobre un pedicelo corto de hasta 10 μm de longitud.

Información ecológica. Crece en la zona intermareal de playas rocosas y arenosas, en pozas o charcos de marea y en la zona inframareal hasta 10 m de profundidad.

Distribución geográfica conocida Costa pacífica de América, San Pedro California (Silva, 1951:99) a Topolobampo, Sin., incluyendo el Golfo de California; Isla Guadalupe, BC (BCP); Arch. Revillagigedo, Col., Fig. 164

Ejemplares examinados. BC (BCP): Islas Coronados, *RBP Scripps Inst. 978* (UC), Ensenada, *Gardner 4980* (UC), Bahía San Quintín, *R. Aguilar Rosas s.n.* (CMME); Isla Guadalupe, *Mason 41* (CAS en UC), *Ortiz s.n.* (ENCB). BCS (BCP): Bahía Asunción, *Aguirre s.n.* (FBCS); Punta Abreojos, *Neushul (EYD) 20162* (UC); Laguna San Ignacio, *Hubbs, Johnson y Allanson 9007* (AHFH en UC); Bahía San Juanico, *Dawson 9219* (AHFH en UC, US); Isla Magdalena, *Dawson 6698* (AHFH en UC), *Dawson 9288* (UC); Punta Hughes, *Neushul (EYD20230)* (US), *W.R. Taylor 34-594* (MICH), Bahía Las Almejas, *Dawson 13440* (AHFH en LAM); Isla Marganta, *Dawson 13290* (AHFH en LAM), *Perales s.n.* (FBCS), *Medina s.n.* (FBCS), *Zarate s.n.* (FBCS). BC (BCG): Campo Calamajue, *R. y L. Aguilar Rosas s.n.* (CMME); Isla Angel de la Guarda, *Dawson 423* (AHFH en UC), *Pedroche.30* (UAMIZ), *Arrington s.n.* (ENCB); Isla Estanque, *Johnston 74a* (UC {HOLOTIPO de *C. unilaterale*}), Isla Partida, *Dawson 992* (UC, AHFH en UC), *Dawson 1017* (LD), Isla Rasa, *Dawson 1037* (AHFH en UC), *Madujano s.n.* (FBCS), *Anaya s.n.* (FBCS), Isla Coronado, *Johnston 47* (UC {ISOTIPO de *C. cuneatum*}), Bahía San Francisquito, *R. Moran 4133* (UC); Bahía de Los Angeles, *Dawson 1331* (UC), *Anaya s.n.* (FBCS); Bahía San Francisquito, *J.N. Norris 226* (AHFH en LAM). BCS (BCG): Santa Rosalia, *Escalante et al. s.n.* (ECM-UAS); Isla Tortuga, *Johnston 16* (UC {ISOTIPO de *C. conjunctum*}), *Dawson 18627* (UC, AHFH en LAM); Isla San Marcos, *Johnston 8* (UC {ISOTIPO de *C. simulans*}), Punta Chivato, *Crocker s.n.* (UC); Bahía Concepción, *Orca s.n.* (UC), *P.C. Silva y Moe 9-26, 10-10, 11-11* (UC), *Ramirez s.n.* (FBCS); Punta Pulpito, *P.C. Silva y Moe 13-6, 13-43, 14-9, 14-44* (UC); Isla San Ildefonso,

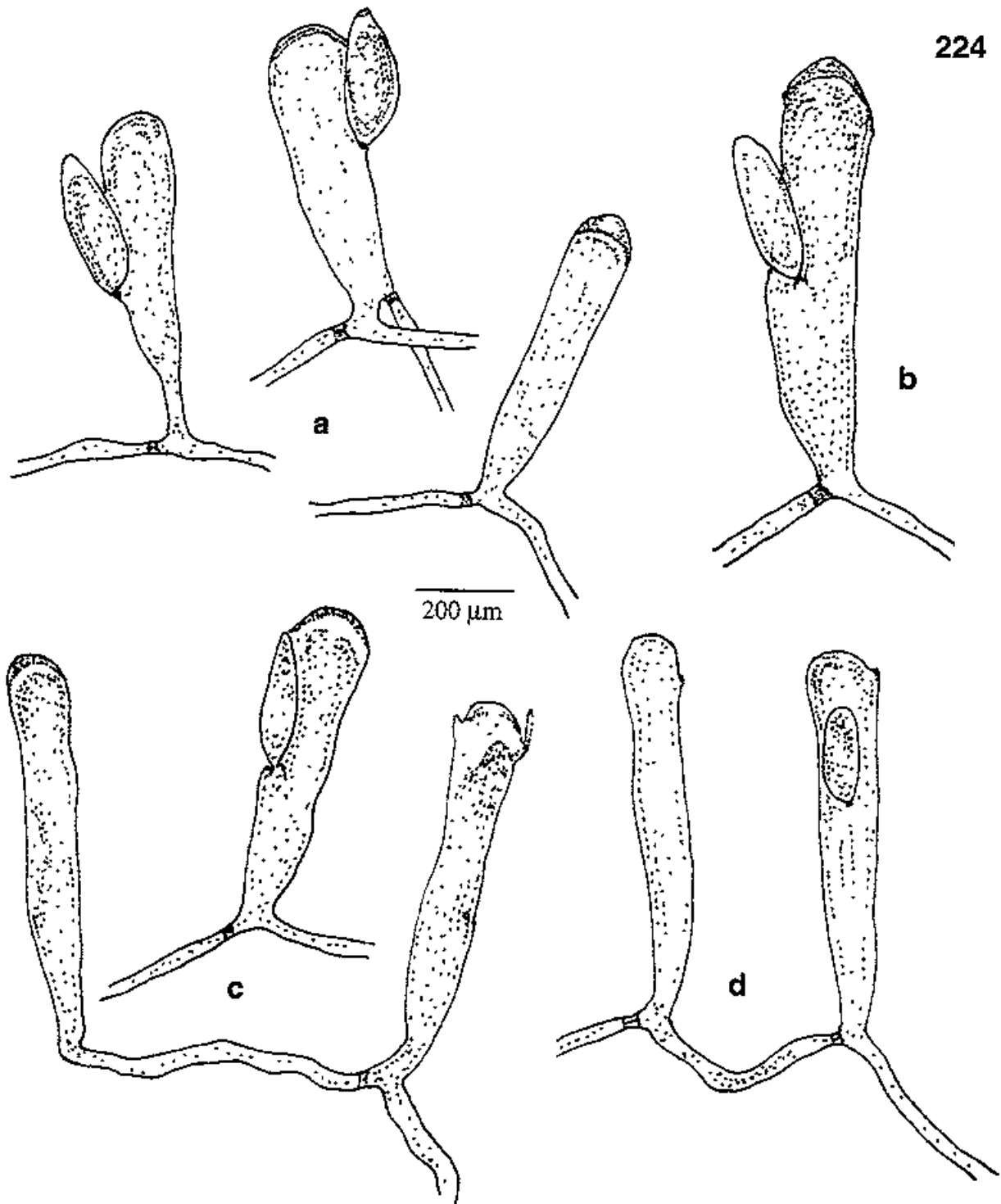
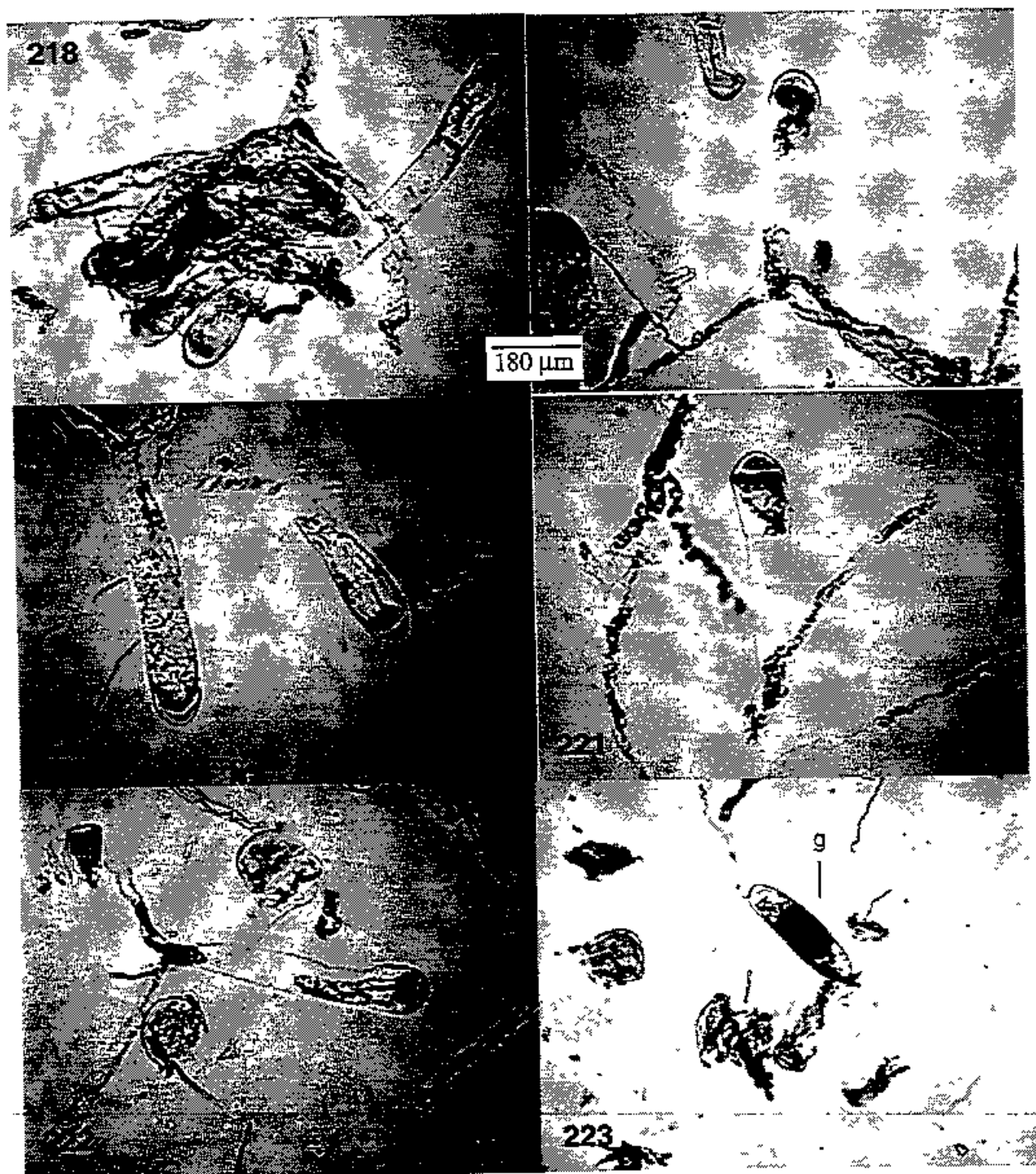


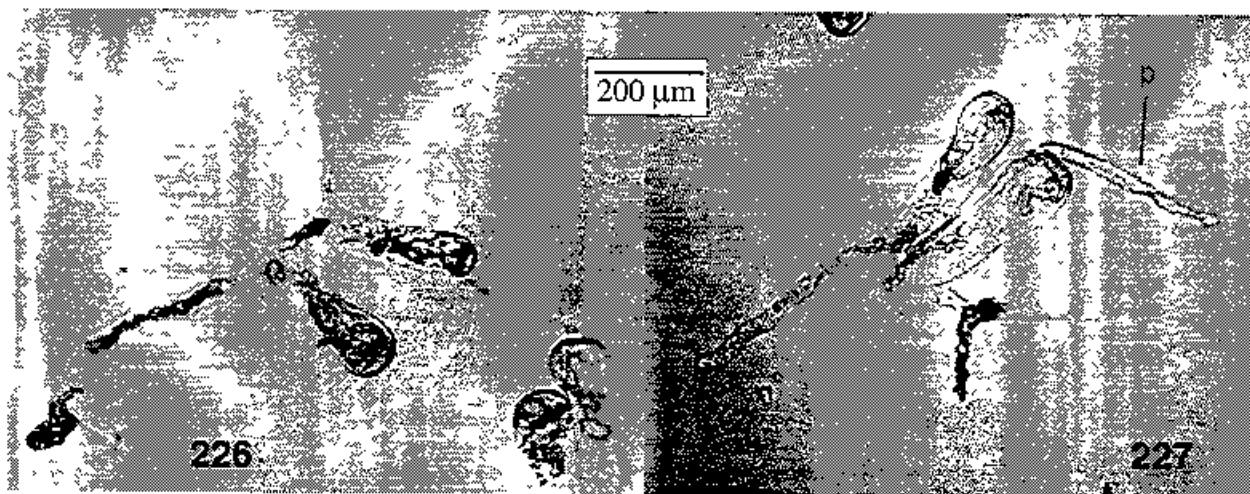
Fig 224. *Codium simulans*. Diversidad de utriculos: a) Balandra, BCS (BCG); b) Guaymas, Son.; c) Isla Angel de la Guarda, BC (BCG), d) San Quintín, BC (BCP).



Figs. 218-223. *Codium simulans*. Diversidad de utrículos pertenecientes al espécimen isotipo. 223. Detalle de un gametangio del ejemplar isotipo (g = gametangio).



225

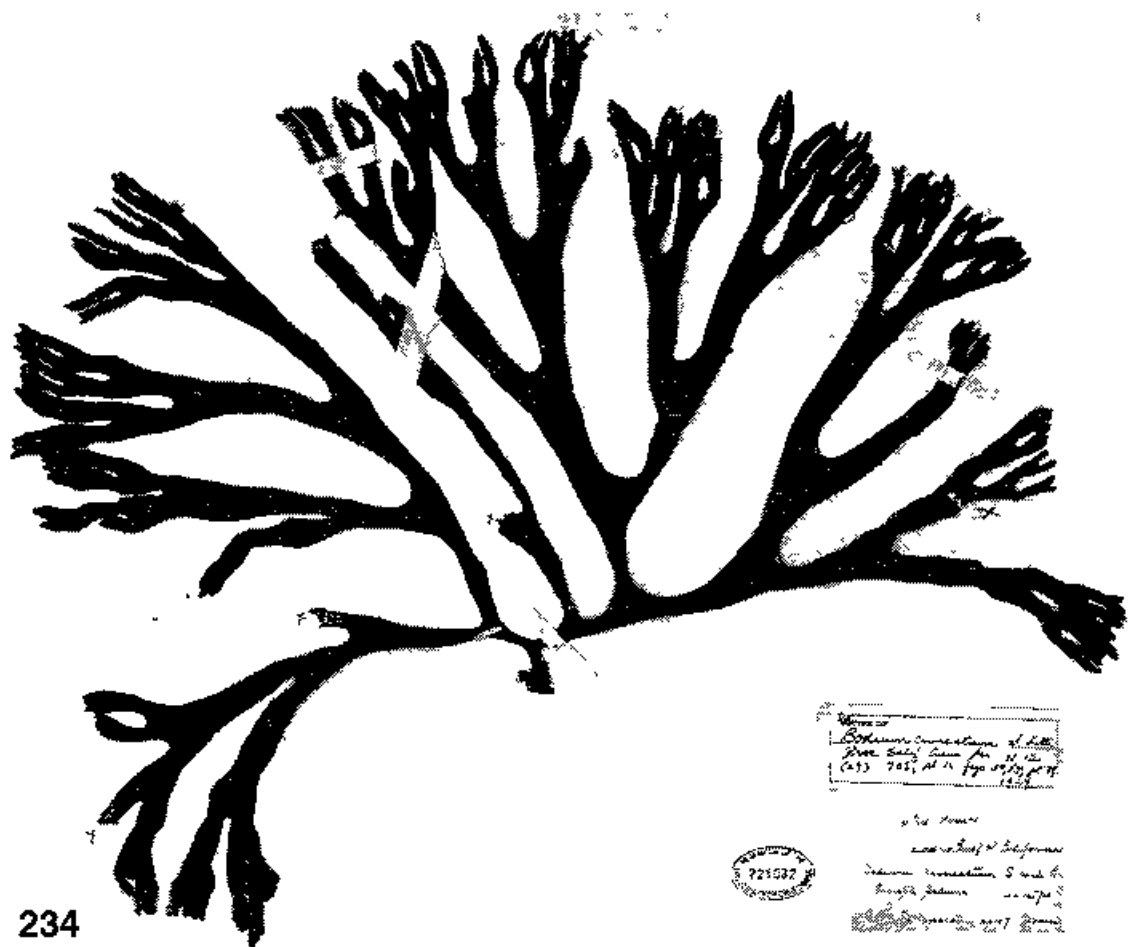


Figs. 225-227 *Codium simulans* (= *Codium conjunctum*). 225. Isotipo de *C. conjunctum* (UC 221099), 226-227. Utriculos del ejemplar holotipo, en uno de ellos se puede apreciar un pelo apical (p)

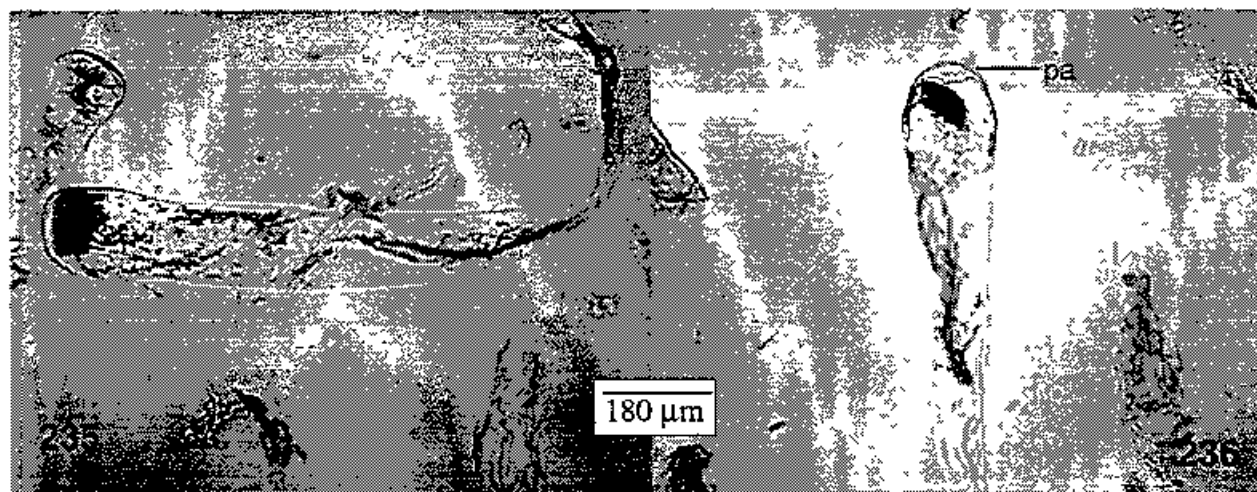
Dawson 18731 (AHFH en LAM); Isla Carmen, P.C. *Silva y Moe 7-15, 8-6, 8-7* (UC), *Dawson 7065* (AHFH en UC), *Dawson 18675* (UC, AHFH en LAM), *Anaya s.n.* (FBCS), *Rojas s.n.* (FBCS); Loreto, Guzmán H-236-6 (ENCB); Puerto Escondido, *Dawson 18784* (AHFH en LAM); Isla Monserrate, *Dawson 18796* (UC, AHFH en LAM); Bahía Agua Verde, *Dawson 18843* (UC, AHFH en LAM); *Dawson 18884* (AHFH en LAM); Isla Santa Catalina, P.C. *Silva y Moe 2-23, 15-10* (UC); Isla San José, P.C. *Silva y Moe 17-9, 18-13, 18-4* (UC), *R. Lewin s.n.* (UC); Isla San Francisco, *Dawson 18976* (UC, AHFH en LAM); Punta San Evaristo, P.C. *Silva y Moe 4-misc, 4-18, 4-19* (UC); San Juan de la Costa, *Maceda s.n.* (FBCS), *Benoit s.n.* (FBCS), *Morales s.n.* (FBCS); Isla Espíritu Santo, *Riosmena s.n.* (FBCS), P.C. *Silva y Moe 1-B, 1-C* (UC); Bahía de La Paz: *Casas y Chavez s.n.* (ENCB), *L. Huerta y C. Flores s.n.* (ENCB), *Escalante et al. s.n.* (ECM-UAS), *Olimpia s.n.* (FBCS), *Laureano s.n.* (FBCS), *O. García s.n.* (FBCS) 3944 (67), *Riosmena s.n.* (FBCS), *Peña s.n.* (FBCS), *C. Flores s.n.* (ENCB), *Singh s.n.* (FBCS), *Bautista s.n.* (FBCS), *Maldonado s.n.* (FBCS), *García s.n.* (FBCS), *del Moral s.n.* (FBCS), *Gorostieta s.n.* (FBCS), *Aguirre s.n.* (FBCS), *K. Lopez s.n.* (FBCS), *J. Cortés s.n.* (FBCS), *M. Cortés s.n.* (FBCS); Playa Calienta, *J. Pasten s.n.* (FBCS), *Arellano s.n.* (FBCS), *Riosmena s.n.* (FBCS), *Estrada s.n.* (FBCS), *Montesinos s.n.* (FBCS), *M.L. Chavez s.n.* (ENCB), *Ochoa s.n.* (FBCS), *Verduzco s.n.* (FBCS), *Hurtado et al., s.n.* (FBCS), *Rodríguez s.n.* (FBCS), *Arvizu s.n.* (FBCS), *Saad s.n.* (FBCS), *Vazquez s.n.* (FBCS), *Sainz s.n.* (FBCS), *Anaya s.n.* (FBCS), *Peña s.n.* (FBCS), *Sánchez s.n.* (FBCS), *Martínez s.n.* (FBCS), *Vera s.n.* (FBCS), *Balandra, Perez s.n.* (FBCS), *Bonilla s.n.* (FBCS), *Jaramillo s.n.* (FBCS), *García s.n.* (FBCS), *Varela s.n.* (FBCS), *Guemez s.n.* (FBCS), *M.A. González s.n.* (FBCS), *Olguin s.n.* (FBCS), *Cerron s.n.* (FBCS), *Vallejo s.n.* (FBCS), *Espinoza s.n.* (FBCS), *Fuentes y Maravilla s.n.* (FBCS), *L. Lopez s.n.* (FBCS), *J. Taylor s.n.* (FBCS), *Montaño s.n.* (FBCS), *Riosmena s.n.* (FBCS), *Enriquez s.n.* (FBCS), *Hernández s.n.* (FBCS), *Sánchez s.n.* (FBCS), *Morzana s.n.* (FBCS), *Peralta s.n.* (FBCS), *Bravata s.n.* (FBCS), *Rivera s.n.* (FBCS), *Grande s.n.* (FBCS), *Contreras s.n.* (FBCS), *Ruiz s.n.* (FBCS), La Ventana, *R. y L. Aguilar Rosas s.n.* (CMMEX); Punta Palmilla, *Dawson 3260* (AHFH en UC); Bahía de la Paz, *Dawson 3446* (AHFH en UC), *Vives 8, 14* (UC), *Laureano s.n.* (FBCS), *Vargas s.n.* (FBCS), *Siordia s.n.* (FBCS); Punta Palmilla, *Dawson 3260* (UC); Cabeza Ballena, *Dawson 6769* (AHFH en UC, US). **Son.:** Puerto Peñasco, *Escalante et al. s.n.* (ECM-UAS); Puerto Libertad, *Hommersand et al. s.n.* (UC); Isla Patos, *Dawson 722* (AHFH en UC); Isla Tiburón, *Dawson 901* (AHFH en UC), *Dawson 107, 109, 110* (AHFH en UC); Bahía Kino, *Drouet y Richards 2926* (AHFH en UC); Ensenada de San Francisco, *Dawson 569* (UC, AHFH en UC), *Dawson 572* (UC, AHFH en UC), *Dawson 1848* (AHFH en UC); Bocochoibampo, *Dawson 473* (AHFH en UC); Isla San Pedro Nolasco, *Dawson 18546* (AHFH en LAM); Guaymas, *Drouet y Richards 3231* (AHFH en UC), *Drouet y Richards 3411* (AHFH en UC, MICH), *Dawson 498* (AHFH en UC), *Dawson 1675* (UC), *Dawson 1911* (UC, AHFH en UC), *Dawson 3532* (UC, AHFH en UC, US), *D. Bean s.n.* (US); Punta Colorado, *Dawson 543* (AHFH en UC), *Dawson 1796* (AHFH en UC). **Sin.:** Topolobampo, *Dawson 10892* (AHFH en LAM), *Dawson 10945* (AHFH en LAM). **Col.** Isla Clanón, *Mason B* (UC), *Mason 15* (CAS en UC), *Mason 25* (UC, AHFH en UC), *W.R. Taylor 39-31* (AHFH en UC, MICH), *W.R. Taylor 39-42* (AHFH en UC, MICH)

