



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS**



**RECLUTAMIENTO Y ABUNDANCIA DE  
ESPECIES DEL GÉNERO *Ulva* (Chlorophyta) Y  
SU RELACIÓN CON VARIABLES  
HIDROGRÁFICAS EN LA BAHÍA DE LA PAZ**

**TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS**

**PRESENTA**

**TONATIUH CHÁVEZ SÁNCHEZ**

**LA PAZ, B.C.S., JUNIO DEL 2017**



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 06 del mes de Junio del 2017 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

"RECLUTAMIENTO Y ABUNDANCIA DE ESPECIES DEL GÉNERO Ulva (Chlorophyta) Y SU RELACIÓN CON VARIABLES HIDROGRÁFICAS DE LA BAHÍA DE LA PAZ"

Presentada por el alumno:

CHÁVEZ SÁNCHEZ TONATIUH
Apellido paterno materno nombre(s)

Con registro: B 1 3 0 8 0 8

Aspirante de:

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis

Signatures and names of thesis directors: DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ, DRA. ALEJANDRA PINÓN GIMATE, DR. GUSTAVO HERNÁNDEZ CARMONA, DR. ALBERTO SÁNCHEZ GONZÁLEZ, DRA. ELISA SERRAERE ZARAGOZA

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ





**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

**CARTA CESIÓN DE DERECHOS**

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 7 del mes de Junio del año 2017

El (la) que suscribe MC. TONATIUH CHÁVEZ SÁNCHEZ Alumno (a) del Programa  
DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

con número de registro B130808 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ y DRA. ALEJANDRA PIÑÓN GIMATE

y cede los derechos del trabajo titulado:

"RECLUTAMIENTO Y ABUNDANCIA DE ESPECIES DEL GÉNERO *Ulva* (Chlorophyta)

Y SU RELACIÓN CON VARIABLES HIDROGRÁFICAS DE LA BAHÍA DE LA PAZ"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: tchavez-sanchez@outlook.com - mcasasv@hotmail.com - ale\_pinion@hotmail.com

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

MC. TONATIUH CHÁVEZ SÁNCHEZ

*Nombre y firma del alumno*

*En memoria del Maestro Ignacio Sánchez Rodríguez*

*“El Gallito”*

A mis padres:  
Teresa Sánchez Bernal y Lorenzo Chávez Beltrán

A mis hermanos:  
Knulp Pavel Chávez Sánchez y Leonardo Chávez Sánchez

Por ellos la vida Va.

## **Agradecimientos**

Al Instituto Politécnico Nacional por su apoyo mediante las Becas BEIFI-IPN y los proyectos SP2013-1134, SIP2014-4069, SIP2015-1427, SIP2016-1094, SIP2017-2269

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por la beca otorgada con número (CVU/Becario): 290574/243623. Y por el financiamiento a través del proyecto CONACYT-CB154415 a cargo de la Dra. Margarita Casas Valdez.

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, al personal académico y administrativo que a lo largo de estos cuatro años me ayudaron para la realización de mis estudios de Doctorado en el programa Doctorado en Ciencias Marinas.

Especialmente a la Dra. María Margarita Casas Valdés por aceptar dirigir mi tesis y aceptarme en el Laboratorio de Macroalgas del CICIMAR-IPN, gracias por su confianza y por todo su apoyo para lograr todas las metas que nos planteamos.

Para la Dra. Alejandra Piñón Gimete por aceptar la codirección de mi tesis doctoral y quien ha sido parte fundamental en mi formación académica desde la tesis de licenciatura y maestría, por su invaluable Amistad.

A La Dra. Elisa Serviere Zaragoza quien me abrió las puertas para entrar al CIBNOR desde las estancias profesionales en la licenciatura, posteriormente en la dirección de mi tesis de licenciatura, de mis estudios de maestría y ahora como parte de mi comité tutorial en el doctorado, cuya orientación ha sido fundamental y sus enseñanzas la llevare siempre conmigo.

Para el Dr. Alberto Sánchez y el Dr. Gustavo Hernández Carmona que participaron como miembros de mi comité tutorial y con quienes formamos un equipo para obtener las metas y los productos planteados.

Para la M.C. Alejandra Mazariegos Villarreal quien hace 10 años me recibió por primera vez en esta ciudad de La Paz y cuyo apoyo, amistad y enseñanzas han servido para lograr mis metas.

Agradecimientos especiales también para Efraín Flores Montaña por su invaluable ayuda en campo, siempre dispuesto colaborar y hacer más alegre el trabajo. A los compañeros y colaboradores del Laboratorio de Macroalgas del CICIMAR-IPN que participaron en las colectas y que sin su apoyo no hubiera podido realizar el arduo trabajo de campo, M.C. Ignacio Sánchez Rodríguez†, M.C. Francisco Vergara Solano, M.C. Hideki Yoshida, Ing. Betsabe Cañedo Castro, Dr. Pablo Hernández Almaraz, M.C. Dilian N. Anguas Cabrera, Biol. Diego Falcón Vidal y la Biol. Mar. Noemí Espinoza Andrade. Al técnico Ángel Humberto Ruvalcaba Díaz por su ayuda con las muestras para los análisis de agua. Al Ing. Armando Hernández López por la edición de las imágenes para la publicación. A la Dra. Catalina Mendoza González y la Dra. Luz Elena Mateo Cid por su ayuda con la determinación taxonómica de las especies de *Ulva*.

Para el M.C. Mario Arce Montoya a quien conocí al llegar a La Paz, gran ser humano y con quien siempre he contado con su apoyo, el cual ha sido fundamental para seguir adelante luchando por mis convicciones.

Para la Dra. Marian A. Camacho Mondragón por su amistad y cariño en esta incesante búsqueda por la sabiduría, la aventura, el quehacer científico y la felicidad.

Para los amigos de la Greenhouse, la Resistencia Sudcaliforniana, y demás palomilla paceña que ha hecho de estos años una verdadera aventura surrealista entre el mar y el desierto, de este paraíso llamado Baja California Sur.

A mi familia por todo el apoyo y el cariño que siempre me han brindado, a pesar de la distancia siempre habrá lazos de amor que nos unan.

A mis compañeros de la UMAR que a donde quiera que vaya siempre conmigo van a estar.

Al amor, que a veces llega sin buscar y para el que siempre debemos tener el corazón abierto, dejarlo entrar, cobijarlo, cuidarlo y conservarlo porque es la luz que siempre nos hará brillar.

## Contenido

Resumen.....	17
Abstract.....	18
Glosario.....	19
1. Introducción.....	22
2. Antecedentes.....	24
2.1 Biología del género <i>Ulva</i> .....	24
2.2 Reclutamiento del género <i>Ulva</i> .....	26
2.3 Crecimiento de <i>Ulva</i> .....	28
2.4 Reproducción de <i>Ulva</i> .....	31
2.5 Florecimientos de <i>Ulva</i> y su relación con variables hidrográficas y nutrientes.....	32
2.6 El género <i>Ulva</i> en el Golfo de California.....	34
3. Justificación.....	36
4. Hipótesis.....	37
5. Objetivo General.....	37
5.1 Objetivos particulares.....	37
6. Área de estudio.....	38
7. Material y métodos.....	41
7.1 Trabajo de campo.....	41
7.1.1 Reclutamiento de especies del género <i>Ulva</i> .....	46
7.1.2 Cobertura y longitud de especies del género <i>Ulva</i> .....	48
7.1.4 Estadios reproductivos de especies del género <i>Ulva</i> .....	50
7.1.5 Biomasa estacional de especies del género <i>Ulva</i> .....	52
7.1.6 Variables hidrográficas y nutrientes.....	53
7.2 Trabajo de laboratorio.....	54
7.2.1 Determinación de especies.....	54
7.2.2. Determinación de nutrientes.....	55
7.3 Análisis de los datos.....	56
8. Resultados.....	56
8.1 Reclutamiento de especies del género <i>Ulva</i> .....	61

8.3 Cobertura de especies del género <i>Ulva</i> .....	71
8.2 Longitud de especies del género <i>Ulva</i> .....	77
8.4 Biomasa estacional de especies de género <i>Ulva</i> .....	82
8.5 Estadios reproductivos de especies del género <i>Ulva</i> .....	88
8.6 Variables hidrográficas y nutrientes.....	100
8.6.1 Temperatura superficial del mar .....	100
8.6.2 Salinidad .....	102
8.6.3 Turbidez .....	105
8.4 Nutrientes.....	108
8.4.1 Nitritos .....	108
8.4.2 Nitratos.....	111
8.4.3 Amonio .....	114
8.4.4 Nitrógeno inorgánico disuelto .....	117
8.4.5 Nitrógeno total.....	120
8.5.6 Ortofosfatos .....	122
8.5.7 Fósforo Total .....	125
8.6 Variables biológicas vs parámetros hidrológicos y nutrientes .....	127
8.6.1 Correlación simple.....	127
8.6.2 Análisis de Componentes Principales.....	130
9. Discusión .....	133
10. Conclusiones .....	147
11. Perspectivas .....	147
12. Referencias.....	148
Anexo I. Delimitación de las zonas en las que se clasifica la Bahía de La Paz (Velasco-García 2009).....	164

## Índice de tablas

Tabla I. Taxonomía de la ubicación de las especies del género <i>Ulva</i> . .....	25
Tabla II. Especies del género <i>Ulva</i> reportadas para el Golfo de California (Pedroche <i>et al.</i> , 2005). .....	26
Tabla III. Intervalos de los principales variables hidrográficas y nutrientes reportados para el crecimiento de algunas especies de <i>Ulva</i> . Donde T: temperatura, S: salinidad, Luz: luminosidad, N: concentración y tipo de nitrógeno, P: concentración y tipo de fósforo. ....	30
Tabla IV. Sitios de visita en el muestreo prospectivo, se mencionan de norte a sur. Se muestra el nombre (relacionado con algún campo pesquero o localidad), las coordenadas, las especies encontradas. ....	42
Tabla V. Características de los sitios seleccionados ( <i>obs. pers.</i> ) y la zona geomorfológica a la que pertenecen, de acuerdo a Velasco-García (2009). .....	45
Tabla VI. Principales características morfológicas y anatómicas utilizadas para determinar las especies de <i>Ulva</i> (Abbott & Hollenberg, 1976; Norris, 2010; Guidone <i>et al.</i> , 2013). ...	55
Tabla VII. Características morfológicas y anatómicas de ocho especies de <i>Ulva</i> que conformaron los florecimientos en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. ....	57
Tabla VIII. Presencia (1) y ausencia (0) mensual de las especies de <i>Ulva</i> que conforman los florecimientos en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. ....	60
Tabla IX. Diferencias significativas para el reclutamiento de <i>Ulva</i> mostradas por el análisis de varianza multifactorial tomando como factores sitio, mes y año. ....	64
Tabla X. Promedio ( $\pm$ ES) del número de reclutas observados en los cuadrantes artificiales por mes, sitio y especie en 2014 y 2015. ....	70
Tabla XI. Diferencias significativas para la cobertura, mostradas por el análisis de varianza multifactorial tomando como factores sitio, mes y año. ....	74
Tabla XII. Diferencias significativas para la longitud, mostradas por el análisis de varianza multifactorial tomando como factores sitio, mes y año. ....	79
Tabla XIII. Diferencias significativas para la biomasa estacional mostradas por el análisis de varianza multifactorial tomando como factores sitio, estación y año. ....	85
Tabla XIV. Estadios reproductivos de <i>U. acanthophora</i> . Se presenta el estadio con mayor porcentaje por mes y año para San Juan de la Costa, Casa del Marino y El Tecolote. E= estadio reproductivo, %= porcentaje de las células en cada estadio. ....	89

Tabla XV. Estadios reproductivos de <i>U. flexuosa</i> . Se presenta el estadio con mayor porcentaje por mes y año para El Portugués. E= estadio reproductivo, %= porcentaje de las células en cada estadio. ....	89
Tabla XVI. Estadios reproductivos de <i>U. rigida</i> . Se presenta el estadio con mayor porcentaje por mes y año para cada localidad. E= estadio reproductivo, %= porcentaje de las células en cada estadio. ....	90
Tabla XVII. Diferencias significativas para la temperatura superficial del mar, mostradas por el análisis de varianza multifactorial tomando como factores sitio, mes y año.....	102
Tabla XVIII. Diferencias significativas para la salinidad, mostradas por el análisis de varianza multifactorial tomando como factores sitio, mes y año. ....	105
Tabla XIX. Diferencias significativas para la turbidez, mostradas por el análisis de varianza multifactorial, tomando como factores sitio, mes y año. ....	108
Tabla XX. Diferencias significativas para NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> , mostradas por el análisis de varianza multifactorial, tomando como factores sitio, mes y año. ....	111
Tabla XXI. Diferencias significativas para NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , mostradas por el análisis de varianza multifactorial, tomando como factores sitio, mes y año. ....	114
Tabla XXII. Diferencias significativas para NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> , mostradas por el análisis de varianza multifactorial, tomando como factores sitio, mes y año. ....	117
Tabla XXIII. Diferencias significativas para el NID, mostradas por el análisis de varianza multifactorial, tomando como factores sitio, mes y año. ....	120
Tabla XXIV. Diferencias significativas para NT, mostradas por el análisis de varianza multifactorial, tomando como factores sitio, mes y año. ....	122
Tabla XXV. Diferencias significativas para PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> , mostradas por el análisis de varianza multifactorial, tomando como factores sitio, mes y año. ....	125
Tabla XXVI. Diferencias significativas para PT, mostradas por el análisis de varianza multifactorial, tomando como factores sitio, mes y año. ....	127
Tabla XXVII. Eigenvalores de la matriz de correlación.....	130
Tabla XXVIII. Factor de las variables, basado en correlación (Base ACP). Temperatura superficial del mar (TSM), salinidad (S), turbidez (NTU), Nitrógeno inorgánico disuelto (NID), Nitrógeno Total (NT), Ortofosfato (PO <sub>4</sub> ), Fosforo total (PT). R-Uac = Biomasa de reclutamiento de <i>Ulva acanthophora</i> , L-Uac = Longitud de <i>U. acanthophora</i> , C-Uac = Cobertura de <i>U. acanthophora</i> , R-Uf = Biomasa del reclutamiento de <i>U. flexuosa</i> , L-Uf = longitud de <i>U. flexuosa</i> , C-Uf = Cobertura de <i>U. flexuosa</i> , R-Ur = Biomasa del reclutamiento de <i>U. rigida</i> , L-Ur = Longitud de <i>U. rigida</i> , C-Ur = Cobertura de <i>U. rigida</i> .....	131

## Índice de figuras

Figura 1. Programa de limpieza municipal en playas del malecón de la Ciudad de La Paz en 2015.....	36
Figura 2. Área de estudio.....	39
Figura 3. Sitios que fueron visitados durante el recorrido prospectivo en la Bahía de La Paz. ....	41
Figura 4. Ubicación de los sitios de colecta seleccionados, en la Bahía de La Paz. 1. El Portugués, 2. San Juan de la Costa, 3. Casa del Marino y 4. El Tecolote.....	44
Figura 5. Sitios de muestreo a) El Portugués, b) San Juan de la Costa, c) Casa del Marino y d) El Tecolote.....	45
Figura 6. Marcas (a) y cuadrantes (b) utilizados para cuantificar biomasa de los reclutas de <i>Ulva</i> . ....	47
Figura 7. Cuadrantes de PVC con láminas de plástico como sustrato para medir el reclutamiento de <i>Ulva</i> . ....	48
Figura 8. Cuadrantes utilizados para cuantificar la cobertura y la longitud de las especies de <i>Ulva</i> . Se observa el sustrato presente en cada sitio: a) El Portugués, b) San Juan de la Costa, c) Casa del Marino, d) El Tecolote.....	49
Figura 9. Interfaz del procesamiento con el programa Coral Point Count with Excel extensions (CPCe).....	50
Figura 10. Guía para la identificación del estadio reproductivo del talo de <i>Ulva</i> , a) talo en estado vegetativo, b) talo con cloroplastos desplazados y formando zooides, c) talo con zooides totalmente formados, d) talo después de la liberación de zooides (Modificado de Pettet, 2009). ....	51
Figura 11. Colocación de transectos en los florecimientos macroalgales encontrados. La superficie verde representa el florecimiento por lo que los transectos se colocaron en la extensión que abarca el mismo. Tres transectos divididos equidistantemente en cinco puntos y en cada punto se colocan cuatro cuadrantes.....	53
Figura 12. Transecto (a) y cuadrantes (b) utilizados para cuantificar la biomasa estacional de las especies de <i>Ulva</i> en el sitio El Tecolote, el mismo método se utilizó en todos los sitios .....	53
Figura 13. Sonda multi-parámetros. a) (Horiba U-50) y b) HOB0 montado en un tubo de PVC instalado en la localidad Casa del Marino.....	54

Figura 14. Especies que conforman los florecimientos de cuatro sitios en la Bahía de La Paz. a) <i>Ulva acanthophora</i> , b) <i>U. clathrata</i> , c) <i>U. flexuosa</i> , d) <i>U. intestinalis</i> , e) <i>U. lactuca</i> , f) <i>U. lobata</i> , g) <i>U. nematoidea</i> y h) <i>U. rigida</i> . .....	58
Figura 15. Biomasa promedio ( $\pm$ ES) de los reclutas de las ocho especies de <i>Ulva</i> presentes en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-d) denotan diferencias significativas .....	61
Figura 16. Biomasa promedio ( $\pm$ ES) de los reclutas de <i>Ulva</i> en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-d) denotan diferencias significativas. ....	62
Figura 17. Biomasa promedio ( $\pm$ ES) de los reclutas de <i>Ulva</i> durante los tres años de estudio. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.....	63
Figura 18. Biomasa mensual promedio ( $\pm$ ES) de los reclutas de <i>Ulva</i> durante los tres años de estudio. ....	64
Figura 19. Biomasa mensual de los reclutas de las ocho especies de <i>Ulva</i> en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. a) El Portugués, b) San Juan de la Costa, c) Casa del Marino y d) El Tecolote. ....	66
Figura 20. Sustratos artificiales recuperados: a) Sustrato cubierto con una película verde con talos poco desarrollados, b) sustrato con talos densos de <i>Ulva</i> (tubular), C) sustrato con diversas algas, <i>Ulva</i> laminar evidente, d) sustrato con reclutas de <i>U. rigida</i> entre otras algas, e) sustrato con reclutas de <i>U. acanthophora</i> , f) sustrato recuperado después del huracán. ....	68
Figura 21. Reclutas observados en los sustratos artificiales: a) sustrato con reclutas, b) recluta de <i>Ulva</i> (laminar), c) recluta de <i>Ulva</i> (tubular), d-h) reclutas de <i>Ulva rigida</i> en sus primeras fases de desarrollo.....	69
Figura 22. Cobertura promedio ( $\pm$ ES) de las ocho especies de <i>Ulva</i> presentes en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-e) denotan diferencias significativas. ....	71
Figura 23. Cobertura promedio ( $\pm$ ES) de <i>Ulva</i> en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-d) denotan diferencias significativas. ....	72
Figura 24. Cobertura promedio ( $\pm$ ES) de <i>Ulva</i> durante los tres años de estudio, en los cuatro sitios de La Bahía de La Paz.....	73
Figura 25. Cobertura mensual promedio ( $\pm$ ES) de <i>Ulva</i> en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años. ....	74
Figura 26. Cobertura mensual promedio ( $\pm$ ES) de las ocho especies de <i>Ulva</i> en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. a) El Portugués, b) San Juan de la Costa, c) Casa del Marino y d) El Tecolote. ....	76

Figura 27. Longitud promedio ( $\pm$ ES) de los talos de ocho especies de <i>Ulva</i> presentes en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-f) denotan diferencias significativas. ...	77
Figura 28. Longitud promedio ( $\pm$ ES) de los talos de <i>Ulva</i> en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-d) denotan diferencias significativas. ....	78
Figura 29. Longitud promedio ( $\pm$ ES) de los talos de <i>Ulva</i> en los cuatro sitios de muestreo, durante los tres años de estudio. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas. ....	78
Figura 30. Longitud mensual promedio ( $\pm$ ES) de <i>Ulva</i> en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. ....	79
Figura 31. Longitud promedio ( $\pm$ ES) mensual de las ocho especies de <i>Ulva</i> en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. a) El Portugués, b) San Juan de la Costa, c) Casa del Marino y d) El Tecolote. ....	81
Figura 33. Biomasa estacional promedio ( $\pm$ ES) de <i>Ulva</i> en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-d) denotan diferencias significativas. ....	83
Figura 36. Biomasa estacional de las 8 especies de <i>Ulva</i> en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. a) El Portugués, b) San Juan de la Costa, c) Casa del Marino y d) El Tecolote. ....	87
Figura 37. Microfotografías de los estadios observados para <i>Ulva acanthophora</i> donde a) talo en estado vegetativo, b) talo con cloroplastos desplazados, c) talo con zooides formados y d) talo con zooides liberados. ....	91
Figura 38. Microfotografías de los estadios observados para <i>Ulva flexuosa</i> donde a) talo en estado vegetativo, b) talo con cloroplastos desplazados y c) talo formando zooides. ....	92
Figura 39. Microfotografías de los estadios observados para <i>Ulva rigida</i> donde a) talo en estado vegetativo, b) talo con cloroplastos desplazados, c) talo con zooides formados y d) talo con zooides liberados. ....	93
Figura 40. Porcentaje estacional de los estadios reproductivos de <i>U. acanthophora</i> . ....	95
Figura 41. Porcentaje estacional de los estadios reproductivos de <i>U. flexuosa</i> . ....	96
Figura 42. Porcentaje estacional de los estadios reproductivos de <i>U. rigida</i> . ....	97
Figura 43. Porcentaje de estadios reproductivos de las células por porción del talo para <i>U. acanthophora</i> , donde: A) base, B) medio y C) ápice y <i>U. rigida</i> donde: D) base, E) medio y F) ápice. ....	99
Figura 44. Temperatura superficial del mar promedio ( $\pm$ ES) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas. ....	100
Figura 45. Temperatura superficial del mar promedio ( $\pm$ ES) en los tres años de estudio. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas. ....	101

Figura 46. Temperatura superficial del mar promedio mensual en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. ....	102
Figura 47. Salinidad promedio ( $\pm$ ES) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-c) denotan diferencias significativas.....	103
Figura 48. Salinidad promedio ( $\pm$ ES) en la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.....	104
Figura 49. Salinidad promedio mensual ( $\pm$ ES) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. ....	105
Figura 50. Turbidez promedio ( $\pm$ ES) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz.....	106
Figura 51. Turbidez promedio ( $\pm$ ES) de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.....	107
Figura 52. Turbidez promedio mensual en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio.....	108
Figura 53. Concentración promedio ( $\pm$ ES) de nitritos ( $\text{NO}_2^-$ ) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.....	109
Figura 54. Concentración promedio ( $\pm$ ES) de nitritos ( $\text{NO}_2^-$ ) en la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. ....	110
Figura 55. Concentración mensual promedio ( $\pm$ ES) de nitritos ( $\text{NO}_2^-$ ) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. ....	111
Figura 56. Concentración promedio ( $\pm$ ES) de nitratos ( $\text{NO}_3^-$ ) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.....	112
Figura 57. Concentración promedio ( $\pm$ ES) de nitratos ( $\text{NO}_3^-$ ) en la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. ....	113
Figura 58. Concentración mensual promedio ( $\pm$ ES) de nitratos ( $\text{NO}_3^-$ ) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. ....	114
Figura 59. Concentración promedio ( $\pm$ ES) de amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.....	115
Figura 60. Concentración promedio ( $\pm$ ES) de amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) en la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. ....	116
Figura 61. Concentración mensual promedio ( $\pm$ ES) de amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. ....	117
Figura 62. Concentración promedio ( $\pm$ ES) del nitrógeno inorgánico disuelto (NID) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas. ....	118

Figura 63. Concentración promedio ( $\pm$ ES) del nitrógeno inorgánico disuelto (NID) de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. ....	119
Figura 64. Concentración mensual promedio ( $\pm$ ES) del nitrógeno inorgánico disuelto (NID) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. ....	119
Figura 65. Concentración promedio ( $\pm$ ES) del nitrógeno total (NT) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas. ....	120
Figura 66. Concentración promedio ( $\pm$ ES) del nitrógeno total (NT) de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas. ....	121
Figura 67. Concentración mensual promedio ( $\pm$ ES) del nitrógeno total (NT) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. ....	122
Figura 68. Concentración promedio ( $\pm$ ES) de ortofosfatos ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas. ....	123
Figura 69. Concentración promedio ( $\pm$ ES) de ortofosfatos ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas. ....	124
Figura 70. Concentración mensual promedio ( $\pm$ ES) de ortofosfatos ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. ....	125
Figura 71. Concentración promedio ( $\pm$ ES) de fósforo total (PT) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas. ....	126
Figura 72. Concentración promedio ( $\pm$ ES) de fósforo total (PT) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas. ....	126
Figura 73. Concentración mensual promedio ( $\pm$ ES) del fósforo total (PT) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. ....	127
Figura 74. Correlación entre el porcentaje del estadio reproductivo d de la especie <i>U. acanthophora</i> y la biomasa estacional (a), temperatura superficial del mar (b), amonio (c) y fósforo total (d) en Casa del Marino; entre el estadio reproductivo c y la biomasa estacional (e) en San Juan de la Costa; y el estadio reproductivo c de la especie <i>U. flexuosa</i> y la salinidad (f). ....	129
Figura 75. Análisis de componentes principales (ACP). A) Factor 1 vs. Factor 2, y B) Factor 1 vs. Factor 3, Temperatura superficial del mar (TSM), salinidad (S), turbidez (NTU), Nitrógeno inorgánico disuelto (NID), Nitrógeno Total (NT), Ortofosfato ( $\text{PO}_4^{3-}$ ), Fosforo total (PT). R-Uac = Biomasa de reclutamiento de <i>Ulva acanthophora</i> , L-Uac = Longitud de <i>U. acanthophora</i> , C-Uac = Cobertura de <i>U. acanthophora</i> , R-Uf = Biomasa del reclutamiento	

de *U. flexuosa*, L-Uf = longitud de *U. flexuosa*, C-Uf = Cobertura de *U. flexuosa*, R-Ur =  
Biomasa del reclutamiento de *U. rigida*, L-Ur = Longitud de *U. rigida*, C-Ur = Cobertura de  
*U. rigida*. ..... 132

## Resumen

Los florecimientos de las especies del género *Ulva*, son comunidades efímeras, altamente productivas, que ocurren en sistemas costeros asociados a enriquecimiento de nutrientes. La presencia, el reclutamiento, reproducción y proliferación de *Ulva* están influenciados por cambios en las variables ambientales. Los cambios en la biomasa pueden ser atribuidos a la variación estacional de la temperatura, intensidad de luz, movimiento del agua, mareas y nutrientes. El objetivo de este trabajo fue estimar la variación en el reclutamiento, cobertura, longitud, biomasa estacional y reproducción de las especies del género *Ulva* y su relación con los parámetros hidrográficos en cuatro sitios de La Bahía de La Paz, Baja California Sur. En cada sitio, se tomaron muestras de las especies de *Ulva*, mensualmente, con la finalidad de registrar su presencia, reclutamiento, cobertura, longitud, estadios reproductivos y biomasa estacional de febrero de 2013 a octubre de 2015. Simultáneamente se obtuvieron los registros de temperatura superficial del mar, salinidad, turbidez y la concentración de nutrientes en la columna de agua. Las especies encontradas fueron *Ulva acanthophora*, *U. clathrata*, *U. intestinalis*, *U. flexuosa*, *U. lactuca*, *U. lobata*, *U. nematoidea* y *U. rigida*. Se encontraron diferencias significativas entre los sitios, años y meses para las variables biológicas y los parámetros hidrográficos monitoreados. Los florecimientos de *Ulva* en Casa del Marino, San Juan de la Costa y El Tecolote fueron multiespecíficos. *U. rigida* fue la más frecuente y presentó el mayor reclutamiento, cobertura, estadios reproductivos y biomasa estacional seguida por *U. acanthophora*. El análisis de componentes principales mostró que el reclutamiento, cobertura y longitud de *U. flexuosa* en El Portugués estuvo inversamente correlacionado con la temperatura, además, se observaron relaciones significativas entre el incremento de la cobertura reclutamiento y longitud de *U. acanthophora* y *U. rigida* con el incremento en la concentración de nitrógeno y fósforo en San Juan de la Costa, Casa del Marino y el Tecolote, indicando condiciones favorables para el rápido crecimiento de estas especies.

**Palabras clave:** Bahía de La Paz, florecimientos de *Ulva*, parámetros hidrográficos, nutrientes y reclutamiento.

## Abstract

*Ulva* blooms are highly productive ephemeral communities that occur in coastal systems, associated with nutrient enrichment. Recruitment, reproduction, and abundance of *Ulva* is driven by a wide range of environmental changes. Changes in biomass could be attributed to seasonal changes mainly in temperature, light intensity, water movement, tides and nutrients. The objective was to estimate variations in recruitment, cover, length, biomass and reproduction of *Ulva* species in four blooms and assess the relationship with the algae and environmental parameters in Bahía de La Paz, Baja California Sur. At each locality, monthly samplings of *Ulva* species were performed to register the presence, recruitment, cover, length, reproductive stage and seasonal biomass, from February 2013 to October 2015, at this time the surface seawater temperature, salinity, turbidity, and nutrient concentration was register too. The species found were *Ulva acanthophora*, *U. clathrata*, *U. intestinalis*, *U. flexuosa*, *U. lactuca*, *U. lobata*, *U. nematoidea* and *U. rigida*. Significant differences were found between localities, years and months for biological and environmental factors. The *Ulva* blooms in Casa del Marino, San Juan de la Costa and El Tecolote were multi-species, with *U. rigida* displaying the highest presence, recruitment, cover, reproductive stages and seasonal biomass, followed by *U. acanthophora*. A principal components analysis revealed that the cover, recruitment and length of *Ulva flexuosa* at El Portugués were inversely correlated with temperature, also significant relationships between higher cover, recruitment and length of *U. acanthophora* and *U. rigida* with higher nutrients concentrations at San Juan de la Costa, Casa del Marino and El Tecolote, indicating favourable conditions that allowed rapid growth.

**Key index words:** Bahía de La Paz, hidrographic parameters, nutrients, recruitment and *Ulva* blooms.

## **Glosario**

**Anticlinal:** Paredes celulares de un órgano o miembro vegetal que son perpendiculares a la superficie del mismo.

**Biomasa:** Totalidad de la materia de los organismos que habitan en un cierto lugar, que se expresa en peso por unidad de volumen o de área.

**Clado:** Porción de una filogenia que desciende de un antecesor común. Un clado, por definición, es un grupo monofilético.

**Clorofila:** Pigmento de naturaleza lipídica de color verde que se halla en las plantas, en la mayoría de las algas y en numerosas bacterias; interviene en el proceso de la fotosíntesis.

**Cobertura:** Es el porcentaje de la superficie muestreada que está recubierta por la proyección vertical de los organismos estudiados.

**Distromático:** Formado por dos capas de células o estratos.

**Esporofito:** En las plantas que poseen alternancia de generaciones, dicese de la generación diploide, que genera las esporas haploides por reducción.

**Eucariota:** Se aplica a la célula que posee un núcleo delimitado por una membrana, en cuyo interior el ADN se agrupa en cromosomas durante la división celular; contiene ciertos orgánulos, como la mitocondria o el cloroplasto, de los que carecen las células procariontas.

**Eutrofizado:** Ecosistema o ambiente caracterizado por una abundancia anormalmente alta de nutrientes.

**Factor limitante:** Es un recurso, variable, elemento o condición de un sistema que por su carácter escaso respecto al resto de factores determina y limita el desarrollo y evolución de un proceso.

**Florecimientos macroalgales:** Aquellos cuya biomasa macroalgal es conspicua y mayor a 1 g m<sup>-2</sup>, en una distancia de 50 m paralela a la costa.

**Fototaxis:** Respuesta frente a las señales lumínicas, algunas algas verdes poseen en sus células una mancha ocular –o estigma–, un orgánulo fotorreceptor que les permite detectar la dirección y la intensidad de la luz y responder dirigiéndose hacia ella –fototaxis positiva–

o alejarse –fototaxis negativa o respuesta fotofóbica–, para obtener la cantidad de luz óptima para la fotosíntesis.

**Gametofito:** Fase del ciclo vital de una planta en que las células presentan núcleos haploides y en la que tiene lugar la producción de las células sexuales o gametos.

**Interfaz:** Características y elementos que un programa de ordenador presenta en pantalla para facilitar la interacción entre el usuario y el programa.

**Isomorfos:** En alternancia de generaciones cuando el gametofito y el esporofito tienen la misma morfología.

**Monofilético:** Conjunto de especies que incluye el ancestro común y todos sus descendientes.

**Monostromático:** Formado por una sola capa de células.

**Morfotipo:** Tipo morfológico que caracteriza a un grupo determinado de organismos.

**Parafilético:** Subconjunto de especies descendientes de un ancestro común. Un grupo parafilético incluye la especie ancestral y sólo algunos de sus descendientes.

**Patrón estacional:** Cuando una serie de valores de una variable se ve influenciada por factores que se repiten en la misma temporada del año, se dice que tiene un patrón estacional.

**Periclinal:** Dícese de las paredes celulares de un tejido u órgano vegetal que son paralelas a la superficie del mismo.

**Perturbación:** Puede ser definida como un evento que provoca el despeje de una porción de sustrato que puede ser colonizado por ciertos organismos (Dayton 1971). A partir de un régimen de perturbaciones se puede modificar la estructura comunitaria.

**Pirenoides:** Región diferenciada en el plástido de ciertas algas, de composición protéica, puede ser intra o extraplástidial. En las algas verdes es una región de condensación de la glucosa en almidón.

**Proceso:** Es un conjunto de actividades interrelacionadas o que, al interactuar, transforman elementos de entrada y los convierten en resultados.

Reclutamiento: La incorporación de nuevos miembros a una población por reproducción o inmigración. El establecimiento de nuevos reclutas generalmente indica buenas condiciones para el desarrollo y crecimiento de las comunidades macroalgales.

Rizoide: Es una estructura equivalente a la raíz o parte inferior de las plantas que realiza la fijación al sustrato en algunos organismos acuáticos sésiles, tales como algas, crinoideos, cnidarios coloniales y esponjas.

Talo: Cuerpo u órgano vegetativo de los vegetales talófitos. Se compone de una masa celular indiferenciada que carece de fibras y de vasos y en la cual no es posible distinguir entre raíz, hojas y tallo.

Tilacoide: Vesícula aplanada, de naturaleza lipoprotéica, portadora de pigmentos fotosintéticos (clorofilas y carotenos).

Variable: Es una característica (magnitud, vector o número) que puede ser medida, adoptando diferentes valores en cada uno de los casos de un estudio.

Zooide: Célula reproductora nadadora, puede ser gameto o zoospora.

Zoospora: Espora provista de cilios o flagelos motores.

## 1. Introducción

Las algas verdes del género *Ulva* Linnaeus están ampliamente distribuidas en todo el mundo (Hayden *et al.*, 2003). Dentro de las características fisiológicas que han permitido su presencia y abundancia en diferentes ambientes costeros de todas las latitudes se encuentran su alta capacidad para incorporar y almacenar nutrientes, alta tasa de fotosíntesis y de crecimiento, su capacidad para tolerar amplios intervalos de temperatura y salinidad y su tipo de reproducción que puede ser vegetativa por fragmentación o sexual (gametofito) y asexual (esporofito), con capacidad para la producción de gametos y zoosporas, respectivamente, directamente a partir de las células vegetativas de todo el talo (Pettet, 2009).

Estas características les permiten desarrollarse rápidamente en ambientes con elevadas concentraciones de nutrientes formando florecimientos macroalgales y mareas verdes en muchas partes del mundo incluyendo Europa, Norte América, Sur América, Asia y Australia (Fletcher, 1996; Morand & Briand, 1996; Lee, 1999; Morand & Merceron, 2005; Merceron *et al.*, 2007; Pettet, 2009).

El florecimiento de *Ulva* más grande registrado en épocas recientes, fue el de *Ulva prolifera* en 2008 en Qingdao, China, que cubrió alrededor de 600 km<sup>2</sup> del litoral. En conjunto con otras áreas locales, se estimó que alrededor de 30,000 km<sup>2</sup> fueron afectados, más de 1 millón de toneladas de *Ulva* fueron removidas de la costa. A pesar de los intensos esfuerzos realizados para eliminar las algas acumuladas, hubo daños significativos para la industria de la acuicultura y el turismo en esa región, dejando pérdidas económicas sustanciales (Liu *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2012).

Existen procesos biológicos que determinan la presencia y abundancia de los florecimientos macroalgales entre los que se encuentra el reclutamiento, proceso crítico en la dinámica de las poblaciones ya que puede ejercer un control considerable sobre la abundancia de especies en un sitio (Lobban & Harrison, 1994). En términos ecológicos, el rol del reclutamiento como proceso no ha sido

completamente entendido hasta el momento y su relación con otros procesos biológicos lo ha sido todavía menos (Camus & Lagos, 1996).

A su vez la influencia de variables hidrográficas como luz, temperatura, salinidad, nutrientes y sustrato, representan un papel clave en los cambios y patrones de desarrollo de los florecimientos macroalgales, regulando el reclutamiento, crecimiento, reproducción, la abundancia y formación de los florecimientos de *Ulva* (Lotze *et al.*, 2000).

En México, las especies del género *Ulva* están ampliamente distribuidas a lo largo de sus costas incluyendo el Pacífico Mexicano y Golfo de California (Cruz-Ayala *et al.*, 1998). En la Bahía de La Paz, cuerpo de agua costero que se localiza al interior del Golfo de California, se ha observado que cada año se presenta una gran acumulación de algas de especies de *Ulva* y otros géneros en las playas del malecón costero de la Ciudad de La Paz, siendo *Ulva* uno de los principales componentes de estos florecimientos (Águila-Ramírez *et al.*, 2005).

Los florecimientos de *Ulva* en la Bahía de La Paz generan un impacto negativo ya que su descomposición por microorganismos causa un olor desagradable y un aspecto poco armonioso con el paisaje, generando al municipio altos costos por la limpieza periódica de las playas (Águila-Ramírez *et al.*, 2005).

Las especies del género *Ulva* muestran altas tasas de crecimiento, una variedad de estrategias reproductivas y una rápida respuesta al incremento de concentraciones de nutrientes lo que conlleva a un rápido incremento en la biomasa, sin embargo, para la Bahía de La Paz, con amplia variabilidad ambiental, aún se desconocen los patrones de reclutamiento, cobertura, longitud, biomasa estacional y reproducción de *Ulva* y su relación con los cambios en las variables hidrográficas y nutrientes en diferentes sitios de la bahía, por lo que se procedió a monitorear cuatro florecimientos a lo largo de tres años.

## 2. Antecedentes

### 2.1 Biología del género *Ulva*

Las especies de *Ulva* son miembros comunes en la ficoflora marina. Muchas especies de este género son cosmopolitas y se encuentran en una gran diversidad de hábitats con grandes diferencias de salinidad, temperatura, turbidez y concentración de nutrientes. La distribución batimétrica de *Ulva* se enmarca desde el supralitoral hasta una profundidad de 8 a 10 m, aunque se han observado talos de *U. lactuca* fijos a 23 m de profundidad (Kopp, 1977). Las poblaciones más densas se sitúan en los espacios intermareales y en las aguas someras. Este género se localiza comúnmente en áreas de refugio y se fijan sobre rocas, diques y boyas, siendo pocas las especies que son encontradas en costas expuestas (Saifullah, 1977).

Morfológicamente los talos están caracterizados por tener láminas simples, verdes y de dos células de grosor o cilíndricas huecas con una célula de espesor (Hayden *et al.*, 2003). Por lo general tienen un disco adhesivo perenne y pueden vivir en ambientes marinos y salobres (Abbott & Hollenberg, 1976; Lee, 1999).

El género *Ulva* fue nombrado por el naturalista Linnaeus (1753), después el nombre *Ulva* fue mantenido para algas verdes con talos que tienen dos capas de células, mientras que *Enteromorpha* Link fue establecido para las algas verdes con talos tubulares y con una sola capa de células. Posteriormente, Hayden *et al.* (2003), basándose en datos moleculares redujeron el género *Enteromorpha* a sinonimia de *Ulva*.

Las especies de *Ulva* son notoriamente difíciles de identificar debido a la falta de características morfológicas distintivamente claras entre las especies y al alto grado de plasticidad fenotípica dentro de las especies (Blomster *et al.*, 1999; 2002; Leskinen *et al.*, 2004). Hasta hace poco esta incertidumbre morfológica dificultó la capacidad para evaluar la riqueza de especies dentro de los florecimientos de *Ulva*.

En la última década los estudios moleculares han aumentado considerablemente la comprensión de la riqueza de *Ulva* (e.g. Hayden *et al.*, 2003; Leliaert *et al.*, 2009;

Kraft et al., 2010, Liu *et al.*, 2010). Sin embargo, estudios de la abundancia relativa de diferentes especies de *Ulva*, así como estudios fisiológicos y ecológicos que utilicen en conjunto herramientas moleculares para confirmar las especies de *Ulva*, siguen siendo carentes (Liu *et al.*, 2010, Yokoyama & Ishihi, 2010; Kim *et al.*, 2011). Este vacío en el conocimiento representa una seria barrera en nuestra capacidad de entender la dinámica de los florecimientos de *Ulva* y, por consiguiente, dificultan el desarrollo de la evaluación del riesgo de los florecimientos y la práctica de un manejo costero bien informado (Guidone *et al.*, 2013).

Tabla I. Taxonomía de la ubicación de las especies del género *Ulva*.

---

Reino: Plantae

Phylum: Chlorophyta

Clase: Ulvophyceae

Orden: Ulvales

Familia: Ulvaceae

Género: *Ulva* Linnaeus, 1753

---

En la Bahía de La Paz se han encontrado especies de *Ulva* con morfologías tubulares monostromáticas y de morfologías de láminas distromáticas (Tabla II), la determinación taxonómica de *Ulva* del Golfo de California se ha realizado con base en las características morfológicas, citológicas, de anatomía interna y externa. La futura combinación de estas características con datos moleculares y de reproducción ayudará a definir con precisión especies de este género, crípticas, de amplia variación fenotípica y probables especies introducidas que conforman los florecimientos y mareas verdes del Golfo de California y la Bahía de La Paz.

Tabla II. Especies del género *Ulva* reportadas para el Golfo de California (Pedroche *et al.*, 2005).

Familia Ulvaceae	
<i>U. acanthophora</i>	(Kützting) Hayden, Blomster, Maggs, P.C. Silva, Stanhope & J.R. Waaland 2003
<i>U. californica</i>	Wille in F.S. Collins, Holden & Setchell 1899
<i>U. clathrata</i>	(Roth) C. Agardh 1811
<i>U. compressa</i>	Linnaeus 1753
<i>U. dactylifera</i>	Setchell & N.L. Gardner 1920
<i>U. expansa</i>	Setchell & N.L. Gardner 1920
<i>U. flexuosa</i>	Wulfen 1803
<i>U. intestinalis</i>	Linnaeus 1753
<i>U. lactuca</i>	Linnaeus 1753
<i>U. linza</i>	Linnaeus 1753
<i>U. lobata</i>	(Kützting) Harvey 1855
<i>U. prolifera</i>	O.F. Müller 1778
<i>U. ramulosa</i>	Smith 1810
<i>U. rigida</i>	C. Agardh 1823
<i>U. taeniata</i>	Setchell & N.L. Gardner 1920

## 2.2 Reclutamiento del género *Ulva*

El establecimiento de nuevos reclutas generalmente indica buenas condiciones para el desarrollo y crecimiento de las comunidades macroalgas. El reclutamiento comprende la incorporación de nuevos miembros a una población por reproducción o inmigración. Por lo que se ha recomendado realizar estudios que describan posibles patrones espaciales o estacionales en el reclutamiento (Ellison *et al.*, 1993; Hancock & Bunn, 1997).