Notas y comentarios. El segundo grupo reconocido en el complejo *Codium simulans* es la especie denominada aquí como *C. simulans*. Como se mencionó en las notas correspondientes a *C. brandegeei*, estas dos especies se caracterizan por poseer talos de formas variadas en sus patrones de ramificación, tamaños y colores. El crecimiento que da origen a los utrículos es simpodial, como en todas las especies del género, pero en este caso es evidente en la mayoría de las disecciones. A diferencia de *C. brandegeei*, *C. simulans* parece distribuirse a lo largo del Golfo de California y costas occidentales de Baja California e incluso alcanza las playas e islas de California en los Estados Unidos de Norteamérica (Silva, 1951a como *C. cuneatum*). Las características que permiten distinguir a esta especie son: a) leve constricción por debajo del ápice, b) pared apical laminar con grosor similar a lo largo del ápice, c) posición de los gametangios en la mitad inferior del utrículo y d) relación longitud-diámetro de los gametangios mayor a 3.

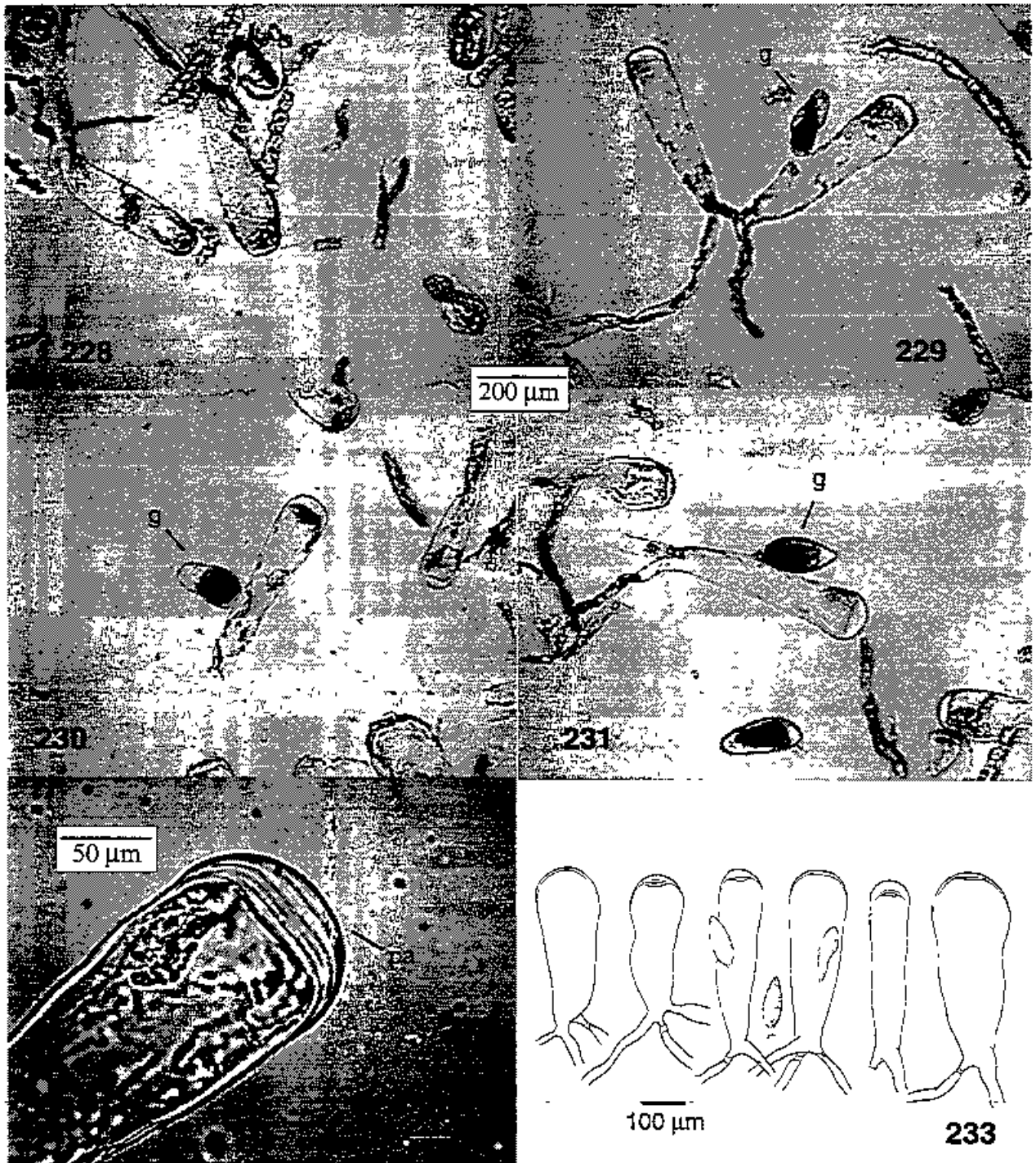
Codium unilaterale fue colocado en sinonimia con *C. simulans* por Dawson (1944, p. 216), reconociendo que las diferencias en los tamaños utriculares se debían a las diferentes edades de los talos macroscópicos, no observándose cualidades que permitieran su distinción.



234

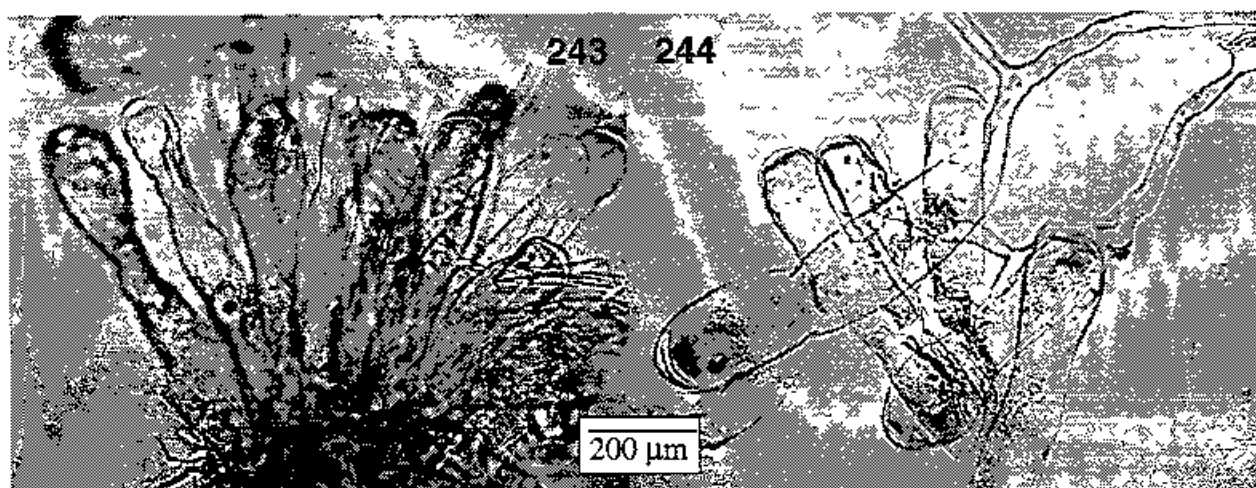
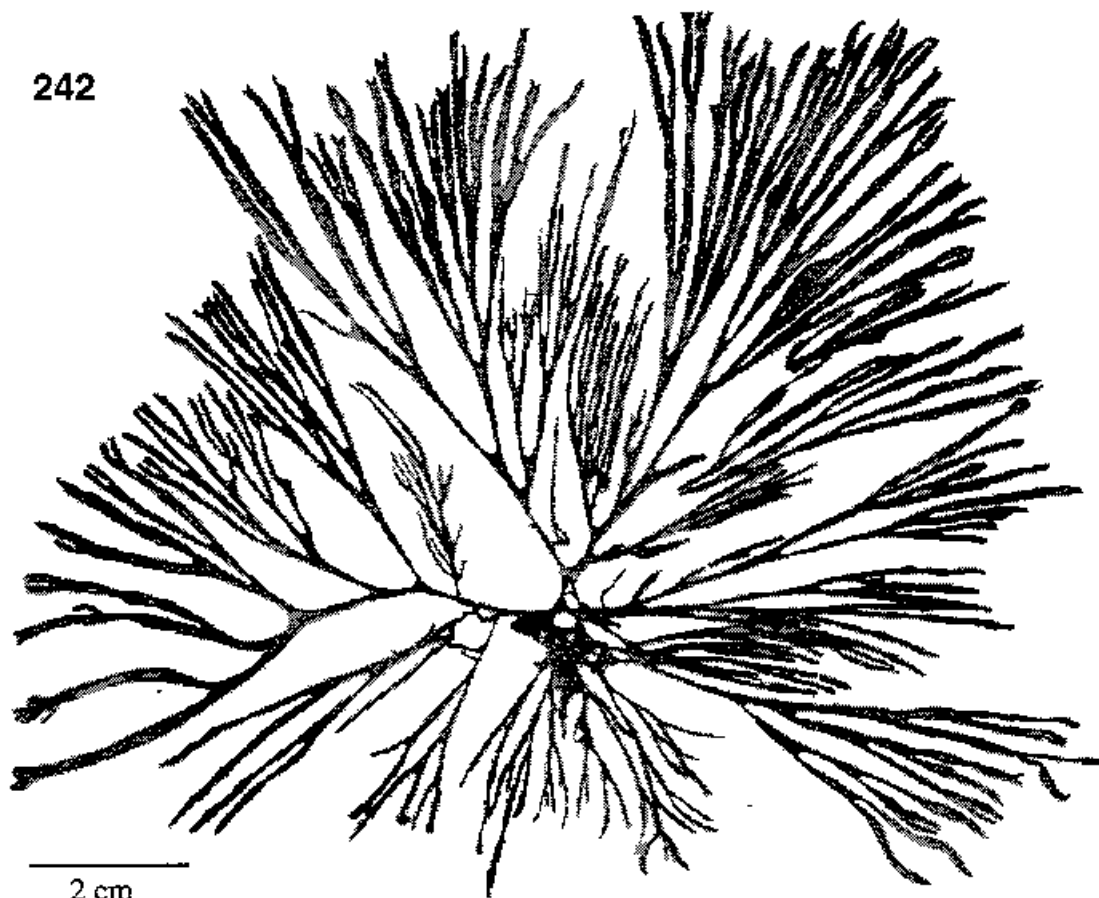


Figs. 234-236. *Codium simulans* (= *Codium cuneatum*). 234. Hábito del isotipo de *C. cuneatum* (UC 221032). 235-236. Utrículos vegetativos del isotipo, se puede observar la pared apical laminar (pa).

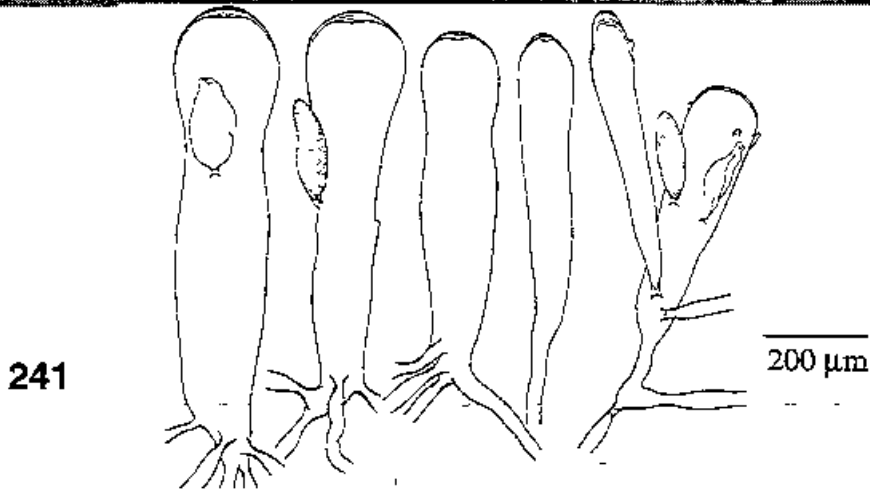
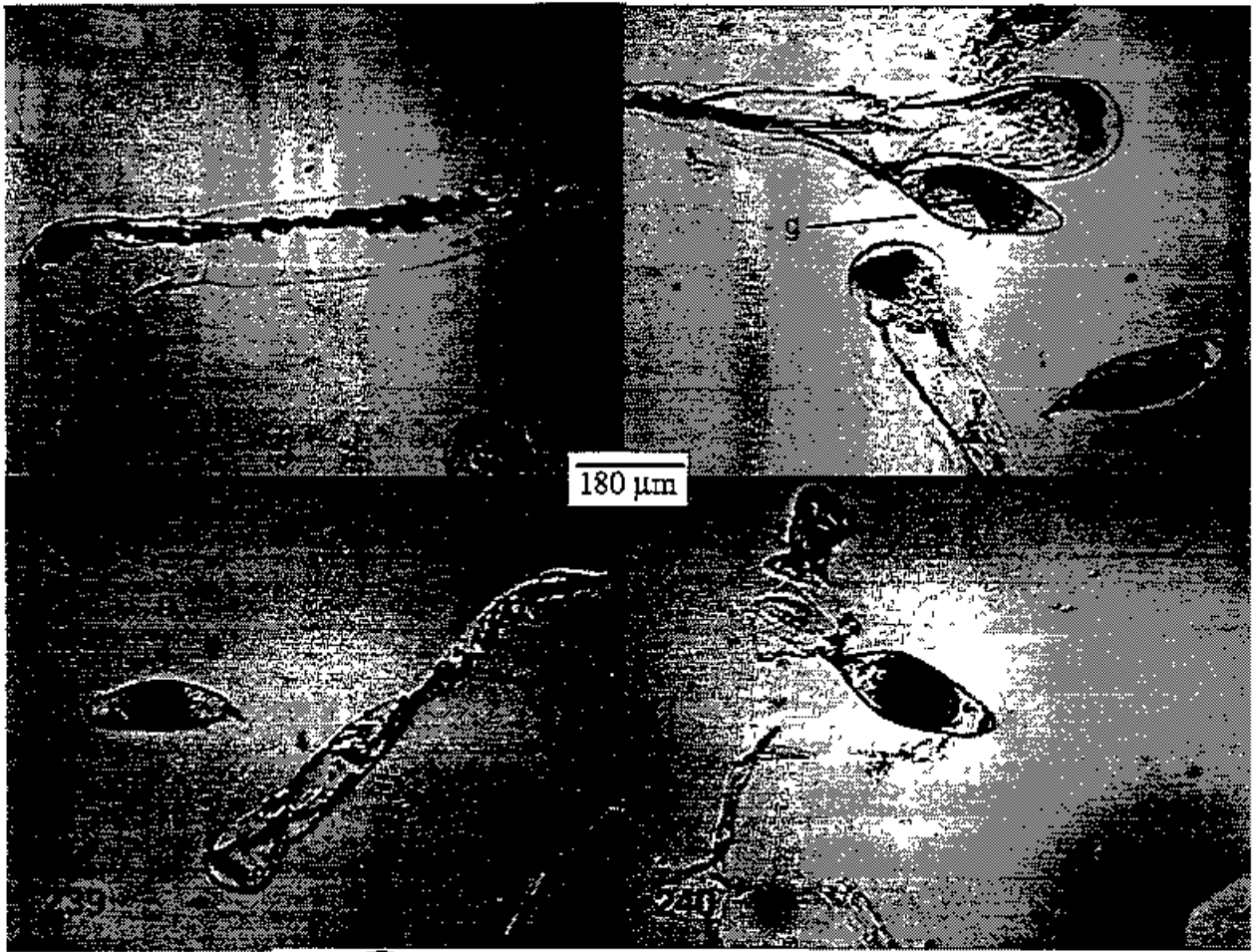


Figs. 228-233. *Codium simulans* (= *Codium conjunctum*). 228-232. Utrículos varios del holotipo de *C. conjunctum*, en donde se observan gametangios (g) y paredes apicales laminares (pa). 233. Dibujo inédito de Setchell, también de utriculos provenientes del holotipo.

242



Figs. 242-244 *Codium simulans* (= *Codium unilateralae*) 242. Foto del ejemplar tipo de *Codium unilateralae* (tomada de Setchell y Gardner, 1924). 243-244 Utrículos individuales del ejemplar tipo.