Sin embargo, pocos son los estudios que se conocen sobre el reclutamiento de macroalgas, a pesar de ser un componente visible e importante de comunidades intermareales y submareales. Santelices *et al.* (1995) compararon la variación temporal en la composición y abundancia de los taxones de macroalgas evaluando el banco de formas microscópicas encontradas en cantos rodados, en pozas de marea, en la columna de agua y en las macroalgas circundantes, encontrando que el 70% de los taxones que componían los ensamblajes macroalgales eran especies efímeras y perenes, incluyendo especies del género *Ulva*. Aunque no se examinó

directamente el reclutamiento se concluyó que los bancos de formas microscópicas contribuían a los ensamblajes.

Los estudios realizados muestran que factores biológicos como los estadios de desarrollo, la disponibilidad de propágulos, el forrajeo y la competencia, además de factores ambientales como el microhábitat, la sedimentación y el movimiento del agua pueden desempeñar un papel importante en el reclutamiento de macroalgas (Charters *et al.*, 1972; Harlin & Lindbergh, 1977; Neushul *et al.*, 1976; Reed & Foster 1984; Hoffmann & Ugarte 1985; Schiel, 1988; Hoffmann, 1987; Brawley & Johnson 1991; Serrao *et al.*, 1996; Pearson *et al.*, 1998).

Parte clave del proceso del reclutamiento consiste en un eficaz asentamiento, se ha observado que para que este ocurra debe darse en presencia de señales químicas de adultos de la misma especie o de biopelículas de formas microscópicas en el sustrato. La tasa de asentamiento se ve aumentada cuando el sustrato en que se asientan los propágulos contiene restos de adultos de la misma especie. Lo mismo ocurre con la presencia o ausencia de una biopelícula bacteriana en la roca. Se ha visto que el asentamiento de macroalgas aumenta con la presencia de estas biopelículas o claves químicas (Walters *et al.*, 1999; Wright & Boxshall, 1999).

Los reclutas de *Ulva* se fijan a diferentes tipos de sustratos duros, como piedras, rocas, maderas y cuerdas entre otros. La importancia del sustrato radica principalmente en que la fijación de los reclutas en un área determinada depende de la naturaleza de éste. Además en sustratos irregulares o de complejidad estructural, la existencia de intersticios permite la supervivencia de reclutas, por ejemplo, en los intersticios donde la iluminación es muy baja algunas especies como *U. compressa* pueden subsistir (Santelices *et al.*, 2002).

Fan *et al.* (2015) analizaron la sucesión de especies de macroalgas en las estructuras para el cultivo de *Porphyra* sp. y constataron el reclutamiento y dominancia de especies de algas verdes *U. prolifera* y *Blidingia* sp., a mediados de mayo. En laboratorio Song *et al.* (2015) encontraron que las temperaturas más cálidas del agua, en mayo, se asociaron con la germinación, reclutamiento y

sucesión en la comunidad de algas verdes. Estos estudios también ofrecieron pruebas sólidas sobre el reclutamiento y dominancia de *U. prolifera* en la comunidad de algas verdes en primavera sobre las estructuras de cultivo de *Porphyra* sp.

Zhou *et al.* (2015) mediante un mapa conceptual describieron que el desarrollo temprano de los florecimientos macroalgales en el sur del Mar Amarillo comenzó con la germinación de los propágulos y reclutamiento de algas verdes, incluidos los de *Ulva prolifera*, formadores de florecimientos, los cuales se establecieron inicialmente sobre las estructuras de cultivo de *Porphyra* durante el otoño. Los reclutas crecieron y gradualmente dominaron la comunidad de algas verdes a finales de abril y a principios de mayo del año siguiente, cuando la temperatura del agua se incrementa. Después de que los talos de *Ulva* eran retirados de las estructuras por los cultivadores, fragmentos de *U. prolifera* se dispersaron hacia el norte del Mar Amarillo y la biomasa de *U. prolifera* aumentó rápidamente debido a la disponibilidad y enriquecimiento de nutrientes en esta zona, la biomasa entonces derivó como resultado de las corrientes de marea y del viento, con el resultado final que del florecimiento y marea verde más grande del mundo.

### **2.3 Crecimiento de *Ulva***

Las macroalgas alcanzan sus mayores longitudes durante períodos de calma y en los períodos de tormenta puede fragmentarse. También las macroalgas en áreas de exposición a las olas, pueden presentar diferentes morfotipos, tales como: láminas, pequeños arbustos, césped o formas incrustantes. Cada uno de estos morfotipos ofrece una resistencia mecánica particular al oleaje y determina la estrategia de supervivencia más apropiada para el sitio (Gil-Rodríguez & De la Torre, 1980).

Las especies de *Ulva* se fijan por un disco basal o filamentos rizoidales. Pueden resistir períodos largos de desecación, ya que están adaptadas para vivir en el mesolitoral (Arecas, 2001). Cuando están adheridas al sustrato, rocas u otros objetos sólidos en fondos arenosos de aguas someras y tranquilos alcanzan hasta 1 m de altura y 30 cm o 50 cm de ancho (Díaz-Piferrer & López, 1959).

Se ha observado, bajo condiciones experimentales, que diversas variables hidrográficas influyen en el crecimiento de las especies del género *Ulva* entre las que se han descrito a la temperatura, salinidad, luz, fotoperiodo y concentración y tipo de compuestos de nitrógeno y fósforo en la columna de agua como los principales factores limitantes de su crecimiento. Los intervalos de estos factores ambientales para el crecimiento óptimo varían para cada especie de *Ulva* y dependen de la región donde se desarrollan. En general se ha observado que las especies de *Ulva* toleran amplios intervalos de temperatura, salinidad y luminosidad y los nutrientes que principalmente incorporan son nitritos, nitratos amonio y ortofosfatos (Tabla III).

Las especies del género *Ulva* mantienen una elevada tasa de crecimiento cuando la disponibilidad de nutrientes es alta debido a que la relación superficie: volumen de sus talos es alta (Hansen *et al.*, 1993; Luo *et al.*, 2012; Zhou *et al.*, 2015). La tasa de crecimiento variará directamente con la intensidad lumínica, ya que la energía requerida para este proceso es obtenida a partir de la fotosíntesis (Hellebust, 1970), el fotoperiodo óptimo para su crecimiento es de 12 horas de luz.

La especie formadora de florecimientos *Ulva prolifera*, por ejemplo, puede absorber eficientemente nutrientes, particularmente formas orgánicas de nitrógeno y muestra tasas de crecimiento extremadamente altas. Su tasa media de crecimiento varió en un intervalo de 10-20% por día en aguas costeras de Qingdao (Luo *et al.*, 2012). La tasa máxima de crecimiento alcanzó 56.2% por día en un experimento *in situ* en Subei Shoal a lo largo de la Provincia de Jiangsu también en el Mar Amarillo. *U. prolifera* tiene características morfológicas (talos monostromáticos, tubulares, huecos y muy ramificados) que permiten la flotación, esto, combinado con rápida absorción de nutrientes y altas tasas de crecimiento, facilitaron la formación de florecimientos y mareas verdes de gran escala (Zhou *et al.*, 2015).

Liu *et al.* (2015) observaron los cambios en la biomasa de algas verdes en el Mar Amarillo la cual tuvo un rápido incremento de ~ 2000 toneladas a principios de mayo a 364000 toneladas a principios de junio.

Tabla III. Intervalos de los principales variables hidrográficas y nutrientes reportados para el crecimiento de algunas especies de *Ulva*. Donde T: temperatura, S: salinidad, Luz: luminosidad, N: concentración y tipo de nitrógeno, P: concentración y tipo de fósforo.

Especie	T (°C)	S	N (μmol)	P (μmol)	Fotoperiodo	Respuesta	Región	Autor
<i>Ulva compressa</i>	14		-	-	12:12	Crecimiento	Chile	Flores-Molina <i>et al.</i> (2014)
<i>U. fasciata</i>	20		-	-	12:12	Crecimiento	Japón	Hiraoka <i>et al.</i> (2003)
<i>U. fenestrata</i>	10		-	-	-	Crecimiento 11.2% por día	Japón	Kalita & Tliatinov (2011)
<i>U. flexuosa</i>	25	35	-	-	-	Crecimiento		Imchen (2012)
<i>U. intestinalis</i>	17-28	0-32	1 (NH <sub>4</sub> )	PO <sub>4</sub> : 0.5	12:12	Crecimiento óptimo	Portugal	Martins <i>et al.</i> (1999)
<i>U. prolifera</i>	20	1.6-52	0.11 (NO <sub>2</sub> ) 1.91 (NO <sub>3</sub> ) 2.22 (NH <sub>4</sub> )	PO <sub>4</sub> : 0.35	12:12	Formación rizoidal, propágulos de 70 mm	Japón, China	Dan <i>et al.</i> (2002); Liu <i>et al.</i> (2012)
<i>U. reticulata</i>	20		-	-	12:12	Producción de híbridos	India	Grupta <i>et al.</i> (2015)
<i>U. rigida</i>	17	29-42	5-150 (NID)	0.4-7 (DRP)	-	Crecimiento: 0-8% /día	Venecia	de Casabianca <i>et al.</i> (2002)
<i>U. spinulosa</i>	20		-	-	12:12	Crecimiento: 1 cm -1 mes	Japón	Hiraoka <i>et al.</i> (2003)
<i>U. sp. 1</i>	11-37	10-43	18 (NO <sub>2</sub> ) 0.2 (NO <sub>3</sub> ) 15 (NH <sub>4</sub> )	0-5 (PO <sub>4</sub> )	-	Crecimiento	España	Hernandez <i>et al.</i> (1997)
<i>U. sp. 2</i>	20	30	-	-	16:8	Crecimiento	Venecia	Corradi <i>et al.</i> (2006)

## 2.4 Reproducción de *Ulva*

Las primeras descripciones sobre el ciclo de vida de *Ulva* fueron realizadas por Föyn (1929). La mayoría de las especies tienen un ciclo de vida digenético isomórfico, es decir el ciclo responde a un esquema de alternancia de generaciones isomórficas. La reproducción asexual es por zoosporas bi o cuatriflageladas y la sexual generalmente es por anisogamia u oogamia, en algunas de ellas se desconoce la generación sexual (Wiencke *et al.*, 2004).

El período reproductivo de estas macroalgas en zonas templadas es de marzo a julio, cuando las temperaturas alcanzan los máximos estacionales (Niesenbaum, 1988), y durante las mareas de primavera (Smith, 1947). Diferentes autores (e.g. Bliding, 1968; Yoshida, 1970; Cano-Mallo, 1996) han verificado que con buenas condiciones ambientales los talos jóvenes crecen entre 3 mm y 5 mm en menos de un mes y se tornan adultos entre 3 y 4 meses. Su ciclo de vida es corto, se estima que dura entre 5 y 8 meses. Los talos maduran en algunas semanas en ambientes de salinidades bajas y temperaturas altas (Ohno & Rabello, 1995).

Al igual que en otras clorofitas cuyo ciclo ha sido bien descrito, se ha comprobado que la reproducción en *Ulva* sigue un ciclo lunar con emisión de esporas o gametos en los períodos de luna llena (Ohno & Rabello, 1995).

El movimiento del agua también tiene fuertes efectos sobre la reproducción de las macroalgas. Este efecto varía entre las especies, posiblemente debido a las particularidades del ciclo de vida. En *U. lactuca* la liberación de gametos y zoosporas se estimula con el movimiento (Gordon & Brawley, 2004).

Estudios de laboratorio han logrado inducir a la reproducción de algunas especies de *Ulva* bajo el control de algunos variables hidrográficas como la temperatura, salinidad, luminosidad, concentración de nutrientes (nitrógeno y fósforo) y el fotoperiodo. Mohsen *et al.* (1974) reportaron que cuando hay poco nitrógeno se promueve la formación de gametos de la especie *U. fasciata*, mientras que a mayores concentraciones de nitrógeno se favorece el crecimiento vegetativo y la

reproducción asexual. Similarmente, Nasr *et al.* (1966) observaron una abundante formación de zoosporas en *U. lactuca* después de un tratamiento con  $\text{NH}_4^+$ .

Se ha observado que la especie *U. prolifera* formadora de florecimientos en el Mar Amarillo tiene una historia de vida compleja, con múltiples modos de reproducción y una alta tasa de reproducción, mecanismos que soportan la formación de florecimientos y mareas verdes. Esta especie prolifera rápidamente a través de los mecanismos de reproducción sexual, asexual y vegetativa (Lin *et al.*, 2008). Un fragmento de 1  $\text{cm}^2$  del talo de *U. prolifera* puede liberar hasta 6 millones de esporas o 27 millones de gametos y se ha observado que en un intervalo de 92-97% de las esporas germinan en reclutas jóvenes (Zhang *et al.*, 2013).

## **2.5 Florecimientos de *Ulva* y su relación con variables hidrográficas y nutrientes**

La variación de los factores ambientales juega un papel determinante en cada fase del ciclo de vida de las macroalgas. La temperatura, es uno de los factores físicos que determinan su distribución geográfica (Yokoya, 1992). La relación entre las macroalgas y la temperatura del agua de mar, sitúa a las especies euritérmicas, como es el caso de *Ulva*, en los pisos supralitoral y mesolitoral y a las estenotérmicas en las zonas sumergidas (Gil-Rodríguez & De la Torre, 1980).

La luz también desempeña un papel importante en la distribución de las macroalgas, ya que su intensidad dependerá de la época del año, así como de la orientación y localización del sitio. Es importante para la fotosíntesis y repercute directamente en el crecimiento, junto con otros factores como la temperatura, la disponibilidad de carbono inorgánico, el ritmo circadiano y el estadio del alga (Lobban & Harrison, 1994).

La periodicidad estacional, que implica cambios en la intensidad luminosa y en la temperatura acorde a la época del año, influye por tanto de forma determinante en la distribución, crecimiento y reproducción de las algas (Werlinger & Alveal, 1992).

En ambientes que se caracterizan por la rápida y amplia variación de la transparencia del agua debido a la resuspensión de los sedimentos provocados por

el hidrodinamismo, la adaptación de las algas marinas a un amplio rango de intensidad luminosa es importante. La mayoría de las algas tienen un límite de tolerancia a la intensidad de la luz, muchas veces se decoloran cuando hay una elevada intensidad y dejan de crecer cuando es baja. Por ejemplo, algunas especies como *U. rigida* muestran una saturación fotosintética a alrededor de  $456 \mu\text{M s}^{-1} \text{m}^{-2}$ , pero la producción de oxígeno es inhibida ligeramente solamente a altas intensidades de luz (Ricardi & Solidoro, 1996).

Las especies de *Ulva* son eurihalinas, soportan grandes variaciones de salinidad en flancos supralitorales, donde se implantan y se desarrollan. Los efectos de la salinidad en general dependen fuertemente de la interacción con la temperatura (Lobban & Harrison, 1994). La fotosíntesis en las algas logra su máxima eficiencia a un determinado nivel de salinidad (Dawes, 1986); al igual que la respiración y el desarrollo (Mohsen, 1972). Variaciones extremas en este indicador pueden causar pérdidas importantes en el funcionamiento o en la eficiencia de algunos procesos vitales de estas algas y en algunos casos provocan su muerte (Werlinger & Alveal, 1992).

Los ambientes eutróficos (con alta disponibilidad de nutrientes) favorecen el crecimiento de algas oportunistas. Las llamadas mareas verdes se asocian con el crecimiento excesivo de algas verdes (clorofíceas), fenómeno muy relacionado con el incremento de nutrientes en las aguas costeras, *Ulva* aparece con relativa frecuencia en cualquier proliferación masiva de macroalgas. Estas algas, una vez que alcanzan su máximo crecimiento, son trasladadas hacia el litoral por las corrientes, olas o mareas (Morand & Briand, 1996, Meyer-Reil & Köster, 2000, Guimaraens & Coutinho, 2000).

Un ejemplo de la presencia de florecimientos macroalgales, fue reportado en la laguna de Venecia, donde el incremento notable de las concentraciones de nutrientes en combinación con la reducción del intercambio de agua causó un aumento anormal del crecimiento de *Ulva* (Ricardi & Solidoro, 1996).

Los nutrientes tienen su origen en diferentes fuentes. Los escurrimientos terrígenos, el tratamiento insuficiente de aguas residuales municipales, los residuos de industrias, los desechos agrícolas y la acuicultura entre otras, constituyen algunas de ellas. En dependencia de las actividades que se realicen en cada lugar así como de las características del medio predominará una de las formas de enriquecimiento (Piñón-Gimate *et al.*, 2009).

El suministro de nitrógeno parece controlar las tasas máximas estacionales del crecimiento o la producción primaria neta de las macroalgas en la mayoría de los sistemas costeros. Sin embargo, en algunos casos es el fósforo, solo o en conjunto con el nitrógeno, el que puede limitar la producción de macroalgas en ciertas épocas del año (Valiela *et al.*, 1997).

Shi *et al.* (2015) mostraron la importancia del aporte de nutrientes terrestres en la formación de florecimientos y mareas verdes. Estos autores mostraron que *U. prolifera*, especie formadora de florecimientos, exhibió un rápido aumento de las tasas de absorción de nitrato y fosfato cuando estaban expuestas a una alta concentración de nutrientes, pudiendo utilizar múltiples fuentes de nutrientes, incluyendo al nitrógeno orgánico disuelto cuando las fuentes de nitrógeno inorgánico se han agotado.

## **2.6 El género *Ulva* en el Golfo de California**

Aguilar-Rosas & Pacheco (1986) realizaron prospecciones de algas verdes en la costa noroccidental de Baja California encontrando la mayor biomasa durante la primavera. En la Laguna de San Ignacio las especies de *Ulva* fueron las especies de algas verdes con mayor abundancia. Esta abundancia se atribuyó a bajas temperaturas durante el invierno y por inferencia al enriquecimiento de nutrientes, aunque los autores no midieron las concentraciones de nutrientes (Núñez-López & Casas-Valdés, 1998).

En el estado de Sinaloa, en el Estero de Urías *U. lactuca* fue de las especies de macroalgas más abundantes con una biomasa máxima de 127 g m<sup>-2</sup> (durante marzo o durante la época secas en la región); mientras que *U. clathrata* (como

*Enteromorpha clathrata*) se presentó cerca del Estero del Infiernillo, influenciado por los desechos urbanos. Ambas especies, desaparecieron durante la época de lluvias, siendo en esta época cuando se encontró en mayor abundancia el género *Gracilaria* (Ochoa-Izaguirre, 1999). Carballo *et al.* (2002) reportaron poca abundancia de *Ulva* en la Bahía de Mazatlán.

En la Bahía de La Paz, Cruz-Ayala (1996) encontró los valores máximos de biomasa de *Ulva* a fines de invierno y primavera. Las especies que conformaban esta biomasa fueron *U. lactuca* (28.5%), *U. rigida* (26.1%), *U. clathrata* (17.5%), *U. intestinalis* (13.1%), *U. prolifera* (5.2%), *U. flexuosa* (4.4%) y *U. expansa* (5.2%).

Águila-Ramírez *et al.* (2005) reportaron cambios en la biomasa promedio de *Ulva* de entre 351 a 537 g m<sup>-2</sup> (peso húmedo), los cuales sugieren relación con un incremento de nutrientes originado por escurrimientos pluviales intensos dejados por el huracán Juliette en La Paz, B.C.S. en el año 2002.

También se han reportado este tipo de florecimientos en aguas que no se encuentran bajo influencia humana, tales como las “camas” de *U. lactuca* que se presentan en la costa oeste del Golfo de California; en un área influenciada por aguas del Canal de Ballenas que se caracterizan por tener bajas temperaturas y altas concentraciones de nutrientes ocasionadas por las surgencias (Pacheco-Ruiz *et al.*, 2002).

Piñón-Gimate (2008) mencionó que la biomasa de *Ulva*, en lagunas del suereste del Golfo de California, estuvo relacionada con bajas temperaturas, encontró que en la época de secas (abril-junio) la mayor cobertura correspondió a *U. lactuca*, *U. lobata* y *U. clathrata*. Los valores de temperatura y las concentraciones de nitrógeno total se encontraron correlacionados positivamente con la biomasa de *U. lactuca*, así como con los valores de biomasa en general. La especie *U. intestinalis* y *U. prolifera* se encontraron negativamente correlacionadas con los parámetros anteriores.

Chávez-Sánchez (2012) en la Ensenada de La Paz, reportó la abundancia de once especies formadoras de florecimientos macroalgales, reconociendo entre estas a

especies del género *Ulva*. Se encontraron indicios de que la variación en la abundancia de las especies que conforman los florecimientos macroalgales en la Bahía de La Paz se relacionaban con los cambios en variables hidrográficas tales como salinidad, temperatura y nutrientes. A su vez observó que la abundancia de las especies del género *Ulva* estaba relacionada negativamente con la temperatura y positivamente con la concentración de nitrógeno en la columna de agua.

Águila-Ramírez *et al.* (2005) reportaron cambios en la biomasa promedio de *Ulva* de entre 351 a 537 g m<sup>-2</sup> (peso húmedo), los cuales sugirieron una relación con un incremento de nutrientes originado por escurrimientos pluviales intensos dejados por el huracán Juliette en La Paz, B.C.S. en el año 2002. Se obtuvo que cada mes se transportaron más de 120 toneladas de alga y basura colectadas en el muestreo anual llevado a cabo para determinar las cantidades de alga, arena y basura que son transportados al relleno sanitario municipal, mediante el programa de limpieza el malecón (Fig. 1).



Figura 1. Programa de limpieza municipal en playas del malecón de la Ciudad de La Paz en 2015.

### 3. Justificación

Debido a que las algas del género *Ulva* son formadoras de florecimientos y que para la Bahía de La Paz, una bahía subtropical, el conocimiento de la variación de sus variables biológicas y la relación con los parámetros hidrográficos y nutrientes, que

son aspectos desconocidos, es de suma importancia para entender la dinámica temporal de los florecimientos.

Los florecimientos de *Ulva* en la ensenada de La Paz provocan grandes acumulaciones en sus playas lo que obliga a los servicios municipales a realizar la limpieza de las mismas, el conocimiento de las épocas y la magnitud de su abundancia permitirán que dichos servicios puedan hacer una planeación anual de las actividades de limpieza.

El conocimiento de la dinámica de los florecimientos de *Ulva* podrá ser utilizada también con vistas a su aprovechamiento futuro como materia prima, ya que por su composición química es de interés comercial para alimentación humana, elaboración de alimentos balanceados y forrajes.

#### **4. Hipótesis**

Se conoce que existe una amplia variabilidad en los parámetros hidrográficos y nutrientes en bahías subtropicales y que tienen un efecto en los parámetros biológicos de las especies, por lo que el reclutamiento, cobertura, longitud, biomasa y estadios reproductivos de las especies del género *Ulva*, presentarán diferencias espaciales y temporales en la Bahía de La Paz.

#### **5. Objetivo General**

Determinar la relación existente entre las variables biológicas de las especies del género *Ulva* y las variables hidrográficas y nutrientes, en diferentes sitios de la Bahía de La Paz.

##### **5.1 Objetivos particulares**

Determinar los cambios espaciales y temporales en el reclutamiento de especies del género *Ulva* en florecimientos de la Bahía de La Paz.

Evaluar los cambios espaciales y temporales en la cobertura y la longitud de las especies del género *Ulva* en florecimientos de la Bahía de La Paz.

Determinar los cambios espaciales y temporales de la biomasa y los estadios reproductivos de las especies del género *Ulva* en florecimientos de la Bahía de La Paz.

Identificar la relación existente entre el reclutamiento, cobertura, longitud, biomasa y estadios reproductivos de las especies del género *Ulva* y las variables hidrográficas (temperatura superficial del mar, salinidad, turbidez) y nutrientes (nitritos, nitratos, amonio, nitrógeno inorgánico disuelto, nitrógeno total, ortofosfatos y fósforo total) en florecimientos de la Bahía de La Paz.

## **6. Área de estudio**

La Bahía de La Paz es un cuerpo de agua semi-protegido ubicado en el litoral occidental del Golfo de California ( $24^{\circ} 06'$  y  $24^{\circ} 47'$  N y  $118^{\circ} 18'$  y  $110^{\circ} 45'$  O) (Fig. 2). Cubre aproximadamente  $2\,635\text{ km}^2$  y está limitada al oeste y sur por la Península de Baja California y al este por las Islas Espíritu Santo y La Partida (Reyes-Salinas *et al.*, 2003).

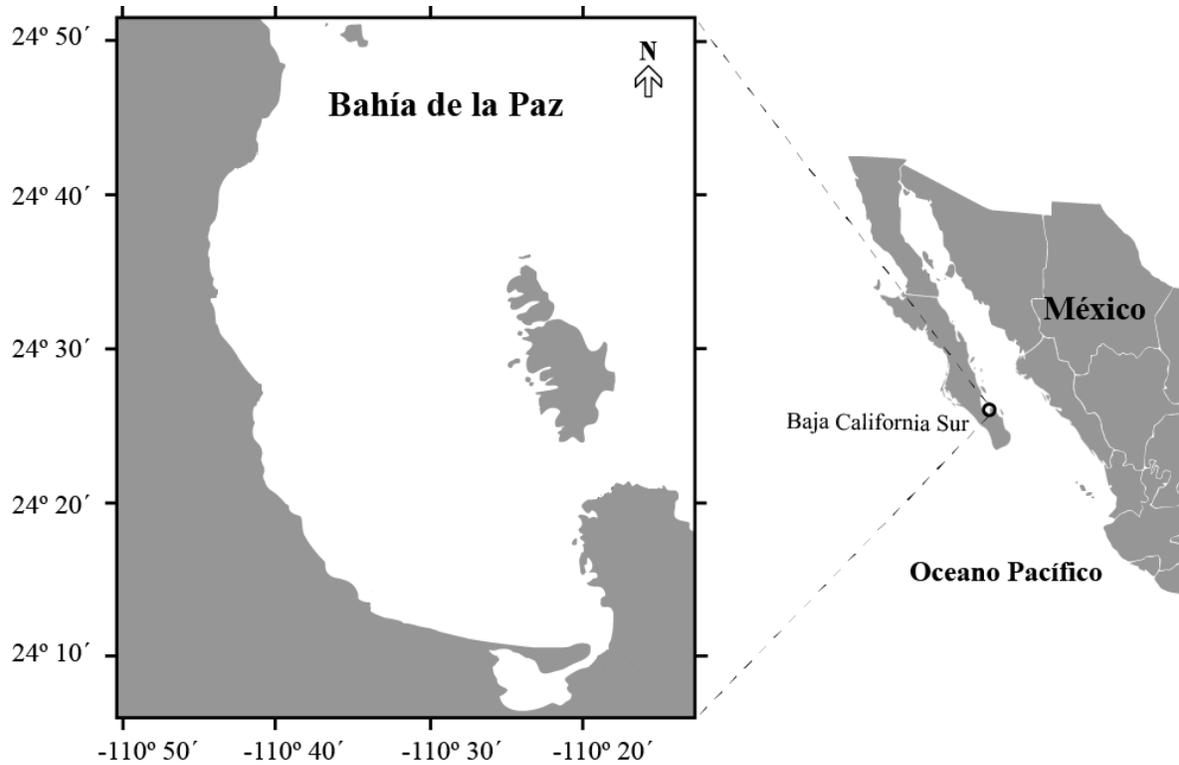


Figura 2. Área de estudio.

La masa continental que delimita la bahía presenta un clima subtropical muy seco (BWh), el periodo de lluvias se presenta de agosto a octubre, siendo septiembre el mes más lluvioso, la precipitación media anual es de 180 mm (García, 1981).

La Bahía de La Paz presenta un régimen de mareas de tipo mixto semi-diurno con un rango mayor a 1 m durante las mareas vivas. Las corrientes en la bahía son determinadas principalmente por la marea y éstas son intensas en las partes someras (región sur) y en el Canal de San Lorenzo. Durante el flujo o reflujo de la marea, se han registrado velocidades máximas cercanas a  $1 \text{ m s}^{-1}$  en el Canal de San Lorenzo y en la parte sur. En la bahía es posible detectar influencia del agua del Golfo de California que se caracteriza por su alta salinidad ( $S > 35.0$ ) (Reyes-Salinas *et al.*, 2003).

El ciclo anual de la temperatura superficial del mar (TSM) en la cuenca de La Paz presenta dos estaciones bien definidas relacionadas con el patrón estacional de

vientos. Durante invierno-primavera los menores niveles de insolación junto con la influencia de los vientos del noroeste son los causantes del enfriamiento de las aguas superficiales hasta alcanzar sus mínimos anuales (19° C - 21° C), mientras que las TSM más elevadas (27° C - 31° C) se registran durante verano-otoño, cuando la insolación es mayor y los vientos más débiles son del sureste, estos acarrear por advección aguas cálidas del trópico hacia el golfo (Bernal *et al.*, 2001). Se observa, por lo general, una diferenciación de zonas con temperaturas mayores hacia el sur donde existen amplias áreas someras y menores al norte donde hay mayor profundidad (Espinoza, 1977).

De acuerdo con Velasco-García (2009), es posible diferenciar la zona costera de la Bahía de La Paz en 5 zonas con base a sus resultados obtenidos de la geomorfología costera, las características geológicas y la batimetría, de norte a sur podemos encontrar en primer lugar la Zona A: Costa rocosa dominada por los acantilados más elevados de toda la bahía y una plataforma interna muy estrecha, las playas se alternan con los acantilados; Zona B: Alternancia de acantilados con terrazas marinas pleistocénicas en su cima y playas amplias, en esta zona está presente el abanico-delta de mayor dimensión; Zona C: Predominan pequeños abanico-deltas y acantilados de material vulcanoclástico, parte del litoral es modificado y las playas se alternan con los acantilados, la plataforma interna se hace más ancha hacia el sureste; Zona D: Dominan las playas amplias asociadas a dunas, está presente la barrera arenosa El mogote, que protege a la laguna de La Paz, donde en su interior se observan planicies de inundación, playas poco desarrolladas, pantanos de manglar, manglares marginales y costa modificada. La Zona E: Abarca la porción sureste de la bahía, desde el límite norte de la ciudad de La Paz hasta Punta La Pitillas. Parte de la costa esta modificada y es dominada por ensenadas y caletas limitadas por acantilados irregulares bajos de brechas volcánicas. Aquí, la plataforma interna se hace más estrecha al norte (Anexo 1).

## 7. Material y métodos

### 7.1 Trabajo de campo

Se realizó un muestreo prospectivo en la Bahía de La Paz (Fig. 3), donde se llevaron a cabo observaciones submarinas en 25 sitios diferentes. Estos recorridos se hicieron con ayuda de una embarcación con motor fuera de borda. En cada sitio dos buzos llevaron a cabo un recorrido en el cual se determinaba la presencia o ausencia de especies de algas, particularmente de organismos del género *Ulva* (Tabla IV).

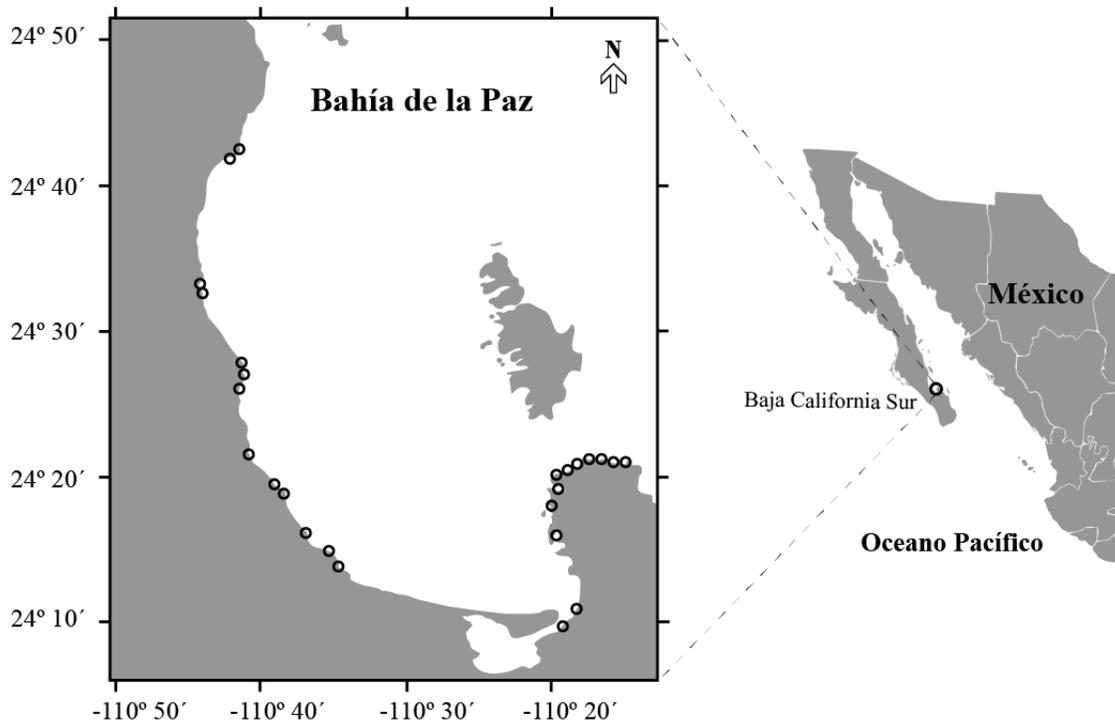


Figura 3. Sitios que fueron visitados durante el recorrido prospectivo en la Bahía de La Paz.

Tabla IV. Sitios de visita en el muestreo prospectivo, se mencionan de norte a sur. Se muestra el nombre (relacionado con algún campo pesquero o localidad), las coordenadas, las especies encontradas.

Sitio	Coordenadas (Norte/Oeste)	Presencia de <i>Ulva</i>	Abundante/escasa	Otras algas	Tipo de sustrato
1. Portugués	24° 41.97 110° 42.03	No	No	<i>Sargassum sinicola</i>	Arena y arrecife rocoso
2. Portugués (Paredón)	24° 41.97 110° 42.03	Si	Abundante	No	Rocoso
3. Camaronera	24° 34.24 110° 44.11	Si	Escasa	<i>Caulerpa, Codium, Gracilaria, Laurencia, Sargassum</i>	Rocas y arena
4. Camaronera (Desagüe)	24° 34.24 110° 44.11	Si	Escasa	<i>Gracilaria, Laurencia, Dictyota</i>	Arena y canto rodado
5. Tarabilla	24° 28.01 110° 41.36	Si	Abundante	<i>Codium, Sargassum</i>	Rocas, arena, plataforma de roca
6. El Saladito	24° 26.57 110° 41.13	Si	Escasa	<i>Codium, Gracilaria, Sargassum</i>	Canto rodado, grava y arena
7. ROFOMEX	24° 21 110° 40	Si	Escasa	<i>Codium, Gracilaria, Sargassum</i>	Canto rodado y arena
8. San Juan de la Costa	24° 21.94 110° 40.78	Si	Abundante	<i>Codium, Gracilaria, Sargassum</i>	Canto rodado y arena
9. Sauzoso (parte norte)	24° 18.88 110° 38.38	No	Escasa	<i>Sargassum</i>	Rocas
10. Sauzoso (parte sur)	24° 18.60 110° 38.46	No	Escasa	<i>Sargassum</i>	Rocas
11. Califín	24° 16.17 110° 36.94	No		No	Rocas
12. Punta de León	24° 14.51 110° 35.12	Si	Escasa	No	Rocas, arena
13. Las Pacas	24° 13.75 110° 34.56	Si	Escasa	No	Rocas
14. Casa del Marino	24° 10.13 110° 18.60	Si	Abundante	<i>Codium, Gracilaria, Laurencia, Sargassum</i>	Rocas, conchas, canto rodado, material antropogénico.
15. CFE, Secundaria Pesquera.	24° 10.71 110° 18.79	No		<i>Acanthophora</i>	Rocas

16. San Juan (Isla)	24° 15.70 110° 19.92	No		No	Arena
17. El Zorrillo (parte norte)	24° 17.43 110° 19.92	No		No	Arena
18. Balandra	24° 18.98 110° 19.82	No		No	Arena
19. Balandra (parte norte)	24° 19.92 110° 19.73	Si	Escasa	<i>Spyridia</i>	Rocas y arena
20. Tecolote (punta este)	24° 20.47 110° 18.33	Si	Abundante	<i>Spyridia</i>	Plataforma de roca
21. Calerita (parte suroeste)	24° 21.13 110° 17.11	Si	Escasa	<i>Spyridia</i>	Rocas
22. Calerita	24° 21.15 110° 16.81	No		No	Arena
23. Pulguero (parte norte)	24° 20.92 110° 16.19	Si	Escasa	<i>Dyctiota</i>	Arrecife rocoso
24. Pulguero (parte sureste)	24° 20.88 110° 15.70	No		No	Arrecife rocoso
25. Punta Coyote	24° 20.71 110° 14.94	Si	Escasa	<i>Codium</i>	Canto rodado, arena

Considerando esta información y con base en el conocimiento de que un florecimiento de *Ulva* es aquel cuya biomasa es conspicua y mayor a  $1 \text{ g m}^{-2}$ , en una distancia de 50 m paralela a la costa (Piñón-Gimate *et al.*, 2008), se eligieron cuatro sitios de muestreo donde se ubicaron los florecimientos de *Ulva*: 1) Paredón Portugués que en adelante le nombraremos El Portugués, 2) San Juan de la Costa, 3) Casa del Marino y 4) El Tecolote (Figs.4 y 5, Tabla V).

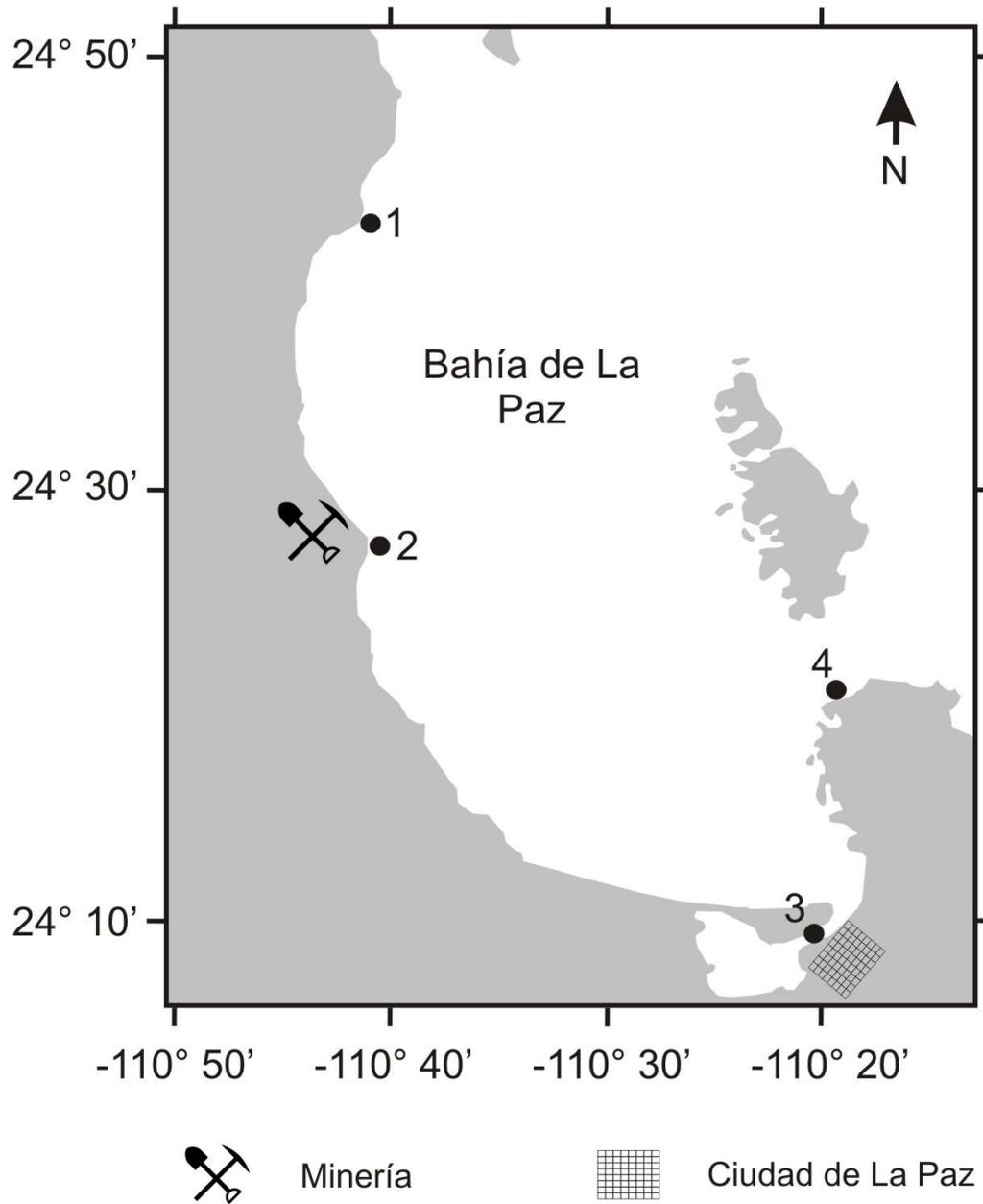


Figura 4. Ubicación de los sitios de colecta seleccionados, en la Bahía de La Paz. 1. El Portugués, 2. San Juan de la Costa, 3. Casa del Marino y 4. El Tecolote.

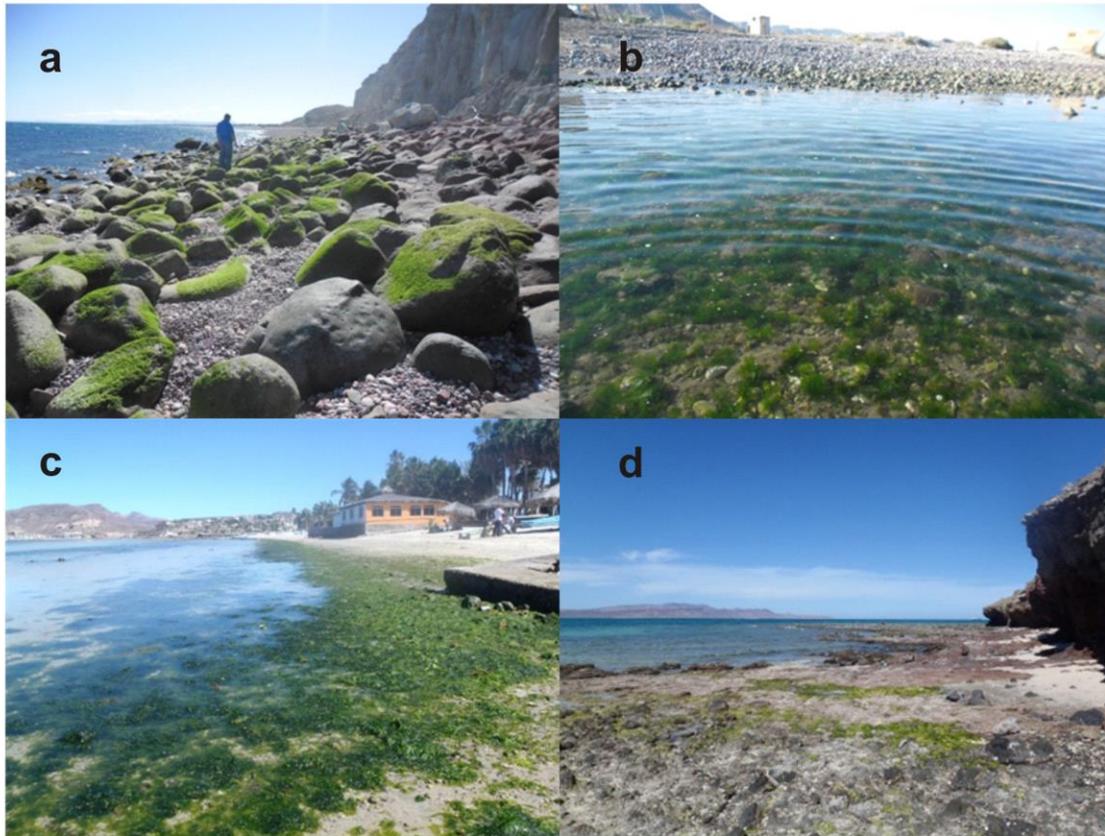


Figura 5. Sitios de muestreo a) El Portugués, b) San Juan de la Costa, c) Casa del Marino y d) El Tecolote.

Tabla V. Características de los sitios seleccionados (*obs. pers.*) y la zona geomorfológica a la que pertenecen, de acuerdo a Velasco-García (2009).

	<b>Sitio</b>	<b>Profundidad</b>	<b>Sustrato</b>	<b>Oleaje</b>	<b>Visibilidad</b>	<b>Zona</b>
1	El Portugués	0-0.50 m	Arena gruesa, rocas grandes	Siempre con oleaje, aun en días muy calmados	Generalmente agua clara	A-B
2	San Juan de la Costa	0-1 m	Limo, arena muy fina y rocas pequeñas	Se presenta poco oleaje	Generalmente agua turbia en la orilla	C
3	Casa del marino	0-1 m	Arena muy fina, limo, restos de conchas	Se presenta poco oleaje	Generalmente agua clara	D
4	El Tecolote	0-0.50 m	Plataforma rocosa	Oleaje moderado	Generalmente agua muy clara	E

Cada localidad se visitó mensualmente, durante la marea baja, de febrero del 2013 a octubre del 2015. El área de cada florecimiento de *Ulva* fue medida y georeferenciada con un GPS y los límites fueron marcados en la costa como referencia. La superficie de cada uno de los florecimientos fue la siguiente: El Portugués: 1500 m<sup>2</sup>, San Juan de la Costa: 3000 m<sup>2</sup>, Casa del Marino: 10000 m<sup>2</sup> y El Tecolote: 2000 m<sup>2</sup>.

### **7.1.1 Reclutamiento de especies del género *Ulva***

Se utilizaron dos métodos para medir el reclutamiento, uno fue mediante el conteo directo de cada individuo y el otro fue indirecto mediante el uso de la biomasa de las especies (Camus & Lagos, 1996; Romero, 2009). Las observaciones se realizaron mensualmente.

Se tomó el registro del reclutamiento indirecto en términos de biomasa para lo cual en un principio se delimitó el área del florecimiento de cada sitio y se colocaron 8 cuadrantes fijos de 0.50 x 0.50 m ubicados al azar a lo largo y ancho de cada florecimiento. Los puntos fijos para los cuadrantes fueron marcados con cintas de plástico resistente a la intemperie (Fig. 6). En cada cuadrante se realizó mes con mes la remoción manual, con ayuda de una espátula, de todas las algas que se encontraban al interior de cada uno de ellos, dejándolos limpios. Al limpiar los cuadrantes las especies de *Ulva* se recolectaron, se lavaron, se separaron por morfotipo y se pesaron con ayuda de una balanza electrónica con precisión de  $\pm 0.1$  g.

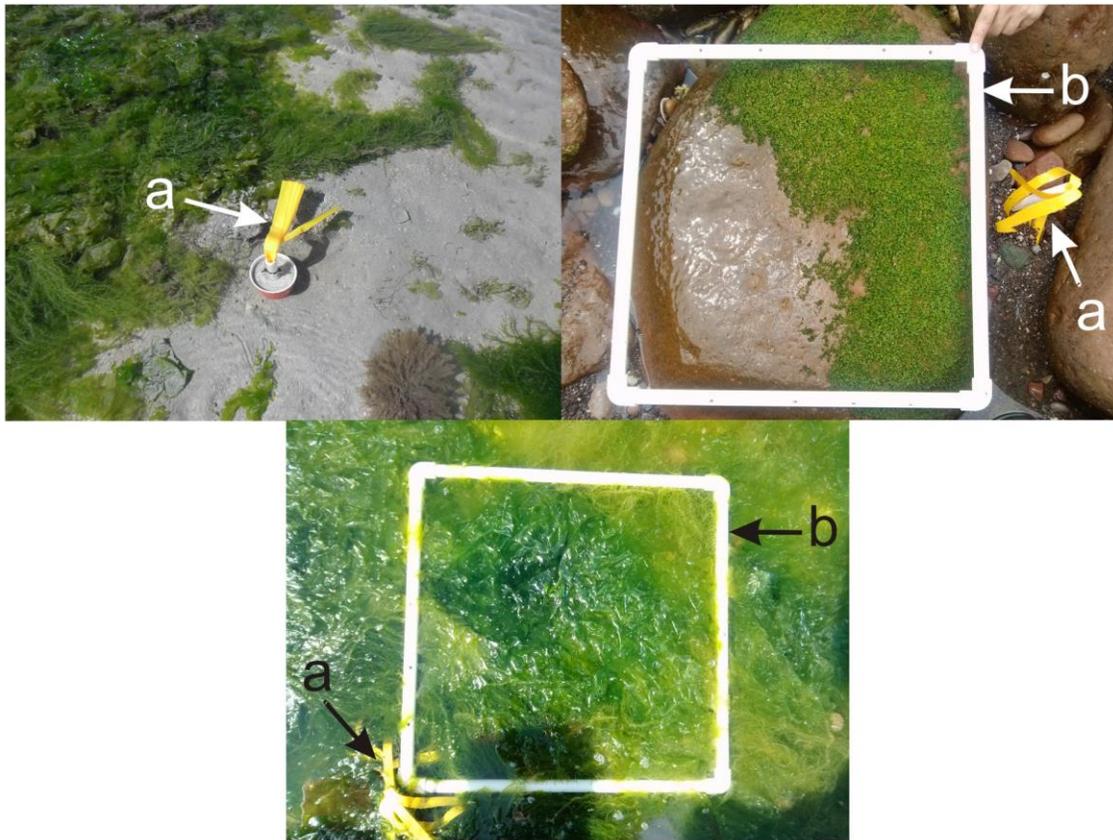


Figura 6. Marcas (a) y cuadrantes (b) utilizados para cuantificar biomasa de los reclutas de *Ulva*.

Para observar el reclutamiento directo y con el fin de contrastar el reclutamiento de *Ulva* en los cuatro sitios, adicionalmente se colocaron al azar en todo el florecimiento, 8 cuadrantes fijos con sustratos artificiales (láminas de plástico) ubicados al azar a lo largo y ancho de cada florecimiento (0.25 x 0.25 m), a partir del mes de febrero del 2014 hasta octubre del 2015. Estos cuadrantes fueron hechos con tubos de PVC que hicieron las veces de marco para un plástico resistente que se usó como sustrato (Fig. 7). Este plástico se removió del marco de PVC cada mes y se cambió por otro nuevo, el plástico recolectado se llevó al laboratorio de macroalgas con el fin de observar los reclutas que se adhirieron al mismo utilizando el microscopio estereoscópico. Posteriormente se llevaron a acuarios, bajo condiciones similares a las del ambiente, se dejaron durante un mes

para que los reclutas pudieran seguir desarrollándose y observarlos con mayor facilidad.



Figura 7. Cuadrantes de PVC con láminas de plástico como sustrato para medir el reclutamiento de *Ulva*.

### 7.1.2 Cobertura y longitud de especies del género *Ulva*

Para determinar los cambios en la cobertura, en cada florecimiento se fijaron 8 cuadrantes de 0.50 x 0.50 m distribuidos al azar. Inicialmente se limpió el área de cada uno y mensualmente se llevó a cabo un registro de la cobertura de las especies presentes, siguiendo la metodología de Alves (2001) y el uso de fotografía (Yáñez

et al., 2008), las fotografías se tomaron en forma vertical a 50 cm del fondo para una mejor visualización. Estos cuadrantes son independientes de los cuadrantes utilizados para registrar el reclutamiento (Fig. 8).

Posteriormente para obtener la longitud se midió el largo de 10 talos de las especies de *Ulva* presentes en cada uno de los 8 cuadrantes fijos utilizados para la cuantificación de la cobertura previamente descritos.

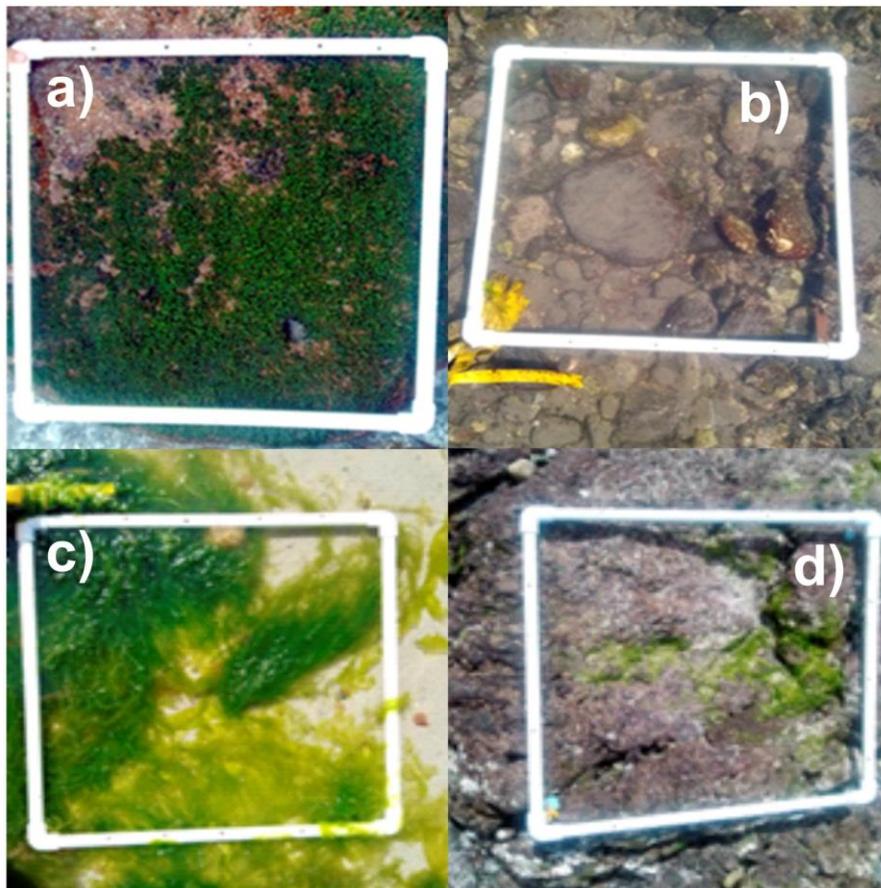


Figura 8. Cuadrantes utilizados para cuantificar la cobertura y la longitud de las especies de *Ulva*. Se observa el sustrato presente en cada sitio: a) El Portugués, b) San Juan de la Costa, c) Casa del Marino, d) El Tecolote.

Las fotografías obtenidas en campo se analizaron con el programa Coral Point Count with Excel extensions (CPCe). El análisis consistió en medir el porcentaje de

cobertura de cada una de las especies de *Ulva* presentes en el cuadrante (Kohler & Gill, 2006) (Fig. 9).

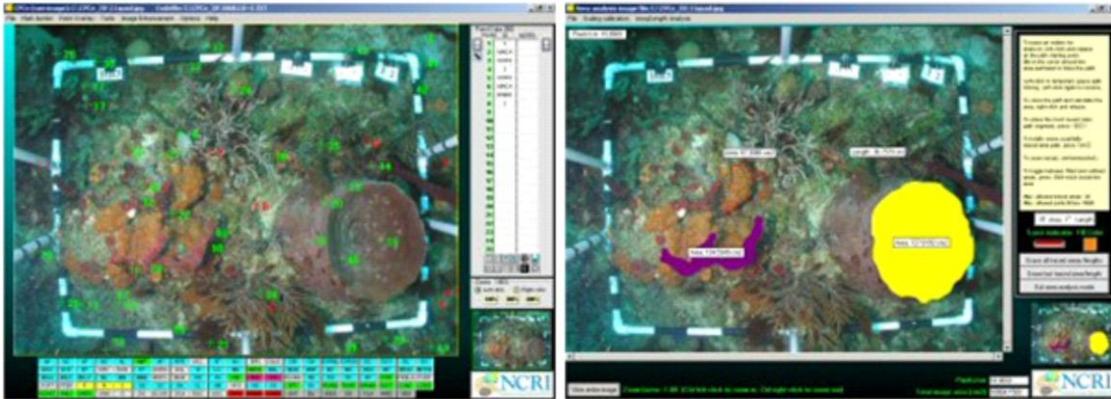


Figura 9. Interfaz del procesamiento con el programa Coral Point Count with Excel extensions (CPCe).

#### 7.1.4 Estadios reproductivos de especies del género *Ulva*

Para determinar los cambios en los estadios reproductivos en las especies de *Ulva*, ocho cuadrantes (0.50 x 0.50 m) fueron colocados al azar en cada localidad. En estos cuadrantes se colectaron al azar 10 talos de cada especie (mayores a 1 cm) los cuales se lavaron y se colocaron en bolsas de plástico y hieleras para transportarlos al laboratorio donde fueron fijados en formol al 4% para analizarlos al microscopio.

Con el objetivo de obtener el estadio reproductivo de los talos de *Ulva*, tres segmentos de cada talo fueron observados, del ápice, el centro y la base, en una proporción aproximada de 25 mm x 25 mm (para las especies con morfologías de lámina) y de 25 mm de largo (para las especies de morfología tubular), fueron cortados y preparados en laminillas temporales, cada preparación fue observada, para visualizar las células en vista superficial, a través de un microscopio óptico a 40 X (Nikon Eclipse E100).

Los estadios de las observaciones fueron clasificados acorde a Pettet (2009) y Carl *et al.* (2014), como sigue: En estado vegetativo los cloroplastos son visibles en el

interior de las células dando una coloración completamente verde al interior de estas (estadio a). La reproducción empieza cuando los cloroplastos son desplazados hacia un lado de la célula, formando una característica media luna y la formación de los zooides inicia en el interior de cada célula (estadio b), posteriormente se puede observar que al interior de las célula se han formado completamente los zooides, pequeños círculos o esferas (2-5  $\mu\text{m}$ ), las células muestran una distintiva coloración parda (estadio c) y finalmente los zooides son liberados y las células se observan completamente vacías con una característica coloración blanca o transparente (estadio d).

Se contó y registró el número de células de cada estadio en cada corte. Para obtener el porcentaje de los estadios, el número de células de cada estadio se dividió entre el número total de células contadas y se multiplicó por 100 (Fig. 10).

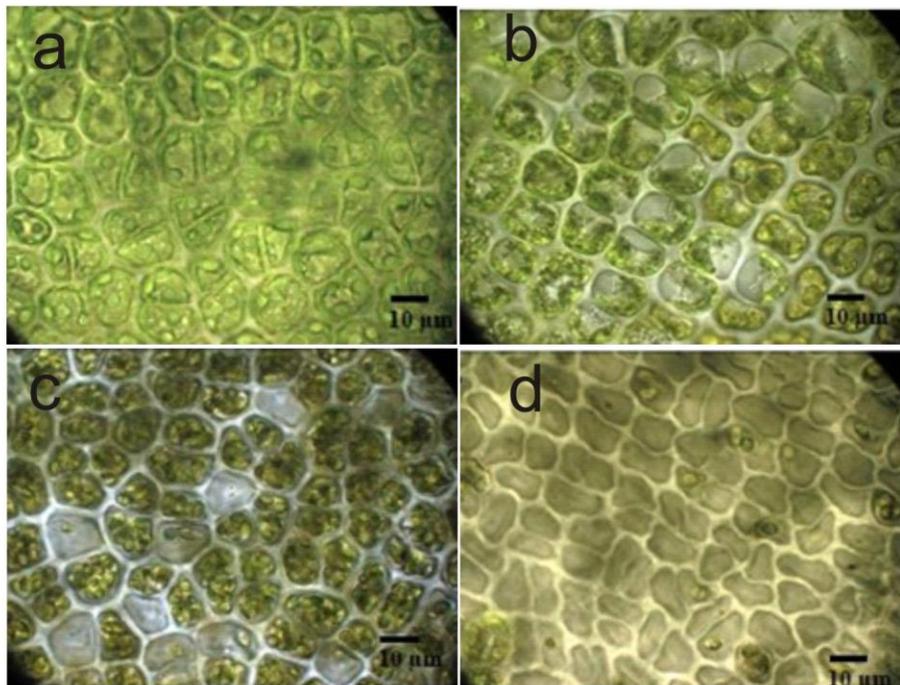


Figura 10. Guía para la identificación del estadio reproductivo del talo de *Ulva*, a) talo en estado vegetativo, b) talo con cloroplastos desplazados y formando zooides, c) talo con zooides totalmente formados, d) talo después de la liberación de zooides (Modificado de Pettet, 2009).

### 7.1.5 Biomasa estacional de especies del género *Ulva*

En cada sitio, la biomasa de las especies de *Ulva*, se estimó cada tres meses, mediante el método de transectos y cuadrantes (Ochoa-Izaguirre, 1999), para lo cual en cada visita a los florecimientos se delimitaron y se colocaron tres transectos perpendiculares a la línea de costa, la separación y ancho de los mismos dependió de las dimensiones del florecimiento, se colocó un transecto en cada extremo y otro a la mitad. La distribución y longitud inicial de los transectos se mantuvo durante los muestreos. Cada transecto se dividió en cinco puntos equidistantes entre sí y manualmente mediante buceo libre y autónomo se recolectó la biomasa de las macroalgas contenidas en 4 cuadrantes de PVC (0.50 x 0.50 m), distribuidos al azar en cada punto (Downing & Anderson, 1985; Alveal & Romo, 1995) (Figs.11 y 12). Las macroalgas colectadas se lavaron, separaron por morfotipo y se pesaron con ayuda de una balanza electrónica con precisión de  $\pm 0.1$  g. Posteriormente se tomó una submuestra de cada colecta que se fijó en formol al 4% para confirmar su determinación en el Laboratorio de Macroalgas del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas

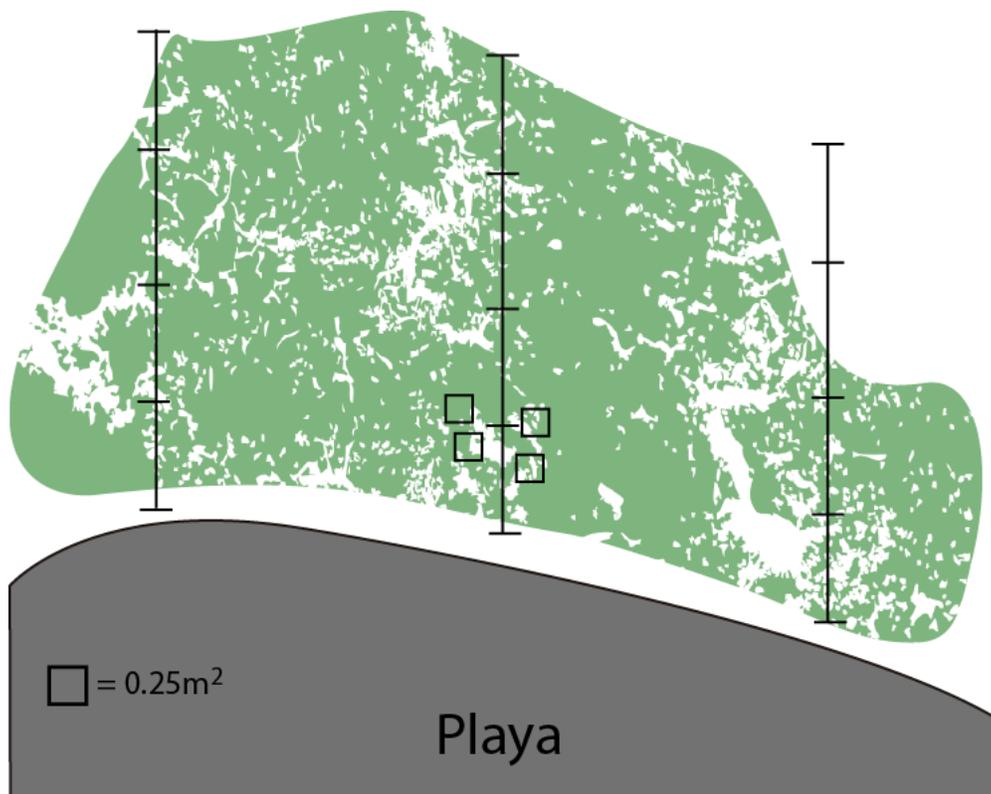


Figura 11. Colocación de transectos en los florecimientos macroalgales encontrados. La superficie verde representa el florecimiento por lo que los transectos se colocaron en la extensión que abarca el mismo. Tres transectos divididos equidistantemente en cinco puntos y en cada punto se colocan cuatro cuadrantes.

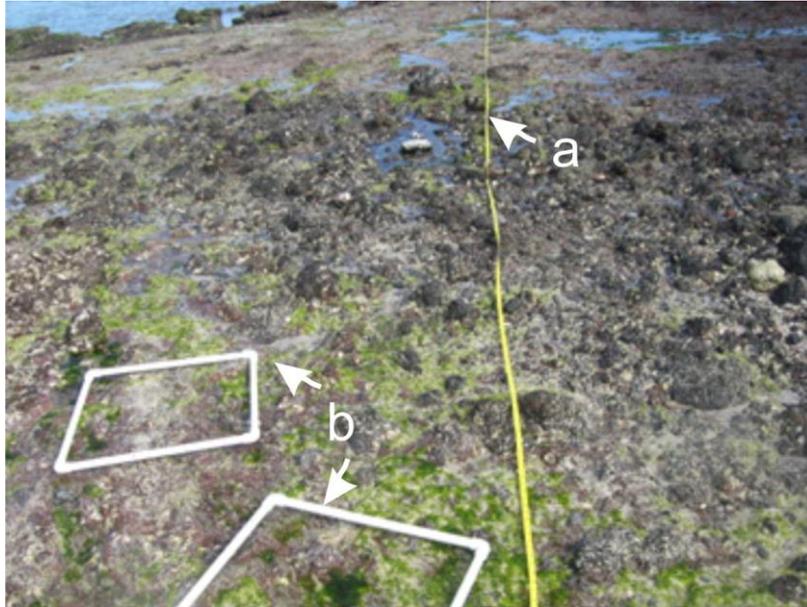


Figura 12. Transecto (a) y cuadrantes (b) utilizados para cuantificar la biomasa estacional de las especies de *Ulva* en el sitio El Tecolote, el mismo método se utilizó en todos los sitios

#### 7.1.6 Variables hidrográficas y nutrientes

Los datos hidrográficos de la temperatura superficial del mar, salinidad y turbidez, se obtuvieron mediante una sonda multi-parámetros (Horiba U-50, Fig. 13a), de febrero del 2013 a octubre del 2015.

Adicionalmente, se colocaron sensores HOBO en cada sitio de muestreo para el registro continuo (cada hora) de la temperatura y luminosidad (Fig. 13b).

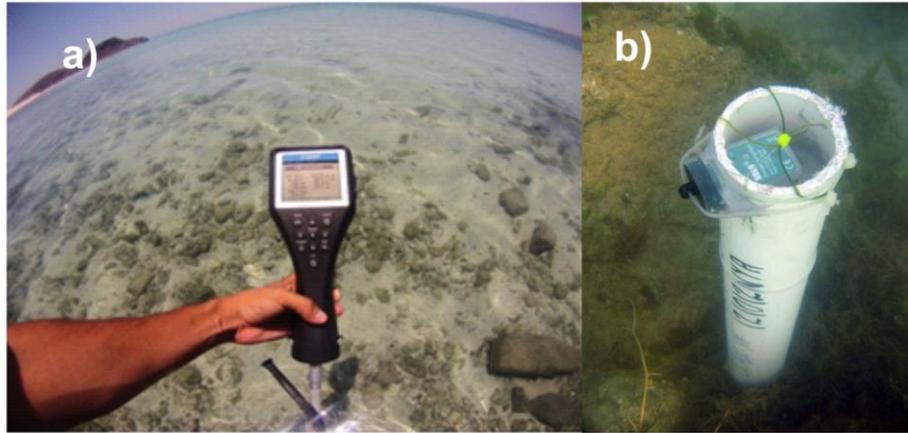


Figura 13. Sonda multi-parámetros. a) (Horiba U-50) y b) HOBOT montado en un tubo de PVC instalado en la localidad Casa del Marino.

Para la determinación de nutrientes, en cada localidad se tomaron mensualmente, de febrero del 2013 a octubre del 2015, tres muestras de agua durante la marea baja, en frascos de un litro lavados previamente con agua desionizada. Los frascos se colocaron en hielo y se transportaron al Laboratorio de Química Marina del CICIMAR, para su análisis.

## 7.2 Trabajo de laboratorio

### 7.2.1 Determinación de especies

Se tomaron muestras de cada morfotipo recolectado y se fijaron en formaldehído al 4%. Para su identificación se usaron las claves apropiadas para el género *Ulva* en el Golfo de California (Abbott & Hollenberg, 1976; Norris, 2010, Guidone *et al.*, 2013). Las especies de *Ulva* fueron identificadas con base en los caracteres morfológicos externos e internos utilizados en las claves. Los caracteres principales fueron la forma del talo: láminas de dos capas (distromático) o cilíndricas a comprimidas de una capa celular (monostromático), con o sin ramificación, tamaño del talo, forma del margen (lisa o dentada), disposición de las células en vista superficial, tamaño y forma de las células en sección transversal de la porción media, con esta información se asignó el nombre específico más cercano para cada morfotipo (Tabla VI). Estas determinaciones fueron confirmadas por las Dras.

Catalina Mendoza González y Luz Elena Mateo Cid, de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN.

Tabla VI. Principales características morfológicas y anatómicas utilizadas para determinar las especies de *Ulva*, (Abbott & Hollenberg, 1976; Norris, 2010; Guidone *et al.*, 2013).

Talo	Ramificación	Grosor del talo	Margen	Células en corte transversal	Células en vista superficial	Caracteres medibles
Cilíndrico	Presente	1 célula	Liso	Elongadas	Arreglo longitudinal o transversal	Ancho y largo de las células
Lamina	Ausente	2 células	Dentado	Cuadradas	Arreglo irregular	Altura del talo
Comprimido			Ondulado	Subcuadradas	Isodiamétricas	
			Con forma de espinas			

Las especies de *Ulva* son notoriamente difíciles de identificar debido a la falta de características morfológicas distintivamente claras entre las especies y al alto grado de plasticidad fenotípica dentro de las mismas (Blomster *et al.*, 1999; 2002; Leskinen *et al.*, 2004).

### 7.2.2. Determinación de nutrientes

Se obtuvieron las concentraciones de nitritos y nitratos y fosfatos mediante las técnicas descritas en Strickland & Parsons (1972). El nitrito ( $\text{NO}_2^-$ ) se determinó mediante el procedimiento para la determinación de nitrógeno de nitritos disueltos en agua, basado en el método de Bendschneider & Robinson (1952); el nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) mediante el procedimiento para la determinación de nitrógeno de nitratos disueltos en agua, basado en el método de Morris & Riley (1963), el ortofosfato ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) mediante el procedimiento para la determinación de ortofosfatos disueltos en agua, basado en el método de Murphy & Riley (1962).

### 7.3 Análisis de los datos

Con el fin de observar las diferencias espaciales y temporales en el reclutamiento, cobertura, talla y biomasa de las especies del género *Ulva* y las variables hidrográficas y nutrientes monitoreados, se obtuvieron los valores promedio y el error estándar (ES) por sitio, año y mes. Se realizaron análisis de varianza multifactoriales (MANOVA) entre los factores ( $\alpha = 0.05$ ) y pruebas post hoc de Tukey para identificar las interacciones significativas ( $p < 0.05$ ).

Se utilizaron análisis de regresión lineal múltiple para detectar si la temperatura superficial del mar, salinidad, turbidez, nitritos, nitratos, amonio, nitrógeno inorgánico disuelto, ortofosfatos, fósforo total, explicaban las variaciones en reclutamiento, cobertura, longitud, estadios reproductivos y biomasa estacional de cada una de las especies importantes. Solamente los resultados que fueron significativos ( $p < 0.05$ ) son presentados (Zar, 1984). Posteriormente se realizó un análisis de componentes principales (ACP), utilizando como variables dependientes el reclutamiento, cobertura, longitud y biomasa de *Ulva*, y los valores promedios de nutrientes, temperatura, salinidad, turbidez como variables independientes. El propósito de este análisis fue el de establecer las relaciones entre las variables biológicas y la variabilidad ambiental estudiada. Los análisis se realizaron con ayuda del software STATISTICA 7.1 (Statsoft, 2005).

## 8. Resultados

En los cuatro sitios de la Bahía de La Paz los florecimientos de *Ulva* estuvieron conformados por ocho especies: *Ulva acanthophora*, *U. clathrata*, *U. Intestinalis*, *U. flexuosa*, *U. lactuca*, *U. lobata*, *U. nematoidea* y *U. rigida* (Tabla VII, Fig. 14).

Tabla VII. Características morfológicas y anatómicas de ocho especies de *Ulva* que conformaron los florecimientos en cuatro sitios de la Bahía de La Paz.

<b>Especie</b>	<b>Talo</b>	<b>Ramificación</b>	<b>Grosor</b>	<b>Márgenes</b>	<b>Células en corte transversal</b>	<b>Células en vista superficial</b>
<i>U. acanthophora</i>	Cilíndrico	Presente	1 Célula	Con espinas	Cuadradas a elongadas	Arreglo irregular
<i>U. clathrata</i>	Cilíndrico	Presente	1 Célula	Lisos	Cuadradas	Arreglo longitudinal
<i>U. Intestinalis</i>	Cilíndrico	Ausente	1 Célula	Lisos	Cuadradas	Arreglo irregular
<i>U. flexuosa</i>	Cilíndrico	Presente	1 Célula	Lisos	Cuadradas a elongadas	Arreglo longitudinal y transversal
<i>U. lactuca</i>	Lamina	Ausente	2 Células	Lisos	Cuadradas	Arreglo irregular
<i>U. lobata</i>	Lamina	Ausente	2 Células	Lisos	Verticalmente elongadas	Arreglo irregular
<i>U. nematoidea</i>	Lamina	Presente	2 Células	Ondulados	Elongadas	Isodiamétricas
<i>U. rigida</i>	Lamina	Ausente	2 Células	Dentados	Elongadas	Arreglo irregular



Figura 14. Especies que conforman los florecimientos de cuatro sitios en la Bahía de La Paz. a) *Ulva acanthophora*, b) *U. clathrata*, c) *U. flexuosa*, d) *U. intestinalis*, e) *U. lactuca*, f) *U. lobata*, g) *U. nematoidea* y h) *U. rigida*.

En El Portugués la única especie que estuvo presente en los tres años de muestreo fue *U. flexuosa*. Mientras que en San Juan de la Costa se presentaron florecimientos multi-específicos, con una mayor presencia de *Ulva rigida*, seguida de *U. acanthophora*, *U. lactuca* y *U. clathrata* y presencia ocasional de *U. intestinalis*, *U. nematoidea* y *U. lobata*. En Casa del Marino, los florecimientos macroalgales también fueron multi-específicos, con predominancia de *U. rigida*, seguida de *U. acanthophora*, *U. lactuca*, *U. intestinalis* y *U. clathrata*, así como la presencia ocasional de *U. lobata*. En El Tecolote el florecimiento se constituyó en mayor medida por *U. rigida*, seguida de *U. acanthophora* y *U. intestinalis* y la presencia ocasional de *U. lobata*.

En San Juan de la Costa se observó sucesión de especies. En diciembre solo estuvo presente *U. acanthophora*; a partir de febrero se incorporaron *U. clathrata* y *U. intestinalis*; en marzo comenzaron a observarse talos de *U. lactuca* y *U. rigida*, mientras que *U. nematoidea* y *U. lobata* se observaron de forma esporádica. De tal manera que en el periodo abril-mayo el florecimiento estuvo conformado por estas siete especies. A partir de junio desaparecen *U. acanthophora*, *U. clathrata*, *U. intestinalis* y *U. lactuca* quedando el florecimiento dominado por *U. rigida* que desaparece hasta finales de año. Este mismo patrón se observó en Casa del Marino. En El Tecolote *U. rigida* aparece en diciembre y se mantiene conformando el florecimiento hasta septiembre en que se restringe su presencia. *U. acanthophora*, *U. intestinalis* y *U. lobata* se incorporan al florecimiento en abril y permanecieron hasta junio (Tabla VIII).



### 8.1 Reclutamiento de especies del género *Ulva*

La especie con mayor reclutamiento promedio en la Bahía de La Paz fue *U. rigida* ( $33.3 \pm 3.7 \text{ g m}^{-2}$ ), siendo significativamente diferente ( $F_{456, 3094} = 4.26 \text{ } p < 0.05$ ) a *U. acanthophora* ( $17.7 \pm 2.9 \text{ m}^{-2}$ ), *U. flexuosa* ( $2.5 \pm 0.8 \text{ g m}^{-2}$ ), *U. lactuca* ( $2.2 \pm 0.6 \text{ gm}^{-2}$ ), *U. intestinalis* ( $2.1 \pm 0.6 \text{ g m}^{-2}$ ), *U. clathrata* ( $1.9 \pm 0.7 \text{ g m}^{-2}$ ), *U. lobata* ( $0.7 \pm 0.3 \text{ g m}^{-2}$ ) y *U. nematoidea* ( $0.2 \pm 0.1 \text{ g m}^{-2}$ ) (Fig. 15).

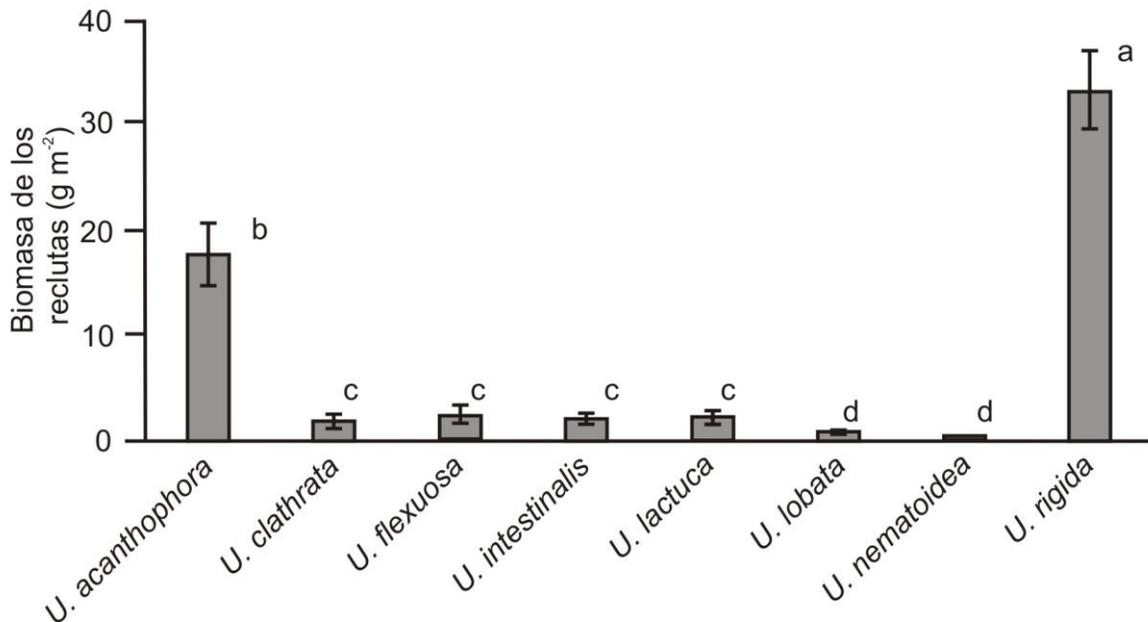


Figura 15. Biomasa promedio ( $\pm$  ES) de los reclutas de las ocho especies de *Ulva* presentes en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-d) denotan diferencias significativas

La biomasa de los reclutas de *Ulva* en Casa del Marino fue significativamente mayor ( $145.1 \pm 12.4 \text{ gm}^{-2}$ ) ( $F_{3,395} = 65.4438 \text{ } p < 0.05$ ) a San Juan de la Costa ( $60.6 \pm 9 \text{ g m}^{-2}$ ), El Tecolote ( $19.6 \pm 12.4 \text{ g m}^{-2}$ ) y El Portugués ( $9.7 \pm 12.4 \text{ g m}^{-2}$ ) (Fig. 16).

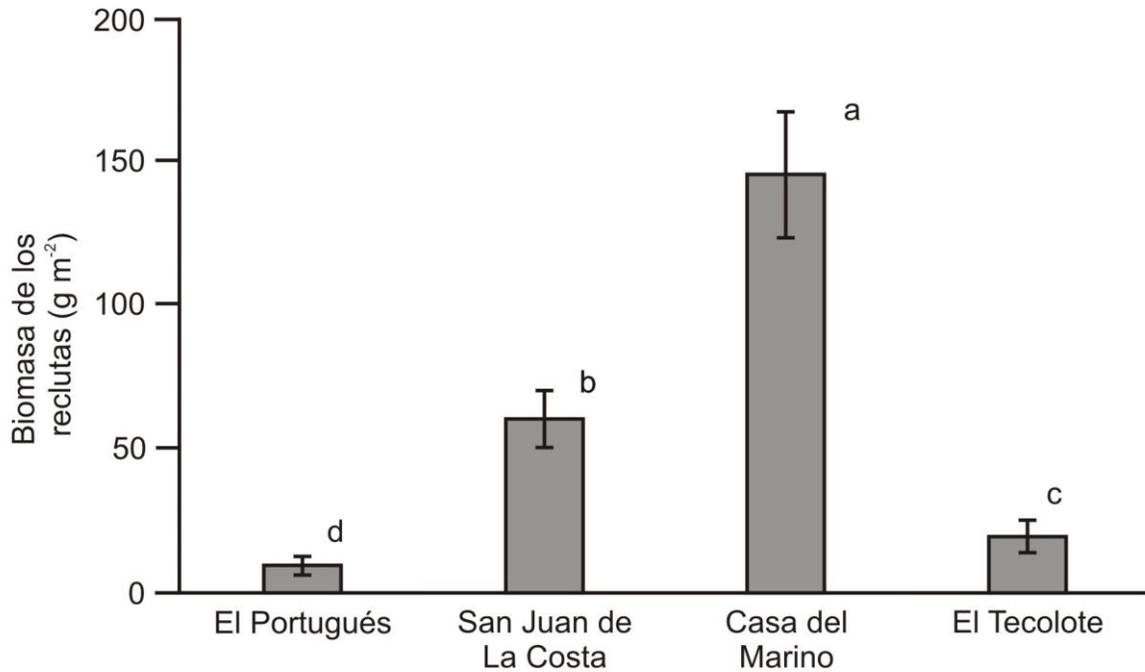


Figura 16. Biomasa promedio ( $\pm$  ES) de los reclutas de *Ulva* en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-d) denotan diferencias significativas.

Respecto a los años, se observó una disminución progresiva en el reclutamiento en la bahía de 2013 ( $70.6 \pm 11.1$  g m<sup>-2</sup>) a 2014 ( $64.9 \pm 11.1$  g m<sup>-2</sup>) y 2015 ( $37.6 \pm 12.1$  g m<sup>-2</sup>) siendo significativamente menor este último (Fig.17).

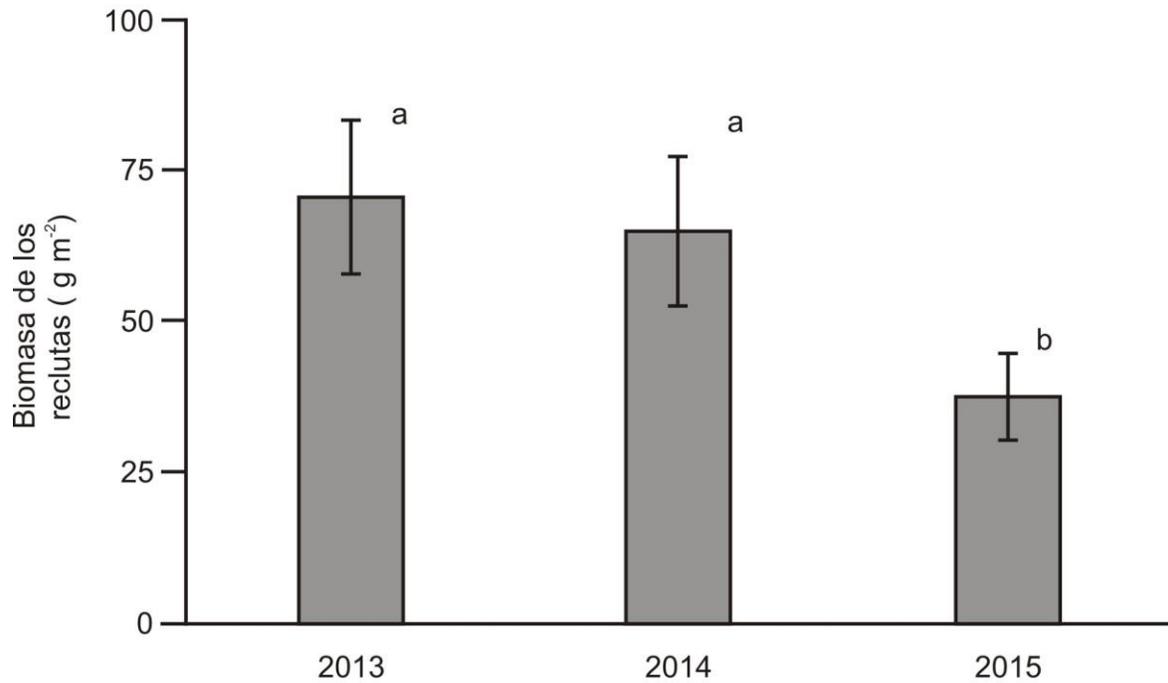


Figura 17. Biomasa promedio ( $\pm$  ES) de los reclutas de *Ulva* durante los tres años de estudio. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.

Se observó un patrón similar en los meses de muestreo de los tres años, con la mayor biomasa de los reclutas en general de enero a mayo y una disminución considerable de agosto a octubre. Se encontraron diferencias significativas entre los meses de enero y febrero y julio del 2013 respecto a 2014 y 2015 (Tabla IX, Fig. 18).

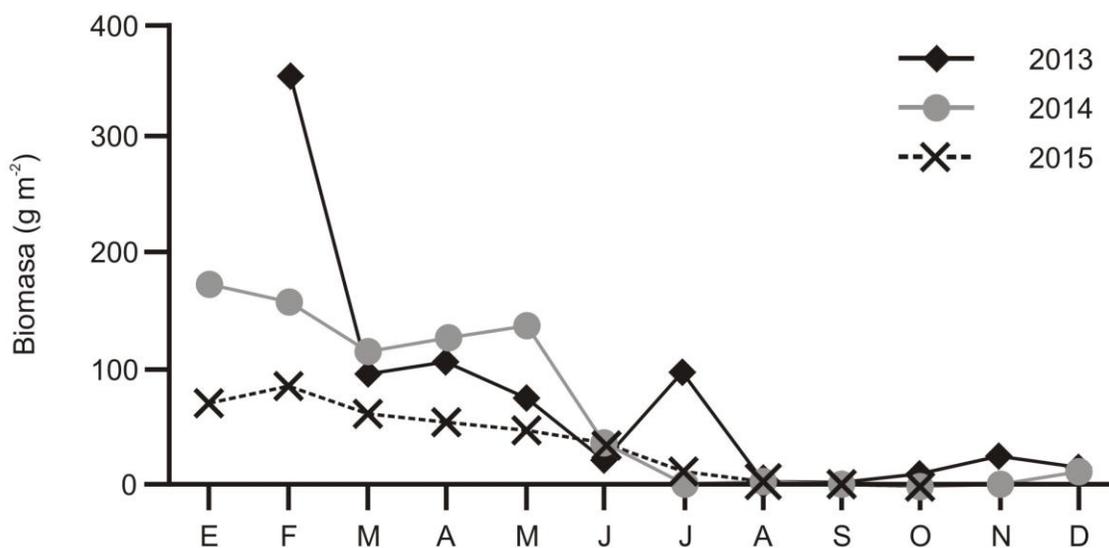


Figura 18. Biomasa mensual promedio ( $\pm$  ES) de los reclutas de *Ulva* durante los tres años de estudio.