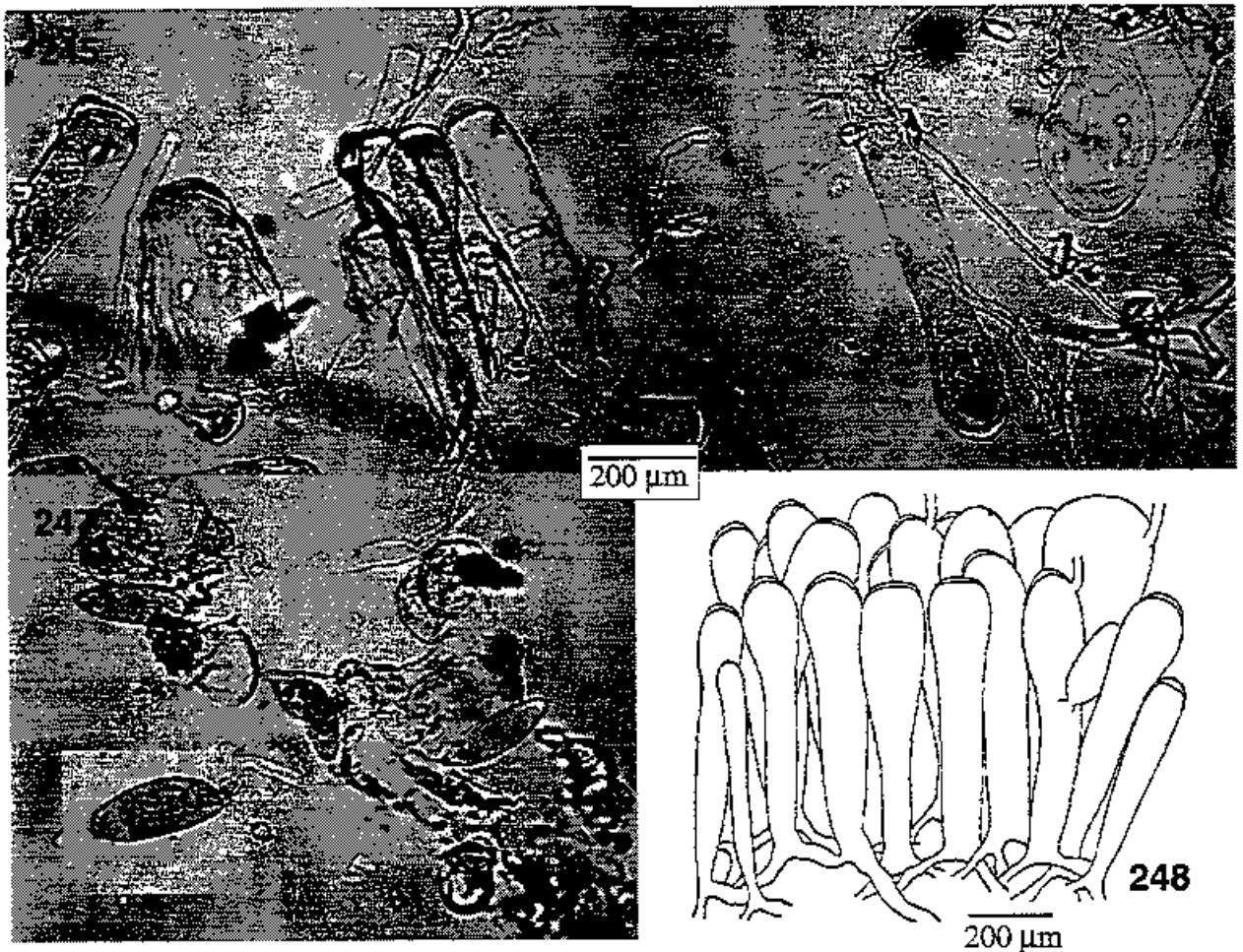
Figs. 237-241. *Codium simulans* (= *Codium cuneatum*). 237-239. Utrículos vários del isotipo de *C. cuneatum*. En los reproductivos, se pueden apreciar estructuras maduras (g). 240. Detalle de un gametangio. 241. Dibujo inédito de Setchell, utrículos y gametangios.

Posteriormente, Jones y Kraft (1984) siguiendo la opinión de Silva de que *Codium* es un género en el que sus especies están delimitadas geográficamente (Silva, 1957:273), deciden engir una nueva especie denominada *C. platyclados* J. Jones y Kraft y en ella incluyen el material empleado por Setchell y citado arriba. Sorprendentemente parte de ese material, recolectado en Lord Howe Island presenta utrículos muy similares a *C. brandegeei* (Jones y Kraft, 1984: 271, fig. 12 D) Como se puede apreciar en la fig. 12 de esa obra, la diversidad de utrículos es muy grande y el carácter que fue ponderado está en la morfología externa, algunos de los talos con morfología similar a los de *C. macdougalii* descritos por Dawson (1944).

Al igual que en caso de la especie *C. brandegeei* he seleccionado, de los cuatro nombres disponibles todos ellos publicados en la misma obra, el de *C. simulans* para evitar asociaciones erróneas; sin embargo, he de reconocer que el epíteto *C. cuneatum* es más conocido e incluso existen registros en otras partes del mundo con este nombre. Espero mis razones no causen más inestabilidad de la que ya tenemos bastante. *C. conjunctum* parece hacer referencia al hábito anastomosado. Por su parte *C. unilaterale* aduce a su patrón supuestamente unilateral de ramificación y *C. cuneatum* a la característica cuneada de sus dicotomías. Así, *C. simulans* sólo hace referencia a un atributo particular de esta especie, su parecido con otras muchas.

En el presente trabajo he observado algunos ejemplares en donde se encuentra una combinación de caracteres de *C. simulans* y *C. brandegeei*. Esto, nos podría indicar la presencia de híbridos, materia de la cual existe poca información en este tipo de organismos o simplemente, que la circunscripción de los grupos debe modificarse para reconocer a una sola especie en lugar de dos. El análisis de los fragmentos del gen 16S mitocondrial muestra una relación muy cercana entre *C. brandegeei* y *C. simulans*, incluso en un árbol de consenso estricto con el método de parsimonia, son indistinguibles, lo que podría sustentar esta última hipótesis. De aquí se desprende la necesidad de incluir un número mayor de poblaciones en el estudio de ADN e iniciar estudios detallados de genética de poblaciones, complementados con investigaciones en morfogénesis. Un campo virgen y con grandes posibilidades en *Codium* es la investigación en el campo de plasticidad morfológica, causas, consecuencias y su evaluación.

Una observación que deberá ser corroborada con más material, observaciones *in situ* y quizá con el uso de cultivos, cuando encontremos la forma de mantener a estos organismos bajo condiciones de laboratorio, es la posibilidad de que el engrosamiento apical se encuentre relacionado con la presencia y desarrollo de gametangios. Datos preliminares muestran que en general, los utrículos con gametangios poseen paredes menos engrosadas que los que carecen de ellos, sin embargo esta hipótesis no ha sido respaldada por datos estadísticos.



Figs. 245-248. *Codium simulans* (= *Codium unilaterale*). 245-246 Utrículos rehidratados, en mal estado, del ejemplar tipo de *C. unilaterale*. 247. Algunos gametangios desprendidos, en el especimen tipo. Dibujo de un grupo de utrículos, tomado de Setchell y Gardner (1924).

Muy ilustrativa es la discusión presentada por Silva (1951a, pp. 99, 101-102) con respecto a la gran variación presente entre estas especies y ofrece una posible respuesta de esta variación al considerar que posiblemente *C. anastomosans* y *C. cervicornis* son formas juveniles, mientras que *C. unilaterale* y *C. brandegeei* son formas viejas de la misma especie. Desafortunadamente, al realizar consideraciones sobre *C. cuneatum* no toca las semejanzas con *C. simulans*, excepto quizá la existencia de anastomosis en las formas juveniles de este último. Explícitamente reconoce a *C. conjunctum* como sinónimo de *C. simulans* (p. 101).

Mención especial requieren los trabajos de Setchell (1935) y Dellow (1952), que aunque fuera de nuestra área de estudio, registran a *C. cuneatum*. El primero de ellos, basado en material proveniente de Cremorne Point, Sydney en Australia, presenta utrículos con pocas semejanzas con *C. cuneatum* de la costa americana, por ejemplo los utrículos de este ejemplar son mucho más grandes y robustos y los gametangios están en la mitad superior del utrículo. El registro de Dellow (1952) es para Nueva Zelanda y se presenta como una variedad, *C. cuneatum* var. *stratissimum* Dellow. A diferencia del anterior y si revisamos los dibujos de utrículos que presenta (Dellow, 1952:136), la semejanza es asombrosa pero con la especie que aquí hemos denominado *C. brandegeei*, incluso algunos de los gametangios se sitúan en la mitad superior, presentan la constricción mencionada y la pared apical es cónica.

Discusión y conclusiones

Se puede decir que en las especies distintivas de *Codium*, una combinación de caracteres externos, entre los que se destacan: hábito de la planta, tipo de ramificación y fundamentalmente los atributos de los utrículos, permiten una relativa facilidad de distinción. En cuanto a los complejos de especies que están caracterizados por una plasticidad morfológica grande, que resulta de la conjunción de condiciones ambientales e información genética, los caracteres utriculares de especímenes reproductivos son los que brindan mejores herramientas para la separación de grupos. Entre las características que se pueden mencionar están: la forma general de los utrículos, la longitud total del utrículo, la presencia de una constricción y su extensión en alguna porción del utrículo, el grosor y características de la pared apical, la relación largo/ancho de los gametangios y la posición que guardan en relación a la longitud total del utrículo.

El carácter que parece tener un gran peso en términos evolutivos, porque podría explicar el origen y diversificación de los grupos de especies al interior del género *Codium*, se refiere a la manera en que se originan los utrículos:

a) Utrículos que son formados principalmente a partir de evaginaciones del sistema filamentoso simpodial y originan un septo posterior a la integración del utrículo. La porción filamentosa que une a estos utrículos nuevos es lo suficientemente extensa como para evitar la formación o apariencia de agrupamientos de utrículos (familias). Cada utrículo produce uno o más sistemas filamentosos simpodiales secundarios. Este sistema corresponde en lo general a las especies de hábito erecto. En el caso del Pacífico mexicano, *Codium amplivesciculatum*, *C. brandegeei*, *C. simulans*, *C. dawsonii*, *C. oaxacense*, *C. fragile*, *C. latum* sp. *palmeri*.

b) Utrículos que se originan como se mencionó arriba (inciso a), pero con la diferencia de que el sistema secundario se acorta, quizá por tiempos diferenciales en la integración de nuevos utrículos, lo cual le da la apariencia de familias de utrículos conectadas laxamente. En esta categoría, el hábito no está bien definido y puede ser aplanado como en el caso de *C. picturatum*, erecto como en *C. giraffa* o bien una combinación de hábitos como en *C. schmiederi*.

c) Utrículos originados principalmente por evaginaciones en los utrículos preexistentes, denominados primarios. Este sistema de crecimiento forma grandes agrupaciones o familias de utrículos. El septo se forma en el lugar de la evaginación. Estos utrículos pueden a su vez formar otros utrículos hijos que desarrollan sistemas filamentosos que no se ramifican y que se integran en la médula. Aquí se ubican a las especies aplanadas, pulvinadas o globosas. Para el litoral occidental mexicano se encuentran: *C. setchellii*, *C. hubbsii*, *C. johnstonei*.

Consideraciones evolutivas sobre las relaciones de estos tipos de crecimiento han sido expuestas por Silva (1951b) y se han empleado como argumento para integrar las posibles secciones dentro del género. Sin embargo, ese objetivo rebasa la intención del presente escrito.

De las trece especies aquí presentadas, cuatro se podrían considerar endémicas del Pacífico mexicano: *Codium amplivesciculatum*, *C. schmiederi*, *C. giraffa* y *C. brandegeei*. Isla Guadalupe representa el sitio con mayor diversidad de especies, con ocho representantes: *C. setchellii*, *C. hubbsii*, *C. schmiederi*, *C. dawsonii*, *C. fragile*, *C. latum* ssp. *palmeri*, *C. amplivesciculatum* y *C. simulans*. Los elementos netamente tropicales se reducen a dos: *C. oaxacense* y *C. giraffa*, mientras que los que comparten aguas tropicales y subtropicales son: *C. picturatum* y *C. amplivesciculatum*.

Entre las especies restringidas a aguas templadas están: *C. setchellii*, *C. hubbsii*, *C. johnstonei*, *C. latum* ssp. *palmeri*, *C. dawsonii*, *C. schmiederi* y *C. fragile*. *C. brandegeei* se localiza exclusivamente en el Golfo de California.

Es importante mencionar que aún falta por estudiar con mayor detalle la zona inframareal de este litoral. Quizá el fragmento de *C. amplivesciculatum* registrado para Acapulco, que se ha considerado como una anomalía en este escrito, represente una muestra de profundidad que modificaría los intervalos de distribución de dicha especie. Silva (com. pers.) piensa, por ejemplo, que podría haber diferencias entre los talos de la zona mesomareal y los de aguas profundas de *C. setchellii*, recolectados en la costa de California.

Finalmente, se considera urgente un análisis detallado de las semejanzas entre las especies de *Codium* que habitan las diferentes porciones del Pacífico, por ejemplo Japón, Hawái, América central y América del sur.

ASPECTOS MOLECULARES DE *CODIUM* EN EL PACÍFICO DE MÉXICO. Ensayo del gen 16S del ADNr mitocondrial

La más importante contribución de los datos moleculares al análisis sistemático y filogenético radica en la posibilidad de disponer, virtualmente, de un número ilimitado de caracteres, poder elegir entre diferentes rangos taxonómicos y la virtud de comparar esta información entre diversos grupos de organismos. En opinión de Bakker (1995) los datos moleculares también tienen otra ventaja, son la única alternativa para examinar relaciones evolutivas entre taxa morfológicamente similares o idénticos. Este es precisamente el problema con algunos de los representantes del género *Codium*, como se apuntaba en la introducción de esta Tesis.

Debido a la condición cenocítica de estos organismos y a su relativa sencillez estructural, el número de caracteres morfológicos y anatómicos de que disponemos es reducido. En los complejos de especies, estos atributos no tienen la capacidad de responder a nuestras preguntas taxonómicas, debido a la plasticidad fenotípica que muestran. De esta forma, la biología molecular brinda una alternativa para el estudio de estos conjuntos de organismos. Sin embargo, la decisión de emplear técnicas moleculares debe ser cuidadosamente analizada, principalmente debido a dos factores: el primero, de orden biológico, que implica la destrucción de muestras, en ocasiones históricamente significativas. El segundo aspecto se refiere al factor económico, trascendental cuando se dispone de recursos limitados. Así, la información a obtener debe ser maximizada y los costos reducidos. La estrategia a seguir, podría quedar resumida en los siguientes puntos, algunos tratados por Baverstock (1996): 1) Definición clara del problema a resolver. Los estudios de estructura poblacional, de hibridización, límites o fronteras entre especies o bien relaciones filogenéticas, requieren de marcadores moleculares diferentes. En el último de los casos, el filogenético, también es importante cuestionarse el nivel de resolución que se pretende alcanzar. Resolver dudas en ramas profundas del árbol filogenético o bien relaciones a nivel intergenérico o interespecífico; 2) Estudio piloto. Es importante realizar pruebas preliminares de extracción (ADN o proteínas), pues existen gran variedad de protocolos que en nuestra experiencia no brindan los resultados que claman. En el caso de ADN, es importante ensayar con bases cebadoras ("primers") diferentes.

Las reacciones de amplificación (PCR) no deben de considerarse como “recetas de cocina” sino como retos experimentales que consumen mucho tiempo, esfuerzo y recursos; 3) Una vez resueltos los puntos anteriores, se debe de elaborar una estrategia de muestreo de ejemplares o muestras a obtener; 4) Técnicas adecuadas de recolecta, preservación y transporte de los ejemplares (ver apéndice); 5) Análisis de los datos obtenidos. A la fecha existen diversos métodos para inferir filogenia, algunos serán tratados más adelante y 6) Interpretación de los resultados.

El estudio del ADN resulta muy atractivo conceptualmente ya que permite acceder directamente al genotipo de los organismos, sin tener que recurrir al análisis de su expresión, ya sean proteínas o sistemas más complejos (v.g. morfología). Existen diversas herramientas que permiten analizar comparativamente porciones del ADN, entre ellas las técnicas de hibridación (Werman *et al.*, 1996), el tratamiento con endonucleasas y especialmente la secuenciación. Las técnicas de hibridación proporcionan medidas de la divergencia entre *taxa* (distancia), y por lo tanto sólo pueden utilizarse en análisis filogenéticos que admitan distancias como fuente de datos (ver adelante). En este caso no podrán utilizarse métodos de máxima parsimonia (MP, “maximum parsimony”) ni de probabilidad máxima (ML, “maximum likelihood”) (García París com. pers.). Algunos ejemplos de esta técnica en algas son los trabajos de Kooistra (1993), Olsen *et al.* (1987) y Stam *et al.* (1988).

En el caso de los estudios basados en el uso de enzimas de restricción o endonucleasas (RFLP) (Dowling *et al.*, 1996) o la amplificación al azar de fragmentos polimórficos de ADN (RAPD) parecen existir problemas potenciales de falta de homología, que podrían violar los requerimientos previos de los análisis filogenéticos. Sin embargo, han sido empleados con resultados satisfactorios en la filogeografía de *Acrosiphonia arcta* (Dillwyn) Gain (Oppen *et al.*, 1994), una revisión actualizada de su empleo se puede consultar en Oppen (1996).

Gracias al descubrimiento de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), que permite tener numerosas copias de un fragmento concreto de ADN en pocas horas, es que el proceso de secuenciación ha ganado mucha popularidad recientemente. La utilización de “primers” diversos admite elegir blancos muy concretos en diferentes regiones de la molécula, permitiendo rastrear

las zonas altamente conservadoras o aquellas con mayor variación, brindando una nueva aproximación para la sistemática (Hillis *et al.*, 1996).

La utilización de PCR posibilita el uso de cantidades iniciales mínimas de ADN, por lo que la extracción del ácido nucleico de los tejidos resulta factible con métodos diversos, poco costosos y en general rápidos (Goff y Moon, 1993; Bakker, 1995). Una vez obtenidas una gran cantidad de copias del fragmento de interés, se procede a su secuenciación que básicamente consiste en la incorporación de nucleóticos marcados radiactivamente o por fluorescencia que se produce durante la reacción de secuenciación. El resultado del proceso es la obtención de una secuencia correspondiente a la porción de ADN original, delimitada por las secuencias cebadoras. Como inconveniente destaca que cada carácter presenta únicamente cuatro estados (A, C, G, T) y en ciertos casos, se producen substituciones múltiples en una misma posición que revierten al estado original, de forma que como se discutirá más adelante la aplicación de métodos de máxima parsimonia puede conducir a la obtención de hipótesis filogenéticas erróneas.

En el caso concreto de *Codium*, Goff *et al.* (1992) utilizando patrones de restricción en cloroplasto, obtuvieron resultados alentadores en la distinción de especies -incluso una de las especies mexicanas fue incorporada- y en la detección de *C. fragile* ssp. *tomentosoides* como especie invasora. Este proceso tiene la limitante de la cantidad de material (tejido) necesario para la extracción, generalmente de 2 a 5 mg de ADN para cada digestión. Es difícil disponer de grandes cantidades de material fresco en los representantes tropicales. Por tal motivo, secuenciar regiones de ADN nuclear o plastidial parece ser la alternativa más idónea, aprovechando la técnica de PCR.

Codium no posee estructuras calcificadas que permitan su fosilización; sin embargo algunos géneros cercanos a él, como *Halimeda*, sí lo hacen y de esta manera ciertos autores consideran que su origen se ubica entre los 230-280 millones de años durante el Pérmico (Hillis, 1980; Tappan, 1980; Elliot, 1981). Si esto es cierto, *Codium* es un género muy antiguo lo cual podría explicar la organización del ADN cloroplastidial que posee (Hedberg *et al.*, 1981; Manhart *et al.*, 1989) y entonces las relaciones que podemos encontrar entre sus especies, no serán comparables con

aquellas observadas en otras plantas. Se está incursionando en clados cuya divergencia y radiación ocurrió hace mucho tiempo y que posiblemente son equivalentes a géneros, tribus o incluso familias entre las plantas vasculares, por lo tanto quizá el secuenciar regiones que codifican proteínas pudiera ayudar a vislumbrar relaciones interespecíficas (Goff com. pers.).

Los trabajos de Zechman *et al.* (1990), muestran que la región 18S del ADN ribosomal genómico es lo suficientemente conservativa (posee limitantes evolutivas) como para distinguir entre diversos géneros de clorofitas. Esta región fue empleada por Olsen *et al.* (1994) en conjunción con los registros fósiles para establecer un posible reloj molecular en las Dasycladales. Por otra parte, los análisis en las regiones espaciadoras internas (ITS1 y ITS2), ubicadas entre las subunidades 18S, 5.8S y 25S, del ADN ribosomal indican que poseen pocas áreas con restricciones y tienen la suficiente variación para distinguir a nivel de especies y brindan una buena herramienta para resolver problemas biogeográficos.

Adicionalmente, es posible tratar con la subunidad *rbc L* (ribulose bis-phosphate carboxilase), del ADN del cloroplasto. En teoría, este gen es altamente conservativo entre los organismos fotosintéticos. En plantas superiores ha sido trabajado para delinear relaciones entre taxa de alto rango más que con especies. Sin embargo, e insistiendo nuevamente, en muchos grupos de algas en los cuales las especies o los géneros han divergido hace millones de años, existe variación considerable en la tercera posición de los codones como para brindar caracteres de utilidad filogenética (Hommersand *et al.*, 1994). En opinión de Delwiche *et al.* (1995) la posible transferencia horizontal de material genético en los ancestros bacterianos produce conflictos entre filogenias formuladas con *rbc L*, no así en las que se han empleado genes como *tuf A*, *atp B* o el mismo 16S ARN ribosomal.

Finalmente, Goff (com pers.) ha sugerido, para el caso de *Codium*, el tratar de secuenciar la región de aproximadamente 1,200 pares de bases del citocromo oxidasa I (*coxI* gen) de la mitocondria. En su laboratorio se ha amplificado exitosamente en varias algas rojas y han encontrado variación considerable en la tercera posición y en los intrones.

Por lo que respecta al gen 16S, materia del presente trabajo, este corresponde a la subunidad grande del gen ARN ribosomal del ADN mitocondrial. Al igual que otros genes mitocondriales, como el 12S, tienen la propiedad de ser conservadores en cuanto a la secuencia de nucleótidos y a su estructura secundaria (Palmer, 1992), pero han mostrado tener suficiente variación para emplearse en estudios inter e intraespecíficos (Palumbi, 1996). Comparativamente, estos genes (16S y 12S) parecen evolucionar más lentamente que el genoma mitocondrial completo y aún más, el ADN mitocondrial de los vegetales evoluciona por lo menos cinco veces más despacio que los genes nucleares y dos o tres veces la tasa que sufre el ADN del cloroplasto, debido posiblemente a una tasa baja de mutación (Wolfe *et al.*, 1987).