Tabla IX. Diferencias significativas para el reclutamiento de *Ulva* mostradas por el análisis de varianza multifactorial tomando como factores sitio, mes y año.

	<i>gl</i>	MS	F	<i>p</i>
Sitio	3	531595	65.4438	<0.01
Año	2	66914	8.2377	<0.01
Mes	11	185381	22.8219	<0.01
Sitio*Año	6	16085	1.9802	0.068
Sitio*Mes	33	108839	13.3990	<0.01
Año*Mes	19	36036	4.4364	<0.01
Sitio*Año*Mes	57	24945	3.0709	<0.01
Error	395	8123		

La biomasa de los reclutas de *U. flexuosa* en El Portugués en febrero y noviembre de 2013 y enero de 2014 fue superior a los 70 g m<sup>-2</sup>, mientras que en 2015 fue menor de 15 g m<sup>-2</sup> (Fig. 19a).

En San Juan de la Costa la biomasa de los reclutas de *U. rigida* se incrementó de invierno a primavera (>110 g m<sup>-2</sup>), disminuyendo significativamente en verano y

otoño de los tres años. Para *U. acanthophora* el mayor reclutamiento se registró en febrero y julio de 2013 ( $171 \pm 13.5$  y  $99.5 \pm 11.5$   $\text{g m}^{-2}$ , respectivamente), en marzo de 2014 ( $115 \pm 13.8$   $\text{g m}^{-2}$ ) y febrero de 2015 ( $45 \pm 6.1$   $\text{g m}^{-2}$ ). En primavera de los tres años la biomasa de los reclutas de *U. clathrata*, *U. intestinalis*, *U. lactuca*, *U. lobata* y *U. nematoidea* tuvieron la mayor biomasa ( $< 6$   $\text{g m}^{-2}$ ), aunque fue menor que la de *U. rigida* y *U. acanthophora* en todos los casos (Fig. 19b).

En Casa del Marino los mayores valores de los reclutas de *U. rigida* se observaron en invierno y primavera de los tres años (de 100 a 435  $\text{g m}^{-2}$ ), disminuyendo progresivamente de 2013 a 2015. Para *U. acanthophora* el reclutamiento fue mayor en invierno (150  $\text{g m}^{-2}$ ) y el resto de los meses fue bajo ( $< 10$   $\text{g m}^{-2}$ ). La especie *U. lactuca* tuvo el mayor reclutamiento en febrero de 2013 ( $144 \pm 7.6$   $\text{g m}^{-2}$ ) y en abril de 2014 ( $29 \pm 5.4$   $\text{g m}^{-2}$ ), el resto de los meses el reclutamiento estuvo por debajo de 15  $\text{g m}^{-2}$ . Las especies *U. intestinalis*, *U. lobata* y *U. nematoidea* no tuvieron un patrón definido ( $< 50$   $\text{g m}^{-2}$ ) en los tres años (Fig. 19c).

En El Tecolote en febrero de 2013 y mayo de 2014 la biomasa de los reclutas de *U. rigida* fue superior a 100  $\text{g m}^{-2}$  y 200  $\text{g m}^{-2}$ , respectivamente; el resto de los meses el reclutamiento osciló entre 5  $\text{g m}^{-2}$  y 25  $\text{g m}^{-2}$ . La biomasa de los reclutas de *U. acanthophora*, *U. intestinalis*, *U. lactuca* y *U. lobata* estuvo por debajo de 13  $\text{g m}^{-2}$  (Fig. 19d).

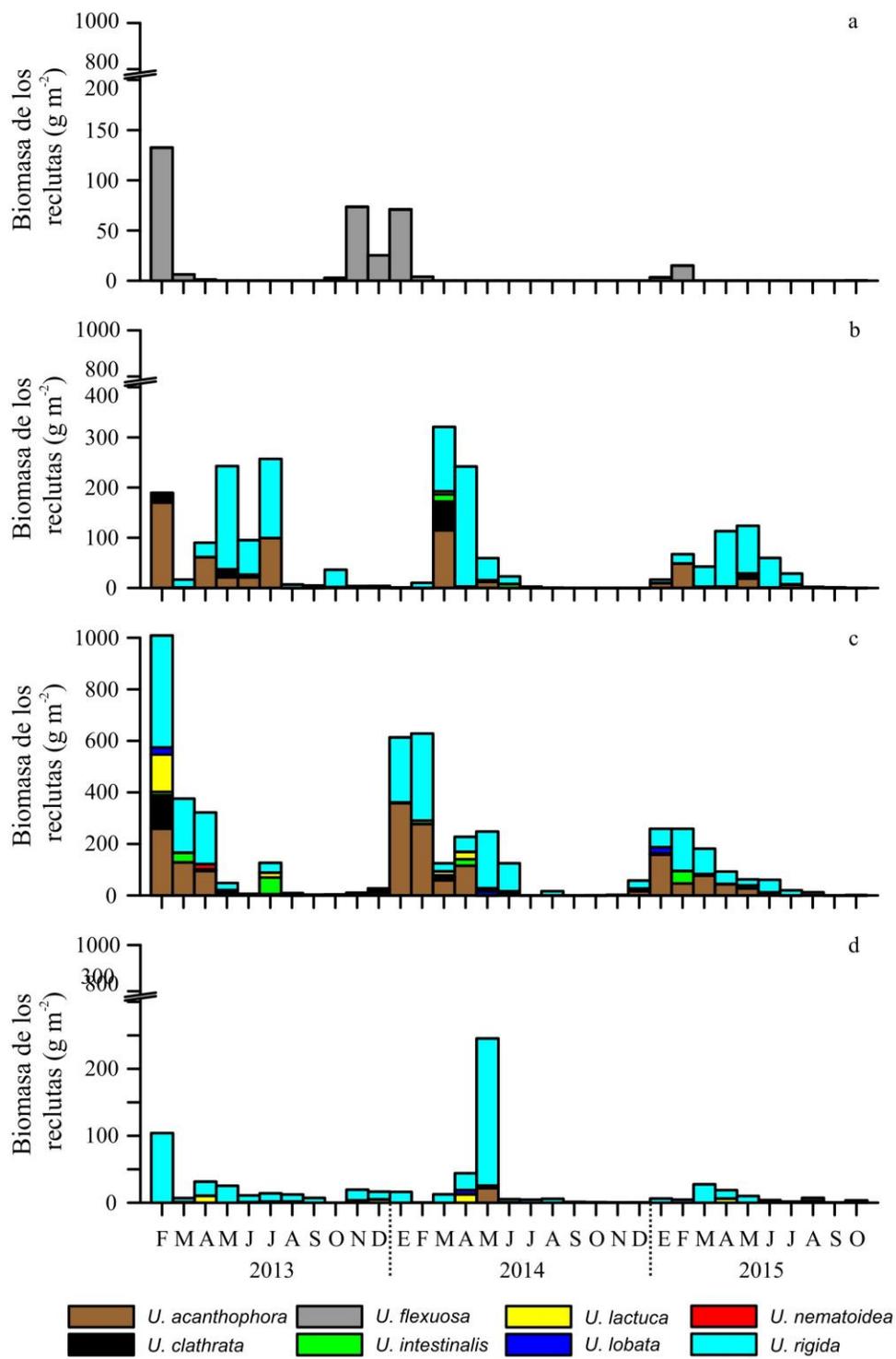


Figura 19. Biomasa mensual de los reclutas de las ocho especies de *Ulva* en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. a) El Portugués, b) San Juan de la Costa, c) Casa del Marino y d) El Tecolote.

La colocación y recuperación de los sustratos artificiales se llevó a cabo a partir del 2014, fue un método complicado de seguir ya que no se logró al 100% debido a las diferencias en cuanto al hidrodinamismo, oleaje y corrientes que se presentan en cada sitio, estacionalmente y mes con mes, principalmente en El Portugués, donde gran parte del año el sustrato es cubierto por arena y grava. Así mismo, en el transcurso del año 2014 eventos climáticos como lo fue el paso de Huracán Odile categoría III en septiembre provocaron la pérdida de los cuadrantes en tres de los sitios (Fig. 20).

Otra limitante de este experimento fue la determinación específica y la cuantificación de las especies cuando los talos eran muy pequeños ( $<0.5$  cm) dado que los propágulos en algunas ocasiones eran numerosos ( $<1000$ ) y las características morfológicas que presentan en los estadios iniciales eran similares en todas las especies: película verde con talos poco desarrollados (biofilm), talos que formaban una lámina, talos cilíndricos que posteriormente formaban una lámina o talos cilíndricos (Fig. 21).

Los resultados de los sustratos recuperados y analizados, mostraron diferencias en cuanto al reclutamiento por especie, por sitio, mes y año. El sitio con el mayor número reclutas de *Ulva* fue Casa del Marino, seguido de San Juan de la Costa, El Tecolote y El Portugués. Febrero fue el mes de mayor reclutamiento para El Portugués en 2014 y 2015. En San Juan de la Costa, Casa del Marino y El Tecolote, el mayor reclutamiento se presentó en abril, mayo en los dos años de estudio (Tabla X).

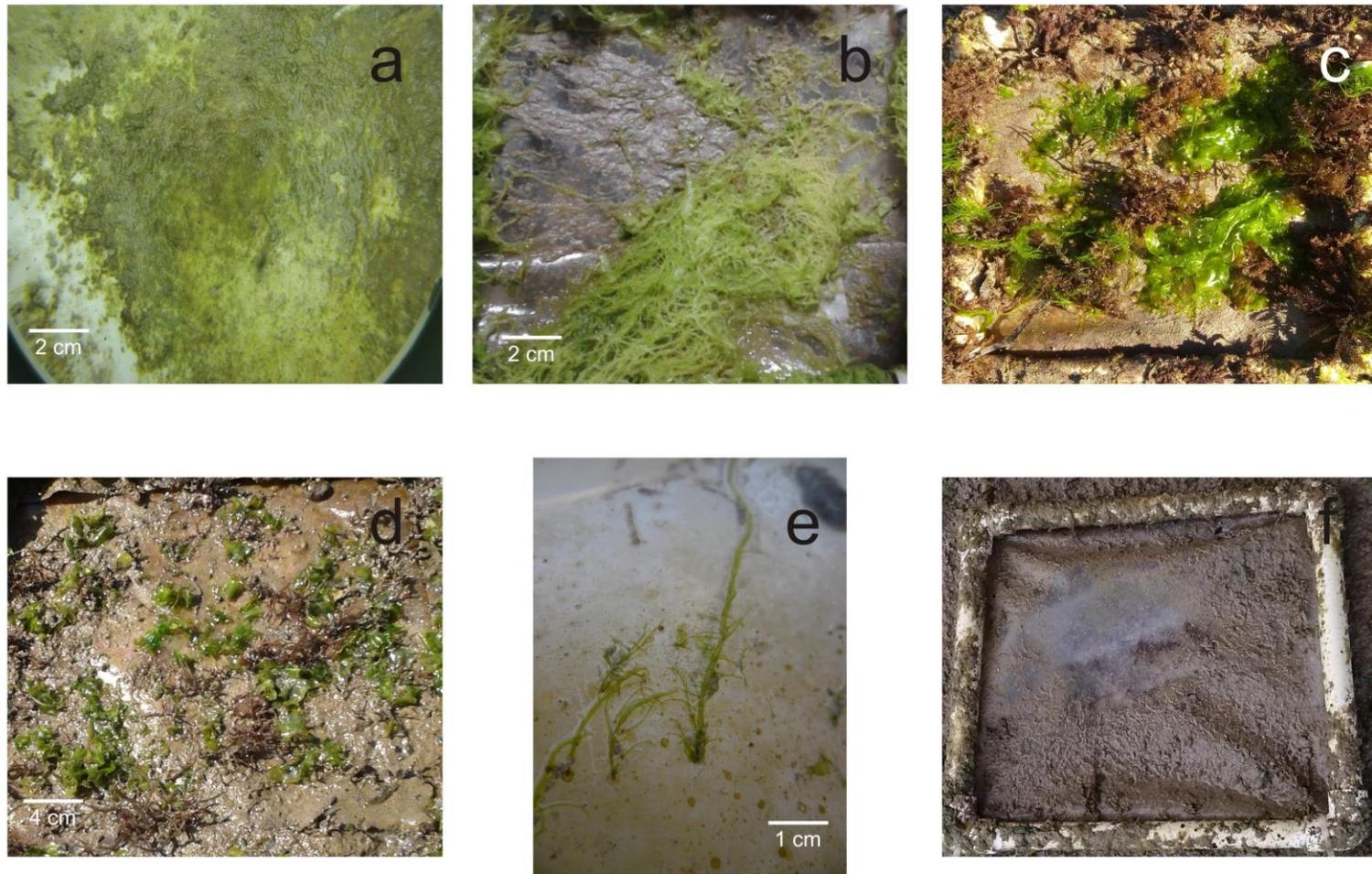


Figura 20. Sustratos artificiales recuperados: a) Sustrato cubierto con una película verde con talos poco desarrollados, b) sustrato con talos densos de *Ulva* (tubular), c) sustrato con diversas algas, *Ulva* laminar evidente, d) sustrato con reclutas de *U. rigida* entre otras algas, e) sustrato con reclutas de *U. acanthophora*, f) sustrato recuperado después del huracán.

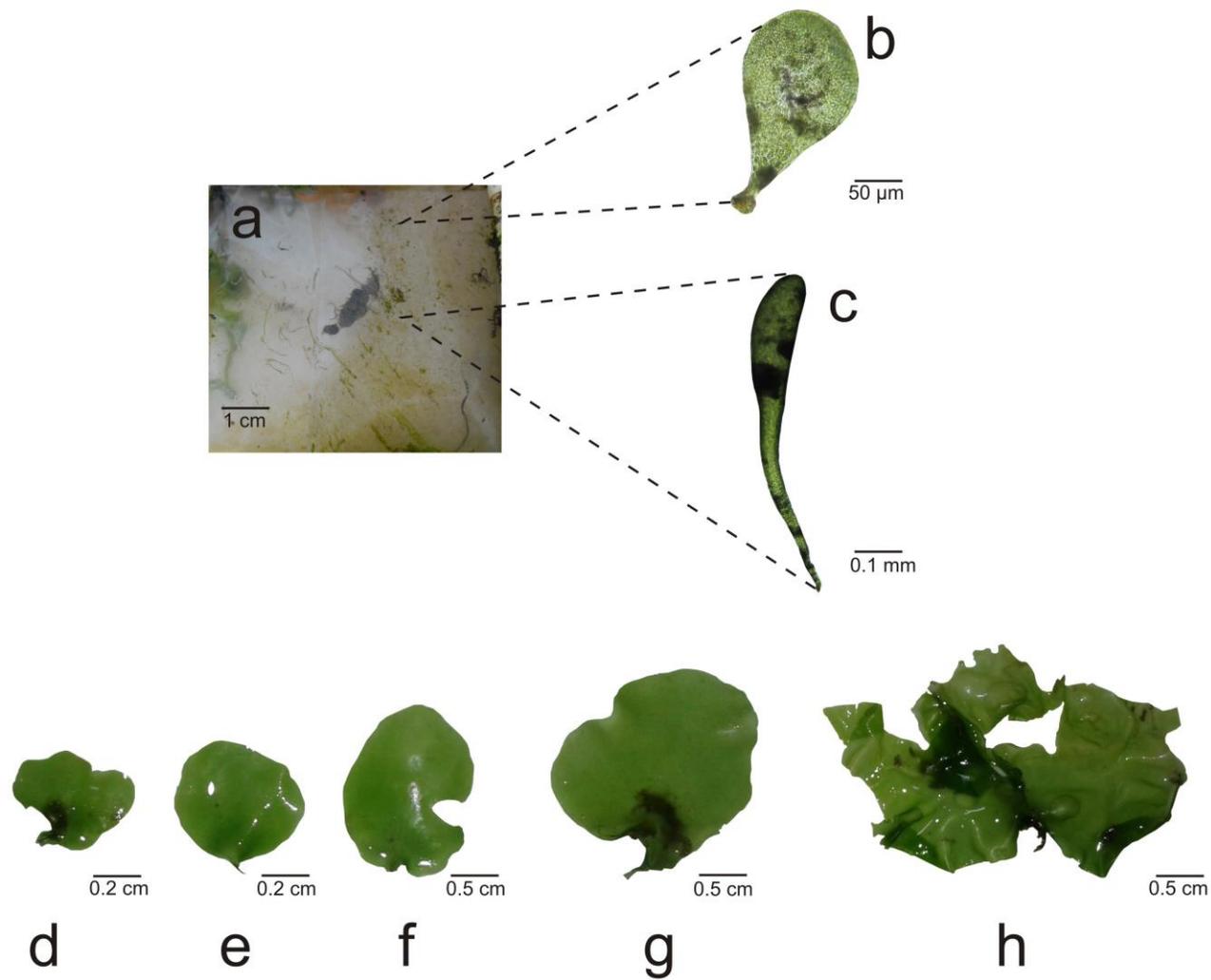


Figura 21. Reclutas observados en los sustratos artificiales: a) sustrato con reclutas, b) recluta de *Ulva* (laminar), c) recluta de *Ulva* (tubular), d-h) reclutas de *Ulva rigida* en sus primeras fases de desarrollo.

Tabla X. Promedio ( $\pm$ ES) del número de reclutas observados en los cuadrantes artificiales por mes, sitio y especie en 2014 y 2015.

	2014												2015									
	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	
<b>Portugués</b>																						
<i>U. flexuosa</i>	>100	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	55 $\pm$ 5	>100	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	
<b>San Juan de la Costa</b>																						
<i>U. acanthophora</i>	55 $\pm$ 5	25 $\pm$ 2	0	0	0	0	0	NR	NR	NR	NR	0	0	5 $\pm$ 2	>100	>100	0	15 $\pm$ 4	0	5 $\pm$ 1	3 $\pm$ 1	
<i>U. rigida</i>	15 $\pm$ 2	50 $\pm$ 5	0	0	0	0	0	NR	NR	NR	NR	0	0	0	>100	>100	50	25 $\pm$ 6	0	0	0	
<i>U. sp1</i>	50 $\pm$ 6	25 $\pm$ 2	50 $\pm$ 5	>100	25 $\pm$ 2	10 $\pm$ 2	2 $\pm$ 4	NR	NR	NR	NR	5 $\pm$ 1	15 $\pm$ 4	25 $\pm$ 2	>100	>100	0	10 $\pm$ 3	0	0	0	
<i>U. sp2</i>	20 $\pm$ 4	90 $\pm$ 8	70 $\pm$ 6	>100	20 $\pm$ 2	55 $\pm$ 2	15 $\pm$ 2	NR	NR	NR	NR	30 $\pm$ 3	25 $\pm$ 4	25 $\pm$ 4	>100	>100	0	0	0	8 $\pm$ 1	5 $\pm$ 4	
<b>Casa del Marino</b>																						
<i>U. acanthophora</i>	100 $\pm$ 8	55 $\pm$ 7	0	0	0	0	0	NR	NR	NR	NR	50 $\pm$ 2	25 $\pm$ 2	15 $\pm$ 2	>100	>100	0	13 $\pm$ 2	0	2 $\pm$ 1	3 $\pm$ 1	
<i>U. clathrata</i>	0	20 $\pm$ 3	0	0	0	0	0	NR	NR	NR	NR	15 $\pm$ 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>U. intestinalis</i>	0	30 $\pm$ 4	0	0	0	0	0	NR	NR	NR	NR	35 $\pm$ 3	0	0	0	0	0	8 $\pm$ 3	0	0	0	
<i>U. rigida</i>	50 $\pm$ 5	60 $\pm$ 4	0	0	0	0	0	NR	NR	NR	NR	0	0	0	>100	>100	55	25 $\pm$ 2	0	18 $\pm$ 4	5 $\pm$ 2	
<i>U. sp1</i>	25 $\pm$ 5	0	20 $\pm$ 2	>100	50 $\pm$ 4	24 $\pm$ 4	10 $\pm$ 1	NR	NR	NR	NR	0	15 $\pm$ 3	0	>100	>100	0	5 $\pm$ 2	0	2 $\pm$ 2	1 $\pm$ 1	
<i>U. sp2</i>	0	0	50 $\pm$ 2	>100	75 $\pm$ 6	60 $\pm$ 1	40 $\pm$ 2	NR	NR	NR	NR	30 $\pm$ 8	55 $\pm$ 6	552	>100	>100	0	5 $\pm$ 6	0	0	0	
<b>Tecolote</b>																						
<i>U. acanthophora</i>	0	0	0	0	0	0	0	NR	0	0	0	0	0	0	0	5 $\pm$ 2	0	1 $\pm$ 1		1 $\pm$ 1	3 $\pm$ 1	
<i>U. intestinalis</i>	0	0	0	1 $\pm$ 0.5	5 $\pm$ 1	2 $\pm$ 1		NR	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>U. rigida</i>	20 $\pm$ 3	50 $\pm$ 4	80 $\pm$ 6	0	25 $\pm$ 2	30 $\pm$ 4	15 $\pm$ 2	NR	5 $\pm$ 1	9 $\pm$ 3	0	30 $\pm$ 2	20 $\pm$ 8	25 $\pm$ 6	50 $\pm$ 10	50 $\pm$ 2	15 $\pm$ 5	5 $\pm$ 3	0	3 $\pm$ 1	8 $\pm$ 2	

Sp1 = Talo cilíndrico o indeterminado.

Sp2 = Talo laminar

NR = no se recuperaron los cuadrantes por impacto del fuerte oleaje o del huracán Odile.

### 8.3 Cobertura de especies del género *Ulva*

En total, para los cuatro sitios de la Bahía de La Paz, la mayor cobertura promedio fue de *U. rigida* ( $13.4 \pm 0.6$  %), siendo significativamente mayor a *U. acanthophora* ( $3.0 \pm 0.3$  %), *U. flexuosa* ( $2.2 \pm 0.35$  %), *U. lactuca* ( $0.9 \pm 0.1$  %), *U. intestinalis* ( $0.7 \pm 0.1$  %), *U. lobata* ( $0.2 \pm 0.1$  %), *U. clathrata* ( $0.2 \pm 0.5$  %) y *U. nematoidea* ( $0.05 \pm 0.02$  %) (Fig. 22).

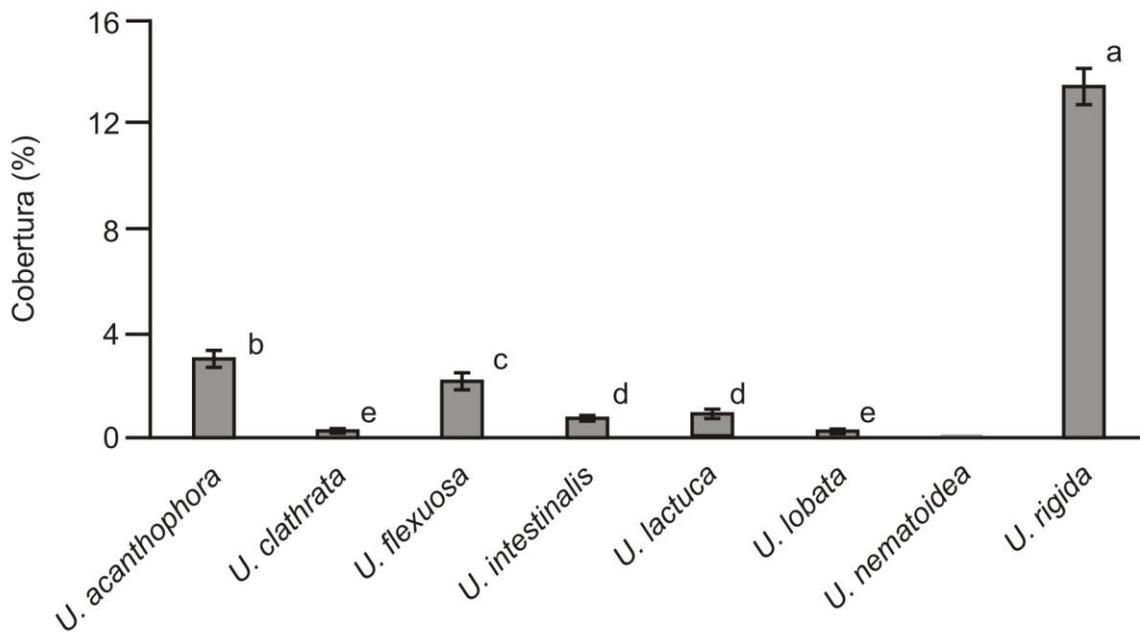


Figura 22. Cobertura promedio ( $\pm$  ES) de las ocho especies de *Ulva* presentes en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-e) denotan diferencias significativas.

La cobertura de las especies mostró diferencias significativas entre todos los sitios ( $F_{3,935} = 84.600$ ,  $p < 0.05$ ), siendo significativamente mayor en Casa del Marino ( $32.6 \pm 1.7$  %) con respecto a San Juan de la Costa ( $24.1 \pm 1.7$  %), El Tecolote ( $15.7 \pm 1.7$  %) y El Portugués ( $8.5 \pm 1.7$  %) (Fig. 23).

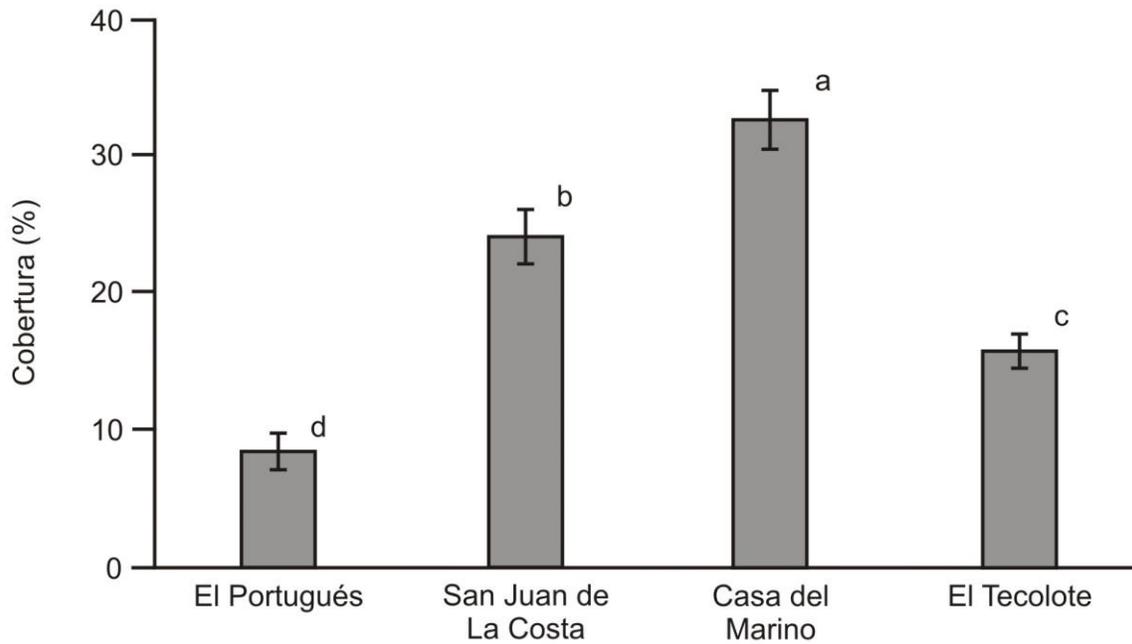


Figura 23. Cobertura promedio ( $\pm$  ES) de *Ulva* en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-d) denotan diferencias significativas.

No se observaron diferencias significativas entre años; sin embargo, se observó una disminución en la cobertura en 2014 ( $17.7 \pm 1.4$  %) con respecto al 2013 ( $21.7 \pm 1.4$  %) (Fig. 24).

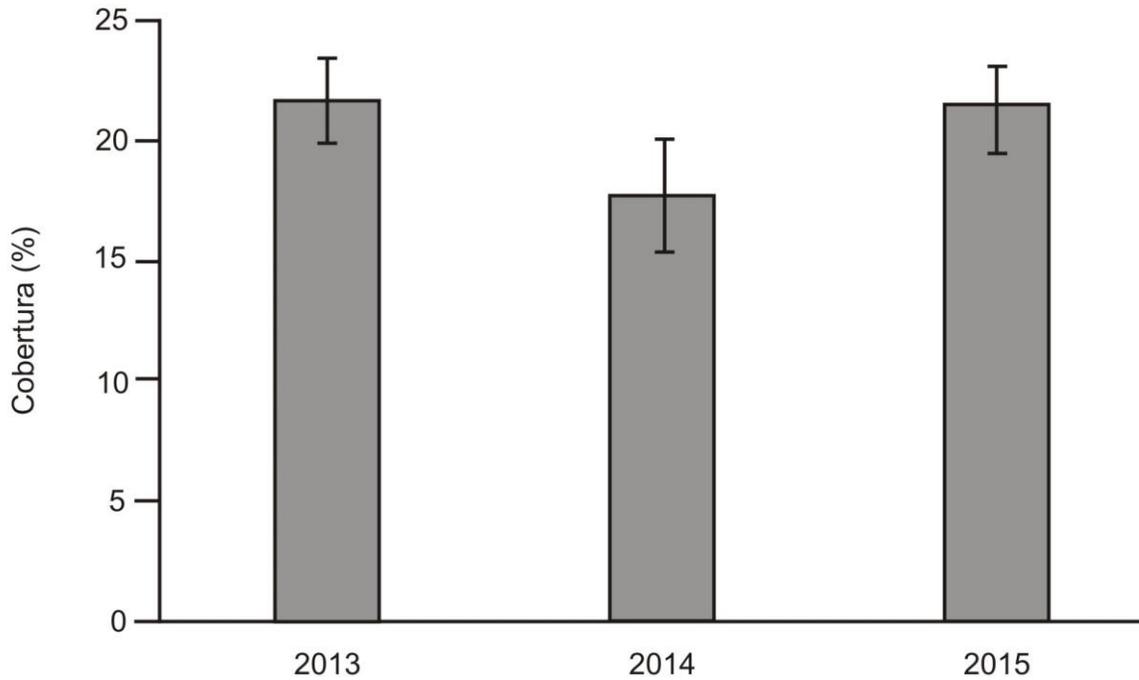


Figura 24. Cobertura promedio ( $\pm$  ES) de *Ulva* durante los tres años de estudio, en los cuatro sitios de La Bahía de La Paz.

En general, al igual que en el reclutamiento se observó un patrón estacional de cobertura similar en los tres años con la mayor cobertura de los reclutas de enero a mayo y una disminución considerable en los meses de agosto a octubre. Se encontraron diferencias significativas en febrero de 2013 respecto a 2014 y 2015 (Tabla XI, Fig. 25).

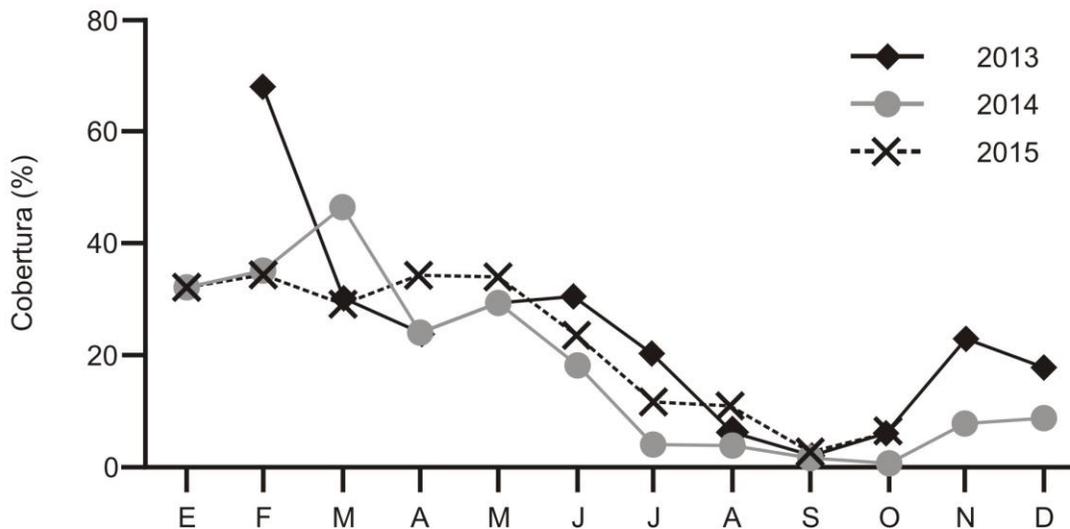


Figura 25. Cobertura mensual promedio ( $\pm$  ES) de *Ulva* en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años.

Tabla XI. Diferencias significativas para la cobertura, mostradas por el análisis de varianza multifactorial tomando como factores sitio, mes y año.

	<i>gl</i>	MS	F	<i>p</i>
Sitio	3	30815.2	84.600	<0.01
Año	2	1939.8	2.274	0.103
Mes	11	18182.2	49.917	<0.01
Sitio*Año	6	1343.0	3.687	<0.01
Sitio*Mes	33	4812.0	13.211	<0.01
Año*Mes	19	2024.8	5.559	<0.01
Sitio*Año*Mes	57	1414.4	3.883	<0.01
Error	935	364.2		

En El Portugués *U. flexuosa* se presentó de febrero a abril y noviembre de 2013, sólo en febrero y noviembre presentó una cobertura de  $70 \pm 4$  % y  $60 \pm 5$  %. De diciembre a febrero de 2014 mantuvo una cobertura mayor al 20 %. En 2015 solo estuvo presente en enero y febrero (mayor a 20 %) y en octubre ( $9 \pm 4$  %) (Fig. 26a).

En San Juan de la Costa, la mayor cobertura fue de *U. rigida*. Su cobertura se incrementó de finales del invierno a primavera, disminuyendo drásticamente en verano y otoño en los tres años (del 40% a menos del 5%). *U. acanthophora* estuvo presente todos los meses excepto en verano de 2013 y otoño de 2014 y 2015. Su mayor cobertura se presentó en invierno (20%) y disminuyó progresivamente en primavera y verano para desaparecer en otoño, excepto en 2013. Se observó la presencia de *U. lactuca*, *U. intestinalis*, *U. clathrata*, *U. lobata* y *U. nematoidea* principalmente en la primavera de los tres años con una cobertura promedio menor al 5 % (Fig. 26b).

En Casa del Marino, la mayor presencia y cobertura correspondió a *U. rigida*. La cobertura de *U. rigida* se incrementó de invierno a primavera y disminuyó su presencia hacia el verano en los tres años, sobre todo en 2013 y 2014; mientras que en 2015 se mantuvo constante de enero a junio (27 %). *U. acanthophora* por otro lado incrementa su cobertura en invierno de los tres años (> 30 %), disminuyendo notablemente en el verano. La especie *U. intestinalis* estuvo presente en varios meses sin un patrón definido, con la mayor cobertura en marzo de 2013 ( $24 \pm 5.2$  %). La cobertura de *U. clathrata*, *U. lactuca*, *U. lobata* y *U. nematoidea* fue esporádica y menor al 7 % (Fig. 26c).

En El Tecolote *U. rigida* tuvo un patrón de cobertura diferente para cada año, en 2013 disminuyó progresivamente de invierno a verano, en 2014 en promedio se mantuvo con una cobertura menor al 5 % y en 2015 la cobertura se incrementó de invierno a primavera disminuyendo hacia verano y otoño. *U. acanthophora*, *U. intestinalis*, *U. lactuca* y *U. lobata* tuvieron presencia esporádica (< 5 %) (Fig. 26d).

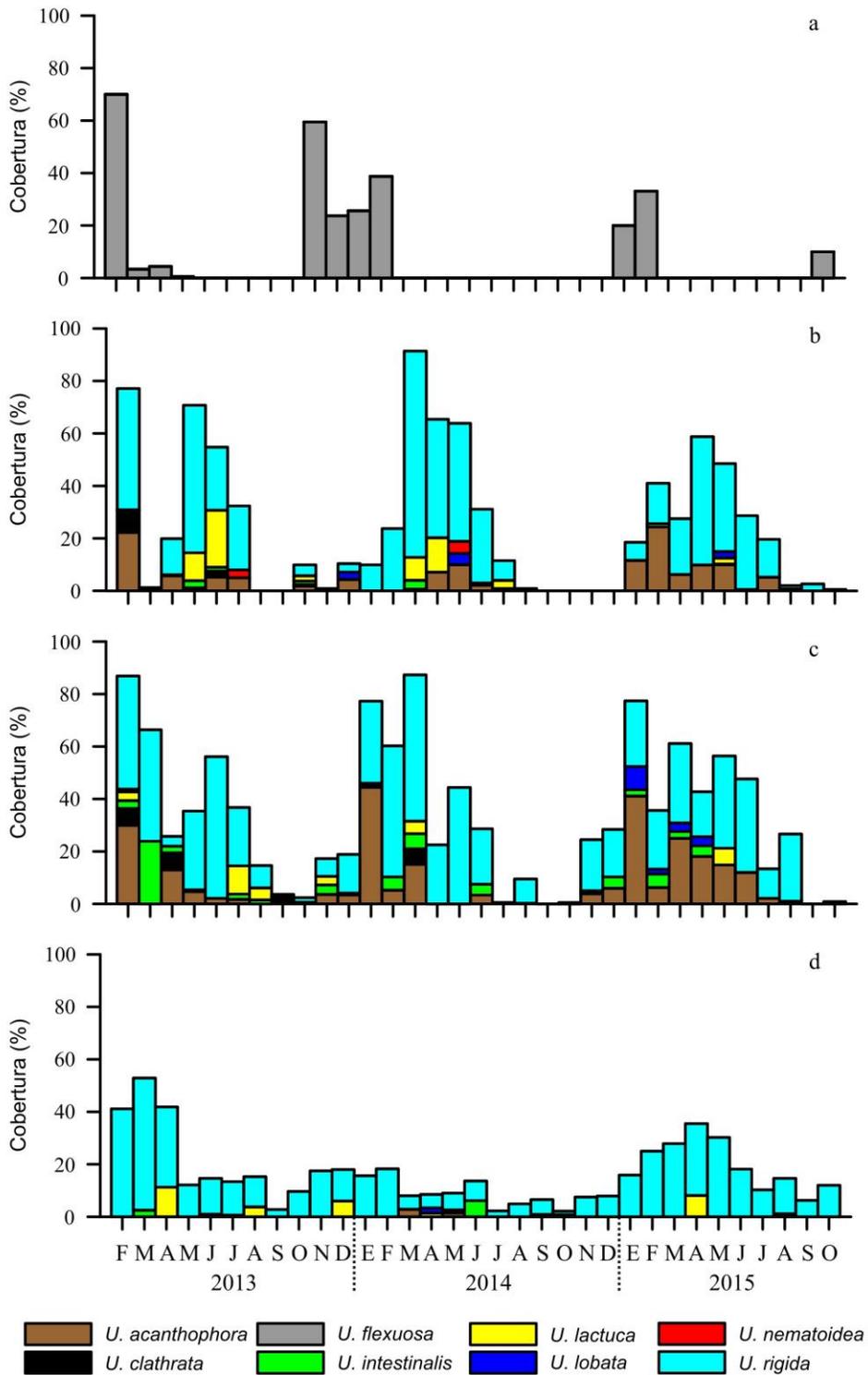


Figura 26. Cobertura mensual promedio ( $\pm$ ES) de las ocho especies de *Ulva* en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. a) El Portugués, b) San Juan de la Costa, c) Casa del Marino y d) El Tecolote.

## 8.2 Longitud de especies del género *Ulva*

Se observaron diferencias significativas entre la longitud de las especies ( $F_{(456,7289)} = 12.364$ ,  $p < 0.05$ ), *U. acanthophora* presentó las mayores longitudes con un intervalo de 0.2 a 85 cm, siendo significativamente diferente a *U. rigida* (0.6 a 58 cm), *U. clathrata* (1 a 24.1 cm), *U. lactuca* (0.8 a 24 cm), *U. intestinalis* (0.1 a 19 cm), *U. nematoidea* (17.6 cm), *U. lobata* (0.5 a 12 cm) y *U. flexuosa* fue la especie de menor longitud (0.2 a 2 cm) (Fig. 27).

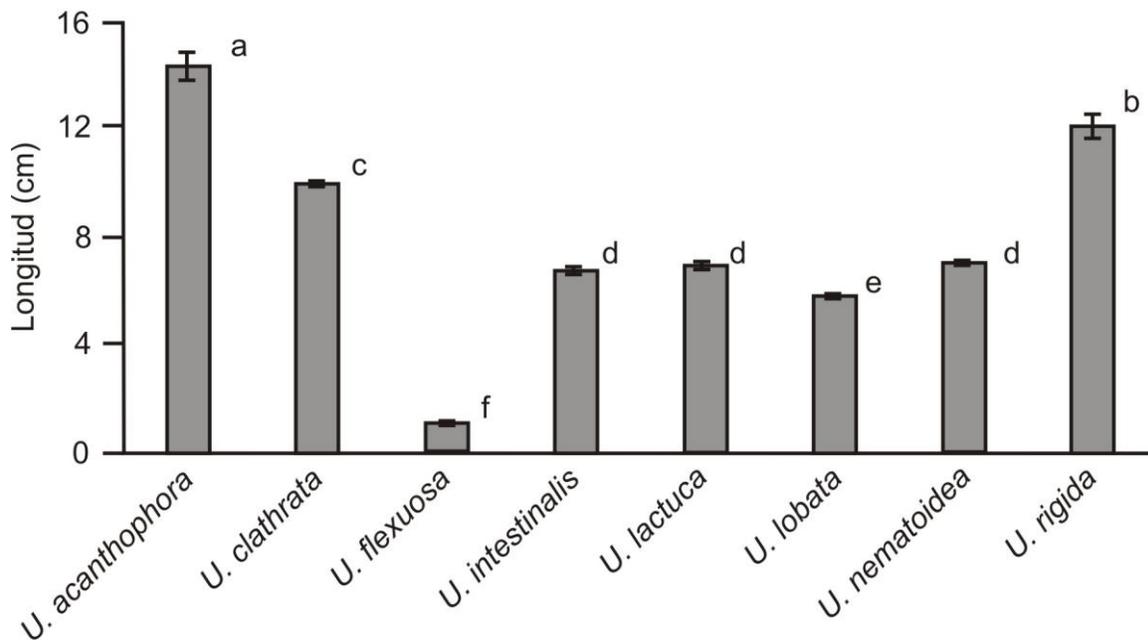


Figura 27. Longitud promedio ( $\pm$  ES) de los talos de ocho especies de *Ulva* presentes en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-f) denotan diferencias significativas.

La longitud promedio de las especies fue diferente significativamente entre todos los sitios ( $F_{3,922} = 471.708$ ,  $p < 0.05$ ), siendo significativamente mayor en Casa del Marino ( $45 \pm 5$  cm) respecto a San Juan de la Costa ( $18 \pm 2$  cm), El Tecolote ( $5 \pm 1$ ) y El Portugués ( $1 \pm 0.5$ ) (Fig. 28).

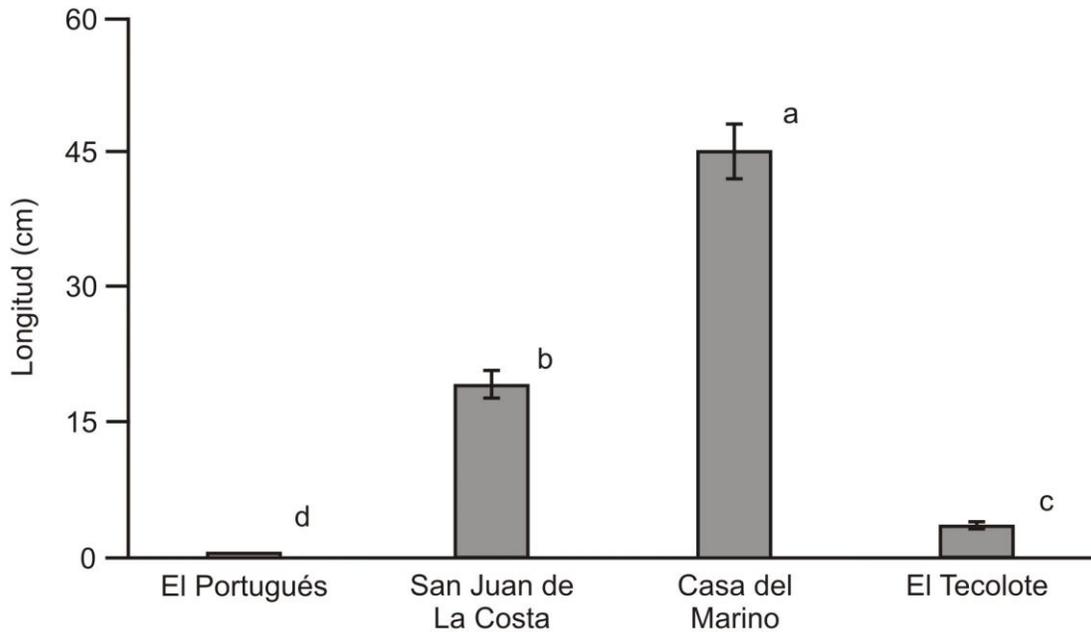


Figura 28. Longitud promedio ( $\pm$  ES) de los talos de *Ulva* en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-d) denotan diferencias significativas.

Respecto a los años, se observó que la menor longitud promedio se presentó en 2014 ( $12 \pm 2$  cm), respecto a 2013 ( $18 \pm 1.8$  cm) y 2015 ( $19 \pm 2$  cm) (Fig. 29).

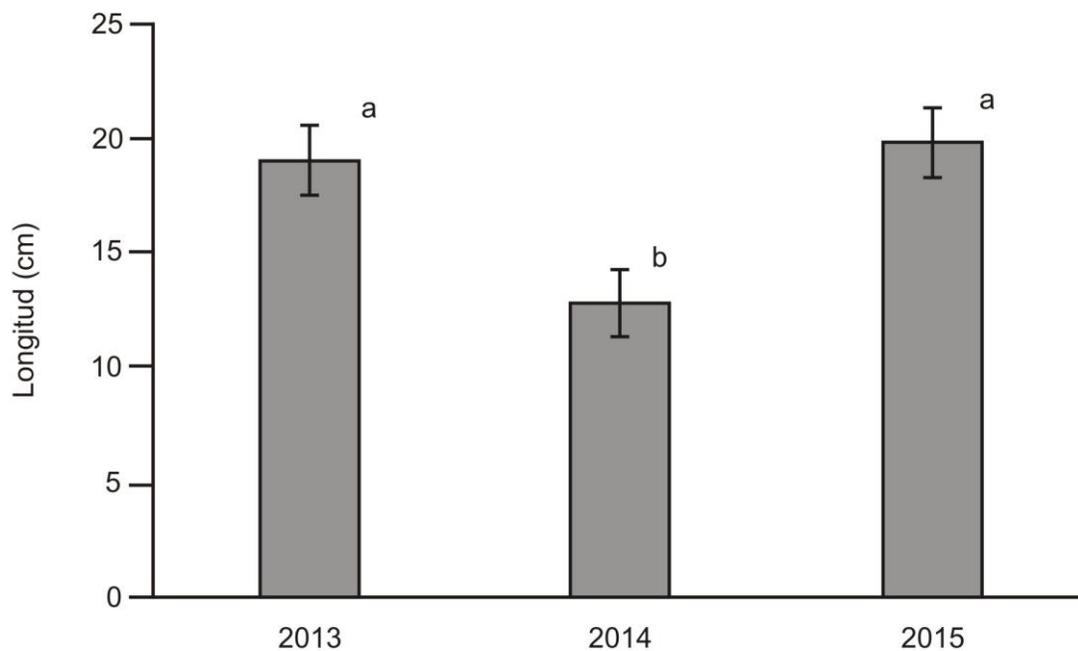


Figura 29. Longitud promedio ( $\pm$  ES) de los talos de *Ulva* en los cuatro sitios de muestreo, durante los tres años de estudio. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.

Las mayores longitudes se presentaron de febrero a mayo disminuyendo progresivamente de junio a agosto y de este mes a octubre se observaron las menores longitudes (Tabla XII, Fig. 30).

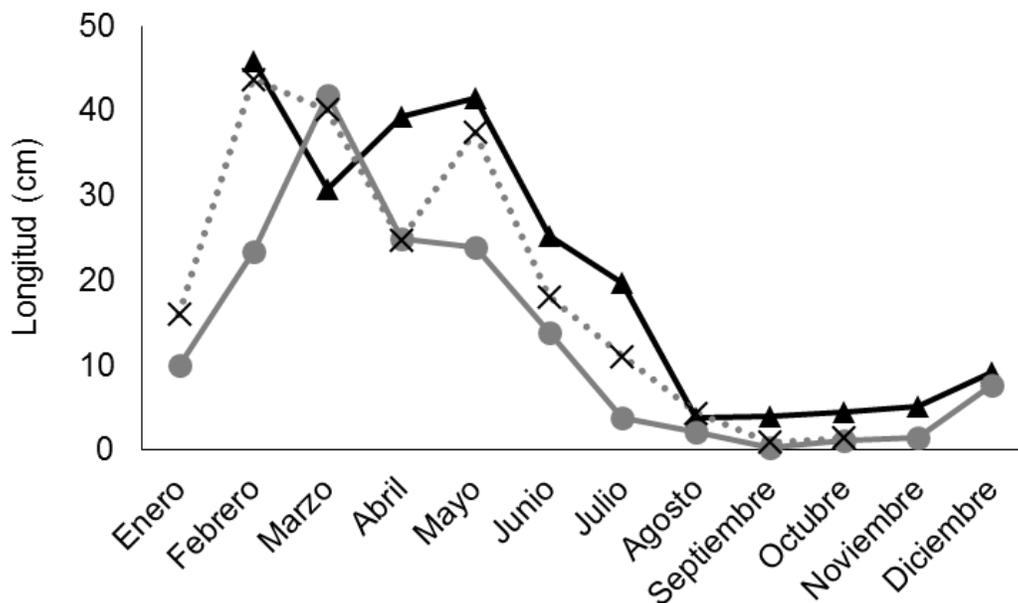


Figura 30. Longitud mensual promedio ( $\pm$ ES) de *Ulva* en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio.

Tabla XII. Diferencias significativas para la longitud, mostradas por el análisis de varianza multifactorial tomando como factores sitio, mes y año.

	gl	MS	F	p
Sitio	3	116577.5	471.708	<0.001
Año	2	6997.3	28.313	<0.001
Mes	11	18476.5	74.762	<0.001
Sitio*Año	6	3625.7	14.671	<0.001
Sitio*Mes	33	8311.7	33.632	<0.001
Año*Mes	19	1036.8	4.195	<0.001
Sitio*Año*Mes	57	1035.3	4.189	<0.001
Error	922	247.1		

Por especie se pudo observar que en El Portugués la longitud de *U. flexuosa* en 2013 se incrementó de febrero (0.8 cm) a abril (1.3 cm) cuando alcanzó su mayor longitud, mientras que en 2014 y 2015 fue de enero (1.3, 0.6 cm) a febrero (1.4, 1.5 cm). El resto de los meses no estuvo presente (Fig. 31a).

En San Juan de la Costa, *U. acanthophora* fue la especie que presentó las mayores longitudes promedio, ésta se incrementó en invierno y primavera disminuyendo hacia otoño (< 41 cm), en los tres años. Para *U. rigida* se observó un patrón similar en los tres años, las mayores longitudes se presentaron en primavera y verano (> 25 cm), disminuyendo drásticamente en otoño. Las longitudes de *U. clathrata*, *U. intestinalis*, *U. lactuca*, *U. lobata* y *U. nematoidea* fueron menores a 12 cm, sin un patrón mensual o anual definido (Fig. 31b).

En Casa del Marino, la especie de mayor longitud fue *U. acanthophora* (1.4 a 85 cm), las mayores longitudes se encontraron en invierno y primavera, disminuyendo considerablemente en verano y otoño en los tres años. *U. rigida* presentó un intervalo de longitudes de 2.5 a 58 cm, las mayores longitudes fueron registradas en la primavera de los tres años, en otoño se vio disminuida drásticamente ( $3.9 \pm 1.3$  cm). Para *U. clathrata*, *U. lactuca*, *U. intestinalis* y *U. nematoidea* las mayores longitudes se presentaron en primavera, disminuyendo hacia el verano y otoño. La especie que presentó la menor longitud fue *U. lobata* (0.5 a 12 cm) (Fig. 31c).

En El Tecolote, las especies mostraron una disminución de longitud progresiva de 2013 al 2014. La especie de mayor longitud fue *U. rigida*, esta presentó la mayor longitud en primavera en 2013 y 2014 ( $7.8 \pm 2.0$ ,  $3.9 \pm 1.2$  cm) e invierno en 2015 ( $4.6 \pm 1.6$  cm) y las menores longitudes en octubre en los tres años ( $1.1 \pm 0.7$ ,  $1.1 \pm 0.6$  y  $1.5 \pm 0.4$  cm, respectivamente). Las longitudes de *U. acanthophora*, *U. intestinalis*, *U. lobata* y *U. lactuca* no superaron los 2.2 cm (Fig. 31d).

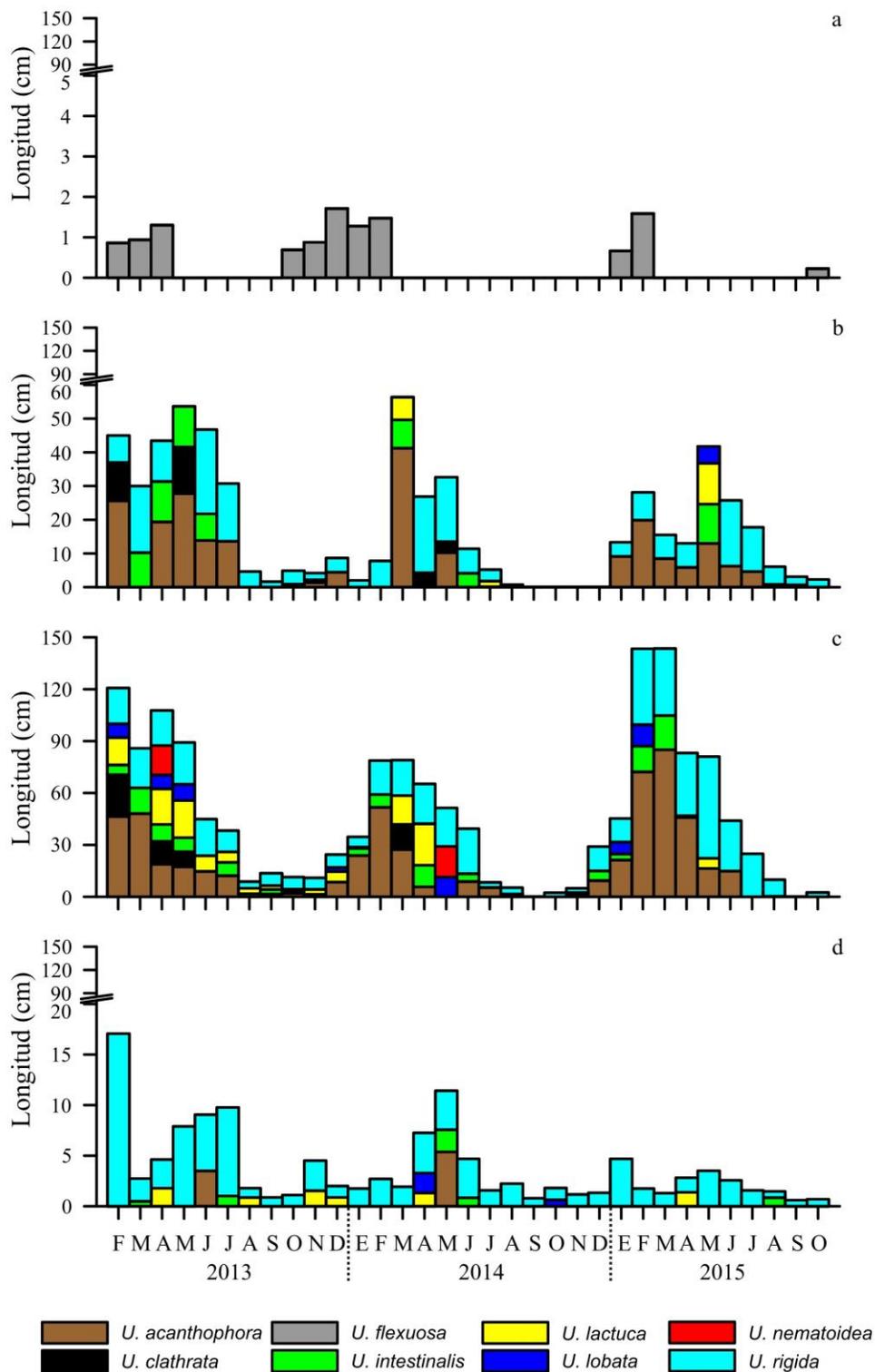


Figura 31. Longitud promedio ( $\pm$ ES) mensual de las ocho especies de *Ulva* en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. a) El Portugués, b) San Juan de la Costa, c) Casa del Marino y d) El Tecolote.

#### 8.4 Biomasa estacional de especies de género *Ulva*

La especie que principalmente contribuye con biomasa es *U. rigida*, seguida de *U. acanthophora* y *U. lactuca*, y en menor medida *U. clathrata* y *U. intestinalis*. En El Portugués solo está presente *U. flexuosa* (Fig. 32).

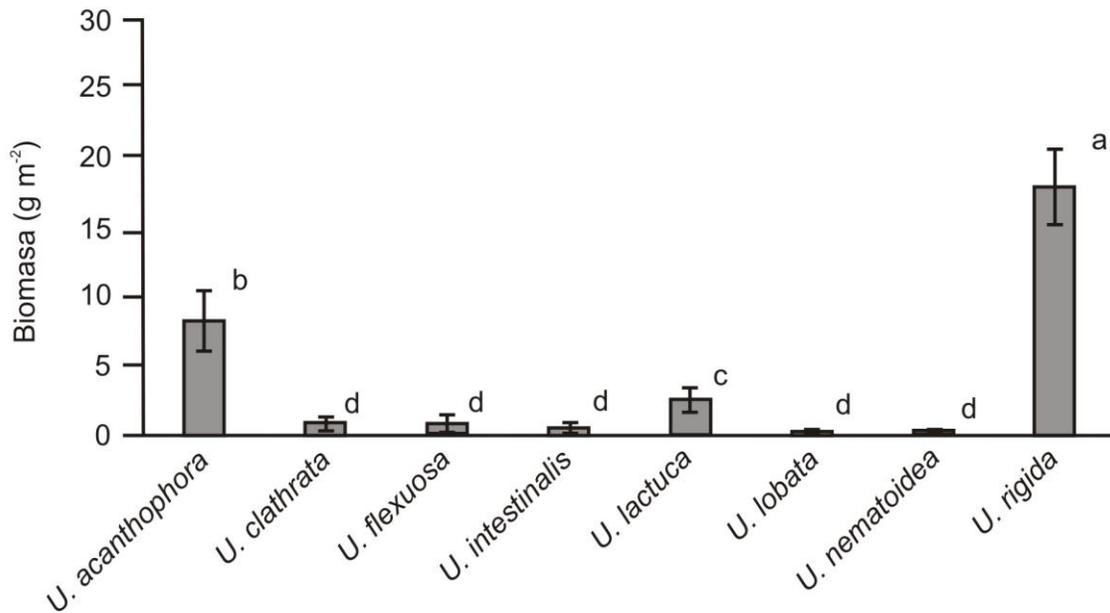


Figura 32. Biomasa estacional promedio ( $\pm$  ES) de las ocho especies de *Ulva* presentes en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-d) denotan diferencias significativas.

La mayor biomasa estacional se presentó en Casa del Marino, seguida de San Juan de la Costa, El Tecolote y El portugués. En Casa del Marino es significativamente diferente respecto a El Tecolote y El Portugués (Fig. 33).

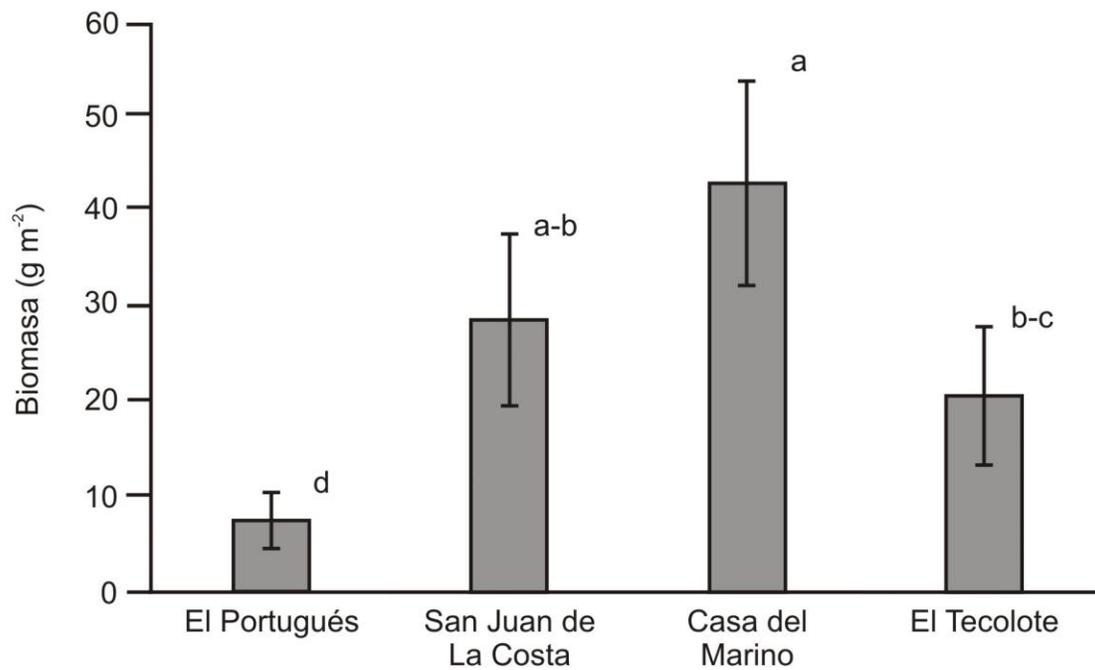


Figura 33. Biomasa estacional promedio ( $\pm$  ES) de *Ulva* en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-d) denotan diferencias significativas.

Respecto a los tres años de estudio en 2014 se presentó la menor biomasa promedio; sin embargo, esta no fue significativamente diferente respecto a 2013 y 2015 (Fig. 34).

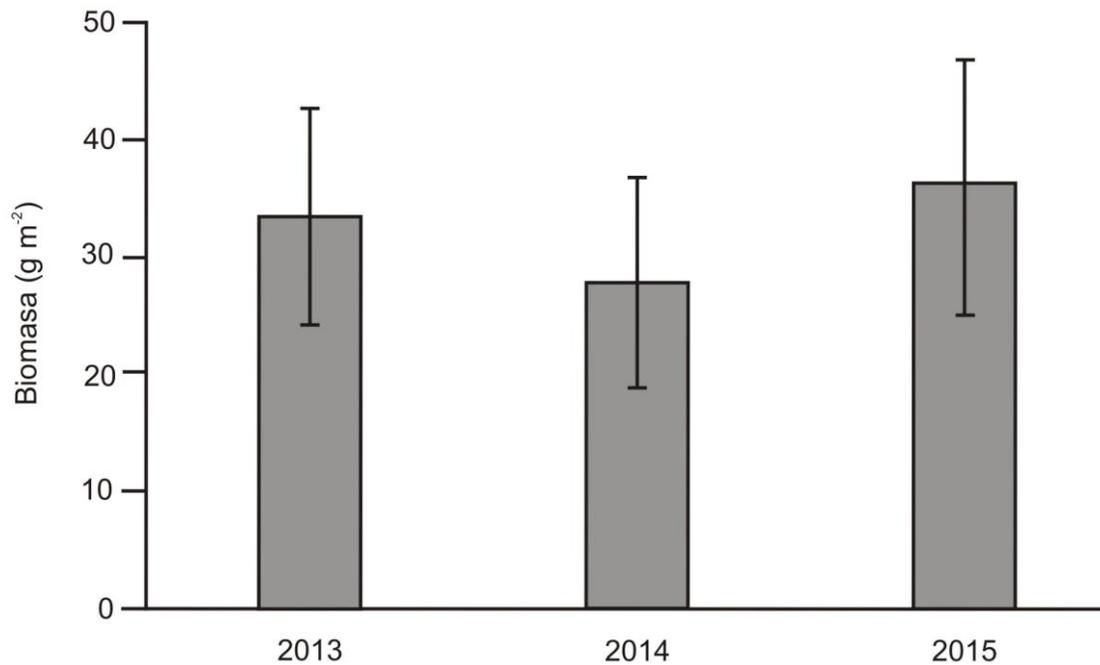


Figura 34. Biomasa estacional promedio ( $\pm$  ES) de *Ulva* durante en los cuatro sitios de muestreo, durante los tres años de estudio.

El patrón estacional de la biomasa fue similar en 2013 y 2015 siendo primavera la estación con la mayor biomasa respecto a invierno verano y otoño; sin embargo, en 2014 este patrón se desfasó hacia el verano aunque la biomasa fue significativamente menor respecto a primavera del 2013 y 2015 (Tabla XIII, Fig. 35).

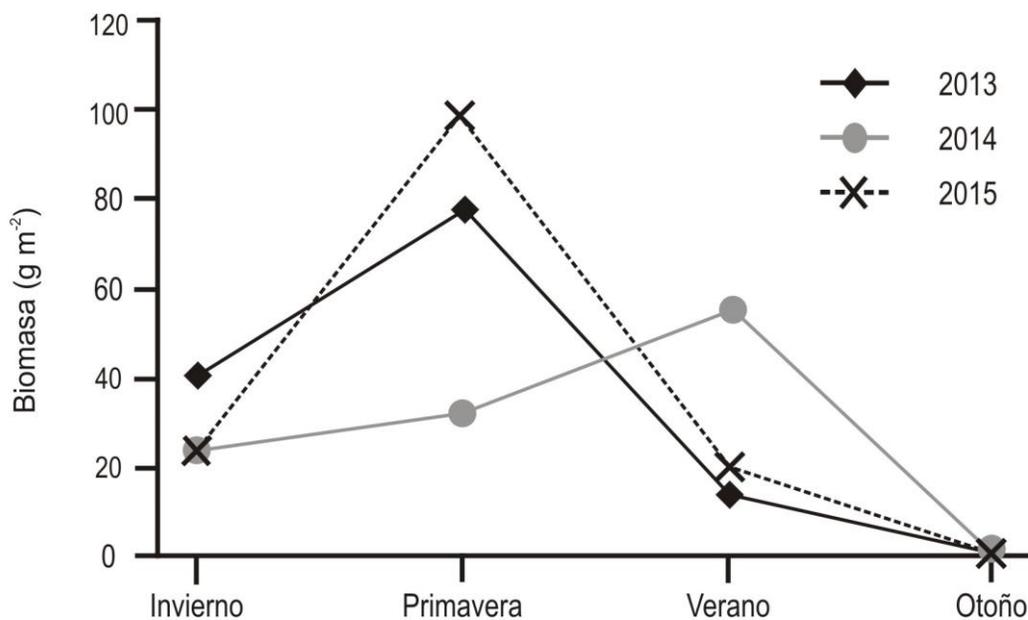


Figura 35. Biomasa estacional de *Ulva* en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio.

Tabla XIII. Diferencias significativas para la biomasa estacional mostradas por el análisis de varianza multifactorial tomando como factores sitio, estación y año.

	gl	MS	F	p
Sitio	3	103759	12.2939	<0.001
Año	2	12890	1.5273	0.217
Estación	7	267903	31.7425	<0.001
Sitio*Año	6	69912	8.2835	<0.001
Sitio*Estación	21	42584	5.0456	<0.001
Año*Estación	4	27476	3.2555	0.011
Sitio*Año*Estación	11	26279	3.1137	<0.001
Error	2294	8440		

En El Portugués se registró biomasa de *U. flexuosa* en invierno de los tres años, disminuyendo progresivamente de 2013 (100 g m<sup>-2</sup>) a 2014 (82 g m<sup>-2</sup>) y en 2015 (50 g m<sup>-2</sup>). En 2013 también hubo biomasa en otoño con un valor promedio de 66 gm<sup>-2</sup> (Fig. 36a).

En San Juan de la Costa, la biomasa fue aportada principalmente por *U. rigida* (47%) y *U. acanthophora* (32%), la biomasa de *U. lactuca* y *U. clathrata* representó

el 9% y en menor medida participaron *U. intestinalis* (2%) y *U. nematoidea* (1%). En general *U. rigida* presentó los mayores valores de biomasa en primavera, exceptuando en 2014 que la mayor abundancia se obtuvo en verano (209 g m<sup>-2</sup>). *U. acanthophora* disminuyó progresivamente de verano de 2013 (275 g m<sup>-2</sup>), llegando incluso a desaparecer en verano, otoño e invierno de 2014, en primavera de 2015 presentó una biomasa de 108 g m<sup>-2</sup>. En el resto de las especies no se observó algún patrón (Fig. 36b).

En la localidad Casa del Marino, la biomasa máxima de *U. rigida* se incrementó progresivamente de 2013 (127 g m<sup>-2</sup>) a 2014 (169 g m<sup>-2</sup>) y a 2015 (243 g m<sup>-2</sup>), aunque las estaciones de mayor abundancia no coincidieron, en 2013 y 2015 fue en primavera, mientras que en 2014 fue en verano. *U. acanthophora* presentó sus mayores abundancias en primavera de los tres años, incrementándose progresivamente (50, 81 y 137 g m<sup>-2</sup>, respectivamente). *U. lactuca* presentó sus mayores biomásas en primavera de 2013 y 2015 (64 g m<sup>-2</sup> y 110 g m<sup>-2</sup>), mientras que en 2014 fue en invierno (34 g m<sup>-2</sup>). *U. clathrata* y *U. intestinalis* presentaron valores de biomasa bajos en las épocas en que estuvieron presentes, siendo estas de 8 y 3 g m<sup>-2</sup>, respectivamente. *U. lobata* solo estuvo pobremente representada en primavera y otoño de 2013 (Fig. 36c).

En El Tecolote, el 97% de la biomasa fue aportada por *U. rigida*, el 3% restante lo aportaron *U. intestinalis* y *U. acanthophora*. En los tres ciclos de muestreo, la mayor biomasa de *U. rigida*, 386 g m<sup>-2</sup> se registró en primavera de 2013, seguida de 222 g m<sup>-2</sup> en verano de 2014 y 67 g m<sup>-2</sup> en primavera de 2015 (Fig. 36d).

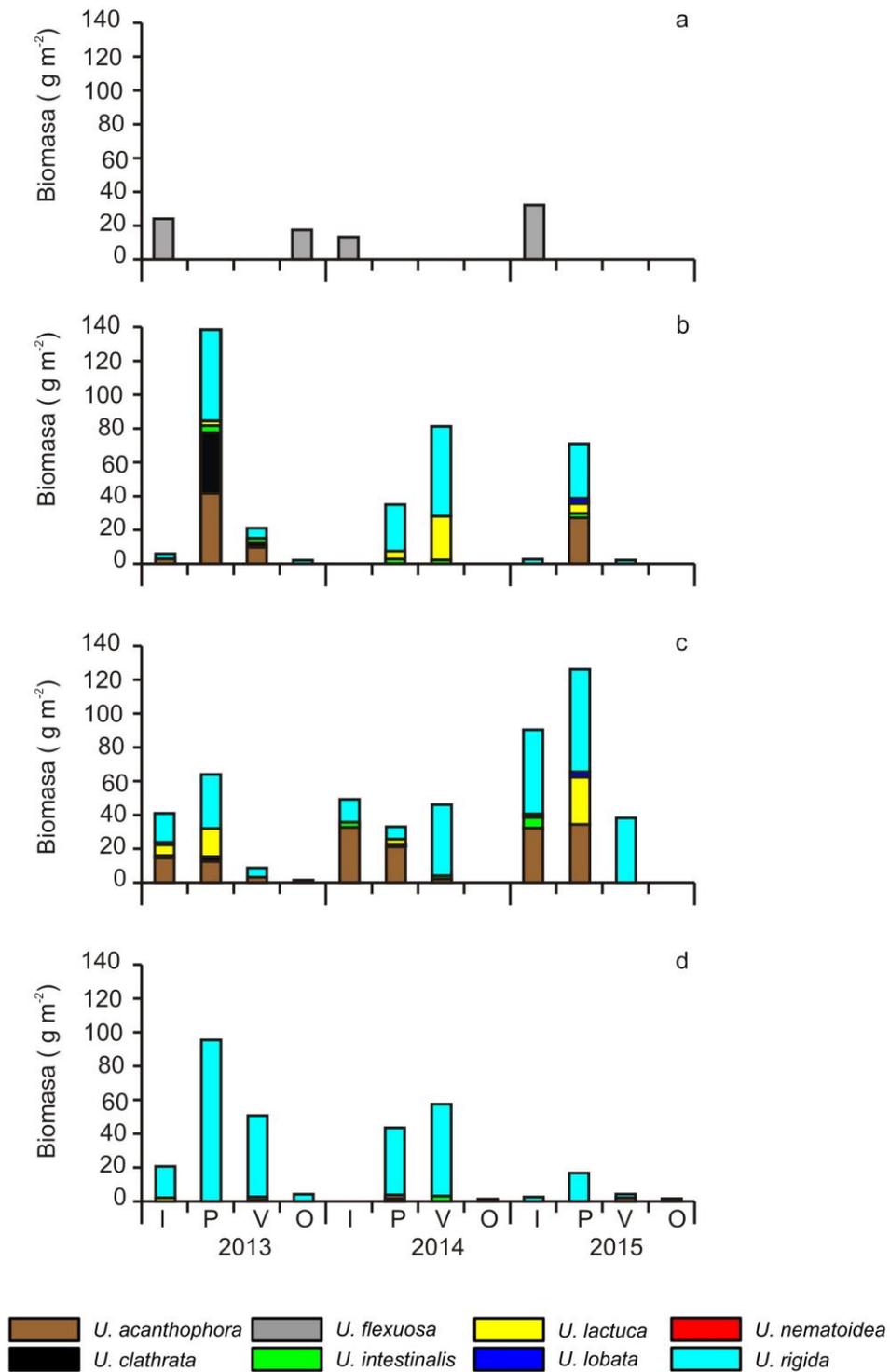


Figura 36. Biomasa estacional de las 8 especies de *Ulva* en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. a) El Portugués, b) San Juan de la Costa, c) Casa del Marino y d) El Tecolote.

## 8.5 Estadios reproductivos de especies del género *Ulva*

Se observaron los estadios reproductivos de todas las especies encontradas, sin embargo, se presentan los resultados de las especies más frecuentes y abundantes: *U. acanthophora* y *U. rigida* en San Juan de la Costa, Casa del Marino y El Tecolote, y la especie *U. flexuosa* la única especie presente en El Portugués.

En *U. acanthophora* se observaron los cuatro estadios reproductivos. En la Tabla V se presentan los estadios que dominaron en cada uno de los meses de los tres años en los que se presentó esta especie, para cada sitio. Tanto en San Juan de la Costa como en El Tecolote se observó que los estadios dominantes para ambos sitios fueron el a (vegetativo) y el b (inicio de formación de zooides), esto indica que existió una mayor probabilidad de encontrar estos dos estadios respecto a los otros estadios reproductivos en todos los meses que se presentó la especie. En Casa del Marino, sin embargo, si hubo meses donde los estadios reproductivos fueron dominantes, notándose la mayor dominancia del estadio c en el mes de junio del 2013 y 2015, octubre del 2013 y agosto del 2015. Mientras que el estadio d se presentó en mayor medida en el mes de febrero de 2013 y 2015, en el 2014 los estadios a y b fueron dominantes en cada mes que se registró la especie (Tabla XIV, Fig. 37).

Para *U. flexuosa* en El Portugués se registraron tres estadios (a, b y c), se observó que el estadio reproductivo c dominó en los meses de abril y septiembre del 2013 mientras que en los demás meses los estadios a y b fueron dominantes (Tabla XV, Fig. 38).

Para *U. rigida*, la especie de mayor ocurrencia en San Juan de la Costa, Casa del Marino y El Tecolote, se registraron los cuatro estadios reproductivos, siendo el estadio c el predominante, a simple vista no se observa un patrón evidente en ninguno de los tres sitios donde se presentaron los florecimientos de esta especie (Tabla XVI, Fig. 39).

Tabla XIV. Estadios reproductivos de *U. acanthophora*. Se presenta el estadio con mayor porcentaje por mes y año para San Juan de la Costa, Casa del Marino y El Tecolote. E= estadio reproductivo, %= porcentaje de las células en cada estadio.

Localidad	Año	ene		feb		mar		abr		may		jun		jul		ago		sep		oct		nov		dic	
		E	%	E	%	E	%	E	%	E	%	E	%	E	%	E	%	E	%	E	%	E	%	E	%
San Juan de la Costa	2013	0	0	b	67	0	0	b	100	b	94	b	100	b	50	0	0	0	0	a	78	a	100	a	96
	2014	0	0	0	0	b	92	0	0	a	67	a	67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2015	a	92	0	0	a	97	a	67	b	72	a	78	b	83	b	67	0	0	0	0	0	0	0	0
Casa del Marino	2013	0	0	d	83	b	76	a	60	a	61	c	100	a	50	0	0	a	94	c	100	a	50	a	96
	2014	b	80	b	86	a	96	b	100	0	0	a	71	b	100	a	67	0	0	0	0	a	71	b	100
	2015	a	87	d	83	a	56	a	72	a	67	c	46	0	0	c	100	0	0	0	0	0	0	0	0
El Tecolote	2013	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	b	83	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2014	0	0	0	0	a	100	0	0	b	56	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2015	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla XV. Estadios reproductivos de *U. flexuosa*. Se presenta el estadio con mayor porcentaje por mes y año para El Portugués. E= estadio reproductivo, %= porcentaje de las células en cada estadio.

Localidad	Año	ene		feb		mar		abr		may		jun		jul		ago		sep		oct		nov		dic	
		E	%	E	%	E	%	E	%	E	%	E	%	E	%	E	%	E	%	E	%	E	%	E	%
El Portugués	2013	0	0	a	83	a	83	c	83	0	0	0	0	0	0	0	0	c	71	a	100	a	58	a	100
	2014	a	100	b	70	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2015	a	100	a	93	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	a	65	0	0	0	0	0

Tabla XVI. Estadios reproductivos de *U. rigida*. Se presenta el estadio con mayor porcentaje por mes y año para cada localidad. E= estadio reproductivo, %= porcentaje de las células en cada estadio.

		ene		feb		mar		abr		may		jun		jul		ago		sep		oct		nov		dic	
		E	%	E	%	E	%	E	%	E	%	E	%	E	%	E	%	E	%	E	%	E	%	E	%
San Juan de la Costa	2013	0	0	a	83	c	45	d	100	a	67	b	61	c	67	a	100	c	93	c	72	a	100	a	89
	2014	0	0	0	0	0	0	a	78	c	67	a	67	a	100	a	98	0	0	0	0	0	0	0	0
	2015	a	72	a	100	a	70	a	100	a	56	b	39	a	39	a	67	c	89	b	44	0	0	0	0
Casa del Marino	2013	0	0	a	69	c	81	c	29	c	100	c	100	b-c	44	b	78	c	93	c	75	a	100	a	47
	2014	a	100	0	0	c	50	a	83	c	78	c	79	0	0	c	100	0	0	c	78	c	100	c	100
	2015	0	0	c	100	c	74	c	67	a	94	c	48	a	84	c	87	0	0	a	69	0	0	0	0
El Ticolote	2013	0	0	c	100	b	47	b	45	a	67	c	61	b	61	c	78	c	78	c	98	c	67	c	83
	2014	a	100	c	50	c	50	a	64	c	94	c	61	d	64	c	100	c	44		0	a	89	a	52
	2015	a	82	a	89	b	67	a	99	c	67	a	56	c	78	c	100	a	67	a	100	0	0	0	0

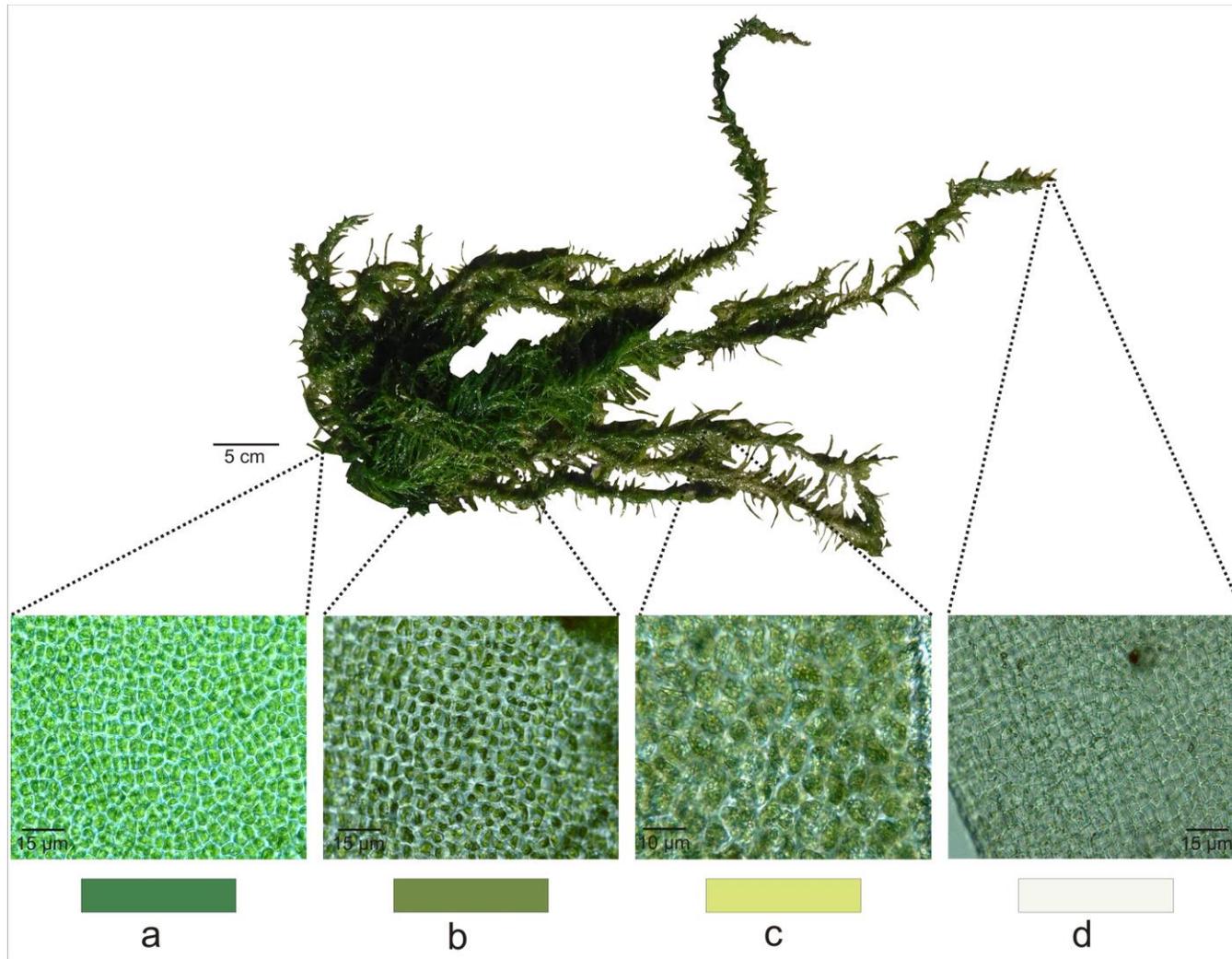


Figura 37. Microfotografías de los estadios observados para *Ulva acanthophora* donde a) talo en estado vegetativo, b) talo con cloroplastos desplazados, c) talo con zooides formados y d) talo con zooides liberados.



Figura 38. Microfotografías de los estadios observados para *Ulva flexuosa* donde a) talo en estado vegetativo, b) talo con cloroplastos desplazados y c) talo formando zooides.

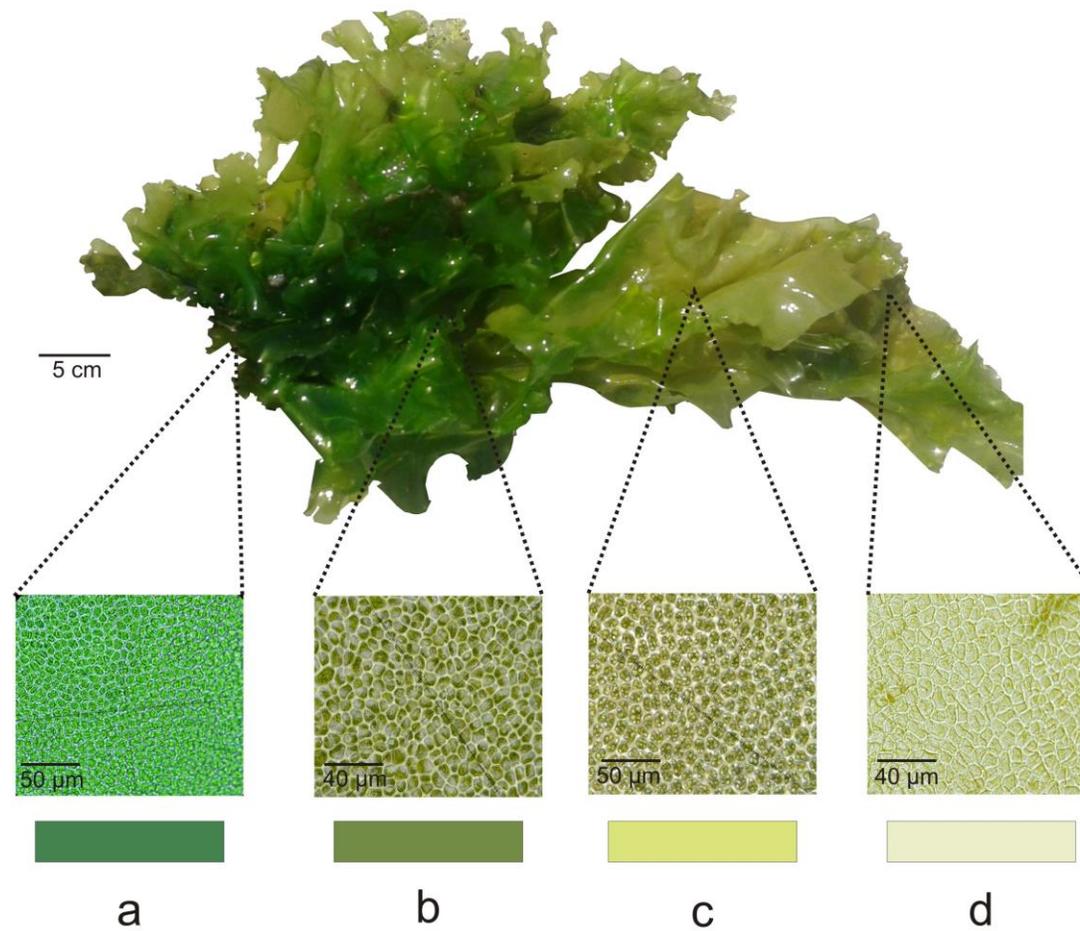


Figura 39. Microfotografías de los estadios observados para *Ulva rigida* donde a) talo en estado vegetativo, b) talo con cloroplastos desplazados, c) talo con zooides formados y d) talo con zooides liberados.