En el presente capítulo presentamos los resultados del análisis comparativo de fragmentos de 766 pares de bases, del gen 16S del ADN mitocondrial en cinco especies distintas (*C. setchellii*, *C. picturatum*, *C. giraffa*, *C. oaxacense* y *C. fragile*) y siete pertenecientes a los complejos *C. decortcatum* (*C. amplivesciculatum*, *C. longiramosum* y *C. sp.2*) y *C. simulans* (*C. macdougallii*, *C. conjunctum*, *C. simulans* y *C. sp.1*) del género *Codium*, presentes principalmente, a lo largo del Pacífico mexicano (tabla 2). Como grupo externo se incluyeron representantes del género *Bryopsis*, considerado el grupo hermano de *Codium* (Zechman *et al.*, 1990). Se revisó el potencial de este fragmento para elucidar relaciones filogenéticas a nivel interespecífico e infraespecífico y por primera vez se elabora una hipótesis filogenética molecular, aunque de carácter preliminar, para este grupo de organismos.

Material y método

Material biológico. El ADN empleado en el presente estudio provino de especímenes frescos, preservados en alcohol o bien secados en silica gel, recolectados fundamentalmente en la costa mexicana del Pacífico, a excepción de *C. setchellii* y de una población de *Bryopsis corticulans*. (tabla 2).

Fragmentos de ejemplares vivos fueron transportados, desde el lugar de recolecta, en viales de 50 ml con agua de mar y en una hielera para mantenerlos frescos. El agua fue cambiada

especie	localidad	localizacion	fecha de recolección	colector	herbario
<i>Bryopsis corticulans</i> Setchell	Venados, Jal.	(20° 57' N/ 105° 22' W)	18/iv/97	F. Pedroche	UAMIZ
<i>B. corticulans</i> Setchell	Fleming Point, CA	(37° 54' N/ 122° 19' W)	26/viii/96	F. Pedroche	UC
<i>Codium setchellii</i> Gardner	Pigeon Point, CA	(36° 19' N/ 121° 30' W)	5/xi/95	F. Pedroche	UC
<i>C. picturatum</i> Pedroche y Silva	El Cardonal, BCG	(28° 27' N/ 111° 42' W)	21/xi/96	R. & L. Aguilar	CMMEX
<i>C. picturatum</i> Pedroche y Silva	Pescadero, BCG	(23° 20' N/ 110° 11' W)	21/xi/96	R. & L. Aguilar	CMMEX
<i>C. picturatum</i> Pedroche y Silva	La Audiencia, Col.	(19° 06' N/ 104° 21' W)	19/iv/97	F. Pedroche	UAMIZ
<i>C. giraffa</i> Silva	Venados, Jal.	(20° 57' N/ 105° 22' W)	18/iv/97	F. Pedroche	UAMIZ
<i>C. amplivesciculatum</i> Setchell y Gardner	Navachiste, Sin.	(25° 26' N/ 108° 48' W)	iii/97	—————	UAMIZ
<i>C. longiramosum</i> Setchell y Gardner	Isla Lobos, Sin.	(27° 20' N/ 110° 36' W)	iii/97	—————	UAMIZ
<i>C. sp. 2*</i>	Matanchen, Nay.	(21° 31' N/ 105° 16' W)	17/iv/97	F. Pedroche	UAMIZ
<i>C. oaxacense</i> Silva y Chacana	Cerritos, Sin.	(23° 19' N/ 106° 30' W)	16/iv/97	F. Pedroche	UAMIZ
<i>C. oaxacense</i> Silva y Chacana	Matanchen, Nay.	(21° 31' N/ 105° 16' W)	17/iv/97	F. Pedroche	UAMIZ
<i>C. maddougallii</i> Dawson	Pelícanos, BCG	(28° 48' N/ 111° 58' W)	9/iii/97	R. & L. Aguilar	CMMEX
<i>C. conjunctum</i> Setchell y Gardner	Calamajue, BCG	(29° 41' N/ 114° 10' W)	22/ii/97	R. & L. Aguilar	CMMEX
<i>C. simulans</i> Setchell y Gardner	San Juan de la Costa, BCG	(24° 20' N/ 110° 39' W)	4/x/97	R. & L. Aguilar	CMMEX
<i>Codium</i> sp. 1**	Punta María, BCP	(28° 55' N/ 114° 32' W)	4/vii/96	Hommersand	UC
<i>C. fragile</i> ssp. <i>californicum</i> (J. Ag.) Collins	Bahía de Todos Santos, BCP	(31° 48' N/ 116° 42' W)	6/vi/96	R. & L. Aguilar	CMMEX
<i>C. fragile</i> ssp. <i>californicum</i> (J. Ag.) Collins	Point Reyes, CA	(38° 05' N/ 122° 58' W)	8/xi/96	R.L. Moe	UC
<i>C. fragile</i> ssp. <i>tomentosoides</i> (van Goor) Silva	Alameda, CA	(37° 45' N/ 122° 14' W)	5/iii/97	R.L. Moe	UC
<i>C. fragile</i> ssp. <i>tomentosoides</i> (van Goor) Silva	Richmond, CA	(37° 45' N/ 122° 14' W)	5/iii/97	R.L. Moe	UC

Francisco F. Pedroche

Tabla 2. Especies, poblaciones y localidades representativas, empleadas en el presente estudio. Las abreviaturas corresponden a CA = California, USA; BCP = Baja California Occidental; BCG = Baja California Oriental. * pertenece a una especie del complejo *C. decorticatum*; ** pertenece a una especie no descrita.

diariamente hasta su llegada al laboratorio. Para los especímenes preservados y transportados en alcohol se empleó etanol absoluto vertido directamente sobre fragmentos de aproximadamente 5 mm en viales de plástico de 10 ml de capacidad. En el tercer caso, material preservado en seco, tejido de ejemplares seleccionados por una ausencia notoria de epífitas, fue depositado en bolsas de plástico que contenían aproximadamente 250 gr de silica gel. La silica fue sustituida en cuanto los cristales indicadores se tornaron rosados, realizando esta operación hasta lograr la completa deshidratación de las secciones de talo.

Extracción de material genético. Las extracciones efectuadas para este estudio tuvieron siempre la finalidad de obtener material genómico total, incluyendo ADN nuclear y de organelos. En principio, el método empleado estuvo basado en los trabajos de Palmer (1986) y de Doyle y Doyle (1987) modificado por Baldwin (com. pers.) que utilizan un detergente no iónico que libera y se combina, con los ácidos nucleicos celulares totales (Ausubel *et al.*, 1997).

Debido a la naturaleza de *Codium* y en general de las algas marinas, que poseen grandes cantidades de polisacáridos y polifenoles, fue necesario introducir algunas modificaciones que se mencionan a continuación. El protocolo *in extenso* puede ser consultado en el apéndice 1.

Aunque en general se sugiere el uso de nitrógeno líquido para triturar y romper las paredes celulares vegetales, facilitando la acción del detergente, se decidió probar algunas alternativas con la idea de que en ciertos lugares, como en el caso de México, no todas las instituciones tienen acceso a este elemento, aunado a los costos involucrados. También, debido en parte a que *Codium*, como representante de las algas cenocíticas, posee una sola pared celular y el citoplasma esta representado por un gran sifón. En teoría, rompiendo este sifón en algún lugar, todo el material celular será fácilmente accesible.

Con todo tipo de material se siguió el mismo procedimiento. Primero, secciones elegidas bajo el microscopio y principalmente de la porción central o medular del talo, esto con la idea de eliminar la posibilidad de elementos extraños (epífitas), fueron reducidas al menor tamaño posible empleando navajas esterilizadas. Para el caso de los talos secos funcionó bien la trituración en seco bajo presión.

Estos fragmentos fueron colocados en tubos Eppendorf de 1.5 ml y sobre ellos fue vertido CETAB (bromuro de cetyltrimetilamonio) previamente mezclado con 1% de BME (2-mercaptoetanol) y llevado a 60° C en un baño de temperatura constante. Generalmente, el tejido permaneció entre 8 o 12 hrs en esa solución. Posteriormente, empleando un mortero de plástico, se disgregó el tejido y se dejó una hora más en la solución. Una vez transcurrido el tiempo, se adicionaron 500 µl de una mezcla de fenol-cloroformo-isoamilalcohol (24:24:1), con la finalidad de remover las proteínas contaminantes (Maniatis *et al.*, 1989) y se agitó lentamente por 4-5 min para ser puesto en una microcentrífuga a 10 000 revoluciones por 3 min. El sobrenadante fue rescatado. Si esta fase se presentaba amarillenta, una segunda extracción con fenol-cloroformo-isoamilalcohol era efectuada. A partir de este punto se siguió el protocolo presente en el apéndice 1, que se basa en la precipitación de ADN empleando alcoholes: isopropanol y etanol que remueven sales y pequeñas moléculas orgánicas y sales como el acetato de amonio y de sodio que facilitan la aglutinación de los ácidos nucleicos y su acarreo. El ADN recuperado se conservó en buffer TE a 4° C hasta su empleo. Geles de prueba fueron realizados para constatar la presencia de ADN y hacer una apreciación de su calidad (fig. 249).

Amplificación via PCR. Para la amplificación se utilizaron aproximadamente 2 µg de ADN, para ello alícuotas de la extracción eran evaluadas en un fotocolorímetro o en ausencia de este, se efectúan diluciones entre 1:100 y 1:2000

con agua bidestilada y filtrada, en el presente estudio este último procedimiento brindó mejores resultados. En algunas ocasiones fue necesario limpiar el ADN con una matriz de sílice (Ultra Clean 15™), para eliminar impurezas y facilitar la amplificación. Las reacciones se llevaron a cabo con un equipo Perkin Elmer™ 9600, que automáticamente programa aumento y disminución de temperatura en un número de ciclos determinado ("thermocycler"), en este caso se emplearon

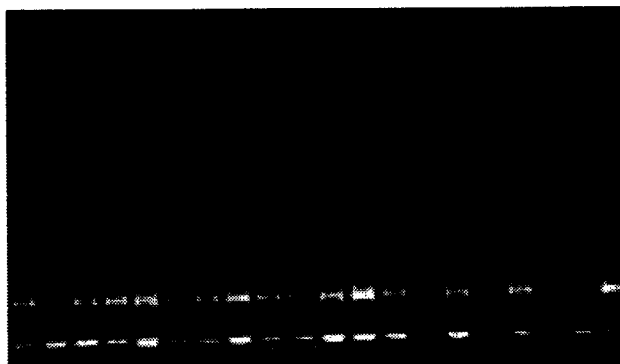


Fig. 249. Bandas de ADN genómico. Las columnas laterales corresponden a ADN control. Las bandas barridas demuestran ADN en exceso.

treinta y nueve ciclos tratando de optimar la cantidad de mononucleótidos presentes. Las secuencias cebadoras ("primers") utilizadas fueron de orden universal, conocidas como 16Sar-5' (CGCCTGTTTATCAAAAACAT) y 16Sbr-3' (CCGGTCTGAACTCAGATCACGT) (Palumbi, 1996). Los ciclos correspondientes a desnaturalización, alineación y extensión del ADN fueron de 93° C x 30"; 52° C x 60"; 72° C x 60", respectivamente. Los productos se mantuvieron a 4° C y fueron limpiados posteriormente utilizando un juego de enzimas (Amersham/USB™), siguiendo las

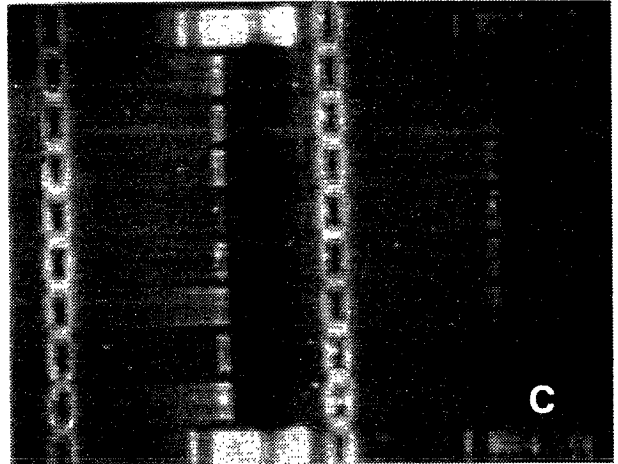


Fig. 250. Productos PCR de los fragmentos 16S de ADN ribosomal en mitocondria de las especies mencionadas en la tabla 1. Las escaleras en los extremos son de 100 pares de bases como referencia. El espacio vacío de la derecha corresponde al control negativo (C).

instrucciones proporcionadas por los fabricantes. Estas enzimas eliminan la "amplitaq" y los rastros de mononucleótidos no incorporados. Con el fin de determinar la cantidad aproximada de ADN amplificado y por lo tanto la adecuada para la reacción de secuenciación, se llevaron a cabo geles de evaluación con escaleras de 100 pb. (fig. 250).

Obtención de secuencias y alineación. Las reacciones para producir secuencias marcadas se hicieron con el juego de químicos de la compañía Perkin Elmer (PRISM™ Dye Terminator Cycle Sequencing Reaction Kit), siguiendo sus recomendaciones y empleando las mismas secuencias cebadoras 16Sar y 16Sbr. Estas segundas amplificaciones se corrieron en un gel de electroforesis y fueron leídas automáticamente por un secuenciador ABI- 373 (Applied Biosystems™). Finalizado el proceso, las lecturas (electrofenogramas [fig. 251]) se transfirieron a un archivo de computadora y con la ayuda del paquete de cómputo Sequencer Navigator (Applied Biosystems™) se limpiaron y corrigieron las dos direcciones generadas. Las secuencias fueron alineadas, a simple vista o empleando el algoritmo de CLUSTAL.

Análisis filogenéticos. Los métodos que se han desarrollado para inferir filogenia pueden ser divididos de formas diferentes, dependiendo al proceso que se le otorgue más relevancia. Por

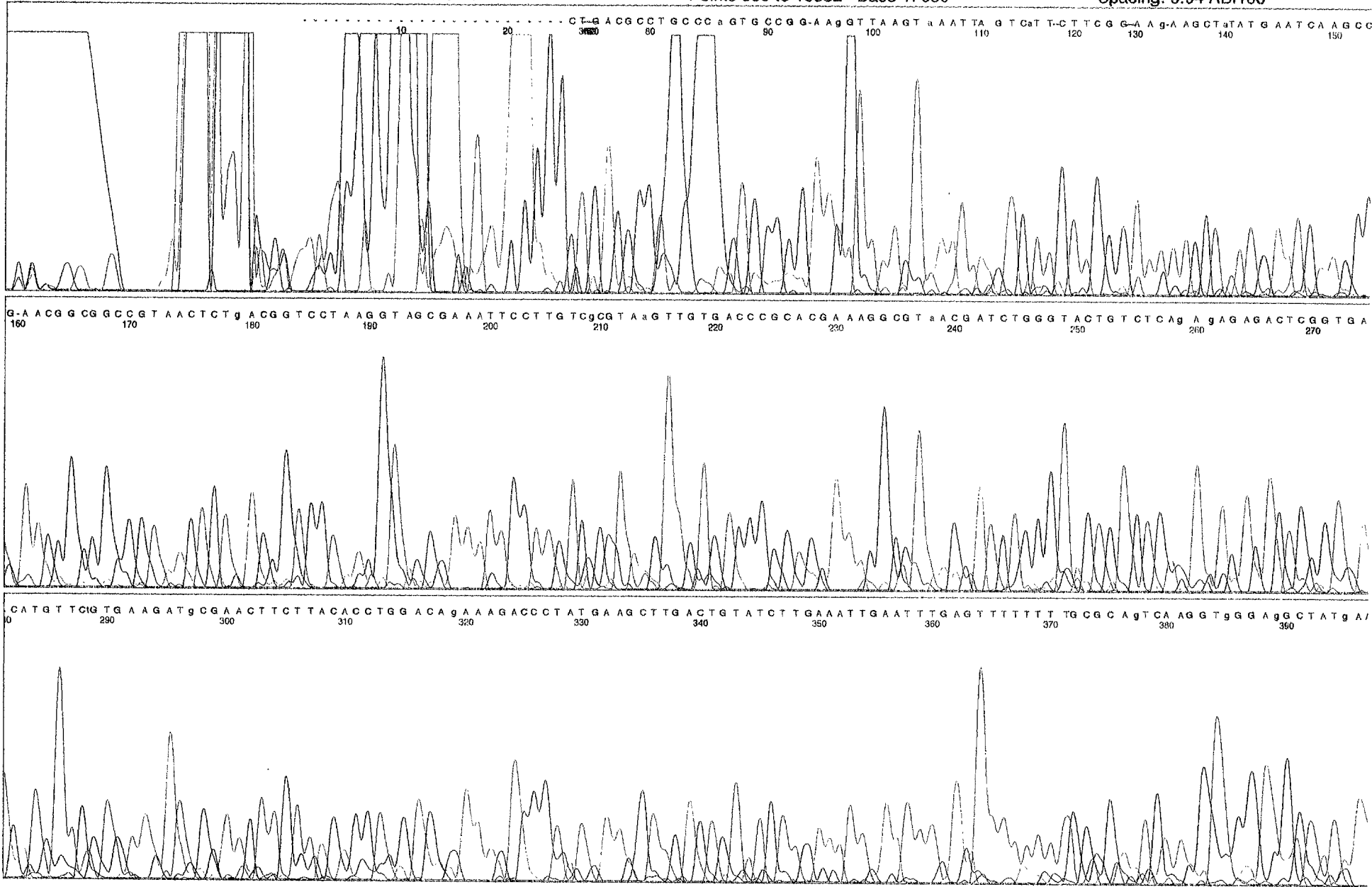


Fig. 251. Electrofenograma modelo del fragmento de 766 pares de bases del gen 16S mitocondrial. La gráfica muestra sólo la dirección 5' empleando el "primer" 16Sar.

ejemplo, aquellos que reconocen los métodos de distancia (similitudes y diferencias) y los de estados de carácter (caracteres derivados compartidos) (Stuessy, 1990; Williams, 1992a; Avise, 1994); aquellos que consideran modelos de evolución explícitamente contra los que no lo hacen (Maddison y Maddison, 1992); los que consideran la homogeneidad de los datos y el tipo de estos (Huelsenbeck *et al.*, 1996); otros que evalúan la importancia de construir árboles hipotético-deductivamente o estadísticamente (Harvey y Pagel, 1991) y finalmente la aproximación que divide los métodos de acuerdo al tipo de algoritmos que se usan. En este último caso, hay los que definen una secuencia específica de pasos combinando, generalmente la inferencia de un árbol y la definición de la topología preferida en una sola acción. Estos métodos son rápidos, relativamente y tomando en cuenta el uso de computadoras, proceden directamente a la formulación de una sola posibilidad, sin tener que evaluar un número determinado de otras alternativas. Entre ellos, se ubican los de distancia, mencionados con anterioridad. En el segundo tipo, los métodos conocidos como de criterio óptimo (“optimality criterion”), poseen un primer paso que define precisamente el criterio de evaluación (índices) que será empleado en la comparación y un segundo paso, que emplea una relación matemática (otro algoritmo) que calcula este índice y selecciona los árboles que mejor cumplen con el criterio.

Aquí se ha elegido una subdivisión más sencilla y corresponde a los tres métodos que se emplearon en el presente estudio para formular las hipótesis filogenéticas propuestas.

Métodos que utilizan distancias

Estos métodos usan matrices de distancias (medida de la divergencia o similitud existente entre caracteres) para el conjunto de taxa estudiados (Maddison y Maddison, 1992) y han sido criticados porque no incluyen ningún modelo sobre el proceso evolutivo *per se*, pero debido a su versatilidad y rapidez de análisis, especialmente en casos en los que se pretenden estimar las relaciones evolutivas de gran número de taxa, su utilización es cada vez más generalizada. También pueden aprovecharse diferentes tipos de distancias y algunas de ellas (Kimura 2-parameter) permiten incluir cierto grado de información sobre el proceso evolutivo (Williams, 1992b). Algunos métodos de agrupamiento (“clustering”) como UPGMA (“unweighted pair group method analysis”)

han sido incluidos en esta categoría y se emplean con frecuencia para obtener árboles que reflejan la semejanza o disimilitud entre taxa. Este y otros métodos afines, puramente fenéticos, producen con datos moleculares, una topología idéntica a la esperada filogenéticamente cuando la tasa de evolución en cada rama es similar en todo el árbol, es decir cuando existe una tasa constante en cada *taxon*.

Métodos de parsimonia

Los métodos de máxima parsimonia consideran como mejor reconstrucción filogenética, aquella que minimiza el número de pasos evolutivos en cada rama. Existen diferentes estrategias para asumir la probabilidad del cambio y de ellas las variaciones sobre este método (Kitching, 1992). La parsimonia de Wagner, también conocida como el análisis de parsimonia estricto, permite la consideración de cambios en los dos sentidos, ganancia y pérdida (0-1-0). La parsimonia de Dollo prohíbe la ganancia múltiple de estados derivados, mientras que en la de Camin-Sokal las reversiones no se pueden contemplar. Este método, de aplicación amplia con caracteres morfológicos plantea algunos problemas con datos moleculares. En el caso de los datos derivados de las secuencias de ADN, las dificultades surgen debido al número limitado de estados de cada carácter (A, C, G, T) y a la posibilidad de múltiples sustituciones por sitio. Con objeto de soslayar este problema se proporcionan diferentes pesos a los cambios ocurridos en cada posición del codón, cuando se trata de genes o fragmentos que codifican para proteínas (Williams, 1992b).

Métodos de probabilidad máxima ("Maximum likelihood")

Los métodos de probabilidad máxima pretenden ser una alternativa a la parsimonia. La estimación filogenética debe ser vista como un problema de probabilidad, por lo tanto la construcción de árboles debe ser tratada como un problema estadístico (Siebert, 1992). Estas técnicas, evalúan diferentes reconstrucciones filogenéticas conforme a un modelo evolutivo concreto y únicamente se utilizan con datos derivados de secuencias de ADN, especialmente de regiones codificantes de proteínas, ya que pueden ajustarse a diversos modelos de evolución molecular, permitiendo tener en cuenta diferentes tasas de sustitución en cada posición de los tripletes. En secuencias de ADN se considera la posibilidad de que se produzcan transiciones con mucha más frecuencia que

transversiones. Sin embargo, no todos estos parámetros son incorporables fácilmente en los programas de cómputo; la memoria necesaria y el tiempo de cálculo se alargan enormemente (Williams, 1992a).

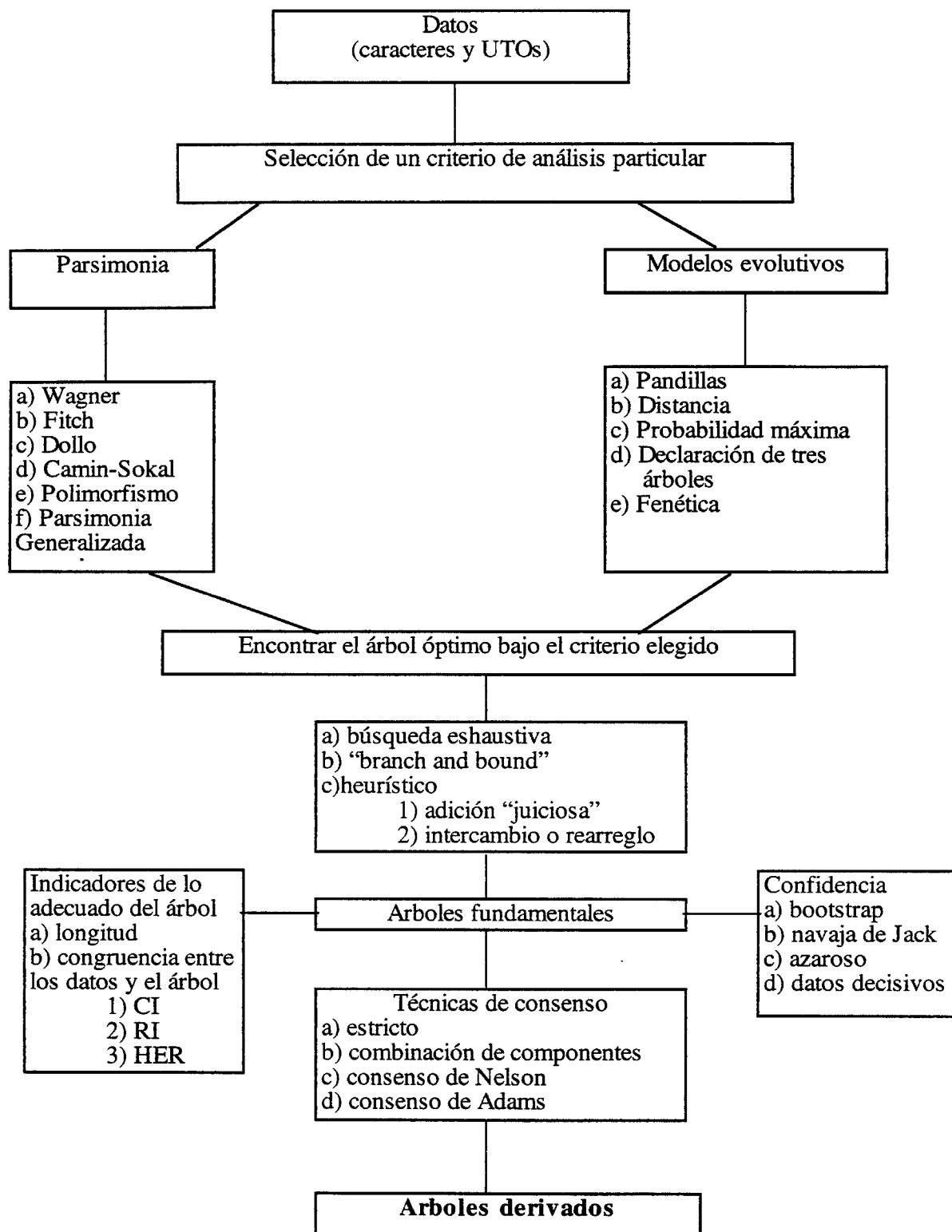
A manera de ayuda se presenta un esquema que sintetiza los principales pasos a seguir en la formulación de hipótesis de filogenia (esquema 3).

En el presente trabajo, con la finalidad de percibir regiones con variación y de ellas, regiones con información filogenética potencial, se utilizaron algunos representantes de poblaciones diferentes de una misma especie. En el caso de secuencias idénticas, procedentes de miembros de la misma especie morfológica, estas fueron tratadas como un sólo UTO (Unidad Taxonómica Operativa).

Los análisis de parsimonia se efectuaron con la ayuda de PAUP* (Swofford versión de prueba 4.0.0d54. Smithsonian Institution) con las opciones generales y bajo las rutinas de búsqueda heurística, exhaustiva y de "branch-and-bound", incluyendo "bootstrap" (100 repeticiones) con el criterio de máxima parsimonia. En el método de distancia, se utilizaron matrices de distancia con el parámetro Kimura-2 para calcular valores medios (Kimura, 1980), las rutinas empleadas fueron "neighbor-joining" y "bootstrap" (100 repeticiones). Análisis paralelos se llevaron a cabo considerando los "gaps" como datos ausentes y también como quinto estadio. IncurSIONES en los métodos de máxima probabilidad ("maximum likelihood") se llevaron a cabo comparando topologías alternativas con la prueba de probabilidad logarítmica ("log-likelihood") (Kishino y Hasegawa, 1989), empleando la versión DNAML que se encuentra en PHYLIP (Felsenstein, 1993).

Resultados

La amplificación via PCR dio por lo general productos de buena calidad y sólo en algunos casos se mostraron bandas dobles (fig. 250). Posterior al alineamiento de las secuencias, los fragmentos empleados para el análisis constaron de 766 pares de bases. La matriz de datos (tabla 3) incluye secuencias de 18 representantes del género *Codium* y 2 del género *Bryopsis*, considerado actualmente el grupo hermano del primero (Zechman *et al.*, 1990) y que funcionaron



Esquema 3. Diagrama de flujo que muestra los principales pasos en la inferencia filogenética.

como grupos externos durante el análisis. De estos pares de bases, 646 (84%) fueron constantes, 27 (4%) variables sin aportar información filogenética, por deberse a apomorfías y 93 (12%) posiciones fueron variables y empleadas en la formulación de hipótesis filogenéticas.

La comparación, por par de secuencias entre las poblaciones de *Bryopsis corticulans*, muestra que difieren en un 2 %, del total de bases analizadas, mientras que en *Codium* oscila de 0%, entre poblaciones de la misma especie, tal es el caso de *C. oaxacense*, hasta un máximo de 6% interespecíficamente como sucede con *C. picturatum* y *C. sp. 1*. Comparativamente, entre los géneros *Bryopsis* y *Codium* la diferencia alcanza un 10%. La matriz de distancia basada en el alineamiento mencionado se encuentra en la tabla 4. Las tasas de ti (transiciones)/ tv (transversiones) oscilan de 0.33 entre *C. giraffa* y *C. simulans* y 1.56 entre *C. oaxacense* y *C. amplivesciculatum*.

Los diferentes métodos aplicados dieron en lo general topologías similares, en cuanto a disposición de los clados, variando principalmente en los grupos basales. Los índices de retención y de consistencia sufrieron leves variaciones. Sólo dos árboles satisfacen el criterio de máxima parsimonia, tanto con rutinas de búsqueda heurística como "branch and bound". De ellos se construyó un consenso estricto con una longitud de 157 pasos, un índice de consistencia de 0.88 y uno de retención de 0.93 (fig. 252). Algunas diferencias se pueden apreciar en el filograma de distancia por "neighbor-joining" (fig. 253), por ejemplo el clado de *C. setchellii* y *C. picturatum* que aparece como no resuelto en el árbol de parsimonia, aquí coloca a *C. setchellii* como grupo hermano del grupo interno; sin embargo, al analizar este mismo filograma bajo 100 repeticiones de "bootstrap", el nodo vuelve a no resolverse (fig. 254). El árbol, resultado de máxima probabilidad también presenta la misma topología (fig. 255), con un Ln L -2195.90039 y una significancia de $P < 0.01$.

Discusión y conclusiones

Los árboles presentan diferencias en los clados basales del grupo interno, por ejemplo las topologías de máxima parsimonia y de distancia con la prueba de "bootstrap", coinciden en no resolver el nodo compartido por *C. picturatum* y *C. setchellii*. Esto se debe posiblemente a que los árboles de consenso presentan la posibilidad intermedia. Como se menciona arriba, el consenso

fue entre los dos árboles más "parsimoniosos" obtenidos y en ellos la posición de *C. picturatum* y *C. setchellii* se alterna como grupo hermano del grupo interno. Mientras que la filogenia con el método de distancia, bajo "neighbor-joining", coloca a *C. setchellii* como el grupo hermano del grupo interno. Por el contrario, el árbol de probabilidad máxima indica que es *C. picturatum* el que debe ocupar dicho puesto. Este dilema deberá ser resuelto incorporando más representantes de los grupos costosos, en el caso del Pacífico mexicano, muestras de *C. hubbsii* y *C. johnstonei*.

C. setchellii es un representante del subgénero *Tylecodium* y de la sección *Adherentia* postulada por algunos autores (Silva 1951b) como el grupo ancestro de las formas erectas, subgénero *Codium* (= *Schizocodium*). Por lo cual, los filogramas que lo ubican como el grupo hermano estarían acordes a estos pensamientos, pero si resulta que la topología "verdadera" es la que lo señala como derivado de *C. picturatum*, entonces algas parecidas a esta última especie dieron origen al resto de las especies costosas presentes en la costa subtropical y templada del Pacífico.

Los filogramas concuerdan en reconocer el grupo de *C. picturatum* como una sola y compacta unidad. En el de distancia (fig. 253) se muestra una leve diferencia, que puede deberse al método empleado o bien puede estar mostrando una integración de los representantes del área subtropical del Golfo de California por una parte y los de la porción tropical por otra. También con respecto a *C. picturatum*, anteriormente Pedroche y Silva (1996), basados en aspectos anatómicos, habían postulado su posible relación con *C. giraffa*; una especie endémica y muy particular del Pacífico tropical mexicano; sin embargo, en la topología (figs. 252-255) se muestra que no existe una relación cercana entre estas dos entidades. Con base en la posición de *C. giraffa*, se puede postular que organismos relacionados a esta especie son los antecesores de las formas erectas y ramificadas de utrículos pequeños.

Silva (1951b: 90) postuló que una tendencia en el grupo de las especies erectas era hacia el desarrollo de talos amplios, expandidos, con utrículos grandes y que los utrículos pequeños de algunas especies, él cito *C. tenue*, podrían ser interpretados como derivados del troco ancestral que presumiblemente tuvo utrículos pequeños o como una regresión hacia este estadio ancestral. Si se observan las diferentes topologías obtenidas, aunque preliminares, indican que posiblemente

las dos tendencias, una hacia la integración de talos con utrículos pequeños y la otra hacia la construcción de los talos grandes con utrículos de gran tamaño, existen como alternativas paralelas. Así, en un grupo monofilético (A en fig. 253) se integran especies de utrículos medianos y pequeños, entre ellas el complejo *C. simulans* (*C. mac.peli*, *C. conj.cala.* y *C. simula*), *C. oaxacense* (*C. oax.cer.* y *C. oax.mata.*) y aparentemente una especie nueva para la ciencia (*C. sp.1*). En el segundo grupo (B en fig. 253) se encuentran asociados los integrantes de *C. fragile*, las dos subespecies (*C. fragi.PR*, *C. fragi.BCP*, *C. fragi.ric.* y *C. fragi.ala*) y *C. amplivesciculatum* (en los árboles como *C. long. nava.*, *C. sp2.mat* y *C. amp.lobos*).

En el caso del clado integrado por *C. amplivesciculatum* (*C. amp.lobos*), *C. longiramosun* (*C. long.nava*) y *C. sp.2* la distancia entre ellos es mínima y en el árbol de máxima parsimonia el valor de "bootstrap" que soporta la separación de los dos últimos es bajo, por lo cual se puede considerar, como lo hace el filograma de distancia, que este grupo integra a los miembros de una sola especie. En este caso, la denominación *C. sp.2* que se dió a ejemplares de una población proveniente de Nayarit, se debió a que las características anatómicas indicaban la posibilidad de que estos organismos formaran parte del complejo *C. decorticatum* en el Pacífico mexicano, pero la morfología externa no permitía asegurarlo. Con los presentes resultados se puede decir que estas poblaciones, por encontrarse en su límite de distribución, tengan una tendencia a la reducción de la talla, con un acortamiento de las interdicotomías. Esto posiblemente como un reflejo a esa "miniaturización" generalizada entre los miembros de la zona del Pacífico tropical mexicano. Los datos moleculares confirman lo obtenido en el análisis multivariado de las características utriculares: las plantas habitantes del Golfo de California con características de la sección *Decorticata* pertenecen a la misma especie, la cual como se mencionó en el capítulo de florística, debe ser denominada *C. amplivesciculatum*.

Por otra parte, lo que ha sido reconocido como dos subespecies de *C. fragile* por varios años (*C. fragile* ssp. *tomentosoides* [*C. fragi.ric.* y *C. fragi.ala.*] y *C. fragile* ssp. *fragile* [*C. fragi.PR* y *C. fragi.BCP*]) y fortalecido con los estudios de restricción por Goff *et al.* (1992) se ve reflejado aquí también. Esta agrupación también muestra coherencia entre los diferentes métodos de inferencia.

Los representantes de las subespecies se encuentran claramente separadas y con distancias equivalentes al de otras entidades reconocidas como especies, lo cual parece contradictorio. Quizá estudios extensivos, incorporando a las diferentes subespecies existentes de *C. fragile* demuestre que su rango taxonómico debe modificarse.

Sorpresivamente y antes nunca insinuado, *C. fragile* se encontró cercanamente relacionado con las especies que forman parte de la sección Decorticata. Al repasar los caracteres morfológicos que distinguen a esta sección, se observa que los utrículos de *C. fragile*, que algunas veces alcanzan las dimensiones de los miembros de esta sección, presentan un carácter cualitativo distintivo, que es un ensanchamiento en la porción baja del utrículo (ver figs. 74-75). Se debe considerar la posibilidad de que esta especie, ampliamente distribuída, deba ser incluída en dicha sección.

Una de las especies, descrita como nueva para la ciencia en esta tesis, *C. oaxacense*, se sustenta como independiente y relacionada al complejo de *C. simulans*.

Por último, el componente integrado por especies pertenecientes al complejo *C. simulans*, incluye a un elemento que con claridad se separa del grupo principal y que fue denominado como *Codium* sp1. Por sus características utriculares no pudo ser colocado en alguna de las especies conocidas. En este clado es importante destacar la estrecha relación que guardan los representantes de las especies conocidas como *C. macdougallii* (*C.mac.peli*), *C. conjunctum* (*C.conj.cala*) y *C. simulans* (*C.simula*). Estudios de análisis multivarido indicaron la posibilidad de que el complejo *C. simulans*, estuviera compuesto al menos por dos especies, a las cuales les fueron asignados los epítetos *C. brandegeei* y *C. simulans* (Pedroche y Silva, 1997). *C. macdougallii* fue puesto bajo sinonimia de *C. brandegeei*; sin embargo, la información molecular presentada aquí, puede estar indicando que el complejo *C. simulans* es una especie. Este dilema podrá ser resuelto, en estudios futuros al incorporar una mayor representación de organismos de otros sitios.

De los resultados obtenidos en el presente trabajo, podemos deducir que el fragmento obtenido tiene resolución para elucidar relaciones interespecíficas y quizá infraespecíficas, pudiendo además mostrar grados diferentes de divergencia. Por ejemplo, las poblaciones de *C. oaxacense* fueron

indistinguibles aún procediendo de localidades diferentes, aunque con condiciones climáticas más o menos similares. Comparativamente, *C. picturatum* mostró diferencias (que en realidad sólo corresponden a un 0.5 %) entre las poblaciones subtropicales y la tropical.

La falta de información con referencia al gen 16S mitocondrial es impresionante entre las algas. La mayoría de los estudios han sido llevados a cabo en cloroplasto y en genes nucleares, como apuntábamos en la introducción. A la fecha, sólo el genoma mitocondrial de *Clamydomonas reinhardtii* es conocido y se encuentra en el Gene Bank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). La búsqueda de secuencias similares en esta base de datos fue infructuosa.

En el presente estudio las herramientas moleculares, el caso concreto del gen 16S mitocondrial, ha mostrado su utilidad; primero, demostrando que la percepción de especies distintivas morfológicamente es adecuada, corroborando su independencia en los filogramas presentados. Segundo, la posibilidad de distinguir entidades a nivel infraespecífico y tercero, emplearlas para resolver los complejos morfológicos. Sin embargo, sólo estamos en el inicio de este tipo de trabajos y los resultados aquí presentados deben tomarse como preliminares a causa principalmente del número reducido de representantes. Tarea futura será incorporar muestras de otras especies de regiones geográficas distintas. Pero la utilidad de los marcadores genéticos no sólo está en los aspectos de sistemática molecular sino también al brindarnos una idea de las relaciones filogenéticas entre los integrantes del género. La posibilidad de estudiar divergencias genéticas y tasas evolutivas en algunos de los representantes, como por ejemplo en el complejo *C. simulans*, abre perspectivas muy interesantes.

A mediano plazo se propone construir filogenias con otros marcadores como los que se apuntaban en la parte correspondiente, entre ellos las regiones ITS y algunas de cloroplasto como *tufA*. Es impostergable la realización de un análisis cladístico de las características morfológicas y de uno que combine caracteres moleculares y morfológicos, conocido como de evidencia total (Kluge, 1989). Sin embargo, se deben alentar estudios de morfogénesis, ecofisiología y relaciones biogeográficas que complementen la visión que ahora tenemos de este género, no sólo en el Pacífico de México sino también a nivel global.

Codium en el Pacífico Mexicano

Tabla 4. Matriz de distancias promedio entre pares de taxa, calculadas solo para aquellos caracteres en donde ambos taxa no presentan datos ausentes (símbolo ? en tabla 3).