En el análisis de la estacionalidad de los estadios reproductivos, se observó que para *U. acanthophora* los estadios predominantes en Casa del Marino fueron el a y el b, aunque los cuatro estadios fueron observados durante invierno del 2013 y verano e invierno del 2015. En San Juan de la Costa solo en verano de los tres años estuvo presente el estadio c, el resto de los meses los cuatro estadios reproductivos estuvieron presentes siendo el más común el estadio a (47.2%). El estadio reproductivo a fue encontrado en todos los sitios y épocas excepto en El Tecolote durante verano del 2014 (Fig. 40).

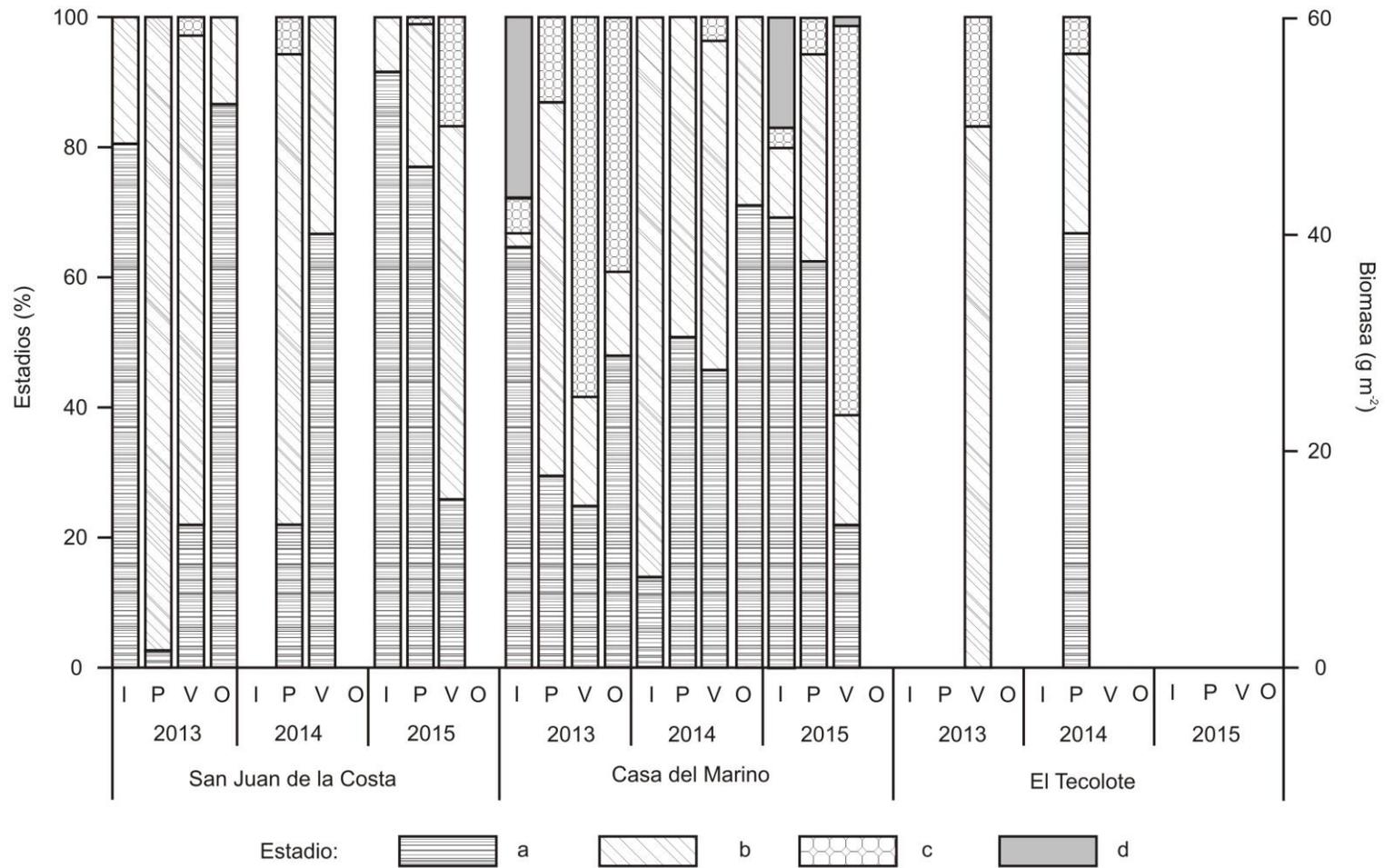


Figura 40. Porcentaje estacional de los estadios reproductivos de *U. acanthophora*.

Para *U. flexuosa* como se mencionó previamente se presentaron tres estadios reproductivos (a, b y c). Durante los tres años el estadio vegetativo fue predominante en invierno, mientras que en primavera del 2014 este estadio presentó el mayor porcentaje (83.3%) (Fig. 41).

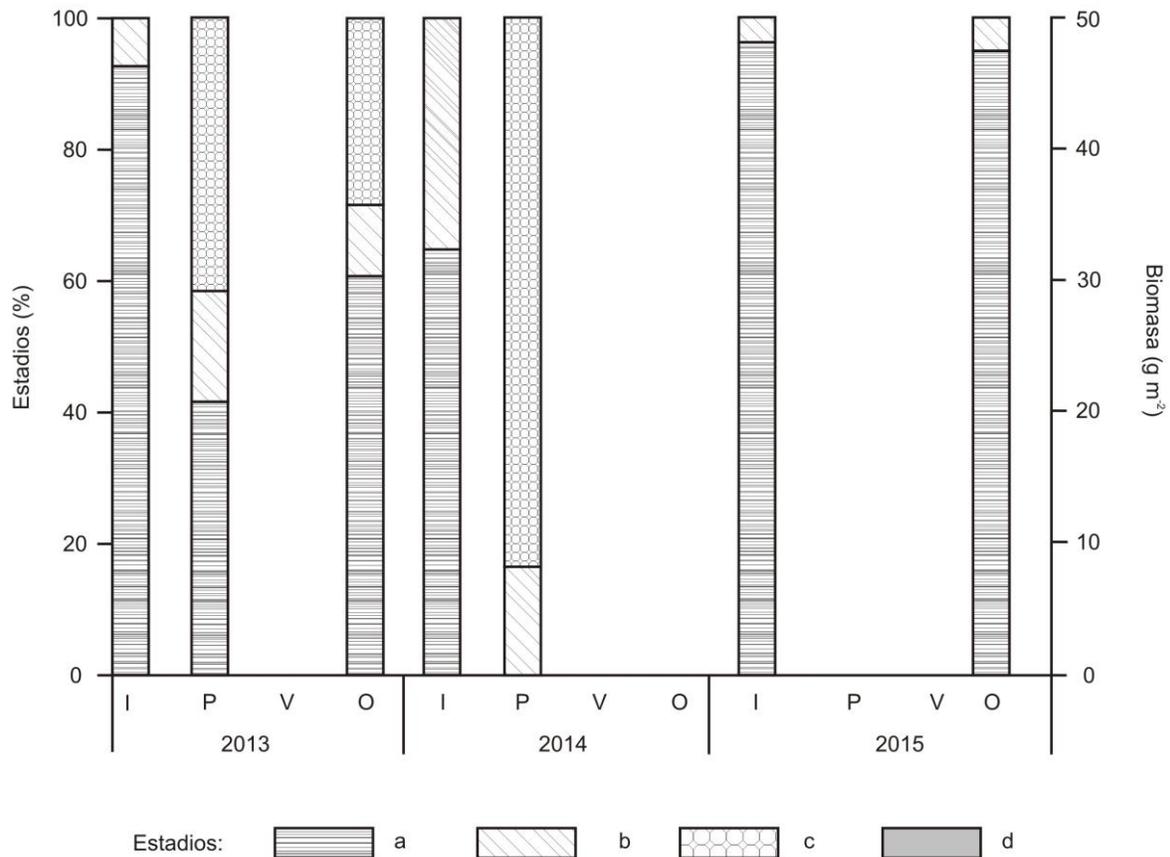


Figura 41. Porcentaje estacional de los estadios reproductivos de *U. flexuosa*.

Para la especie *U. rigida* el análisis estacional de los estadios reproductivos muestra que en San Juan de la Costa la presencia de cada estadio fue variable; sin embargo, se pudo observar que el estadio a fue predominante durante el invierno de los tres años. El estadio c fue dominante en otoño de 2013 y 2015. En Casa del Marino el estadio c estuvo presente hasta invierno del 2014 cuando el estadio a fue predominante, posteriormente de invierno a verano del 2015 el estadio c fue preponderante. Para El Tecolote el estadio c prevaleció; sin embargo, en 2015 el estadio a presentó el mayor porcentaje en todas la épocas del año (Fig. 42).

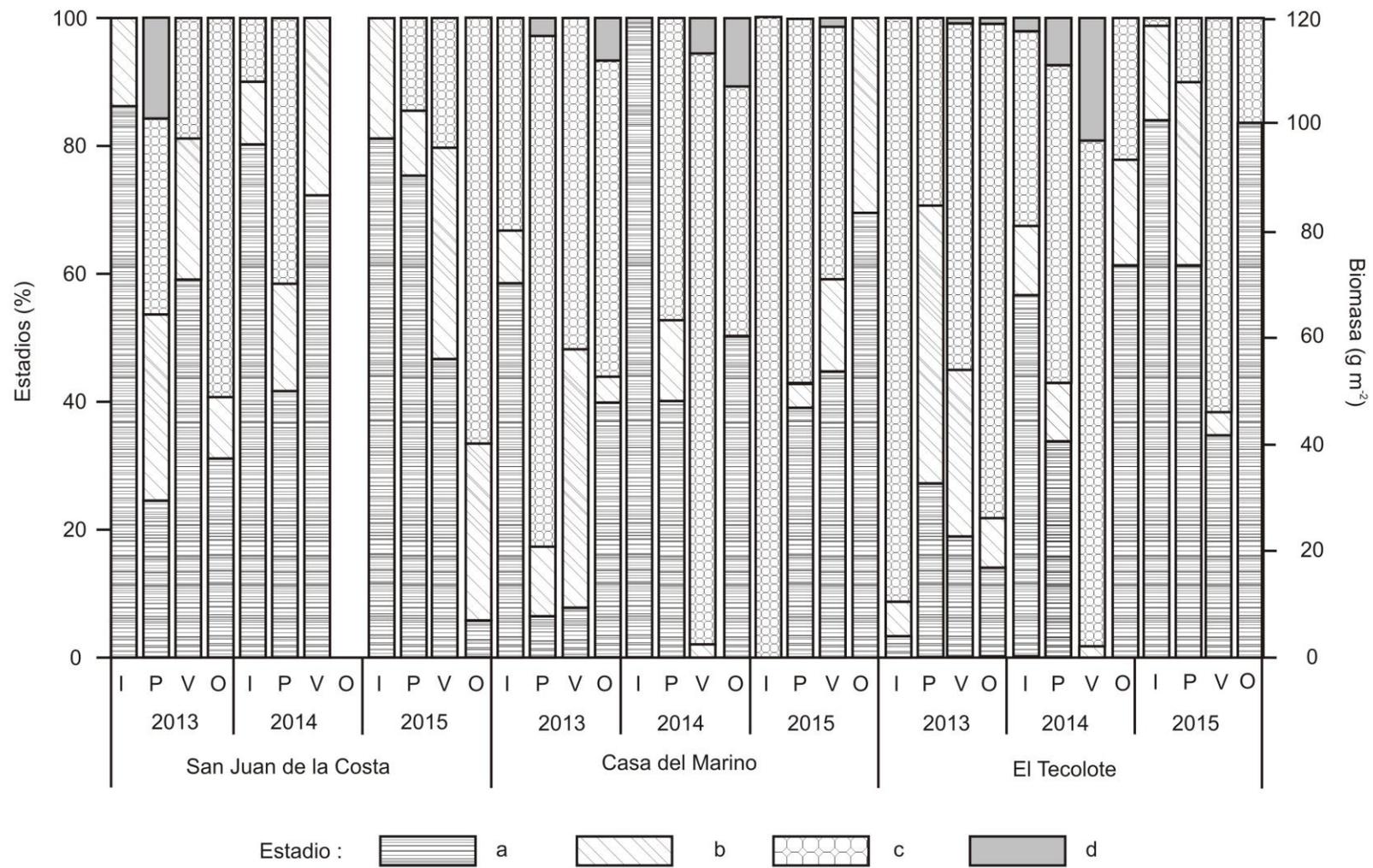


Figura 42. Porcentaje estacional de los estadios reproductivos de *U. rigida*.

Otra característica observada en las especies de mayor longitud como *U. acanthophora* y *U. rigida* fue que algunos talos presentaban solo un estadio reproductivo a lo largo de todo el talo; sin embargo, también se observaron talos que presentaban diferentes estadios reproductivos dependiendo de la zona (base, medio o ápice; Figs. 38, 39 y 40). Cuando ocurrió esto fue común encontrar que en la región basal del talo predominaba el estadio vegetativo (a), mientras que en la región media y apical predominaban los estadios reproductivos (b y c) (Fig. 43).

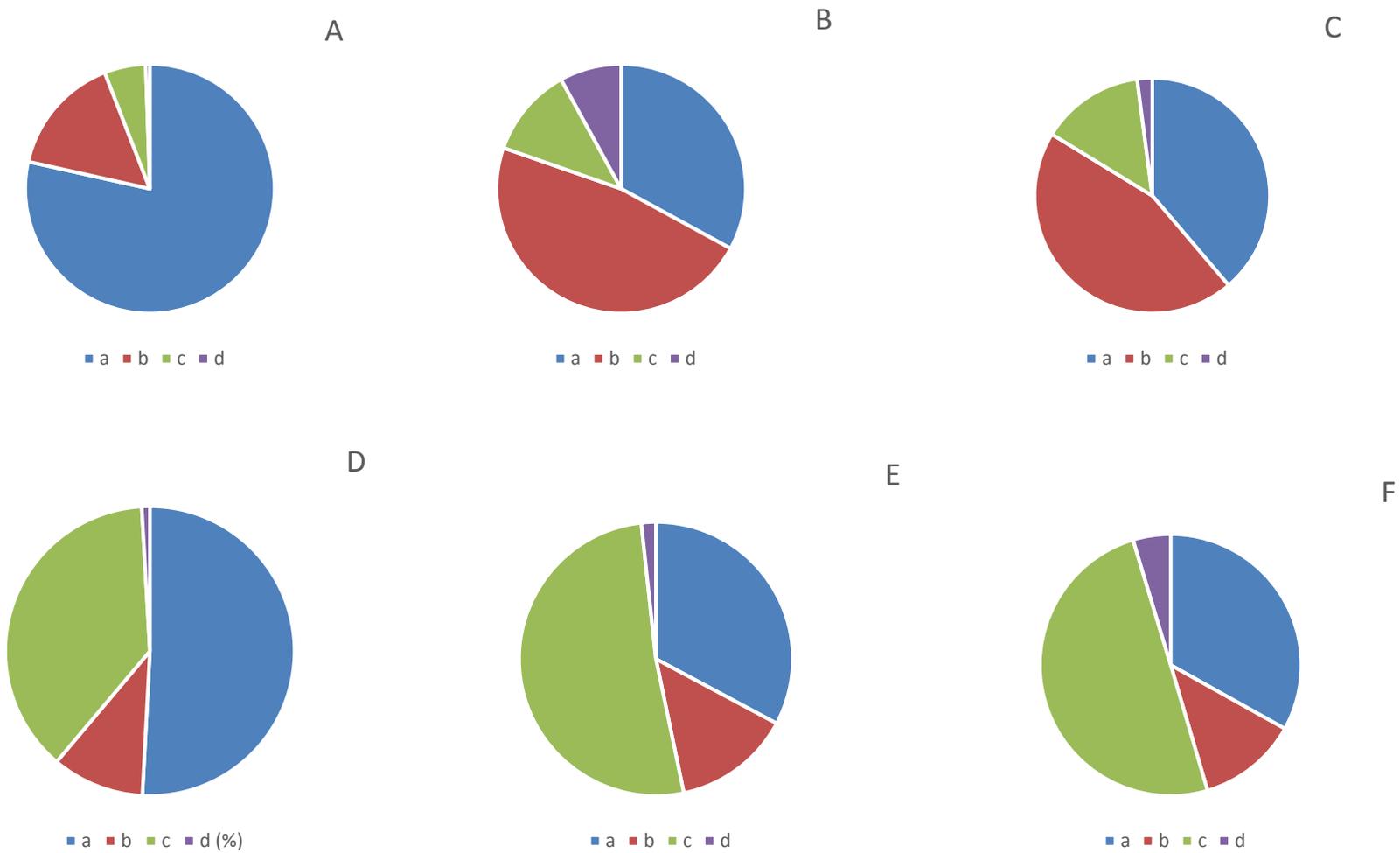


Figura 43. Porcentaje de estadios reproductivos de las células por porción del talo para *U. acanthophora*, donde: A) base, B) medio y C) ápice y *U. rigida* donde: D) base, E) medio y F) ápice.

## 8.6 Variables hidrográficas y nutrientes

### 8.6.1 Temperatura superficial del mar

Se encontraron diferencias significativas ( $F_{3,357} = 57$ ,  $p < 0.05$ ) en los valores de la TSM registrados en San Juan de la Costa ( $27.2 \pm 1.6$  °C) con respecto a El Portugués ( $26.2 \pm 1.7$  °C), El Tecolote ( $26.2 \pm 1.7$  °C) y Casa del Marino ( $26.6 \pm 1.6$  °C) (Fig. 44).

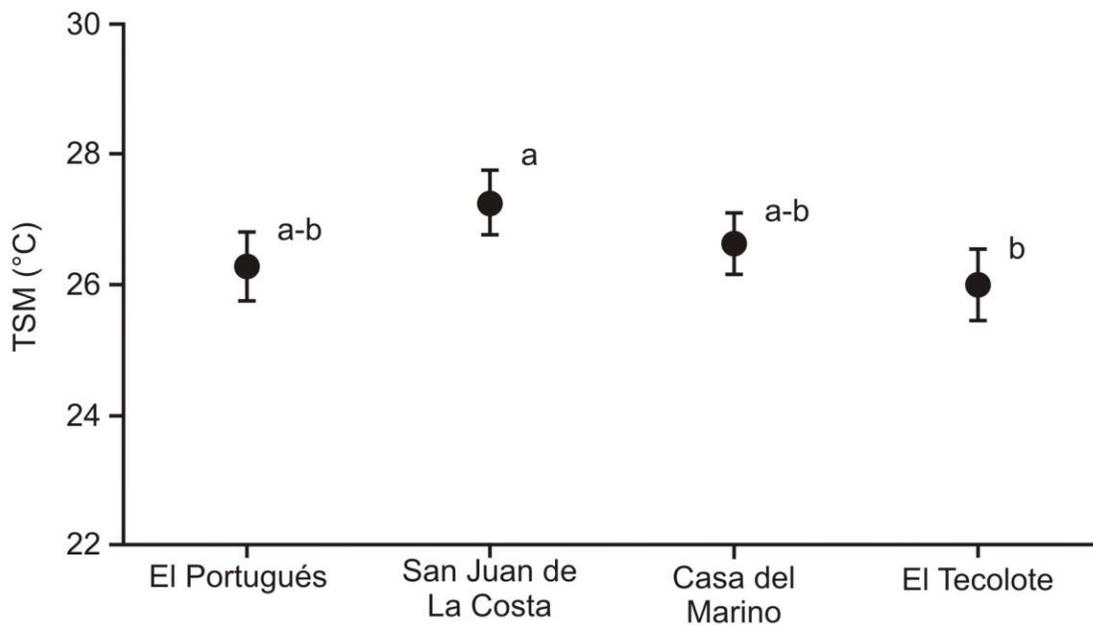


Figura 44. Temperatura superficial del mar promedio ( $\pm$  ES) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.

La comparación entre años mostró que la temperatura promedio anual en 2013 fue significativamente ( $F_{2,257} = 266.6$ ,  $p < 0.05$ ) menor ( $25.3 \pm 1.5$  °C) con respecto a 2014 ( $27.3 \pm 1.6$ ) y 2015 ( $26.6 \pm 1.7$  °C) (Fig. 45).

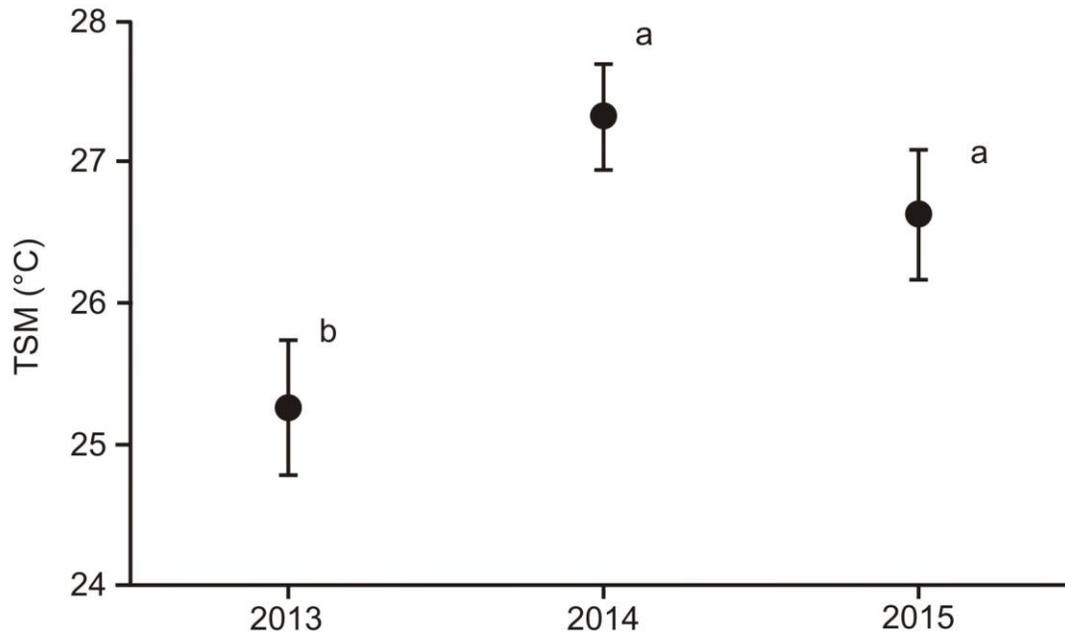


Figura 45. Temperatura superficial del mar promedio ( $\pm$  ES) en los tres años de estudio.  
Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.

La TSM presentó diferencias significativas dependiendo del año, del mes y de la localidad ( $F_{57,357} = 6.6603$ ,  $p < 0.05$ ). Los cuatro sitios estudiados presentaron la misma tendencia en la TSM en los tres años, observándose un ciclo monomodal. La TSM se incrementó a partir de marzo, alcanzando el valor máximo en agosto-septiembre y disminuyó de noviembre hasta alcanzar el valor mínimo en febrero (Tabla XVII, Fig. 46).

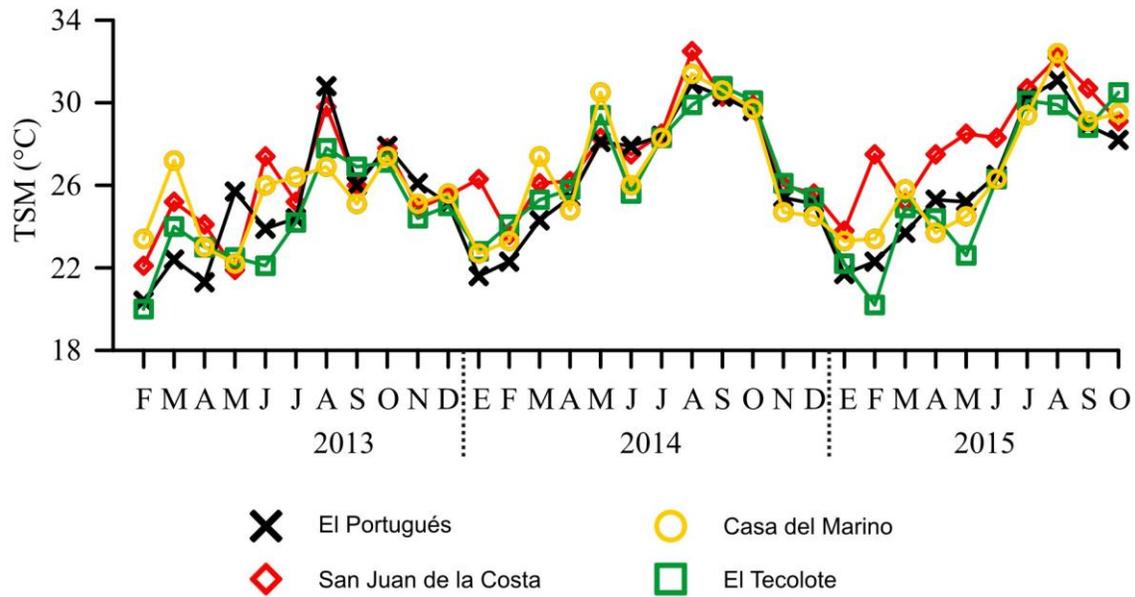


Figura 46. Temperatura superficial del mar promedio mensual en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio.

Tabla XVII. Diferencias significativas para la temperatura superficial del mar, mostradas por el análisis de varianza multifactorial tomando como factores sitio, mes y año.

	<i>gl</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Sitio	3	37.1	57.0	<0.001
Año	2	173.6	266.6	<0.001
Mes	11	251.1	385.6	<0.001
Sitio*Año	6	5.3	8.1	<0.001
Sitio*Mes	33	5.4	8.3	<0.001
Año*Mes	19	15.6	24.0	<0.001
Sitio*Año*Mes	57	4.3	6.7	<0.001
Error	357	0.7		

### 8.6.2 Salinidad

La salinidad fue significativamente diferente ( $F_{3,357} = 26$ ,  $p < 0.05$ ) en Casa del Marino ( $35.6 \pm 0.1$ ) versus El Tecolote ( $35.2 \pm 0.1$ ) y El Portugués ( $34.7 \pm 0.1$ ), no hubo diferencia con San Juan de la Costa ( $35.2 \pm 0.1$ ) (Fig. 47).

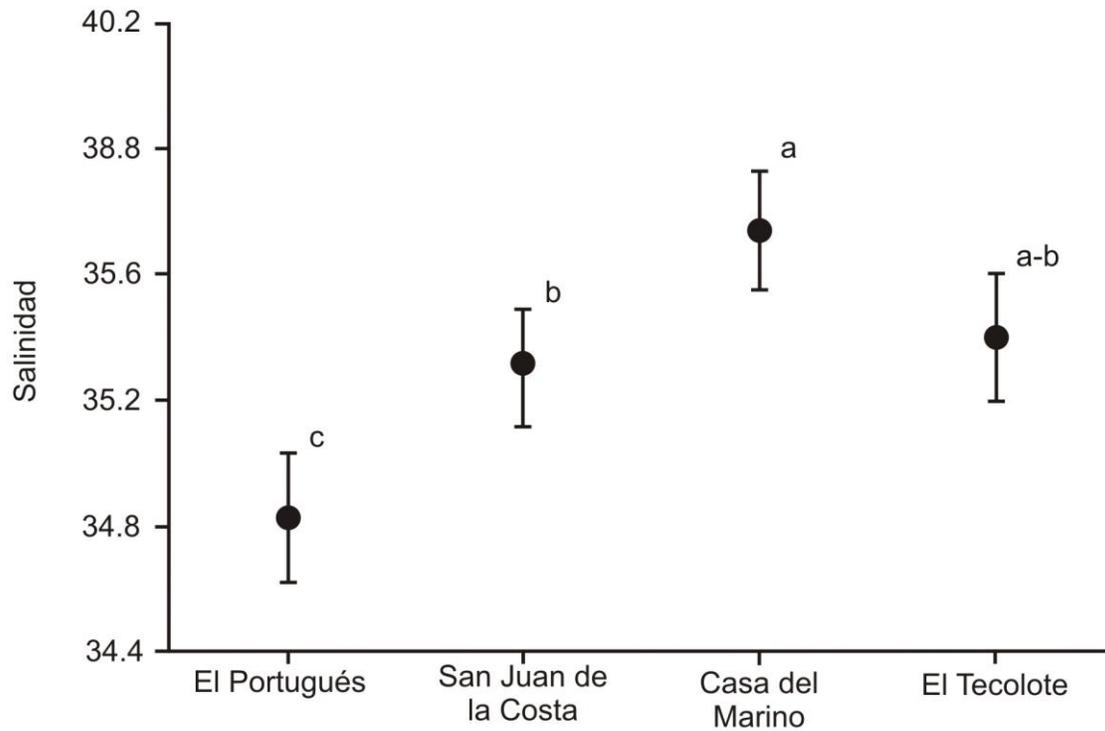


Figura 47. Salinidad promedio ( $\pm$  ES) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-c) denotan diferencias significativas.

Así mismo, la salinidad promedio presentó muy poca variación, aunque significativa ( $F_{2,357} = 26$ ,  $p < 0.05$ ) entre 2014 ( $35.4 \pm 0.2$ ) y 2015 ( $35 \pm 0.2$ ) (Fig. 48).

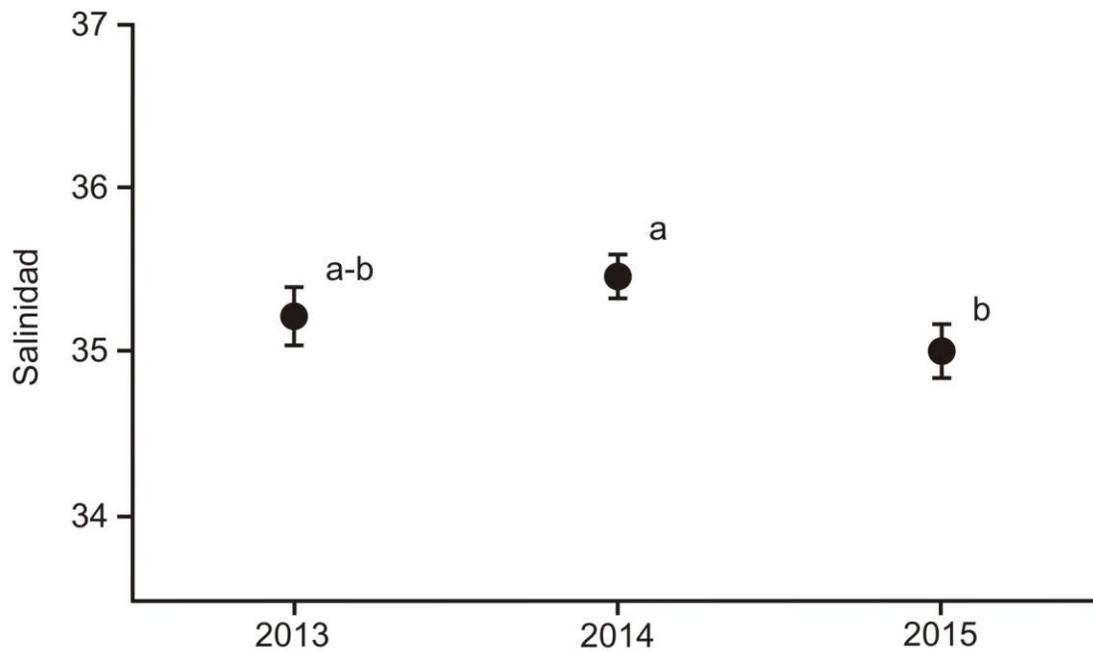


Figura 48. Salinidad promedio ( $\pm$  ES) en la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.

La salinidad promedio registrada en los cuatro sitios fue similar y con poca variabilidad mensual (34.7 a 35.6) (Fig. 49), se observaron diferencias significativas de acuerdo al sitio, mes y año (Tabla XVIII).

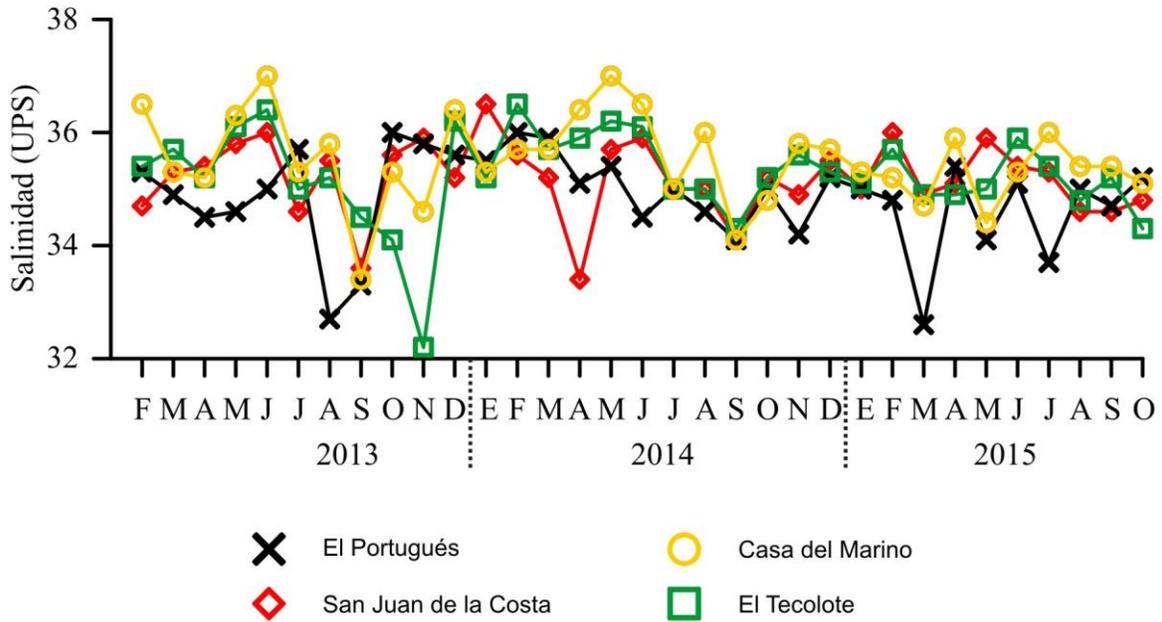


Figura 49. Salinidad promedio mensual ( $\pm$  ES) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio.

Tabla XVIII. Diferencias significativas para la salinidad, mostradas por el análisis de varianza multifactorial tomando como factores sitio, mes y año.

	<i>gl</i>	MS	F	<i>p</i>
Sitio	3	13.0	26	<b>&lt;0.001</b>
Año	2	7.8	16	<b>&lt;0.001</b>
Mes	11	6.9	14	<b>&lt;0.001</b>
Sitio*año	6	1.1	2	<b>0.0417</b>
Sitio*Mes	33	1.5	3	<b>&lt;0.001</b>
Año*Mes	19	2.0	4	<b>&lt;0.001</b>
Sitio*Año*Mes	57	1.7	3	<b>&lt;0.001</b>
Error	357	0.5		

### 8.6.3 Turbidez

Los valores registrados de turbidez presentaron una amplia variabilidad en los meses y los sitios durante los tres años de muestreo. La turbidez promedio en El Portugués ( $10.1 \pm 1$  NTU) y San Juan de la Costa ( $10.4 \pm 0.9$  NTU) fue significativamente mayor ( $F_{3,357}=7.12$ ,  $p < 0.05$ ) a El Tecolote ( $6.4 \pm 3.6$  NTU) y sin diferencia significativa con Casa del Marino ( $9.1 \pm 3.0$  NTU) (Fig. 50).

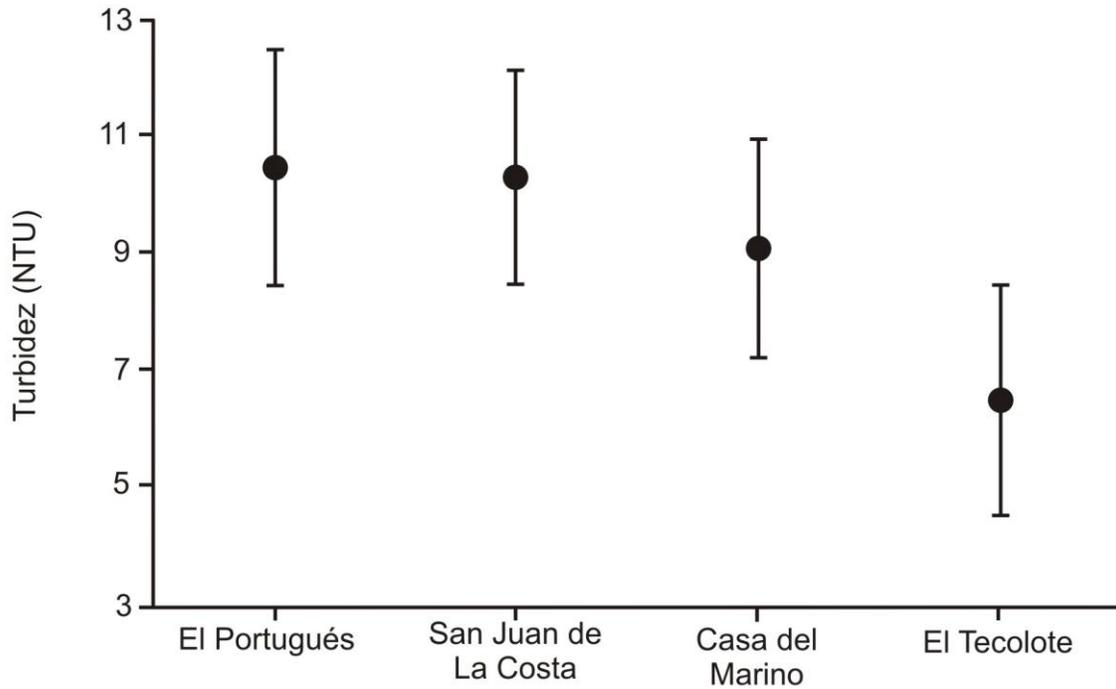


Figura 50. Turbidez promedio ( $\pm$  ES) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz.

En 2014 la turbidez promedio registrada ( $7.1 \pm 3.0$  NTU) resultó significativamente menor ( $F_{2,486} = 6.1802$ ,  $p < 0.05$ ) que la de 2013 ( $10.9 \pm 3.0$  NTU) y 2015 ( $10.1 \pm 3.6$  NTU) (Fig. 51).

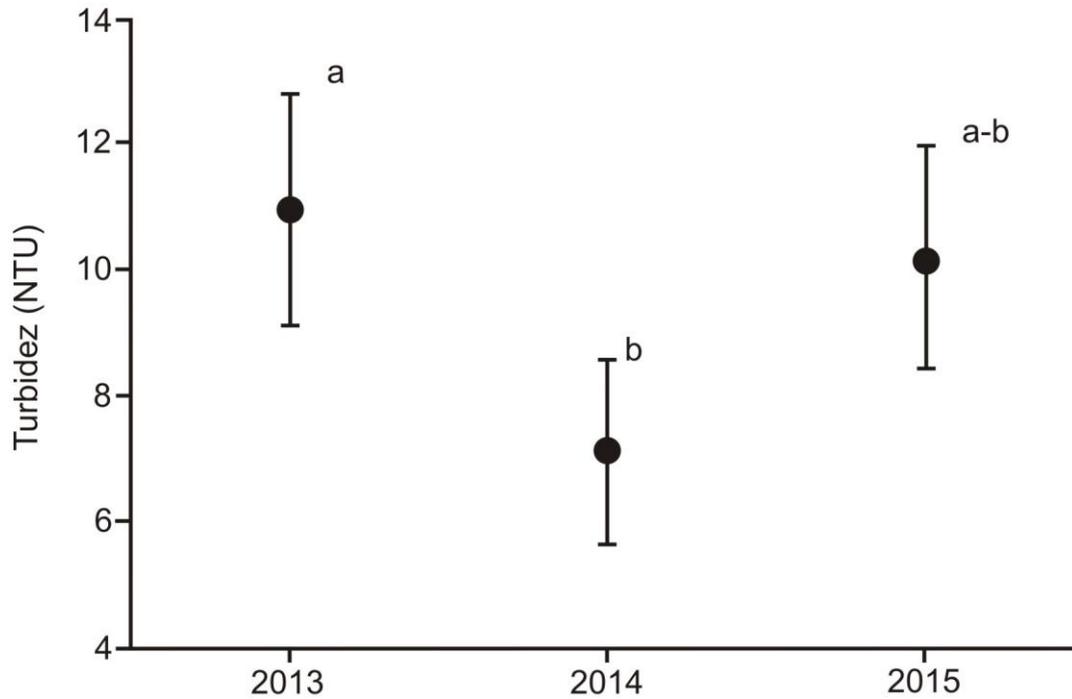


Figura 51. Turbidez promedio ( $\pm$  ES) de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.

Respecto al análisis comparativo entre sitios, años y meses se registraron diferencias significativas ( $F_{57,357} = 3.793$ ,  $p < 0.05$ ) pero no se observó un patrón definido (Tabla XIX, Fig. 52).

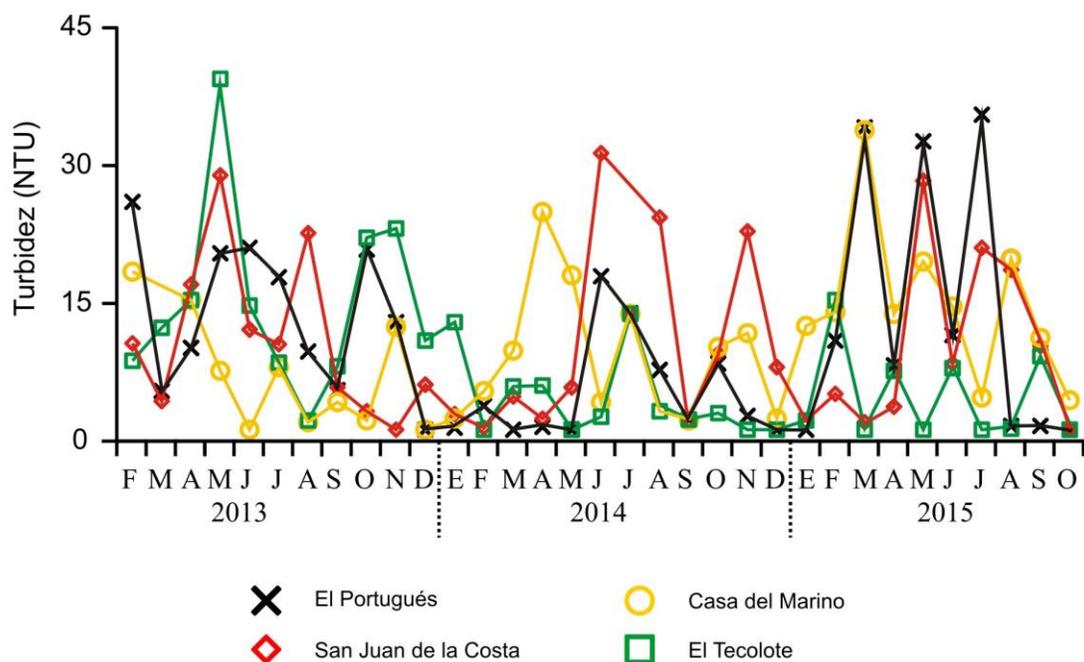


Figura 52. Turbidez promedio mensual en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio.