	1	2	3	4	5	6	7	8
1 Bry.vena	-							
2 Bry.CA	0.01753	-						
3 C.setche	0.08501	0.08244	-					
4 C.giraffa	0.08928	0.08804	0.03618	-				
5 C.pictu.aud	0.09562	0.09584	0.04806	0.04944	-			
6 C.pictu.pes	0.09426	0.09451	0.04678	0.04678	0.00266	-		
7 C.pictu.car	0.09426	0.09451	0.04678	0.04678	0.00266	0.00000	-	
8 C.oax.cer	0.09059	0.08796	0.03901	0.00608	0.04677	0.04379	0.04379	-
9 C.oax.mata	0.09059	0.08796	0.03901	0.00608	0.04677	0.04379	0.04379	0.00000
10 C.mac.peli	0.08680	0.08561	0.04170	0.01340	0.05094	0.04827	0.04827	0.00925
11 C.Conj.cala	0.08665	0.08548	0.04031	0.01205	0.04954	0.04688	0.04688	0.00935
12 C.sp. 1	0.09086	0.08972	0.04432	0.01605	0.05364	0.05096	0.05096	0.00632
13 C.simula	0.08529	0.08411	0.03895	0.01071	0.04819	0.04552	0.04552	0.00778
14 C.fragi.PR	0.08907	0.08795	0.03472	0.02942	0.05056	0.04790	0.04790	0.03130
15 C.fragi.BCP	0.08924	0.08813	0.03473	0.02948	0.05060	0.04795	0.04795	0.03134
16 C.fragi.ric	0.08937	0.08830	0.03347	0.03344	0.05470	0.05204	0.05204	0.03422
17 C.fragi.ala	0.08937	0.08830	0.03347	0.03344	0.05470	0.05204	0.05204	0.03422
18 C.long.nava	0.09308	0.08885	0.03837	0.03437	0.04869	0.04727	0.04727	0.03461
19 C.sp.2.mat	0.09281	0.08860	0.03827	0.03430	0.04855	0.04713	0.04713	0.03463
20 C.amp.lobos	0.09059	0.08794	0.03875	0.03477	0.05470	0.05335	0.05335	0.03446
	9	10	11	12	13	14	15	16
9 C.oax.mata	-							
10 C.mac.peli	0.00925	-						
11 C.Conj.calal	0.00935	0.00402	-					
12 C.sp.1	0.00632	0.01071	0.00935	-				
13 C.simula	0.00778	0.00268	0.00134	0.00801	-			
14 C.fragi.PR	0.03130	0.03217	0.03081	0.03485	0.02947	-		
15 C.fragi.BCP	0.03134	0.03222	0.03086	0.03491	0.02952	0.00000	-	
16 C.fragi.ric	0.03422	0.03621	0.03485	0.03890	0.03350	0.00399	0.00399	-
17 C.fragi.ala	0.03422	0.03621	0.03485	0.03890	0.03350	0.00399	0.00399	0.00000
18 C.long.nava	0.03461	0.03739	0.03744	0.04184	0.03595	0.01832	0.01833	0.01971
19 C.sp.2.mat	0.03463	0.03730	0.03735	0.04174	0.03586	0.01827	0.01828	0.01965
20 C.amp.lobos	0.03446	0.03621	0.03621	0.04025	0.03486	0.01859	0.01861	0.02260
	17	18	19	20				
17 C.fragi.ala	-							
18 C.long.nava	0.01971	-						
19 C.sp.2.mat	0.01965	0.00000	-					
20 C.amp.lobos	0.02260	0.00146	0.00146	-				

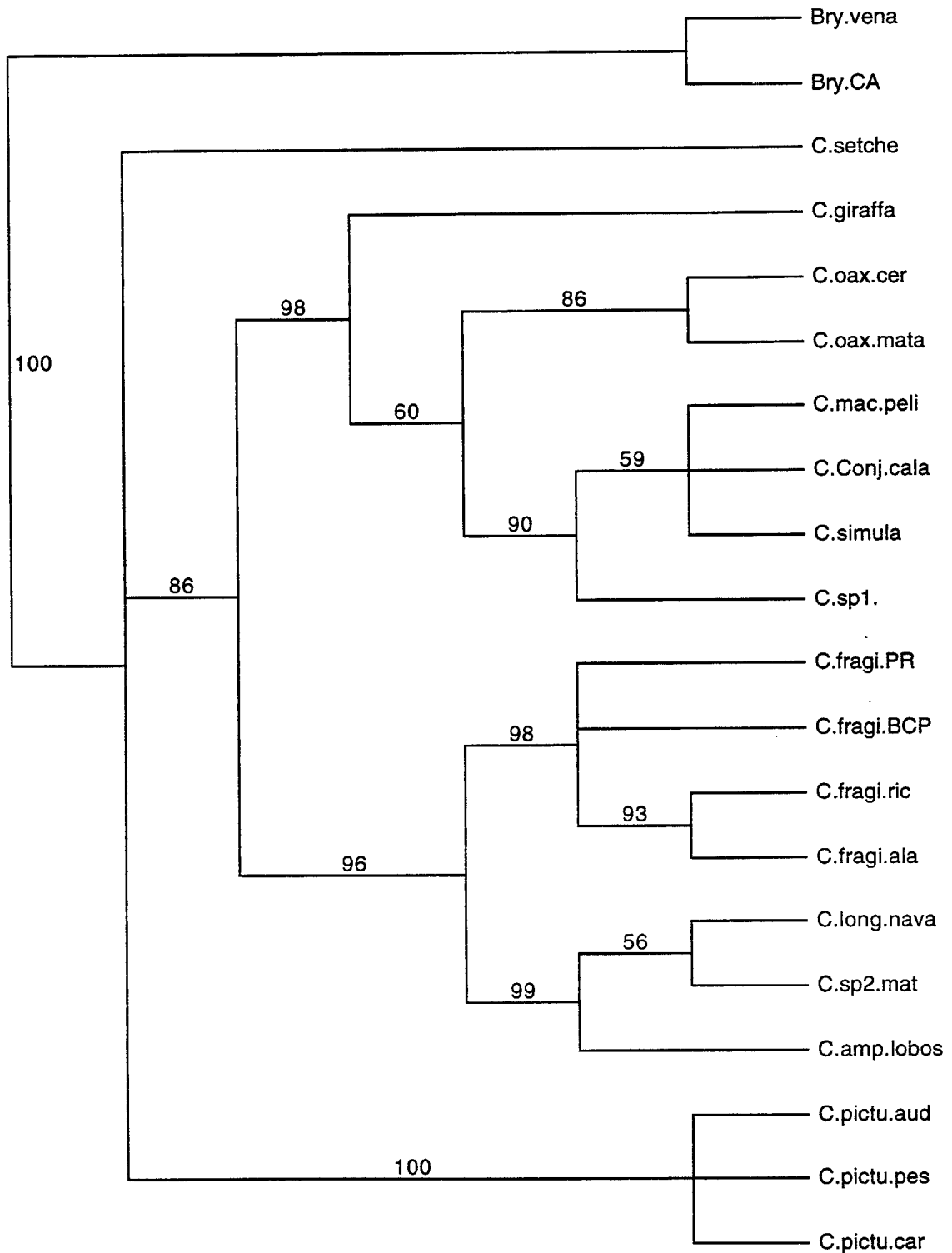


Fig. 252. Consenso estricto de los dos árboles más "parsimoniosos". Longitud 157, IC= 0.99 y RI= 0.93. Los números sobre las ramas corresponden a los valores de "bootstrap" con 100 réplicas.

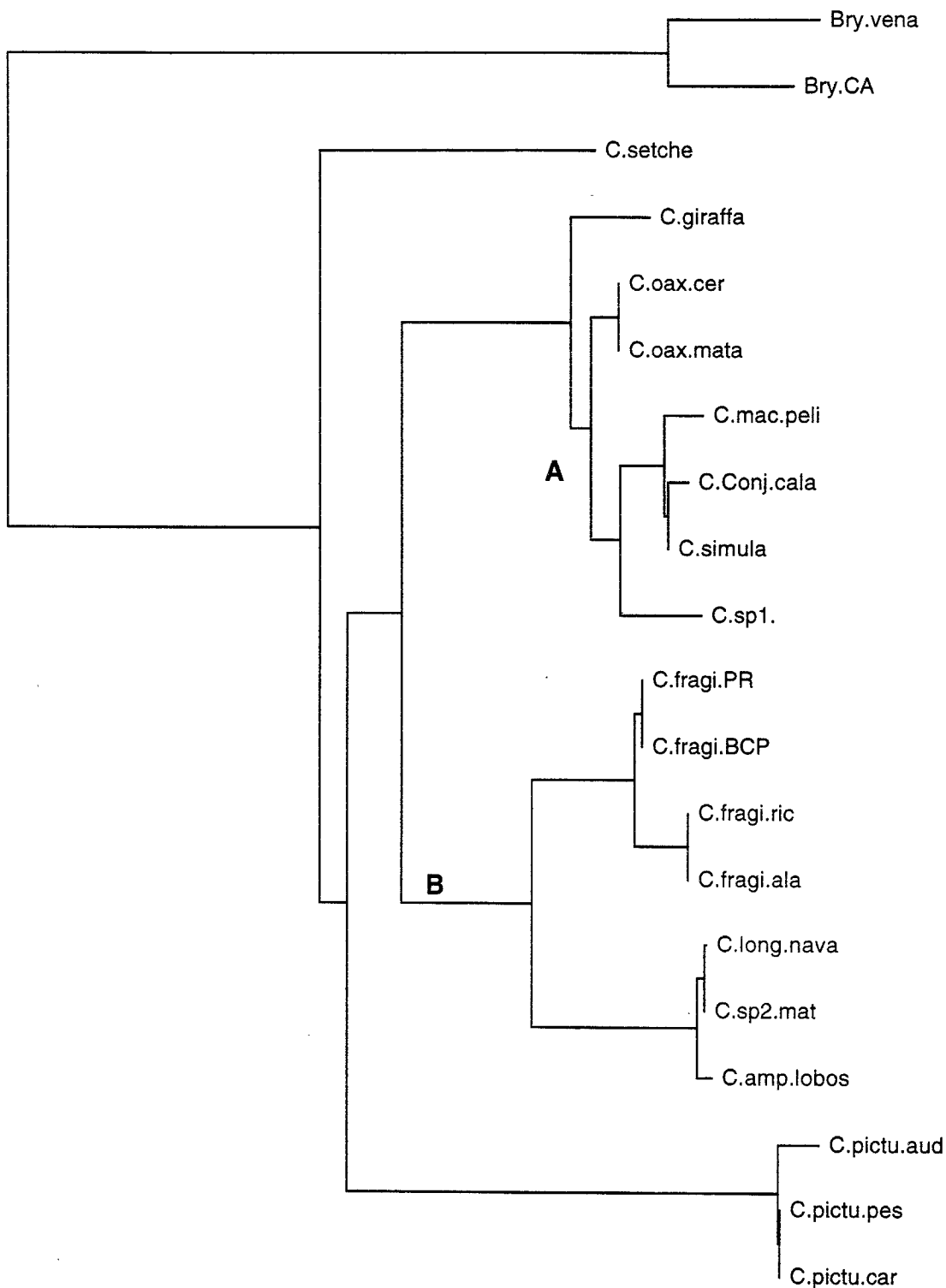


Fig. 253. Filogenia obtenida con el método de distancia usando el parámetro de Kimura-2 (Kimura, 1980) y mediante "neighbor-joining". A. Representa al clado de organismos con utrículos medianos o pequeños. B. Organismos con utrículos grandes (ver texto).

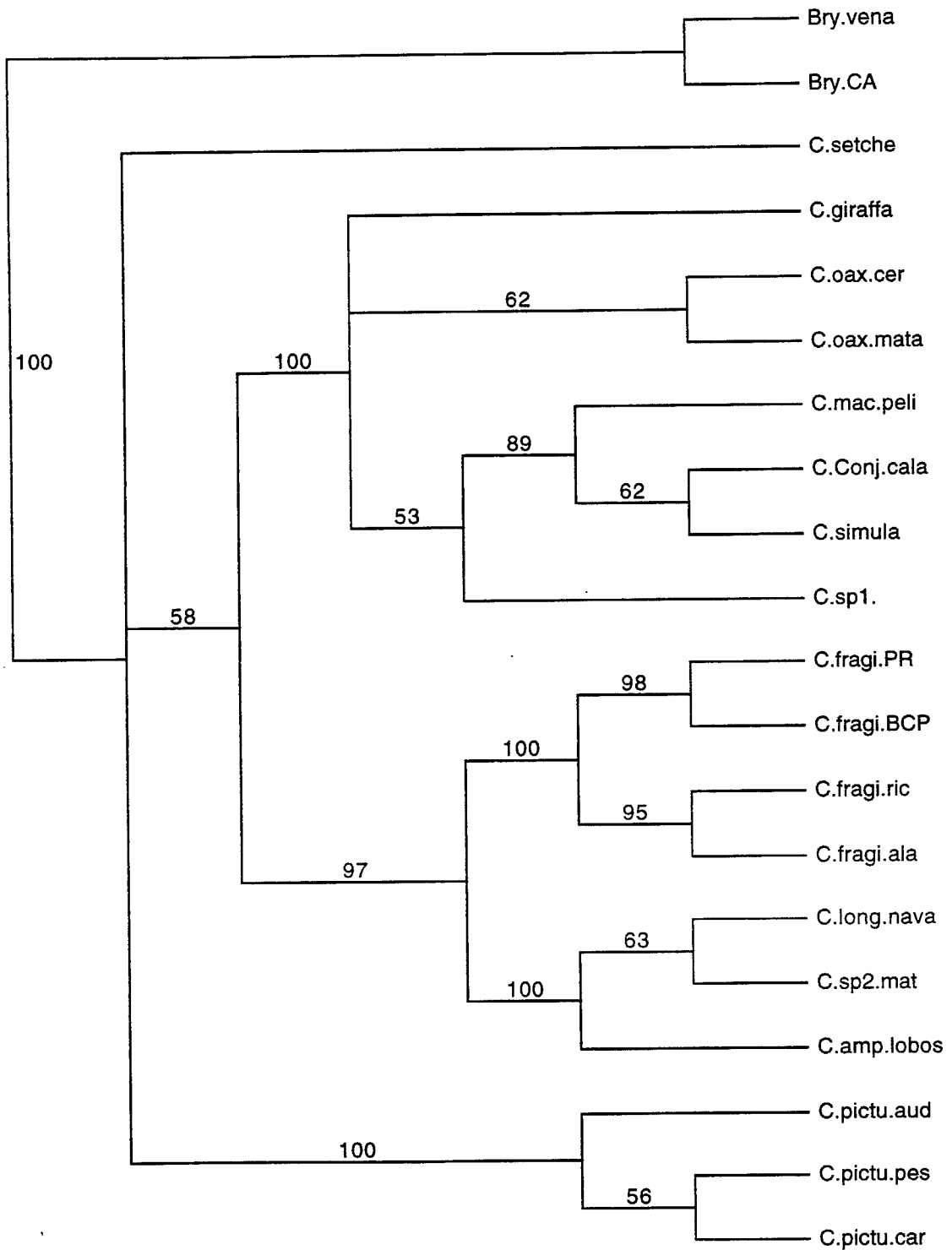


Fig. 254. Filogenia obtenida con el método de distancia usando el parámetro de Kimura-2 (Kimura, 1980), pero con la prueba de "bootstrap" con 100 repeticiones.

Codium en el Pacífico Mexicano

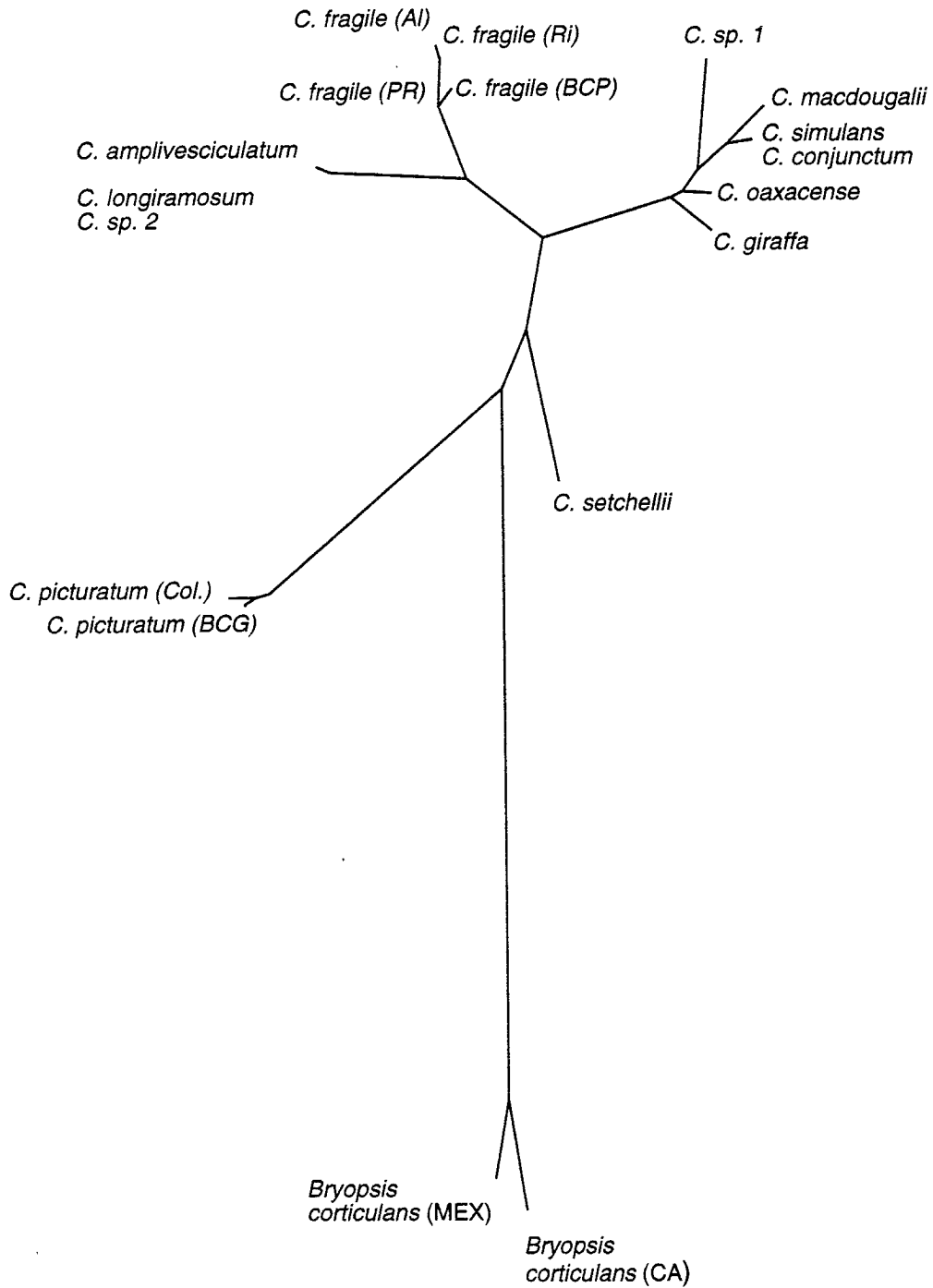


Fig. 255. Topología de máxima probabilidad con Ln L= -2195.9 y P < 0.01.

CONSIDERACIONES FINALES

Concepto de especie: ¿alguna alternativa?

Finalmente y meramente como un pequeño ensayo es interesante abordar el tema del concepto de especie que se podría o debería utilizar para estos organismos. Como el espacio es reducido y el material publicado muy vasto, las consideraciones se restringirán a un concepto atractivo que debe ser puesto a prueba, pues mucho se ha escrito en el terreno teórico y escasas evidencias se han mostrado: el concepto filogenético de especie.

La literatura alrededor de este tema es muy amplia, diversa, polémica y muchas de las veces pantanosa. Para bordar la siguiente discusión se eligieron algunos de los más recientes trabajos (Russell, 1986; Otte y Endler, 1989; Theriot, 1989; Manhart y McCourt, 1992; Theriot, 1992a, 1992b; King, 1993; Baun y Donoghue, 1995; Luckow, 1995; Olmstead, 1995), entre ellos unos que ejemplifican lo diverso del concepto entre las algas y otros grupos de plantas.

La primera pregunta a contestar es: ¿que es lo que le confiere objetividad al concepto filogenético?. Primeramente, la lógica de su razonamiento y segundo, los métodos desarrollados. Los principios básicos de la sistemática filogenética son en general tres: a) los organismos están relacionados por descendencia común; b) las modificaciones compartidas son evidencia de una historia filogenética única y c) los grupos naturales son monofiléticos. Refraseando, un organismo pertenece a un grupo si y sólo si está **históricamente** relacionado con otros individuos de ese grupo (genealogía o relaciones tocogénicas) y si comparte caracteres derivados de sus ancestros (sinapomorfías).

El argumento principal en los conceptos filogenéticos, radica en las relaciones temporales de sus integrantes. Dos premisas fueron incorporadas al inicio de la sistemática filogenética: las relaciones pueden ser tocogénicas (relaciones genéticas entre individuos), que poseen una naturaleza diacrónica o filogenéticas (relaciones genéticas entre clados interconectados) que son sincrónicas. Algunos autores han llamado a las primeras reticulación, aunque también a la hibridación se le refiere con esta denominación. Parece ser que por mucho tiempo, la sistemática

CONSIDERACIONES FINALES

Concepto de especie: ¿alguna alternativa?

Finalmente y meramente como un pequeño ensayo es interesante abordar el tema del concepto de especie que se podría o debería utilizar para estos organismos. Como el espacio es reducido y el material publicado muy vasto, las consideraciones se restringirán a un concepto atractivo que debe ser puesto a prueba, pues mucho se ha escrito en el terreno teórico y escasas evidencias se han mostrado: el concepto filogenético de especie.

La literatura alrededor de este tema es muy amplia, diversa, polémica y muchas de las veces pantanosa. Para bordar la siguiente discusión se eligieron algunos de los más recientes trabajos (Russell, 1986; Otte y Endler, 1989; Theriot, 1989; Manhart y McCourt, 1992; Theriot, 1992a, 1992b; King, 1993; Baun y Donoghue, 1995; Luckow, 1995; Olmstead, 1995), entre ellos unos que ejemplifican lo diverso del concepto entre las algas y otros grupos de plantas.

La primera pregunta a contestar es: ¿que es lo que le confiere objetividad al concepto filogenético?. Primeramente, la lógica de su razonamiento y segundo, los métodos desarrollados. Los principios básicos de la sistemática filogenética son en general tres: a) los organismos están relacionados por descendencia común; b) las modificaciones compartidas son evidencia de una historia filogenética única y c) los grupos naturales son monofiléticos. Refraseando, un organismo pertenece a un grupo si y sólo si está **históricamente** relacionado con otros individuos de ese grupo (genealogía o relaciones tocogénicas) y si comparte caracteres derivados de sus ancestros (sinapomorfías).

El argumento principal en los conceptos filogenéticos, radica en las relaciones temporales de sus integrantes. Dos premisas fueron incorporadas al inicio de la sistemática filogenética: las relaciones pueden ser tocogénicas (relaciones genéticas entre individuos), que poseen una naturaleza diacrónica o filogenéticas (relaciones genéticas entre clados interconectados) que son sincrónicas. Algunos autores han llamado a las primeras reticulación, aunque también a la hibridación se le refiere con esta denominación. Parece ser que por mucho tiempo, la sistemática

filogenética estuvo orientada y preocupada por los problemas de linajes y olvidada de las interacciones instantáneas.

El concepto de grupo monofilético *sensu stricto* establece: “Un grupo monofilético es un grupo de especies descendientes de una sola especie troncal y que incluye a todas las especies descendientes de esta especie troncal [A monophyletic group is a group of species descended from a single (“stem”) species, and which includes all species descended from this stem species]” (Henning, 1966, p. 73). En este sentido, no podía ser aplicado a las especies en sí mismas. Por tal razón, De Queiroz y Donoghue (1988) relajaron el concepto para incluir entidades diferentes a las especies, como sus propios ancestros; sin embargo, con esto arrastraron un vicio, el concepto de grupo monofilético se extendió a entidades por abajo del nivel de especie y por lo tanto los cladistas se vieron obligados a recurrir al criterio de entrecruza, para poder asignar el rango específico.