Tabla XIX. Diferencias significativas para la turbidez, mostradas por el análisis de varianza multifactorial, tomando como factores sitio, mes y año.

	<i>gl</i>	MS	<i>F</i>	<i>p</i>
Sitio	3	389.70	7.1208	<b>&lt;0.001</b>
Año	2	715.04	13.0656	<b>&lt;0.001</b>
Mes	11	466.06	8.5161	<b>&lt;0.001</b>
Sitio*Año	6	933.90	17.0647	<b>&lt;0.001</b>
Sitio*Mes	33	286.35	5.2324	<b>&lt;0.001</b>
Año*Mes	19	235.53	4.3038	<b>&lt;0.001</b>
Sitio*Año*Mes	57	207.62	3.7938	<b>&lt;0.001</b>
Error	357	54.73		

## 8.4 Nutrientes

### 8.4.1 Nitritos

La mayor concentración de nitritos ( $\text{NO}_2^-$ ) promedio se registró en San Juan de la Costa, siendo significativamente diferente ( $F_{3,207} = 81.15592$ ,  $p < 0.005$ ) a Casa del Marino, El Tecolote y El Portugués (Fig. 53).

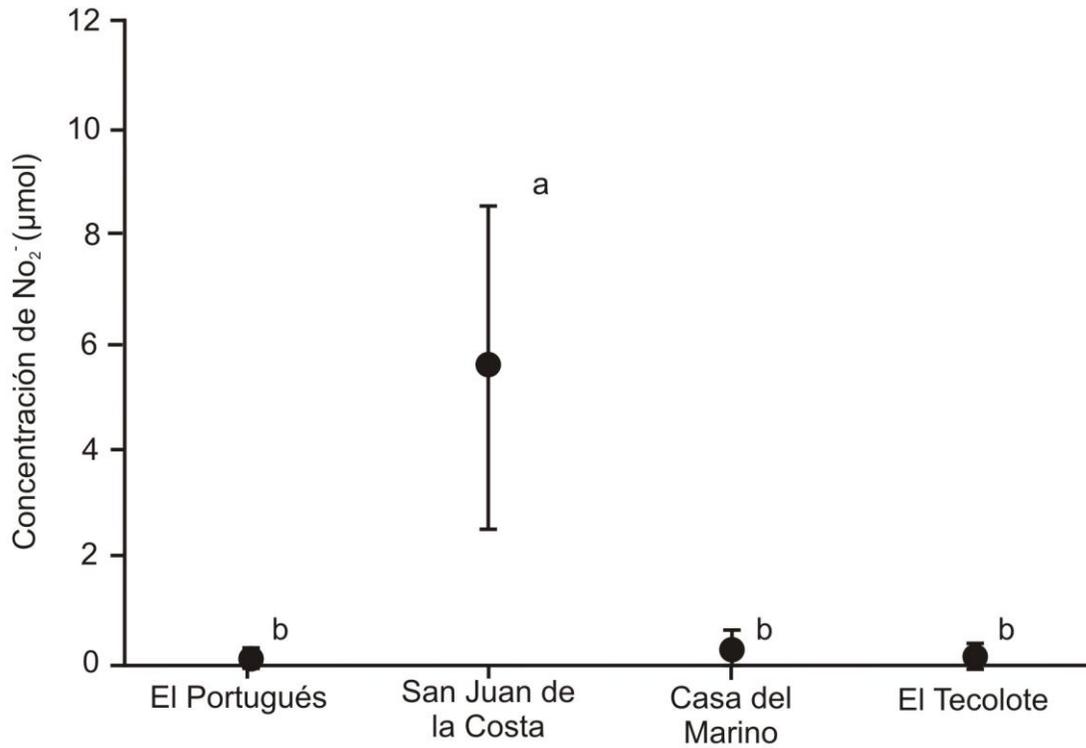


Figura 53. Concentración promedio ( $\pm$  ES) de nitritos ( $\text{NO}_2^-$ ) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.

Las concentraciones de nitritos no mostraron diferencias significativas con respecto al año. Sin embargo, se observó que la concentración más alta se registró en el año 2014 (Fig. 54).

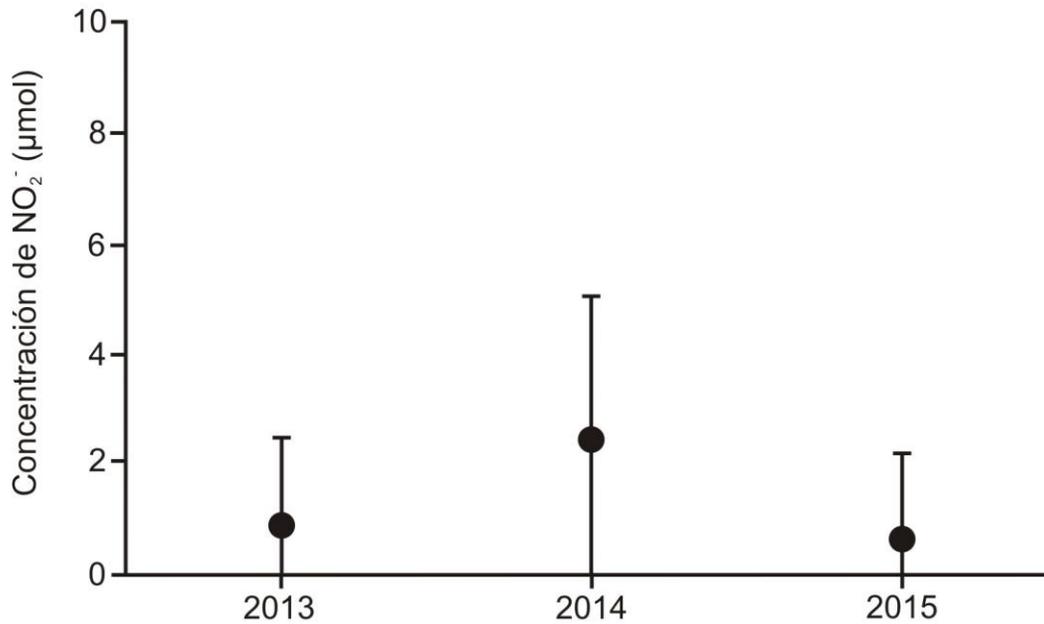


Figura 54. Concentración promedio ( $\pm$  ES) de nitritos ( $\text{NO}_2^-$ ) en la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio.

Las concentraciones de nitritos mostraron diferencias significativas con respecto al sitio, año y mes ( $F_{56,207} = 3.71084$ ,  $p < 0.05$ ). Las concentraciones observadas en El Portugués, Casa del Marino y El Tecolote fueron apenas perceptibles (menores a  $1.5 \mu\text{mol}$ ); sin embargo, en San Juan de la Costa pudieron observarse picos de concentración de hasta  $30 \mu\text{mol}$ . La variación en este sitio fue diferente en los tres años siendo el pico de concentración más alto en septiembre y octubre del 2014 (Tabla XX, Fig. 55).

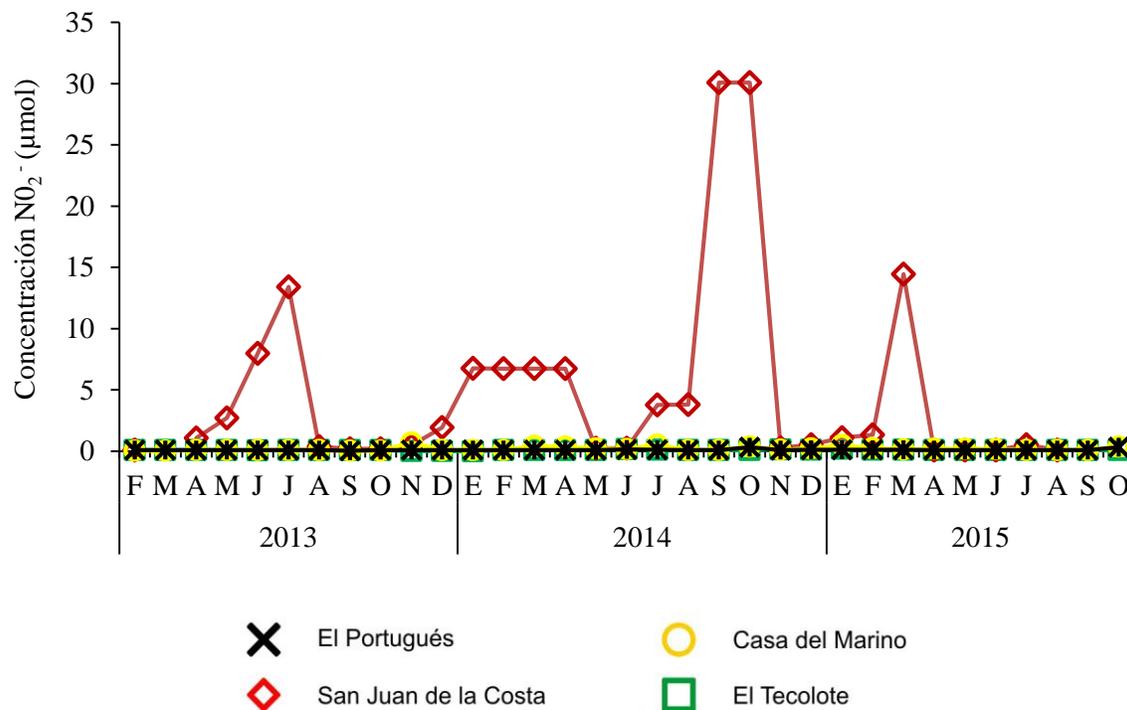


Figura 55. Concentración mensual promedio ( $\pm$  ES) de nitritos ( $\text{NO}_2^-$ ) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio.

Tabla XX. Diferencias significativas para  $\text{NO}_2^-$ , mostradas por el análisis de varianza multifactorial, tomando como factores sitio, mes y año.

	<i>gl</i>	MS	F	<i>p</i>
Sitio	3	1011.646	81.15592	<0.01
Año	2	102.628	8.23296	0.09
Mes	11	121.337	9.73386	<0.01
Sitio* Año	6	55.223	4.43006	<0.01
Sitio*Mes	33	93.858	7.52948	<0.01
Año*Mes	19	60.135	4.82414	<0.01
Sitio*Año*Mes	56	46.257	3.71084	<0.01
Error	207	12.465		

### 8.4.2 Nitratos

Las concentraciones de nitratos ( $\text{NO}_3^-$ ) mostraron diferencias significativas con respecto al sitio ( $F_{3, 207} = 255.173$ ,  $p < 0.05$ ). La concentración de San Juan de la Costa ( $7.8 \mu\text{mol}$ ), fue casi el doble respecto a Casa del Marino ( $4.27 \mu\text{mol}$ ); estas

fueron significativamente diferentes a las concentraciones de El Tecolote y El Portugués (Fig. 56).

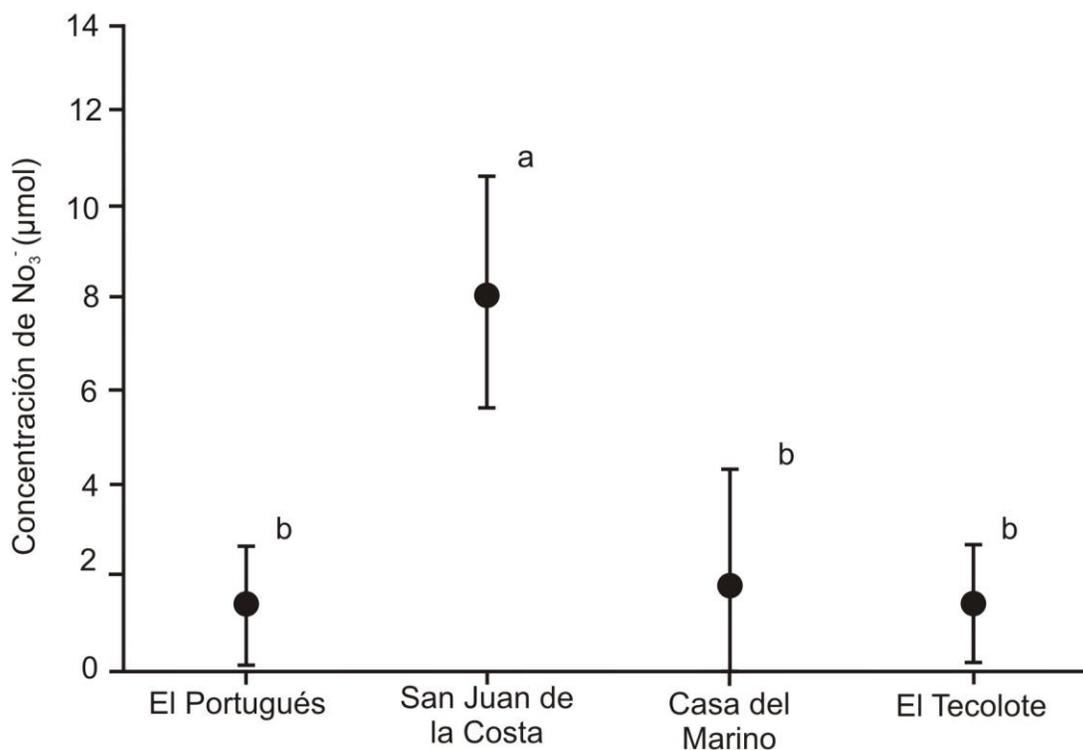


Figura 56. Concentración promedio ( $\pm$  ES) de nitratos ( $\text{NO}_3^-$ ) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.

Las concentraciones de nitratos no mostraron diferencias significativas respecto al año; sin embargo, las concentraciones de nitratos en 2013 ( $4.8 \mu\text{mol}$ ) mostraron una tendencia a disminuir de 2013 a 2015 (Fig. 57).

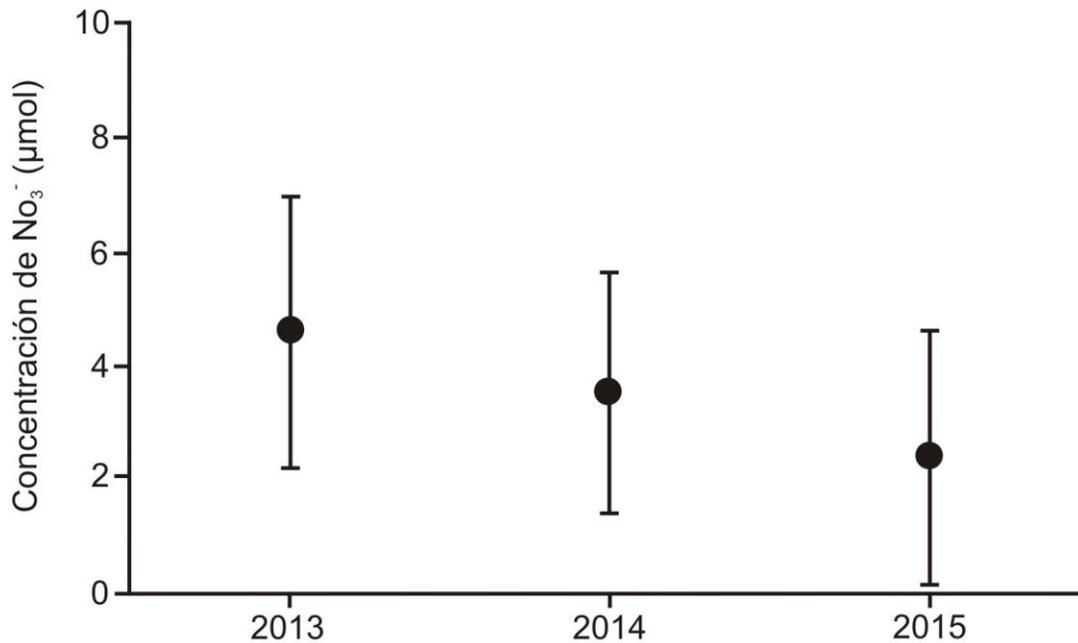


Figura 57. Concentración promedio ( $\pm$  ES) de nitratos ( $\text{NO}_3^-$ ) en la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio.

Las concentraciones de nitratos mostraron diferencias significativas con respecto al sitio, año y mes ( $F_{56,207} = 13.065$ ,  $p < 0.05$ ). Los sitios con mayor concentración de nitratos fueron San Juan de la Costa y Casa del Marino, se observaron diferencias entre los tres años sin observar un patrón claro (Tabla XXI, Fig. 58).

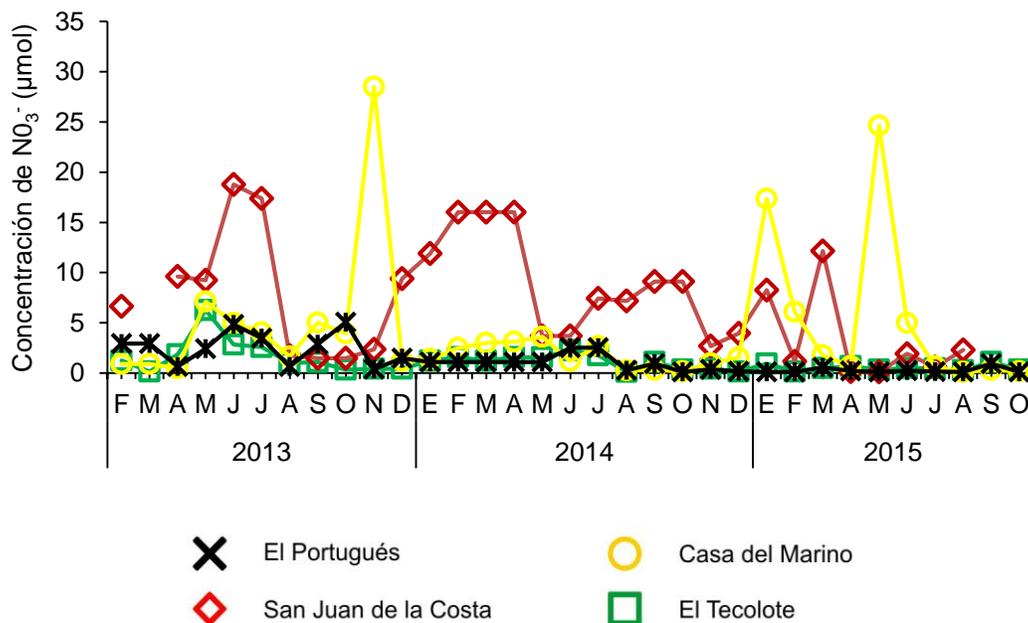


Figura 58. Concentración mensual promedio ( $\pm$  ES) de nitratos ( $\text{NO}_3^-$ ) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio.

Tabla XXI. Diferencias significativas para  $\text{NO}_3^-$ , mostradas por el análisis de varianza multifactorial, tomando como factores sitio, mes y año.

	<i>gl</i>	MS	F	<i>p</i>
Sitio	3	853.455	255.173	<0.01
Año	2	81.655	24.414	0.1
Mes	11	44.069	13.176	<0.01
Año*Mes	19	50.426	15.077	<0.01
Sitio*Año	6	73.218	21.891	<0.01
Sitio*Mes*	33	46.036	13.764	<0.01
Sitio*Año*Mes	56	43.699	13.065	<0.01
Error	207	3.345		

### 8.4.3 Amonio

La concentración de amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) mostró diferencias significativas respecto al sitio ( $F_{3,207} = 47.9952$ ,  $p < 0.05$ ). En San Juan de la Costa la concentración de amonio fue

significativamente más alta que en los otros sitios, siendo ocho veces mayor que el valor encontrado en Casa del Marino, El Tecolote y El Portugués (Fig. 59).

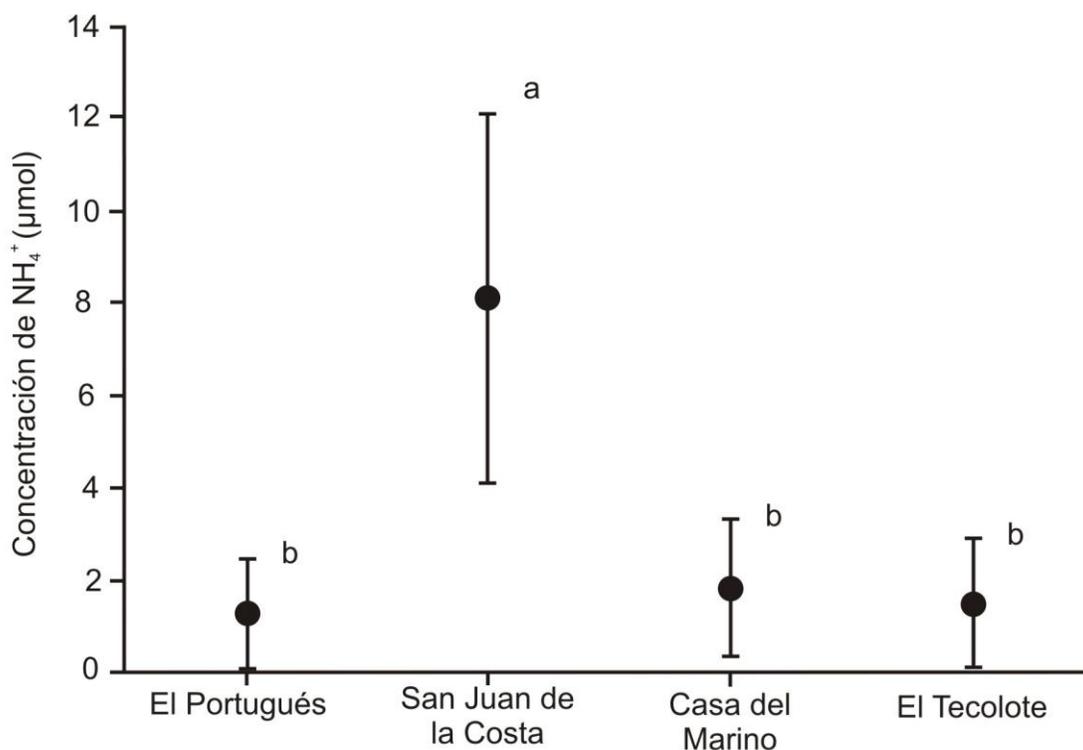


Figura 59. Concentración promedio ( $\pm$  ES) de amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.

Con respecto a la concentración de amonio se encontró que no hubo diferencias significativas entre los años. Sin embargo, se observó que la concentración de amonio fue más alta en 2013 y 2014 con respecto a aquella del 2015 (Fig. 60).

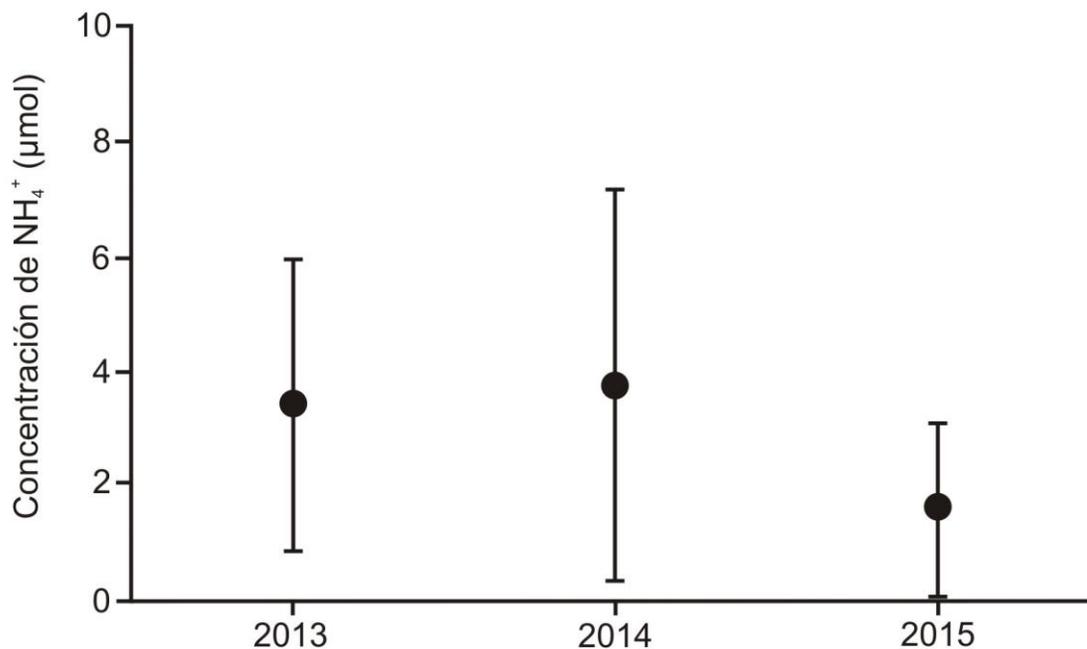


Figura 60. Concentración promedio ( $\pm$  ES) de amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) en la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio.

Se observaron diferencias significativas en la concentración del amonio dependiendo del sitio, año y mes ( $F_{56,207} = 4.1977$ ,  $p > 0.05$ ). El sitio con mayor concentración fue San Juan de la Costa, los valores máximos se registraron en julio del 2013 y septiembre y octubre del 2014, en 2015 la mayor concentración se presentó en el mes de marzo. De enero a junio las concentraciones de amonio tuvieron poca variación en el promedio general (Tabla XXII, Fig. 61).

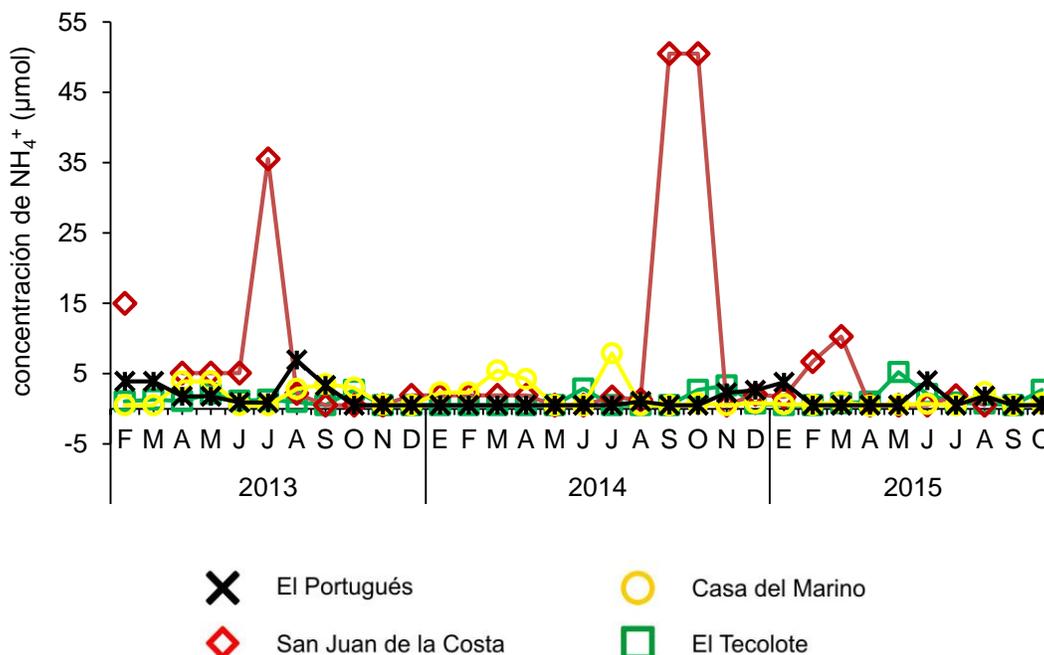


Figura 61. Concentración mensual promedio ( $\pm$  ES) de amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio.

Tabla XXII. Diferencias significativas para  $\text{NH}_4^+$ , mostradas por el análisis de varianza multifactorial, tomando como factores sitio, mes y año.

	<i>gl</i>	MS	F	<i>p</i>
Sitio	3	1865.561	47.9952	<0.01
Año	2	71.636	1.8430	0.16
Mes	11	373.511	9.6093	<0.01
Sitio*Año	6	87.343	2.2471	<0.01
Sitio*Mes	33	308.520	7.9373	<0.01
Año*mes	19	171.027	4.4000	<0.01
Sitio*Año*Mes	56	163.164	4.1977	<0.01
Error	207	38.870		

#### 8.4.4 Nitrógeno inorgánico disuelto

La mayor concentración promedio del nitrógeno inorgánico disuelto (NID) se registró en San Juan de la Costa ( $21.2 \pm 5.2 \mu\text{mol}$ ), siendo significativamente diferente ( $F_{3,207} = 105.3160$ ,  $p < 0.05$ ) a Casa del Marino ( $6.2 \pm 2.5 \mu\text{mol}$ ), El Tecolote ( $3.1 \pm 1.6 \mu\text{mol}$ ) y El Portugués ( $2.6 \pm 1.5 \mu\text{mol}$ ) (Fig. 62).

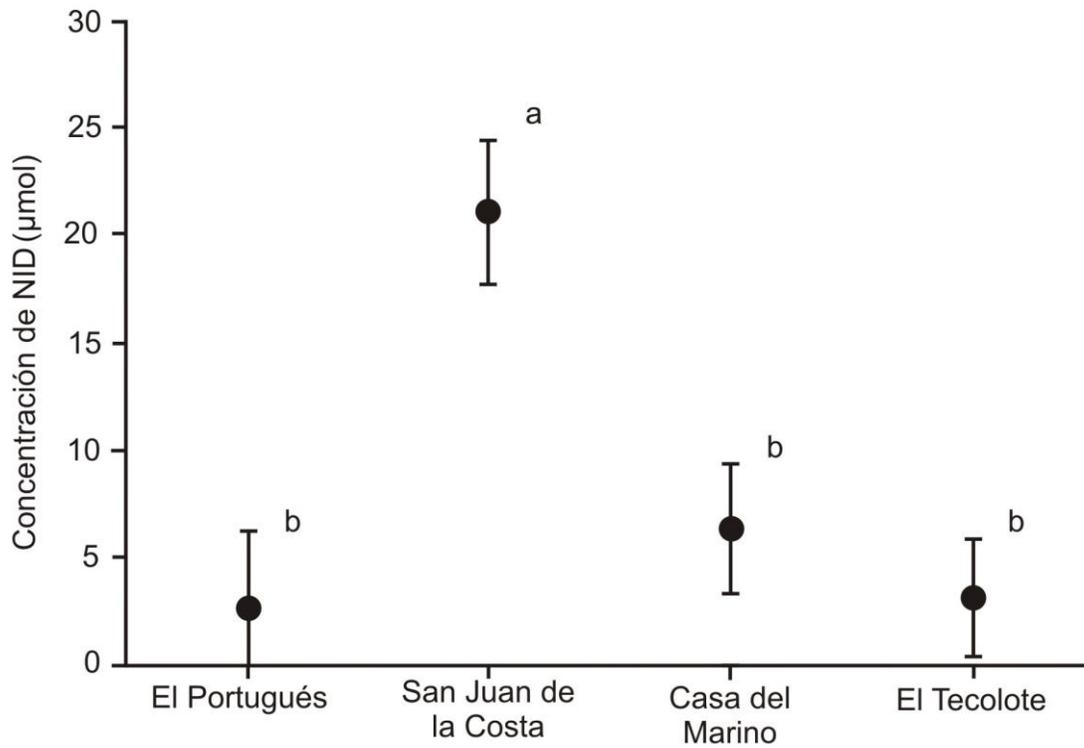


Figura 62. Concentración promedio ( $\pm$  ES) del nitrógeno inorgánico disuelto (NID) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.

En 2013 la concentración promedio de NID ( $9.8 \pm 3.6 \mu\text{Mol}$ ) no mostró diferencias significativas respecto a 2014 ( $8.9 \pm 4.5 \mu\text{mol}$ ) y 2015 ( $5.2 \pm 2.8 \mu\text{mol}$ ) (Fig. 63).

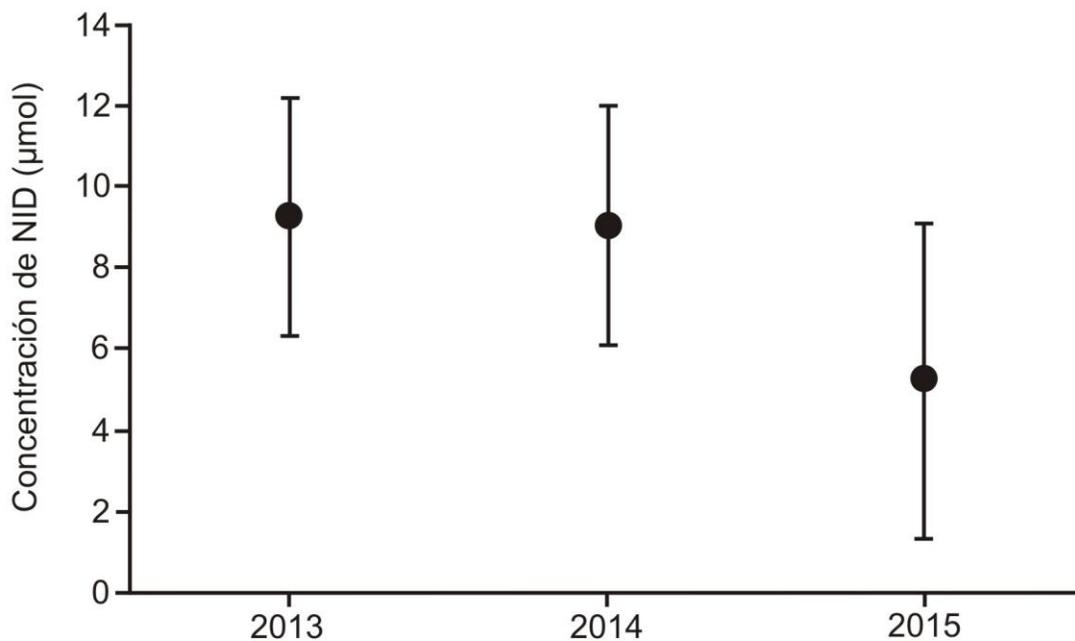


Figura 63. Concentración promedio ( $\pm$  ES) del nitrógeno inorgánico disuelto (NID) de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio.

Entre los años, meses y sitios de muestreo se encontraron diferencias significativas ( $F_{56,207} = 5.2438$ ,  $p < 0.05$ ), pero no se observó un patrón definido en los meses que tuvieran una mayor o menor concentración (Tabla XXIII, Fig. 64).

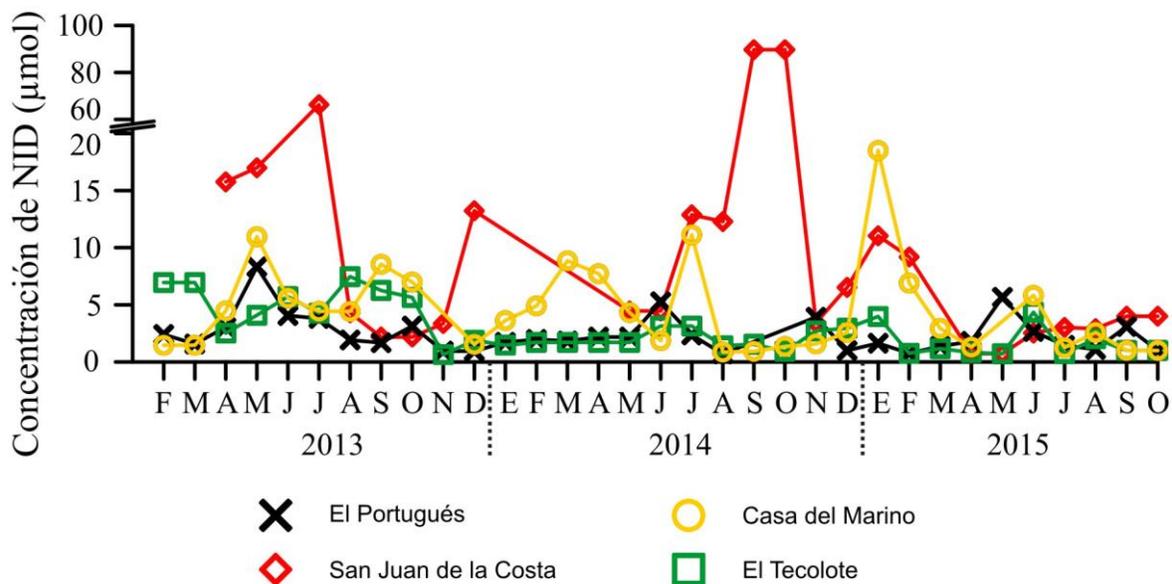


Figura 64. Concentración mensual promedio ( $\pm$  ES) del nitrógeno inorgánico disuelto (NID) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio.

Tabla XXIII. Diferencias significativas para el NID, mostradas por el análisis de varianza multifactorial, tomando como factores sitio, mes y año.

	<i>gl</i>	MS	<i>F</i>	<i>p</i>
Sitio	3	10972.86	105.3160	<0.001
Año	2	43.43	0.4168	0.659
Mes	11	776.91	7.4566	<0.001
Sitio*Año	6	165.66	1.5900	0.151
Sitio*Mes	33	884.71	8.4913	<0.001
Año*Mes	19	439.67	4.2199	<0.001
Sitio*Año*Mes	56	546.35	5.2438	<0.001
Error	207	104.19		

#### 8.4.5 Nitrógeno total

La concentración de nitrógeno total (NT) fue más alta en San Juan de la Costa ( $32.6 \pm 6.3 \mu\text{mol}$ ) y Casa del Marino ( $30.5 \pm 5.3 \mu\text{mol}$ ), siendo significativamente diferentes ( $F_{3, 207} = 27.0859$ ,  $p < 0.05$ ) a El Tecolote ( $19.3 \pm 3.6 \mu\text{mol}$ ) y El Portugués ( $12.4 \pm 3.6 \mu\text{mol}$ ) (Fig. 65).

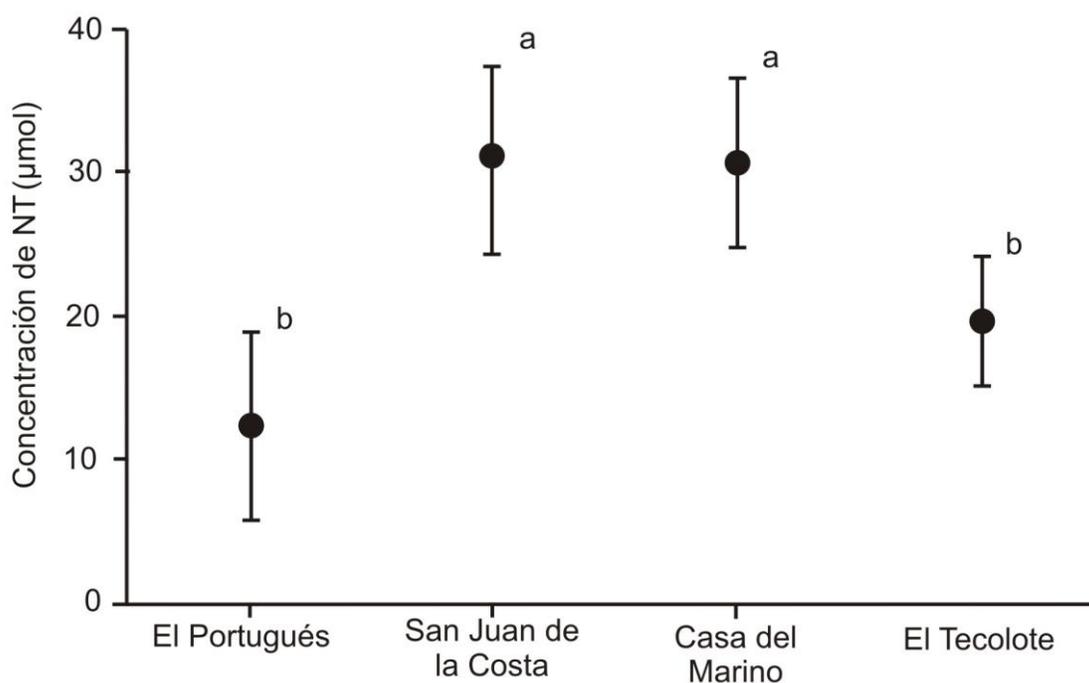


Figura 65. Concentración promedio ( $\pm$  ES) del nitrógeno total (NT) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.

Así mismo, mostró diferencias significativas entre años ( $F_{2, 207} = 3.571$ ,  $p < 0.05$ ). La concentración de NT fue significativamente más alta en 2014 ( $28.2 \pm 5.9 \mu\text{mol}$ ) que en 2015 ( $17.3 \pm 3.6 \mu\text{mol}$ ), 2013 no mostró diferencias significativas ( $22.4 \pm 4.2 \mu\text{mol}$ ) (Fig. 66).

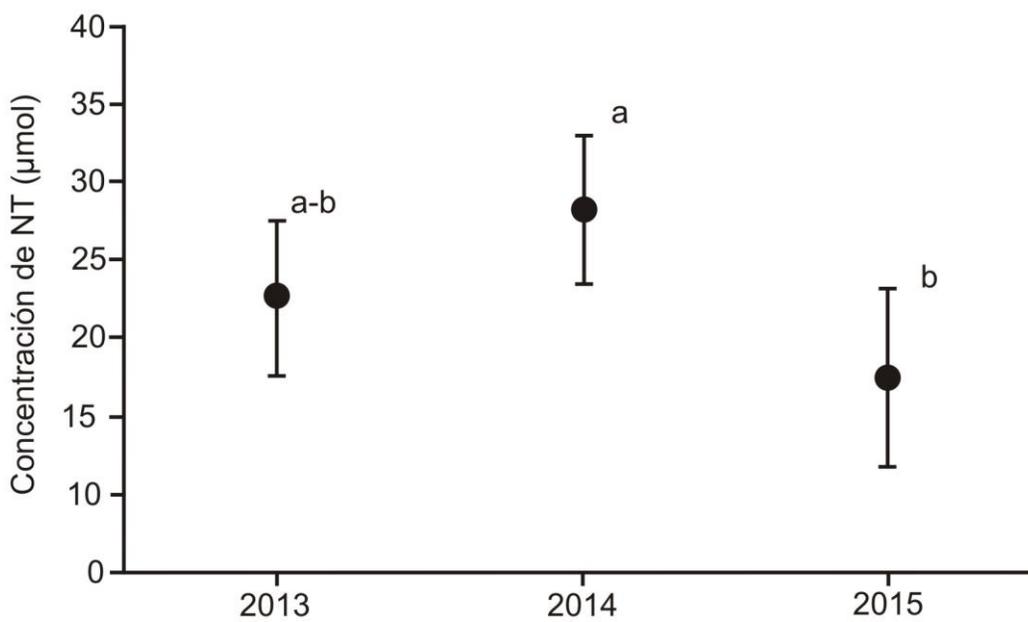


Figura 66. Concentración promedio ( $\pm$  ES) del nitrógeno total (NT) de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.

Respecto a la localidad y mes las diferencias fueron significativas ( $F_{56, 207} = 2.7235$ ,  $p < 0.05$ ); sin embargo, no se observó un patrón definido (Tabla XXIV, Fig. 67).