Este error se ha cometido y se comete cotidianamente, al confundir los procesos con los resultados. Los conceptos generados de esta manera (conceptos mecanistas), basan el reconocimiento de especies en lo que consideran el factor causal más importante, en su origen. De esta manera tenemos los tres modelos más conocidos: alopátrico, simpátrico y parapátrico.

Tratar de circunscribir estas entidades en términos de los procesos de especiación ha llevado a la conclusión de que las especies se construyen y por lo tanto son artificiales. Diferentes procesos evolutivos desembocan en agrupaciones, que representan conceptos de especies diferentes. Si por el contrario, las especies son consideradas como productos o puntos terminales y no como participantes de la evolución, entonces es posible un concepto de especie universal (Kluge, 1990).

La otra parte del problema es el reconocimiento de las relaciones internas al grupo monofilético, éste definido indudablemente por sinapomorfías. La pregunta que ha surgido ultimamente es: ¿que posibilidad existe, empleando la cladística, de recobrar información tocogenética? y más aún, ¿podemos evitar los conflictos de rango?. Un intento ha sido asignarle la cualidad de exclusividad a la especie, inicialmente en términos muy sencillos, pero imprecisos: “miembros que están más cercánamente relacionados entre ellos, que con cualquier otro fuera del grupo” (Baun

y Shaw, 1995) y posteriormente más preciso pero complicado y en el terreno genético: “si los genes existentes en todos los organismos, de un lapso de tiempo, pueden ser rastreados para determinar un ancestro genético común, cuya existencia se dio, posterior al evento más reciente de divergencia, este grupo de organismos es considerado exclusivo [if the genes existing in all organisms from one slice of time can be tracked back to common genic ancestors whose existence postdates the most recent splitting event, the group of organisms is considered exclusive]” y más adelante: “árboles de genes, no árboles de organismos, son los que deben ser empleados para revelar la situación de los grupos” (Graybeal, 1995).

Una salida razonable, tanto en términos genéticos como morfológicos por extensión, es interpretar los patrones (resultado) de relación evolutiva como la vinculación de: fijación de los atributos derivados (via genética) y el origen de grupos. O lo que es lo mismo, la divergencia de relaciones tocogénicas y la adquisición de un carácter nuevo, son las fronteras de distinción. Como resultante tenemos, grupos que poseen caracteres derivados particulares (autapomorfías) y grupos distinguibles sólo por sus caracteres ancestrales (plesiomorfías). El primero integra las cladoespecies o apo especies y los segundos las paraespecies, ferespecies o metaespecies.

En conclusión, la definición de especies en el sentido filogenético, que incorpora la historicidad de los organismos y concibe a los grupos como el resultado y no como los participantes de un proceso, debe ser respaldada. El diagnóstico de estos grupos tiene que realizarse considerando cuidadosamente la combinación de sinapomorfías y autapomorfías, la primera en la definición del grupo monofilético (conjunto de especies) y la segunda en la distinción de apo especies (especies verdaderas) y plesioespecies (ferespecies o pseudoespecies).

LITERATURA CITADA

- Abbott, I. A. y G. J. Hollenberg. 1976. *Marine Algae of California*. Stanford, California., Stanford University Press. 827 pp.
- Agardh, J. G. 1887. Till algernes systematik. Nya bidrag. (Femte afdelningen.). *Lunds Universitets Års-Skrift, Afdelningen för Matematik och Naturvetenskap*, 23(2). 174 pp., V láms.
- Ausubel, F.M.; R. Brent, R.E. Kingston, D.D. Moore, J.G. Seidman, J.A. Smith, K. Strahl, L.M. Albright, D.M. Coen y Varki A. 1997. *Current protocols in molecular biology*. New York, Greene Pub. Associates & John Wiley Sons, Inc. paginacion diversa.
- Avise, J.C. 1994. *Molecular markers, natural history and evolution*. Champan y Hall. New York. 511 p.
- Bakker, F. T. 1995. *Time spans and spacers: molecular phylogenetic explorations in the Cladophora complex (Chlorophyta) from the perspective of rDNA gene and spacer sequences*. Ph. D. Thesis. Groningen Rijksuniversiteit. 119 pp.
- Baun, D. y K.L. Shaw. 1995. Genealogical perspectives on the species problem. *Monogr. Syst. Bot* 53: 289-303.
- Baun, D.A. y M.J. Donoghue. 1995. Choosing among alternative "phylogenetic" species concepts. *Systematic Botany* 20: 560-573.
- Baverstock, P. R. y C. Moritz. 1996. Project design. En: D. M. Hillis, C. Moritz y B. K. Mable (Eds.) *Molecular Systematics. II Ed.* . Sunderland, Sinauer Assoc. pp 17-27.
- Bhattacharya, D. y L. Medlin. 1995. The phylogeny of plastids: A review based on comparisons of small-subunit ribosomal RNA coding regions. *Journal of Phycology* 31: 489-498.
- Børgesen, F. 1947. Remarks on some Codiums from The Arabian Sea. En: B. Sahni (Ed.) *The Indian Botanical Society, Silver Jubilee Session. Bangalore. Allahabad, M.O.P. Iyengar Commemoration Volume*. Bangalore. Pp. 1-8.
- Bremer, K. 1985. Summary of green plant phylogeny and classification. *Cladistics* 1: 369-385.
- Bremer, K. y H. Wanntorp. 1981. A cladistic classification of green plants. *Nordic Journal of Botany* 1: 1-3.
- Chacana, M. 1992. *El género Codium Stackhouse (Chlorophyta) en el Archipiélago Canario*. Tesis de Doctorado. Universidad de La Laguna, España. 189 p.
- Chacana, M. y M. C. Gil-Rodríguez. 1993. A revision of the crustaceous species of *Codium* from Canary Islands at the Boergesen Herbarium. *Courier Forschungsinst. Senckenberg* 159: 143-147.
- Chacana, M., M. C. Gil-Rodríguez y W. Wildpret de la Torre. 1991. Taxonomy of postrate species of *Codium* (Chlorophyta) from Canary Islands. *Criptogamia* 1: 11-15.
- Collins, F. S., I. Holden y W. A. Setchell (1895-1919.). *Phycotheca boreali-americana. A collection of dried specimens of the algae of North America*. Malden, Massachusetts, Fasc. I-XLVI, A-E. Nos. 1-2300, I-CXXV.
- Dawson, E. Y. 1944. The Marine Algae of the Gulf of California. *Allan Hancock Pacific Expedition* 3: 189-453.
- Dawson, E. Y. 1945. Notes on Pacific coast marine algae. II. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 44: 22-27.
- Dawson, E. Y. 1949. Resultados preliminares de un reconocimiento de las algas marinas de la costa pacífica de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 9: 215-255.
- Dawson, E. Y. 1950a. Notes on Pacific coast marine algae. IV. *American Journal of Botany* 37: 149-158.
- Dawson, E. Y. 1950b. A giant new *Codium* from Pacific Baja California. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 77: 298-300.
- Dawson, E. Y. 1950c. A note on the vegetation of a new coastal upwelling area of Baja California. *Journal of Marine Research* 9: 65-68.

- Dawson, E. Y. 1957. Notes on eastern Pacific insular marine algae. *Los Angeles County Museum Contributions in Science* 8: 1-8.
- De Queiroz, K. y M.J. Donoghue. 1988. Phylogenetic systematics and the species problem. *Cladistics* 4: 317-338.
- Delépine, R. 1959. Observations sur quelques *Codium* (Chlorophycées) des cotes francaises. *Revue Générale de Botanique* 66: 29 pp.
- Dellow, V. 1952. The genus *Codium* in New Zealand. *Transactions of the Royal Society of New Zealand* 80: 119-141.
- Delwiche, C. F., M. Kuhse y J. D. Palmer. 1995. Phylogenetic analysis of *tufA* sequences indicates a cyanobacterial origin of all plastids. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 4: 110-128.
- De Toni, G.B. 1889. *Sylloge algarum ...*, Patavii [Padova]. 12 + CXXXIX + 1315 pp.
- Dowling, T.E., C. Moritz, J.D. Palmer y L.H. Rieseberg. 1996. Nucleic acids III: Analysis of fragments and restriction sites. En: D. M. Hillis, C. Moritz y B. K. Mable, (ed.). *Molecular Systematics. II Ed.* Sinauer Assoc. Sunderland. Pp. 249-320.
- Doyle, J. J. y J. L. Doyle. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemistry Bulletin* 19: 11-15.
- Dreckmann, K. M., F. F. Pedroche y A. Senties G. 1990. Lista florística de las algas marinas bentónicas de la costa norte de Michoacán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 50: 19-42.
- Elliot, G. F. 1981. The Thethyan dispersal of some chlorophyte algae subsequent to the Paleozoic. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* 32: 341-358.
- Felsenstein, J. 1993. *PHYLIP (Phylogeny Inference Package)*, Distributed by the author. Department of Genetics, University of Washington, Seattle.
- Floyd, G.L. y C.J. O'Kelly. 1990. Phylum Chlorophyta. Class Ulvophyceae. En: L. Margulis, J. O. Corliss, M. Melkonian y D. J. Chapman, (ed.). *Handbook of Protocista. The structure, cultivation, habitats and life histories of the eukaryotic microorganisms and their descendants exclusive of animals, plants and fungi.* Jones y Bartlett Pub. Boston. Pp. 617-635.
- Gardner, N. L. 1919. New Pacific coast marine algae IV. *University of California Publications in Botany* 6: 487-496.
- Gepp, A. y E. S. Gepp. 1911. The Codiaceae of the Siboga Expedition including a monograph of Flabellarieae and Udoteae. *Siboga-Expeditie Monographie* 62. Leiden. 150 pp.
- Goetz, S. E., S. R. Hamilton y B. Vogelstein. 1985. Purification of DNA from formaldehyde fixed and paraffin embedded human tissue. *Biochemical and biophysical research communications* 130: 118-125.
- Goff, L. J., L. Liddle, P. C. Silva, M. Voytek y A. W. Coleman. 1992. Tracing species invasion in *Codium*, a siphonous green alga, using molecular tools. *American Journal of Botany* 79: 1279-1285.
- Goff, L.J. y D.A. Moon. 1993. PCR amplification of nuclear and plastid genes from algal herbarium specimens and algal spores. *Journal of Phycology* 29: 381-384.
- González-González, J., M. Gold-Morgan, H. León-Tejera, C. Candelaria, D. León-Alvarez, E. S. Zaragoza y D. Fragoso. 1996. Catálogo onomástico (nomenclátor) y bibliografía indexada de las algas bentónicas marinas de México. *Cuadernos del Instituto de Biología, UNAM* 29. México, D.F. 492 pp.
- Graybeal, A. 1995. Naming species. *Systematic Biology* 44: 237-250.
- Hariot, P. 1889. Algues. En: *Mission Scientifique du Cap Horn. 1882-1883. Tome V. Botanique.* Paris. Pp. 3-109.
- Harvey, P.H. y M.D. Pagel. 1991. *The comparative method in evolutionary biology.* Oxford. New York. 239 p.
- Hedberg, M. F., Y. S. Huang y M. H. Hommersand. 1981. Size of the chloroplast genome in *Codium fragile*. *Science* 213: 445-447.

- Heede van den, C. y E. Coppejans. 1996. The genus *Codium* (Chlorophyta, Codiales) from Kenya, Tanzania (Zanzibar) and the Seychelles. *Nova Hedwigia* 62: 389-417.
- Henning, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press. Chicago. 263 p.
- Hillis, D.M., B.K. Mable, A. Larson, S.K. Davis y E.A. Zimmer. 1996. Nucleic acids IV: sequencing and cloning. En: D. M. Hillis, C. Moritz y B. K. Mable, (ed.). *Molecular Systematics. II Ed.* Sinauer Assoc. Sunderland. Pp. 321-381.
- Hillis, L. W. 1980. Ecology and taxonomy of Halimeda: Primary producer of coral reefs. *Advances in Marine Biology* 17: 1-327.
- Hillis-Colinvaux, L. 1984. Systematics of the Siphonales. En: D. E. G. Irvine y D. M. John, (ed.). *Systematics of the green algae*. Academic Press. New York. Pp. 271-296.
- Hommersand, M. H., S. Fredericq y D. W. Freshwater. 1994. Phylogenetic systematics and biogeography of the Gigartinaceae (Gigartinales, Rhodophyta) based on sequence analysis of *rbcL*. *Botanica Marina* 37: 193-203.
- Hoek, C.v.d., D.G. Mann y H.M. Jahns. 1995. *Algae. An introduction to phycology*. Cambridge University Press. Cambridge. 623 p.
- Hoops, H.J., G.L. Floyd y J.A. Swanson. 1982. Ultrastructure of the biflagellate motile cells of *Ulvaria oxysperma* (Kütz.) Bliding and phylogenetic relationships among ulvophyceean algae. *American Journal of Botany* 69: 150-159.
- Howe, M. A. 1911. Phycological studies, V: Some marine algae of lower California, Mexico. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 38: 489-514.
- Huelsenbeck, J.P., J.J. Bull y C.W. Cunningham. 1996. Combining data in phylogenetic analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 152-158.
- Huerta [Muzquiz], L. 1978. Vegetación Marina Litoral. En: *Rzedowski, J. Vegetación de México*. Ed. Limusa, México, D.F. Pp: 328-340.
- Jeffrey, C. 1971. Thallophytes and kingdoms- A critique. *Kew Bulletin* 25: 291-299.
- Jones, R. y G. T. Kraft. 1984. The genus *Codium* (Codiales, Chlorophyta) at Lord Howe Island (N.S.W.). *Brunonia* 7: 253-276.
- Kimura, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16: 111-120.
- King, M. 1993. *Species evolution. The role of chromosome change*. Cambridge University Press. Cambridge. 336 p. p.
- Kishino, H. y M. Hasegawa. 1989. Evaluation of the maximum likelihood estimate of the evolutionary tree topologies from DNA sequence data and branching order in Hominoidea. *Journal of Molecular Evolution* 29: 170-179.
- Kitching, I.J. 1992. Tree-building techniques. En: P. L. Forey, C. J. Humphries, I. J. Kitching et al., (ed.). *Cladistics. A practical course in systematics*. Clarendon Press. Pp. 44-71.
- Kluge, A.C. 1990. Species as historical individuals. *Biology and Philosophy*: 417-431.
- Kluge, A.G. 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). *Systematic Zoology* 38: 7-25.
- Kooistra, W.H.C.F. 1993. Historical biogeography in tropical Atlantic populations of *Cladophoropsis membranacea* and related species, Groningen: Rijksuniversiteit: 111.
- Kuntze, O. 1891. *Revisio generum plantarum ...* Parte 2. Leipzig. Pp. [375]-1011.
- Kützing, F. T. 1843. *Phycologia generalis oder Anatomie, Physiologie, und Systemkunde der Tange*. Leipzig. 458 pp.
- Lamouroux, J. V. F. 1813. Essai sur les genres de la famille des thalassiphytes non articulées. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle [Paris]* 20: 21-47, 115-139, 267-293.

- León (Tejera), H., D. Fragoso, D. León, C. Candelaria, E. Serviere y J. G. González-González. 1993. Characterization of tidal pool algae in the Mexican tropical Pacific coast. *Hydrobiologia* 260/261: 197-205.
- León Alvarez, D. y J. G. González. 1993. Algas costrosas del Pacífico tropical. En: S. I. Salazar Vallejo y N. E. González (Eds.) *Biodiversidad Marina y Costera de México*. México, D.F., CONABIO y CIQRO. Pp. 456-474.
- León Tejera, H. y J. G. González. 1993. Macroalgas de Oaxaca. En: S. I. Salazar Vallejo y N. E. González (Eds.) *Biodiversidad Marina y Costera de México*. México, D.F., CONABIO y CIQRO. pp. 486-498, 2 figs., 2 tablas.
- Lucas, A. H. S. 1935. The marine algae of Lord Howe Island. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 60: 194-232.
- Luckow, M. 1995. Species concepts: assumptions, methods, and applications. *Systematic Botany* 20: 589-605.
- Maddison, W.P. y D.R. Maddison. 1992. *MacClade. Analysis of phylogeny and character evolution, ver. 3*. Sinauer Associates. Sunderland. 398 p.
- Maddison, D.R. y W. P. Maddison. 1996. The Tree of Life: A distributed Internet project containing information about phylogeny and biodiversity, <http://phylogeny.arizona.edu/tree/phylogeny.html>.
- Manhart, J.R. y R.M. McCourt. 1992. Molecular data and species concepts in the algae. *Journal of Phycology* 28: 730-737.
- Manhart, J. R., K. Kelly, B. S. Dudock y J. D. Palmer. 1989. Unusual characteristics of *Codium fragile* chloroplast DNA revealed by physical and gene mapping. *Mol. Gen. Genet.* 216: 417-421.
- Maniatis, T., E.F. Fritsch y J. Sambrook. 1989. *Molecular cloning. A laboratory manual. II Ed.* Cold Spring Harbor, Cold Spring Harbor Lab. folio variado.
- Mateo Cid, L. E. y A. C. M. González. 1992. Algas marinas bentónicas de la costa sur de Nayarit, México. *Acta Botánica Mexicana* 20: 13-28.
- Mattox, K.R. y K.D. Stewart. 1977. Cell division in the scaly green flagellate *Heteromastix angulata* and its bearing on the origin of the Chlorophyceae. *American Journal of Botany* 64: 931-945.
- Mattox, K.R. y K.D. Stewart. 1984. Classification of the green algae: a concept based on comparative cytology. En: D. E. G. Irvin y D. M. John, (ed.). *Systematics of the green algae*. Academic Press. New York. Pp. 29-72.
- Melkonian, M. y B. Surek. 1995. Phylogeny of the Chlorophyta: Congruence between ultrastructural and molecular evidence. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 120: 191-208.
- Mendoza González, A. C. y L. E. Mateo Cid. 1986. Flora marina bentónica de la costa noroeste del estado de Sonora, México. *Phytologia* 60: 414-427.
- Mendoza González, A. C., L. E. Mateo Cid y L. Huerta Muzquiz. 1994. Algas marinas bentónicas de Mazatlán, Sinaloa, México. *Acta Botánica Mexicana* 27: 99-115.
- Mishler, B. D. y S. P. Churchill. 1985. Transition to a land flora: Phylogenetic relationships of the green algae and bryophytes. *Cladistics* 1: 305-328.
- Mishler, B.D., L.A. Lewis, M.A. Buchheim, K.S. Renzaglia, D.J. Garbary, C.F. Delwiche, F.W. Zechman, T.S. Kantz y R.L. Chapman. 1994. Phylogenetic relationships of the "green algae" and "bryophytes". *Annals of the Missouri Botanical Garden* 8: 45-483.
- Moench, K.-M. . 1794. *Methodus plantas horti botanici et agri marburgensis, a staminum situ describendi, auctore Conrado Moench.*, Marburgi Cattorum, in officina nova libraria academiae. 780 [20] p.
- Oh, Y. S., Y. P. Lee y I. K. Lee. 1987. A taxonomic study of the genus *Codium*, Chlorophyta, in Cheju Island. *The Korean Journal of Phycology* 2: 61-72.
- O'Kelly, C.J. y G.L. Floyd. 1984. Correlations among patterns of sporangial structure and development, life histories, and ultrastructural features in the Ulvophyceae. En: D. E. G. Irvin y D. M. John, (ed.). *Systematics of the green algae*. Academic Press. New York. Pp. 121-156.

- Olivi, G. 1792. *Zoologia adriatica ossia catalogo ragionato degli animali del golfo e delle lagune di Venezia ...*, Bassano. 334 pp.
- Olmstead, R.G. 1995. Species concepts and pleisiomorphic species. *Systematic Botany* 20: 623-630.
- Olsen, J. L., W. T. Stam, S. Berger y D. Menzel. 1994. 18S rDNA and evolution in the Dasycladales (Chlorophyta): modern living fossils. *Journal of Phycology* 30: 729-744.
- Olsen, J.L., W.T. Stam, P.V.M. Bot y C.v.d. Hoek. 1987. Single copy DNA-DNA hybridization studies in Pacific and Caribbean isolates of *Dictyosphaeria cavernosa* (Chlorophyta) indicate a long divergence. *Helgoländer Meeresunters* 41: 377-383.
- Oppen, M.J.H.v., O.E. Diekmann, C. Wiencke, W.T. Stam y J.L. Olsen. 1994. Tracking dispersal routes: Phylogeography of the Arctic-Antarctic disjunct seaweed *Acrosiphonia arcta* (Chlorophyta). *Journal of Phycology* 30: 67-80.
- Oppen, M.J.H.v., H. Klerk, M.D. Graaf, W.T. Stam y J.L. Olsen. 1996. Assessing the limits of random amplified polymorphic DNAs (RAPDs) in seaweed biogeography. *Journal of Phycology* 32: 433-444.
- Otte, D. y J.A. Endler, (ed.) Speciation and its consequences. Sinauer Associates Inc. Sunderland. 185 p.
- Palmer, J. D. 1986. Isolation and structural analysis of chloroplast DNA evolution and the origin of amphidiploid *Brassica* species. *Methods in Enzymology* 118: 167-186.
- Palmer, J. D. 1992. Mitochondrial DNA in plant systematics: applications and limitations. En: P. S. Soltis, J. E. Soltis y J. J. Doyle (Eds.) *Molecular Systematics of Plants*. . New York, Chapman & Hall. pp 36-49.
- Palumbi, S. R. 1996. Nucleic acids II: The polymerase chain reaction. En: D. M. Hillis, C. Moritz y B. K. Mable (Eds.) *Molecular Systematics. II Ed.* . Sunderland, Sinauer Assoc. pp 205-247.
- Pedroché, F. F., A. Senties G. y R. Margain Hernández. 1992. Regiones ficológicas (algas) de México. En: *Atlas Nacional de México*. . México, D.F., Instituto de Geografía, UNAM. Hoja IV.8.4. Flora III.
- Pedroche, F. F. y P. C. Silva. 1996. *Codium picturatum* sp. nov. (Chlorophyta), una especie extraordinaria del Pacífico tropical mexicano. *Acta Botánica Mexicana* 35: 1-8.
- Pedroche, F. F. y P. C. Silva. 1997. Multivariate analysis of morphological variation in *Codium* from the Gulf of California, México. *Phycologia* 36 (4). Suppl.: 85.
- Pickett-Heaps, J.D. 1975. *Green Algae. Structure, reproduction and evolution in selected genera*. Sinauer Associates. Sunderland. 606 p.
- Reichenbach, H.G.L.. 1837. Blicke in die natürlichen Verwandtschaften des Pflanzenreichs und die Entwicklung der Pflanzen überhaupt, als Basis für die Klassification des Gewächsreichs. *Flora* 20(3): 33-45; (4): 49-63.
- Riosmena Rodríguez, R., D. A. Siqueros Beltrones, O. García de la Rosa y V. Rocha Ramírez. 1992 (1991). The extension geographic range of selected seaweeds on the Baja California Peninsula. *Revista de Investigación Científica* 2: 13-20.
- Rosenthal, R. J. y D. C. Barilotti. 1974. Feeding behavior of transplanted sea otters and community interactions off Chichagof Island, southeast Alaska. En: *Kelp Habitat Improvement Project, Annual Report, July 1, 1972 to June 30, 1973*. W.M. Keck Laboratory of Environmental Health Engineering., California Institute of Technology. pp. 74-88.
- Russell, G. 1986. Variation and natural selection in marine macroalgae. *Oceanography and Marine Biology Annual Reviews* 24: 309-377.
- Sanchiz, F.B. y A.G. Valdecasas. 1980. Criterios metodológicos y glosario español de términos utilizados en sistemática cladística. *Boletín de la Real Soceidad Española de Historia Natural (Biología)* 78: 223-244.
- Schmidt, O. C. 1923. Beiträge zur kenntnis der gattung *Codium* Stackh. *Bibliotheca Botanica* 23(91): 68 pp.
- Serviere Zaragoza, E., J. González González y D. Vargas Rodríguez. 1993. Ficoflora de la región de Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit. En: S. I. Salazar Vallejo y N. E. González (Eds.) *Biodiversidad Marina y Costera de México*. . México, D.F., CONABIO y CIQRO. Pp. 475-485.

- Setchell, W.A. 1935. Geographic elements of the marine flora of the North Pacific Ocean. *The American Naturalist* 69: 560-577.
- Setchell, W. A. 1937. The Codiums of the Juan Fernandez Islands. En: E. Skottsberg (Ed.) *The natural history of Juan Fernandez and Easter Island*. . Uppsala. Pp. 587-600.
- Setchell, W. A. 1940. Some trabeculate Codiums (including two new species). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 26: 443-448.
- Setchell, W. A. y N. L. Gardner. 1920b.(1920). The marine algae of the Pacific coast of North America. Part II. Chlorophyceae. *University of California Publications in Botany* 8: 139-374.
- Setchell, W. A. y N. L. Gardner. 1924. New marine algae from the Gulf of California. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 12: 695-949.
- Setchell, W. A. y N. L. Gardner. 1930. Marine algae of the Revillagigedo Islands Expedition in 1925. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, ser. 4, 19: 109-215.
- Shedlock, A. M., M. G. Haygood, T. W. Pietsch y P. Bentzen. 1997. Enhanced DNA extraction and PCR amplification of mitochondrial genes from formalin-fixed museum specimens. *BioTechniques* 22(3): 394-400.
- Silva, P. C. 1951a. The genus *Codium* in California with observations on the structure of the walls of the utricles. *University of California Publications in Botany* 25: 79-114.
- Silva, P. C. 1951b. *Morphotaxonomic studies of the South African representatives of the genus Codium (Chlorophycophyta)*. Ph. D. Thesis. University of California at Berkeley. 132 pp.
- Silva, P. C. 1952. **Codium**. En: L. E. Egerod. An analysis of the siphonous Chlorophycophyta with special reference to the Siphonocladales, Siphonales and Dasycladales of Hawaii, *University of California Publications in Botany* 25. Pp. 381-395.
- Silva, P. C. 1955. The dichotomous species of *Codium* in Britain. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 34: 565-577.
- Silva, P. C. 1957. *Codium* in Scandinavian waters. *Svensk Botanisk Tidskrift* 51: 117-134.
- Silva, P. C. 1959. The Genus *Codium* (Chlorophyta) in South Africa. *The Journal of South African Botany* 25: 103-165.
- Silva, P. C. 1960. *Codium* (Chlorophyta) of the tropical western Atlantic. *Nova Hedwigia* 1: 497-536.
- Silva, P. C. 1962. Comparison of algal floristic patterns in the Pacific with those in the Atlantic and Indian Oceans, with special reference to *Codium*. *Proceedings of the Ninth Pacific Science Congress* 4: 201-216.
- Silva, P. C. 1979a. *Codium giraffa*, a new marine green alga from tropical Pacific Mexico. *Phycologia* 18: 265-268.
- Silva, P. C. 1979b. The benthic algal flora of central San Francisco Bay. En: T. J. Conomos (Ed.) *San Francisco Bay: the urbanized estuary*. . San Francisco, California, Pacific Division, American Association for the advancement of Science. Pp. 287-345.
- Silva, P. C. 1992. Geographic patterns of diversity in benthic marine algae. *Pacific Science* 46: 429-437.
- Silva, P. C., P. W. Basson y R. L. Moe. 1996. Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean. *University of California Publications in Botany* 79: 1259 pp.
- Silva, P. C., R. A. Rasmussen, H. Krauss y P. Avila. 1996. Marine flora of Rocas Alijos. En: R. W. Schmieider (Ed.) *Rocas Alijos*. . Netherlands, Kluwer Academic Publishers. Pp. 227-236.
- Silva, P.C., T. Yoshida y S. Shimada. 1997. Typification of species of *Codium* (Bryopsidales, Chlorophyta) described by Okamura. *Phycological Research* 45: 23-27.
- Silva, P. C. y H. B. S. Womersley. 1956. The genus *Codium* (Chlorophyta) in southern Australia. *Australian Journal of Botany* 4: 261-289.
- Silva, P. C., T. Yoshida y S. Shimada. 1997. Typification of species of *Codium* (Bryopsidales, Chlorophyta) described by Okamura. *Phycological Research* 45: 23-27.

Codium en el Pacífico Mexicano

- Stackhouse, J. 1795-1801. *Nereis britannica* ... xi + 112 pp., XVII láms. Bathoniae [Bath]. [Fasc. 1. Pp. i-viii + 1-30, láms. I-VIII (1795). Fasc. 2. Pp. ix-xxiv + 31-70, láms. IX, 10, 11, XII (1797). Fasc. 3. Pp. xxv-xl + 71-112, láms. XIII—XVII (1801).].
- Stam, W.T., P.V.M. Bot, S.A. Boele-Bos, J.M.v. Rooij y C.v.d. Hoek. 1988. Single-copy DNA/DNA-hybridization among five species of *Laminaria* (Phaeophyceae); phylogenetic and biogeographic implications. *Helgoländer Meeresunters* 42: 251-267.
- Stewart, K. D. y K. R. Mattox. 1978. Structural evolution in the flagellated cells of green algae and land plants. *BioSystems* 10: 145-152.
- Stout, I. y K. M. Dreckmann. 1993. Macroalgas bentónicas de faro de Bucerías, Michoacán, México. *Anales del Instituto de Biología UNAM, ser. bot.* 64: 1-23.
- Stuessy, T.F. 1990. *Plant Taxonomy. The systematic evaluation of comparative data.* Columbia University Press. New York. 514 p.
- Suringar, W. F. R. 1867. Algarum japonicarum Musei botanici L.B. index praecursorius. *Annales Musei Botanici Lugduno-Batavi* 3: 256-259.
- Tappan, H. 1980. *The paleobiology of plant protists.* San Francisco, Freeman.
- Taylor, W. R. 1939. Algae collected on the Presidential Cruise of 1938. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 98: 1-18.
- Taylor, W. R. 1945. Pacific marine algae of the Allan Hancock Expeditions to the Galapagos Islands. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 12: 528 pp.
- Theriot, E. 1989. Phylogenetic systematics for phycology. *Journal of Phycology* 25: 407-411.
- Theriot, E. 1992a. Phylogenetic systematics, the theory and practice of taxonomy. En: F. E. Roundy D. J. Chapman, (ed.). *Progress in Phycological Research.* Biopress Ltd. Bristol. Pp. 179-207.
- Theriot, E. 1992b. Clusters, species concepts, and morphological evolution of diatoms. *Systematic Biology* 41: 141-157.
- Trowbridge, C. D. 1996b. Demography and phenology of the intertidal green alga *Codium setchellii*: the enigma of local scarcity on sand-influenced rocky shores. *Marine Biology* 127: 341-351.
- Werman, S.D., M.S. Springer y J.B. R. 1996. Nucleic acids I: DNA-DNA hybridization. En: D. M. Hillis, C. Moritz y B. K. Mable, (ed.). *Molecular Systematics. II Ed.* Sinauer Assoc. Sunderland. Pp. 169-203.
- Whittaker, R.H. y L. Margulis. 1978. Protist classification and the kingdoms of organisms. *Biosystems* 10: 3-18.
- Williams, D.M. 1992a. Analytical techniques for systematic molecular data. En: F. E. Roundy D. J. Chapman, (ed.). *Progress in Phycological Research.* Biopress Ltd. Bristol. Pp. 209-249.
- Williams, D.M. 1992b. DNA analysis: methods. En: P. L. Forey, C. J. Humphries, I. J. Kitching et al., (ed.). *Cladistics. A practical course in systematics.* Clarendon Press. Oxford. Pp. 102-123.
- Wolfe, K. H., L. Wen-Hsiung y P. M. Sharp. 1987. Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast, and nuclear DNAs. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences, USA* 84: 9054-9058.
- Zechman, F. W., E. C. Theriot, E. A. Zimmer y R. L. Chapman. 1990. Phylogeny of the Ulvophyceae (Chlorophyta): Cladistic analysis of nuclear-encoded rRNA sequence data. *Journal of Phycology* 26(4): 700-710.

ANEXO I

Protocolo para la extracción de ADN total para el género *Codium* (modificado de Palmer [1986], Doyle y Doyle [1987] y Baldwin, com pers.)

Algunas consideraciones iniciales.

Antes que nada debe de tenerse en cuenta que, como se mencina en el texto, las pruebas realizadas demuestran que la extracción es exitosa con muestras frescas, secadas rápidamente con silica gel o preservadas en alcohol absoluto (etanol 96%). Las muestras tratadas con formol son imposibles de procesar, aunque hemos probado, sin exito, algunos protocolos que aseguran haberlo logrado (Goetz *et al.*, 1985; Shedlock *et al.*, 1997).

Los ejemplares de herbario pueden ser utilizados dependiendo de varios factores: a) antigüedad, hemos podido extraer de ejemplares de hasta 45 años; b) rapidez con la que se procedio a secar o herborizar la planta, las células vegetales son ricas en nucleasas por lo que hay que congelar o desecar rápidamente y evitar su actividad. En otros tiempos y como a todos nos ha pasado, la cantidad de material recolectado, el tiempo del cual uno dispone y las condiciones de trabajo de campo impiden o han impedido llevar a cabo ágilmente esta tarea y c) si el material ha sido preservado antes de ser herborizado. Por esto sugerimos, como ya se lleva a cabo en algunos herbarios, el etiquetar, si se conoce, el estado de los ejemplares (tratados o no con formol, alcohol u otro conservador). Esto evita tiempo y dinero al tratar de extraer lo inextraible.

El siguiente protocolo es el resultado de probar y errar (como es el caso de todas las nuevas ciencias) diferentes cantidades, tiempos y reactivos. Hemos tratado de minimizar las cantidades empleadas con dos ideas en mente: los costos de los materiales y equipo, y la cantidad de material biológico disponible.

Elección del material y métodos de preservación.

Los talos frescos y en buena condición son insustituibles, pero representan la situación ideal. Así que partamos de material preservado en tres formas diferentes que han brindado buenos resultados en la extracción: 1) congelado, ya sea empleando hielo seco o nitrógeno líquido, el

primero es el caso más general (en nuestro país por supuesto). Al regreso del campo este material deberá ser conservado a -20°C , hasta momentos antes de su manipulación. Este material puede ser directamente triturado o puede emplearse nitrógeno líquido, como se mencionará más adelante.

Si por el contrario, los talos se encuentran secos (por silica gel o por herborización, recuerde las limitaciones mencionadas arriba), lo mas conveniente es someterlos a una rehidratación en presencia del buffer de extracción (generalmente un detergente) que contenga grandes cantidades de EDTA, esto evita la reactivación de las nucleasas (Ausubel *et al.*, 1997) arriba mencionadas, por lo menos un par de horas antes de iniciar el tratamiento. Si las algas presentan partículas extrañas, como arena, epífitas o epizóicos, estos deberán de ser evitados. Trate de removerlos empleando unas pinzas o efectuando cortes en el tejido. No emplee las mismas pinzas o navaja con las que ha tocado un talo diferente (¿especie?), sumerjalas brevemente en cloro y enjuaguelas antes de emplearlas nuevamente, se puede utilizar tambien alcohol y flamear brevemente.

El material preservado en alcohol de 96% ha brindado buenos resultados siendo tratado de dos maneras. Se retira el exceso de alcohol con un papel secante y se fragmenta con el uso de navajas o tijeras. Una vez realizado esto, el material puede ser depositado directamente en el buffer de extracción o bien, la segunda opción es dejar evaporar el alcohol para después procesar el tejido.

Un método alternativo que brindó resultados alentadores pero que requiere una muestra más amplia de plantas y periodos, para opinar definitivamente acerca de su empleo, es el uso directo de CETAB (bromuro de cetyltrimetilamonio) y BME (2-mercaptoetanol) sobre pequeños pedazos de tejido.

Procedimiento

1) Trituración con nitrógeno líquido (si es el caso).

Utilice tubos eppendorf previamente enfriados (-20°C). Estos deben ser rotulados con anterioridad, pues la humedad del refrigerador impedirá la escritura o aplicación de alguna etiqueta. Decida sobre la nomenclatura que utilizará para identificar sus muestras, anexo he incorporado

algunas de las formas que comunmente se emplean en el laboratorio de UC-Berkeley.

Coloque la fracción de muestra (aprox. 0.05 g) en el interior del tubo. Sumerja lentamente el tubo en nitrógeno líquido. Una vez que el tubo ha alcanzado la temperatura del nitrógeno (el burbujeo ha cesado) permita que el nitrógeno se deslice por el borde y llene aproximadamente 3/4 partes del tubo. Retire el tubo del nitrógeno y espere hasta que la casi totalidad del líquido se haya evaporado. Aún con un poco de nitrógeno inicie la trituración.

Para triturar el material, usará un mortero de plástico para eppendorf, que debió estar sumergido en una solución de cloro o HCL 3M, por lo menos doce horas antes de ser empleado. Este mortero se enjuaga en agua destilada y se seca con una toalla de papel.

Antes de moler, coloque el mortero en el nitrógeno para que también se encuentre frío y no se vaya a adherir a la muestra. Muela con energía durante unos segundos, evitando romper o causar una fractura en el tubo, después de unos cuantos intentos sabrá la presión necesaria. Entre 6 y 10 segundos después de que ha iniciado la molienda sentirá que se ha formado un bloque de hielo. Aparentemente el seguir triturando no mejorará los resultados. Adicione 500 ml del buffer de extracción CETAB (este deberá estar a una temperatura de 60°C), agite despacio e incube durante una hora a 60° C, agitando levemente a intervalos.

2) Trituración sin nitrógeno líquido.

Una alternativa a estos pasos y que ha sido exitosa en nuestro laboratorio, considerando que en muchos lugares el nitrógeno líquido es caro y difícil de conseguir, consiste en tomar el fragmento de tejido y con una navaja tratar de cortarlo en pedazos lo mas pequeños que se pueda. Este material se colocará directamente en tubos eppendorf con 500 ml de buffer previamente calentado a 60° C. La muestra se dejará por espacio de 12-24 hrs. y se triturará después, delicadamente, con los morteros mencionados arriba, hasta tener una suspensión más o menos homogénea. Nuevamente se incuba la suspensión por una hora, agitando levemente a intervalos.

3) Extracción del ADN.

Una vez transcurrido el tiempo se adicionan 500 ml de una solución de fenol (neutralizado)/cloroformo/isoamilalcohol (25:24:1). Se agitan despacio por un periodo de 3-5 min y se centrifugan a 12 000 rpm durante 2-3 min. Tome la solución acuosa (la que se encuentra arriba) que contiene el ADN con una micropipeta (por lo general se usa la de 200 ml, dos veces) y transfírela a un tubo nuevo. No exagere en tratar de retirar toda la capa, es mejor abandonar un 10% de ella en lugar de llevarse basura al tubo nuevo. Realice una segunda extracción repitiendo los pasos mencionados.

Ahora adicione 500 ml de la mezcla cloroformo/isoamilalcohol (24:1) y agite suavemente en un vortex por espacio de 30 sec. Centrifuge 5 min a 12 000 rpm. Transfiera la capa superior acuosa a un tubo nuevo. ¡Recuerde que debe ir rotulando sus tubos!, no se vaya a confundir. Repita por segunda vez el tratamiento con cloroformo/isoamilalcohol.

Generalmente en este paso la solución acuosa esta limpia y no se observa una interfase muy conspicua, si es de otra manera deberá regresar al paso anterior y repetirlo hasta que la interfase sea limpia.

4) Precipitación del ADN.

Coloque lo equivalente a 2/3 del sobrenadante, de isopropanol frio (- 20° C) en cada tubo (ejem. por 500 ml de solución acuosa adicione 333 ml de isopropanol). Mezcle ligeramente y precipite el ADN, colocando la gradilla con sus tubos en el congelador de - 20° C por espacio de 30 min.

Ahora tome sus tubos y centrifuge por 3 min a 12 000. No centrifuge por más tiempo, excepto que este empleando una centrifuga de temperatura controlada (4° C), pues en general el aumento de temperatura facilita la resuspensión de la hojuela que debe de haberse formado. Invierta el tubo suavemente y retire el alcohol, puede usar una hojita de papel absorbente para limpiar los bordes. En este momento observara un depósito opaco en el fondo del tubo.

Adicione 250 ml de buffer TE y deje reposar a temperatura ambiente por 5-10 min. Esto facilita la resuspensión de la hojuela sin necesidad de agitar demasiado, con las consecuencias de romper los fragmentos de alto peso molecular (regiones 18S, 23S o ITS).

Aunque en general los ARN no interfieren en la amplificación del ADN, se recomienda un tratamiento con la enzima RNA'sa. Para ello se colocan 2 ml de RNA'sa diluida (para 10 tubos prepare 1 ml de RNA'sa Sigma™ en 19 ml de buffer TE) en cada tubo y se incuban a 37° C en una gradilla flotante por 30 min. Se retiran los tubos y se añade, lo equivalente a la mitad del volumen presente en ellos de acetato de amonio 7.5M y dos volúmenes de alcohol etílico absoluto (100%) calidad reactivo (ejem.: para el volumen de 250 ml de TE del paso anterior, habrá que vertir 125 ml de acetato de amonio y 750 ml de etanol). Se agitan levemente y se colocan nuevamente en el congelador de - 20° C por 30 min.

Retire del congelador y centrifuge con las mismas condiciones de la primera precipitación y elimine el alcohol, ahora percibirá un depósito más transparente. Adicione 250 ml de TE y redisuelva la hojuela. Vierta, lo equivalente a una décima (1/10) parte del buffer, de Acetato de Sodio 2.5M (pH 5.2) y dos volúmenes de alcohol etílico absoluto (ejem.: para los 250 ml de TE, coloque 25 ml de acetato de sodio y 550 de etanol). Repita la precipitación a - 20° C, pero en esta ocasión por un periodo de cuando menos 12 hrs.

Centrifuge a 12 000 rpm por un periodo largo, siempre evitando un incremento considerable de temperatura. De ser posible utilice una centrifuga a 4° C por 40-60 min. Esto funciona muy bien para cantidades pequeñas de ADN, tiempos menores pueden emplearse cuando hay seguridad de grandes cantidades de ácido nucleico.

Para finalizar, retire el alcohol y lave (una o dos inversiones lentas es suficiente) con cuidado la hojuela con 500 ml de etanol al 70%. Descargue el líquido y evapore a temperatura ambiente hasta que no perciba rastros del alcohol, esto algunas veces se puede comprobar acercando la nariz al tubo. En general toma unas cuantas horas. Resuspenda el ADN en 100 ml de TE enjuagando bien todas las paredes. Haga una alícuota de 25 ml para trabajar y guarde el resto a - 20 o -80° C.

Como comprobación puede correr un gel de agarosa (1% SeaKem) y observar si la extracción fue exitosa.