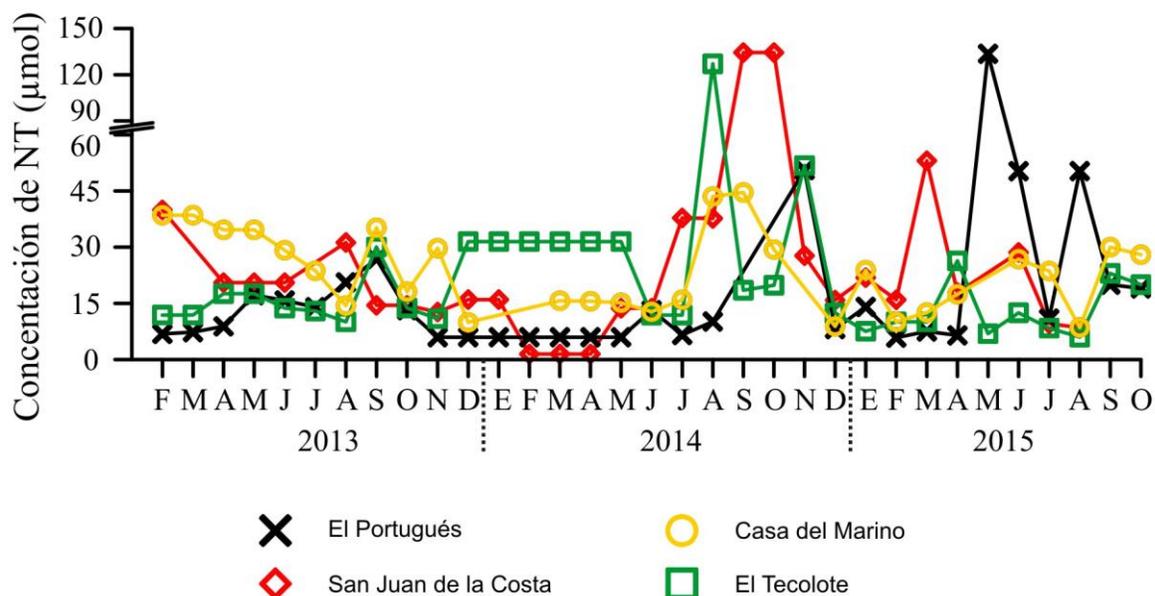


Figura 67. Concentración mensual promedio ( $\pm$  ES) del nitrógeno total (NT) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio.

Tabla XXIV. Diferencias significativas para NT, mostradas por el análisis de varianza multifactorial, tomando como factores sitio, mes y año.

	<i>gl</i>	MS	F	<i>p</i>
Sitio	3	10928.5	27.0859	<0.001
Año	2	2519.7	3.5712	0.029
Mes	11	3001.9	7.4400	<0.001
Sitio*Año	6	1258.7	3.1197	<0.001
Sitio*Mes	33	2185.4	5.4165	<0.001
Año*Mes	19	1449.3	3.5920	<0.001
Sitio*Año*Mes	56	1098.9	2.7235	<0.001
Error	207	403.5		

### 8.5.6 Ortofosfatos

En San Juan de la Costa se observó la mayor concentración de  $\text{PO}_4^{3-}$  ( $1.78 \pm 1.5$   $\mu\text{mol}$ ), siendo significativamente diferente ( $F_{3,207} = 48.9747$ ,  $P < 0.05$ ) a El Portugués ( $0.9 \pm 0.7$   $\mu\text{mol}$ ), Casa del Marino ( $0.8 \pm 0.8$   $\mu\text{mol}$ ) y El Tecolote ( $0.7 \pm 0.7$   $\mu\text{mol}$ ) (Fig. 68).

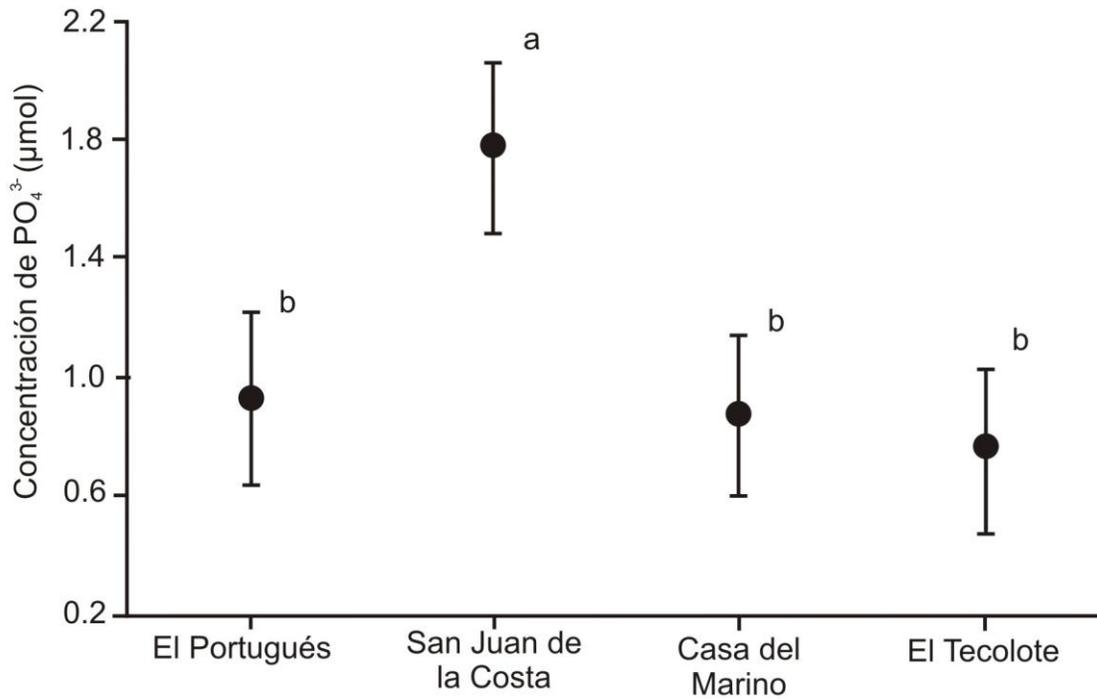


Figura 68. Concentración promedio ( $\pm$  ES) de ortofosfatos ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.

Se observó que la concentración determinada en 2014 ( $1.4 \pm 1.3 \mu\text{mol}$ ) fue significativamente mayor ( $F_{2,207} = 17.7592$ ,  $p < 0.05$ ) a la de 2013 ( $0.7 \pm 1.6 \mu\text{mol}$ ) y 2015 ( $0.9 \pm 0.9 \mu\text{mol}$ ) (Fig. 69).

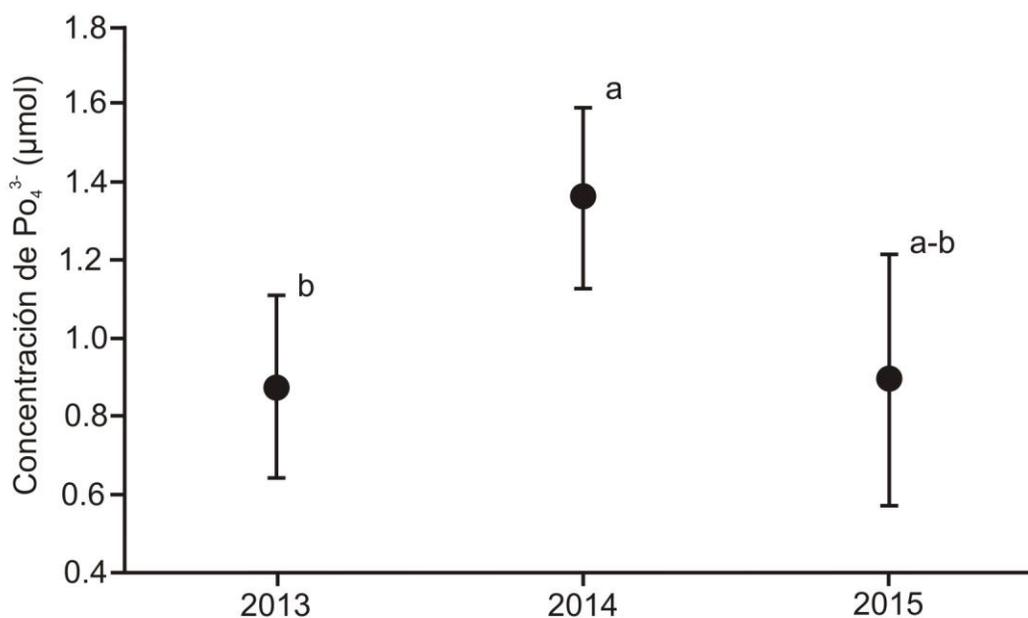


Figura 69. Concentración promedio ( $\pm$  ES) de ortofosfatos ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.

En los sitios se registraron diferencias significativas entre meses y años ( $F_{56,207} = 1.2961$ ,  $p < 0.05$ ), sin mostrar un patrón definido (Tabla XXV, Fig. 70).

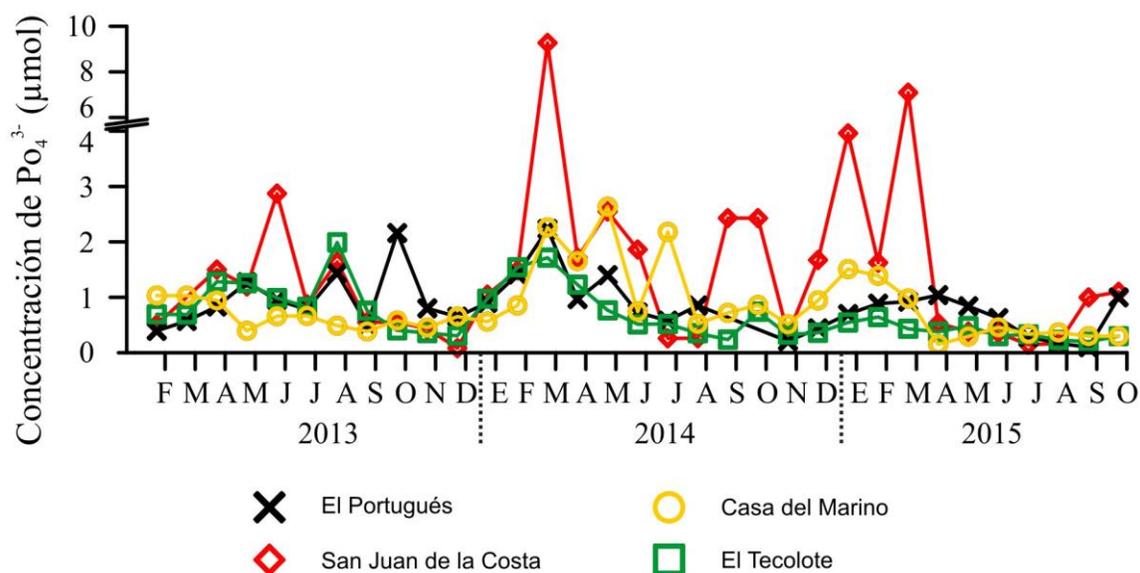


Figura 70. Concentración mensual promedio ( $\pm$  ES) de ortofosfatos ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio.

Tabla XXV. Diferencias significativas para  $\text{PO}_4^{3-}$ , mostradas por el análisis de varianza multifactorial, tomando como factores sitio, mes y año.

	<i>gl</i>	MS	<i>F</i>	<i>p</i>
Sitio	3	26.0851	48.9747	<0.001
Año	2	9.4590	17.7592	<0.001
Mes	11	12.2806	23.0569	<0.001
Sitio*Año	6	2.8725	5.3932	<0.001
Sitio*Mes	33	6.7542	12.6809	<0.001
Año*Mes	19	2.1501	4.0368	<0.001
Sitio*año*Mes	56	0.6903	1.2961	0.01
Error	207	0.5326		

### 8.5.7 Fósforo Total

La concentración de fósforo total (PT) fue significativamente mayor ( $F_{3,206} = 41.3489$ ,  $p < 0.05$ ) en San Juan de la Costa ( $2.8 \pm 1.9 \mu\text{mol}$ ) con respecto a Casa del Marino ( $1.5 \pm 0.8 \mu\text{mol}$ ), El Tecolote ( $1.2 \pm 0.8 \mu\text{mol}$ ) y El Portugués ( $1.1 \pm 0.8 \mu\text{mol}$ ) (Fig. 71).

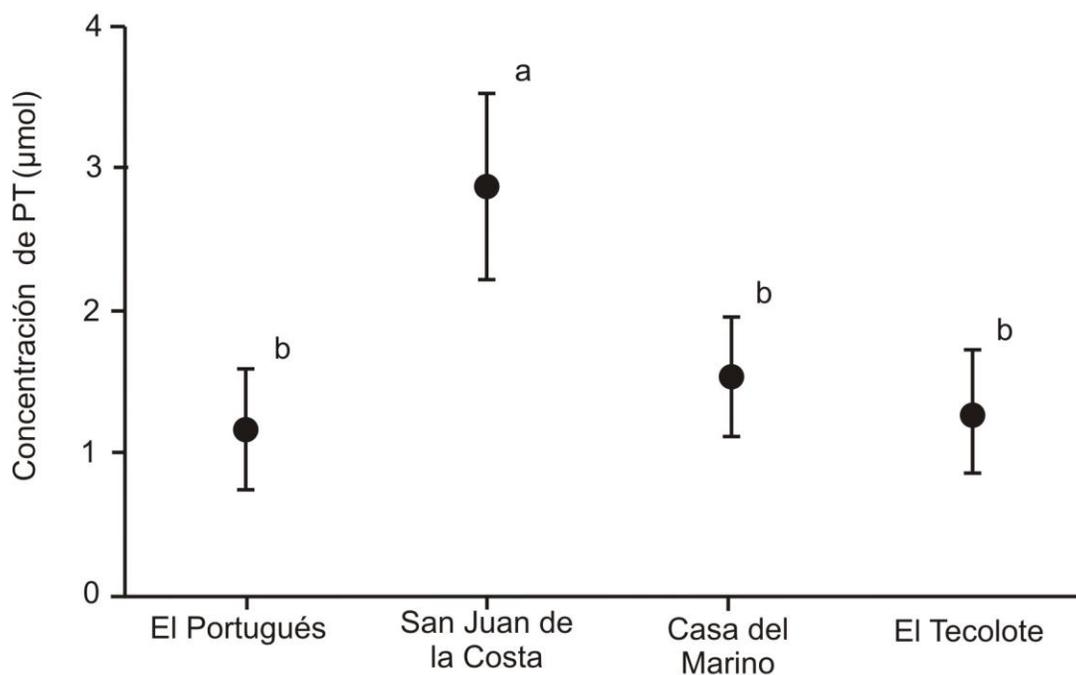


Figura 71. Concentración promedio ( $\pm$  ES) de fósforo total (PT) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.

Se encontraron diferencias significativas con respecto al año ( $F_{2,206} = 16.2449$ ,  $p < 0.05$ ), en 2013 fue significativamente menor ( $1.2 \pm 0.8 \mu\text{mol}$ ) a 2014 ( $1.9 \pm 1.7 \mu\text{mol}$ ) y 2015 ( $2.0 \pm 1.1 \mu\text{mol}$ ) (Fig. 72).

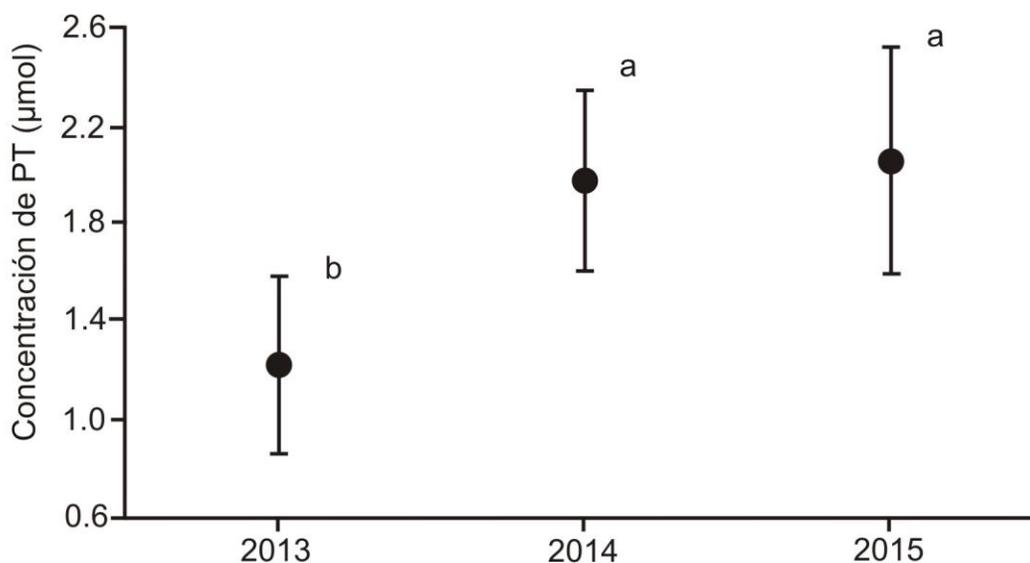


Figura 72. Concentración promedio ( $\pm$  ES) de fósforo total (PT) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio. Las letras (a-b) denotan diferencias significativas.

En los sitios se registraron diferencias significativas entre meses y años ( $F_{56,206} = 2.3891$ ,  $p < 0.05$ ), sin mostrar un patrón definido (Tabla XXVI, Fig. 73).

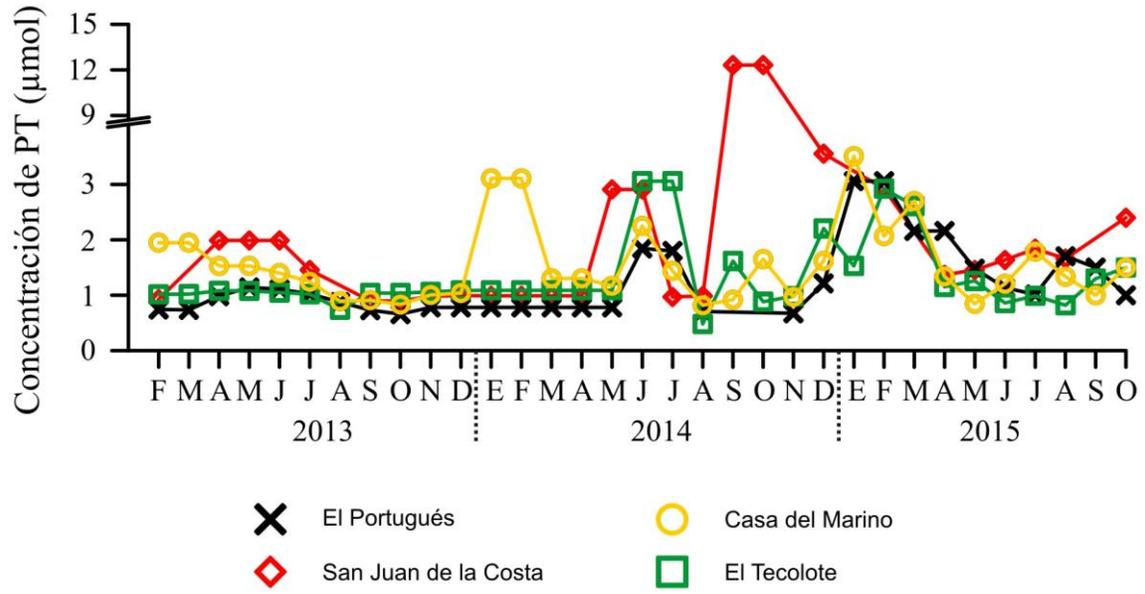


Figura 73. Concentración mensual promedio ( $\pm$  ES) del fósforo total (PT) en cuatro sitios de la Bahía de La Paz durante los tres años de estudio.

Tabla XXVI. Diferencias significativas para PT, mostradas por el análisis de varianza multifactorial, tomando como factores sitio, mes y año.

	<i>gl</i>	MS	<i>F</i>	<i>p</i>
Sitio	3	109.847	41.3489	<0.001
Año	2	43.156	16.2449	<0.001
Mes	11	11.225	4.2253	<0.001
Sitio*Año	6	15.632	5.8842	<0.001
Sitio*Mes	33	16.259	6.1203	<0.001
Año*Mes	19	8.354	3.1448	<0.001
Sitio*Año*Mes	56	6.347	2.3891	<0.001
Error	206	2.657		

## 8.6 Variables biológicas vs parámetros hidrológicos y nutrientes

### 8.6.1 Correlación simple

Los análisis de regresión lineal para detectar si alguno de los parámetros hidrológicos medidos (temperatura superficial del mar, salinidad, turbidez, nitritos, nitratos, amonio, nitrógeno inorgánico disuelto, ortofosfatos, fósforo total) explicaban las variaciones en reclutamiento, cobertura, longitud, estadios

reproductivos y biomasa estacional de cada una de las especies importantes, mostraron pocas relaciones significativas ( $R^2 > 0.6$ ).

Respecto a la reproducción se observó que el estadio reproductivo d de *U. acanthophora*, estaba inversamente relacionada con la biomasa, la temperatura y el amoníaco, y se correlacionó positivamente con el fósforo total en Casa del Marino. En San Juan de la Costa el estadio reproductivo c se correlacionó inversamente con la biomasa. El estadio reproductivo c de *U. flexuosa* mostró una correlación inversa con la salinidad (Fig. 74).

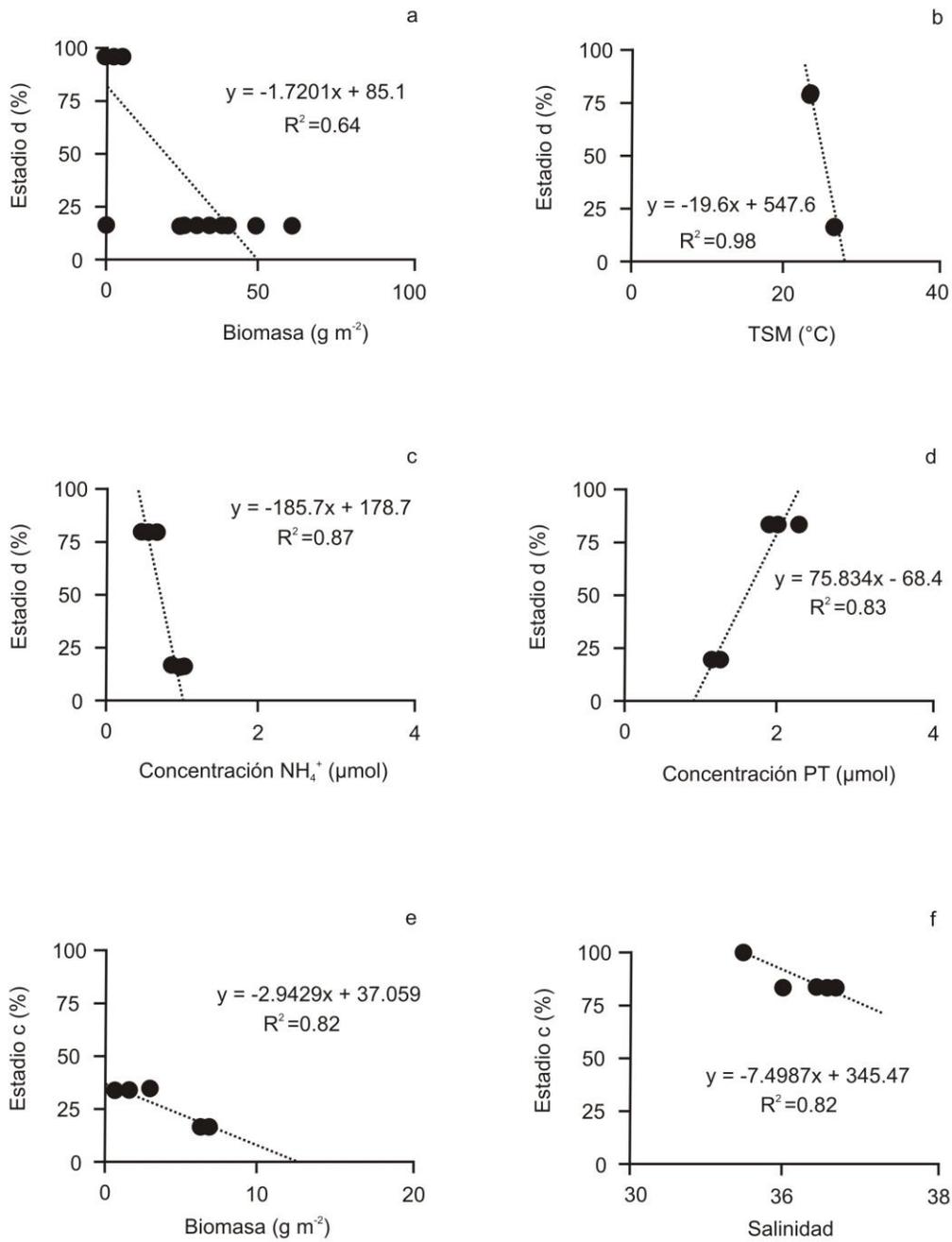


Figura 74. Correlación entre el porcentaje del estadio reproductivo d de la especie *U. acanthophora* y la biomasa estacional (a), temperatura superficial del mar (b), amonio (c) y fósforo total (d) en Casa del Marino; entre el estadio reproductivo c y la biomasa estacional (e) en San Juan de la Costa; y el estadio reproductivo c de la especie *U. flexuosa* y la salinidad (f).

### 8.6.2 Análisis de Componentes Principales

En el ACP los primeros tres componentes (PC) explicaron el 65% de la varianza acumulada (Tabla XXVII). En el PC1 (37%) el NID, el NT y el PT explicaron la mayor correlación, es decir a una mayor concentración de estos se observó un mayor reclutamiento y cobertura de *U. acanthophora*. Por el contrario, el mayor reclutamiento, longitud y cobertura de *U. flexuosa* estuvieron relacionados con una menor concentración de estos nutrientes en conjunto. En el PC2 se observó que a mayor salinidad y concentración de ortofosfatos y una menor turbidez fue mayor el reclutamiento y longitud de *U. acanthophora*, el reclutamiento y cobertura de *U. rigida* y la longitud y cobertura de *U. flexuosa*. En el PC3 la mayor relación se explicó por la temperatura y turbidez y se mantuvo la relación inversa entre la temperatura y el reclutamiento, longitud y cobertura de *U. acanthophora*, *U. flexuosa* y *U. rigida* (Tabla XXIX y Fig. 75).

Tabla XXVII. Eigenvalores de la matriz de correlación

	Eigenvalor	Porcentaje de la varianza total	Eigenvalor acumulado	Porcentaje de la varianza acumulado
1	2.290639	32.72341	2.290639	32.7234
2	1.280751	18.29645	3.57139	51.0199
3	1.011736	14.45337	4.583126	65.4732
4	0.862812	12.32589	5.445938	77.7991
5	0.818191	11.68844	6.264128	89.4875
6	0.437915	6.25592	6.702043	95.7435
7	0.297957	4.25653	7	100

Tabla XXVIII. Factor de las variables, basado en correlación (Base ACP). Temperatura superficial del mar (TSM), salinidad (S), turbidez (NTU), Nitrógeno inorgánico disuelto (NID), Nitrógeno Total (NT), Ortofosfato (PO<sub>4</sub>), Fosforo total (PT). R-Uac = Biomasa de reclutamiento de *Ulva acanthophora*, L-Uac = Longitud de *U. acanthophora*, C-Uac = Cobertura de *U. acanthophora*, R-Uf = Biomasa del reclutamiento de *U. flexuosa*, L-Uf = longitud de *U. flexuosa*, C-Uf = Cobertura de *U. flexuosa*, R-Ur = Biomasa del reclutamiento de *U. rigida*, L-Ur = Longitud de *U. rigida*, C-Ur = Cobertura de *U. rigida*.

	Factor 1	Factor 2	Factor 3
NID	-0.888139	0.064009	-0.068744
NT	-0.706029	-0.297753	0.113438
PO <sub>4</sub>	-0.465419	0.545582	-0.207781
PT	-0.850242	0.080354	-0.073357
TSM	-0.213642	-0.403259	0.680207
NTU	0.016077	-0.510433	-0.684204
PPT	0.133954	0.678765	0.121533
*R-Uac	-0.124895	0.132647	-0.16959
*R-Ufle	0.140143	0.062969	-0.191697
*R-Urig	-0.084606	0.157755	-0.131749
*T-Uac	-0.086606	0.14697	-0.254796
*T-Ufle	0.174593	0.163523	-0.157012
*T-Urig	-0.052418	0.081331	-0.174047
*C-Uac	-0.108278	0.086047	-0.168289
*C-Ufle	0.154963	0.110831	-0.190481
*C-Urig	-0.048074	0.322327	-0.188867

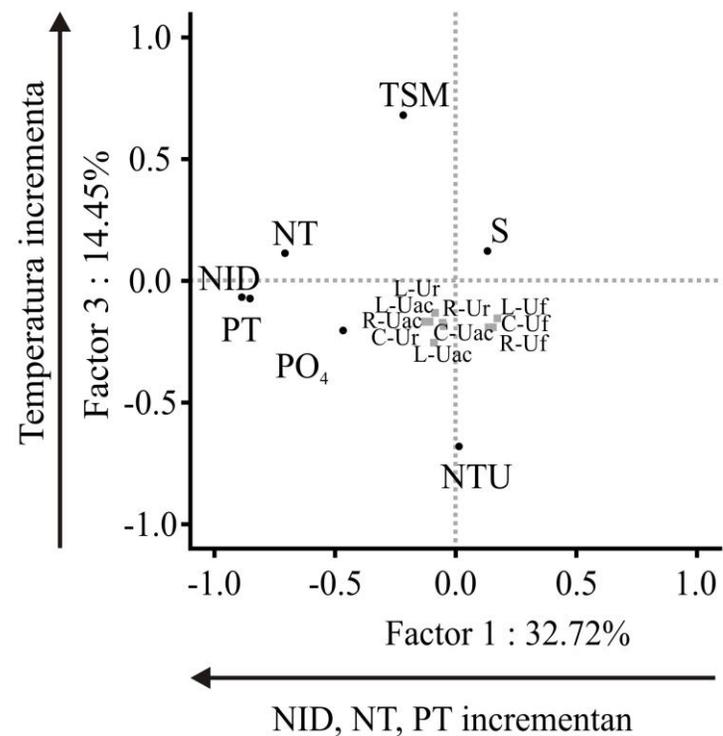
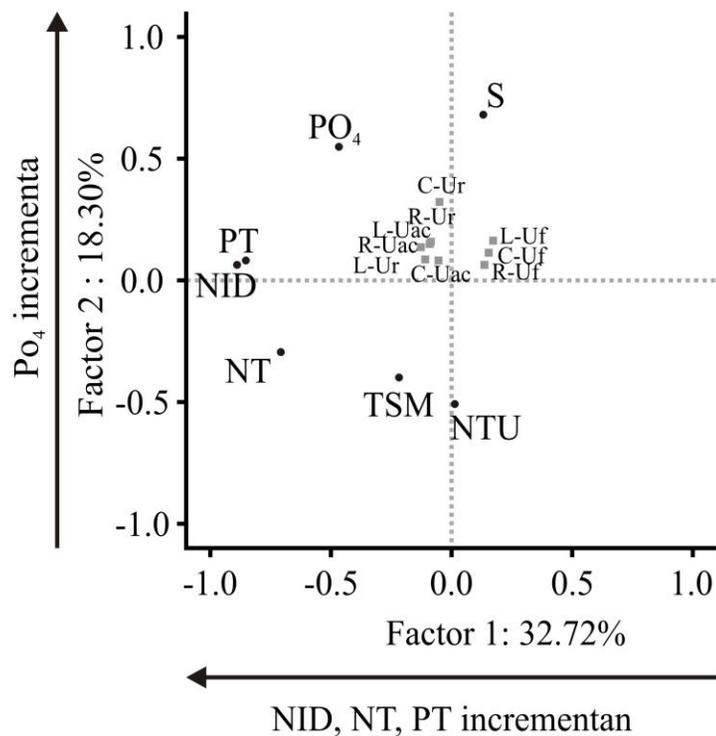


Figura 75. Análisis de componentes principales (ACP). A) Factor 1 vs. Factor 2, y B) Factor 1 vs. Factor 3, Temperatura superficial del mar (TSM), salinidad (S), turbidez (NTU), Nitrógeno inorgánico disuelto (NID), Nitrógeno Total (NT), Ortofosfato (PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>), Fosforo total (PT). R-Uac = Biomasa de reclutamiento de *Ulva acanthophora*, L-Uac = Longitud de *U. acanthophora*, C-Uac = Cobertura de *U. acanthophora*, R-Uf = Biomasa del reclutamiento de *U. flexuosa*, L-Uf = longitud de *U. flexuosa*, C-Uf = Cobertura de *U. flexuosa*, R-Ur = Biomasa del reclutamiento de *U. rigida*, L-Ur = Longitud de *U. rigida*, C-Ur = Cobertura de *U. rigida*.

## 9. Discusión

Los florecimientos de *Ulva*, en cuatro sitios de la Bahía de La Paz estuvieron conformados por ocho especies: *Ulva acanthophora*, *U. clathrata*, *U. intestinalis*, *U. flexuosa*, *U. lactuca*, *U. lobata*, *U. nematoidea* y *U. rigida*. Ocho especies de las 15 que se han descrito para el Golfo de California (Pedroche *et al.*, 2005).

Las especies del género *Ulva* son comunes en la Bahía de La Paz (Cruz-Ayala *et al.*, 1998; Águila-Ramírez *et al.*, 2005) que se caracteriza por tener amplia variabilidad ambiental anual e interanual; por ejemplo, la temperatura superficial del mar durante el verano alcanza 30 °C mientras que durante el invierno desciende a 20 °C, debido a su ubicación subtropical (Cervantes-Duarte *et al.*, 2001; Monreal-Gómez *et al.*, 2001). Esto permite que algunos sitios y temporadas tengan las condiciones óptimas para el incremento en la abundancia de *Ulva* (Águila-Ramírez *et al.*, 2005), formando florecimientos macroalgales.

En El Portugués, en la parte norte de la Bahía de La Paz, el florecimiento macroalgal estuvo formado solamente por la especie *U. flexuosa*. Este sitio tiene mayor influencia de las corrientes y masas de agua provenientes del Golfo de California, debido a la presencia de un giro ciclónico en las capas más profundas, lo que, a su vez, genera un intercambio de agua superficial y sub-superficial entre el Golfo de California y la Bahía de La Paz. En esta boca norte también se presenta oleaje de mayor intensidad con respecto a los sitios del interior de la bahía (Obeso-Nieblas *et al.*, 2008).

Los sitios de San Juan de la Costa y Casa del Marino, tuvieron el mayor número de especies del género *Ulva*. Estos sitios se caracterizan por tener poca profundidad, lo que permite disponibilidad de luz y poco oleaje (Obeso-Nieblas *et al.*, 2008), por lo que se observa una menor fragmentación de los talos contrario a lo que ocurre en lugares expuestos a un mayor oleaje y turbulencia, la suma de estos factores favorece la presencia y crecimiento de un mayor número de especies. Otro factor importante que caracteriza a estos dos sitios respecto a los demás, es la variedad

y disponibilidad de sustrato que consiste de conchas, fragmentos de coral, canto rodado y restos de material antropogénico. Este tipo de sustrato es adecuado para el asentamiento de los reclutas de *Ulva* como ha sido observado en pruebas experimentales en las que las rocas, arena, el plástico, bambú, diferentes tipos de cuerdas y mallas, sirvieron para el asentamiento de reclutas de *Ulva prolifera* en el Mar Amarillo (Geng *et al.*, 2015).

En El Tecolote, localizado frente al Canal de San Lorenzo en la boca sur de la Bahía, el sustrato es estable dado que es una plataforma rocosa somera, en este sitio la marea de carácter semidiurno al igual que en toda la bahía, se caracteriza por tener un reflujó en la pleamar superior y la bajamar inferior muy intenso, ocasionando corrientes de marea muy fuertes con velocidades superiores a  $1 \text{ m s}^{-1}$  (Rodríguez-Morales, 1997). Esto genera condiciones de turbulencia en la plataforma rocosa y cuando se presenta la pleamar inferior existe una mayor exposición a la desecación.

En la Bahía de La Paz, las condiciones se modificaron en septiembre del 2014 por el impacto del Huracán Odile de categoría III en la escala Saffir-Simpson con vientos máximos sostenidos de 205 km/h, rachas de 250 km/h, desplazamiento hacia el nor-noroeste a 28 km/h y 150-200 mm de precipitación, atípica para la región (Bravo-Lujano, 2014). Este impacto generó un mayor oleaje y turbulencia en todos los sitios, además de que el sustrato fue modificado por fango y arcilla debido a la descarga de los arroyos como se ha registrado en otros fenómenos (Martínez-Gutiérrez & Mayer, 2004), lo que pudo haber interferido en el proceso del reclutamiento y el posterior incremento en la cobertura, longitud, biomasa y reproducción de las especies después de unos meses de ocurrido el evento, principalmente en El Portugués, San Juan de la Costa, y Casa del Marino. El sitio menos impactado fue El Tecolote posiblemente debido a la estabilidad del sustrato (plataforma rocosa) y a la ausencia de descarga de arroyos cercanos.

Con respecto a las especies, *Ulva flexuosa* se encontró en la zona intermareal en donde abundan bloques y conglomerados a los cuales se adhieren los reclutas que forman tapetes de hasta dos centímetros de alto como máximo en otoño e invierno, se ha observado que cada especie del género *Ulva* tiene un requerimiento

específico de sustrato para que ocurra la germinación de sus esporas (Geng *et al.*, 2015). Probablemente la porosidad de los bloques y conglomerados permitió que esta especie de talo pequeño se adhiriera con mayor facilidad y es por esto que no se encontró en otros sitios. La dinámica costera en la zona del El Portugués fluctúa a lo largo del año, en invierno (diciembre a febrero) el oleaje es intenso; sin embargo, la morfología de *U. flexuosa* (talos pequeños y tubulares) le permite desarrollarse sobre las rocas de la rompiente bajo estas condiciones, mientras que el resto del año (mayo a septiembre) en que existe una fuerte radiación solar propia de estas épocas del año probablemente no le favorezcan. Aunado a esto los vientos débiles del sur y del sureste (Obeso-Niebla *et al.*, 2008) intensifican el oleaje por lo que las rocas se cubren completamente de arena y gravilla lo que limita la presencia de *U. flexuosa* en estos meses. Dado que *U. flexuosa* es catalogada como especie de amplia distribución, las temperaturas registradas en esta localidad no fueron una limitante para su presencia.

La sucesión de especies es una característica intrínseca dentro de las comunidades. El resto de los florecimientos estudiados presentaron una composición de especies que varió en el tiempo. Esta sucesión se hizo muy evidente en San Juan de la Costa y Casa del Marino con *U. acanthophora* y *U. rigida*. Se pudo observar que los patrones de temperatura influyeron en la presencia de las especies según la afinidad que presenta cada una. En el invierno se registró la mayor presencia y cobertura de *U. acanthophora*, la cual disminuyó gradualmente hacia el verano cuando la temperatura superficial del mar (TSM) superó 25 °C. Esto puede deberse a que esta especie es de afinidad templada (Casas-Valdez *et al.*, 2000). *U. rigida* aunque apareció desde finales del invierno en primavera y principios de verano, disminuyendo progresivamente hacia el otoño, cuando se presentaron temperaturas superiores a 30 °C. Aunque *U. rigida* ha sido considerada de amplia distribución y ha demostrado tener capacidad para tolerar amplios intervalos de irradiación, temperatura y salinidad, se observó su disminución en los meses más cálidos. Se ha reportado que presenta limitación en el crecimiento por debajo de 7 °C y por arriba de 25 °C (de Casabianca *et al.*, 2002). Huo *et al.* (2015) en su estudio encontraron tres especies *U. prolifera*, *U. flexuosa* y *U. linza* esperando observar

una sucesión; sin embargo, las tres estuvieron presentes durante el periodo invernal de diciembre 2012 a abril 2013. Discuten que probablemente no observaron una sucesión debido al corto periodo en el que se realizó el estudio, de ahí la importancia de un seguimiento de los florecimientos en periodos largos en los cuales se pueda observar la sucesión de especies, tal como se encontró en San Juan de la Costa y Casa del Marino.

Fong *et al.* (2001) indica que cuando el nitrógeno es suficiente otros factores (salinidad y temperatura) también podrían jugar importantes roles en la sucesión estacional de las algas verdes.

Para la Bahía de La Paz, el reclutamiento de *U. rigida* fue significativamente mayor respecto al resto de las especies siendo dos veces mayor a la especie que le sigue que es *U. acanthophora*, esto se debe posiblemente a que tiene una tolerancia a un intervalo más amplio de temperatura (amplia distribución) y la hace más exitosa.

El reclutamiento en la Bahía de La Paz, considerando todas las especies, fue mayor en Casa del Marino seguido de San Juan de la Costa, El Tecolote y El Portugués esto pudo deberse al tipo y disponibilidad del sustrato que es mayor en Casa del Marino (Águila-Ramírez *et al.* 2005), dado que los nutrientes no fueron limitantes en estos sitios.

Se observó una disminución significativa en 2015 respecto a 2013 y 2014, esto puede relacionarse con el incremento en la temperatura que se presentó en el 2014 ( $\pm 2$  °C) que pudo afectar la viabilidad de los zooides, así como el impacto del huracán Odile, que pudo haber afectado el asentamiento exitoso de los propágulos de *Ulva*.

Por lo que se refiere al reclutamiento, trabajos previos en regiones templadas sugieren que las temperaturas típicas de primavera y verano y la intensidad de luz tienen una influencia positiva sobre la germinación y el crecimiento de esporas de *Ulva* (Lotze & Worm, 2002; Sousa *et al.*, 2007).

El reclutamiento de *U. rigida* y *U. acanthophora* fue variable en los tres años de estudio; sin embargo, siempre fue mayor en invierno y primavera y disminuyó hacia el otoño. Romero (2009), reporta para un sitio templado que los pulsos estacionales de reclutamiento y abundancia natural de *Ulva* fueron mayores en primavera y verano, diferentes a lo observado en la Bahía de La Paz en verano, debido a que es un ambiente subtropical. Para el resto de las especies de la bahía el reclutamiento fue considerablemente menor a lo largo del año y se presentó en mayor medida en primavera.

En San Juan de la Costa, Casa del Marino y El Tecolote, los promedios de temperatura estuvieron por encima de 20 °C en todos los muestreos, siendo favorables para el reclutamiento y formación de florecimientos de *Ulva*, similar a lo reportado por Liu *et al.* (2012, 2013) y Huo *et al.* (2015). La salinidad también es un factor importante en el reclutamiento de *Ulva* (Sousa *et al.*, 2007) tal como se observó en la Bahía de La Paz donde el reclutamiento de las especies *U. acanthophora* y *U. rigida* estuvo relacionado con una salinidad de  $35 \pm 0.5$ , que se mantuvo a lo largo de los tres años y favoreció el reclutamiento de estas especies. Sousa *et al.* (2007) mencionan que la germinación y crecimiento de los propágulos ya establecidos se ve influenciado positivamente a altas salinidades (>35), aun cuando haya diferentes concentraciones de nutrientes e intensidades de luz, como se pudo observar en los diferentes sitios de la bahía.

El ACP mostró que el mayor reclutamiento de *U. acanthophora* estuvo relacionado con mayores concentraciones de NID, NT y PT. Esto también ha sido observado por Huo *et al.* (2015) quienes encontraron una correlación positiva de la abundancia de una *Ulva* filamentosa con concentraciones de NID (2.6 - 21.16  $\mu\text{mol}$ ), NT (17.2 - 32.6  $\mu\text{mol}$ ),  $\text{PO}_4^+$  (0.7 - 1.8  $\mu\text{mol}$ ) y PT (1.1 - 2.9  $\mu\text{mol}$ ). A mayores concentraciones de  $\text{PO}_4^+$  (0.8, 2 y 6.4  $\mu\text{mol}$ ) se observó un incremento en el reclutamiento (Sousa *et al.*, 2007). Estos intervalos son similares a los encontrados en este estudio, lo cual coincide con lo encontrado en San Juan de la Costa donde se registraron valores altos de fósforo ( $2.8 \pm 1.9 \mu\text{mol}$ ).

Para la Bahía de La Paz la cobertura de *U. rigida* fue significativamente mayor respecto al resto de las especies, siendo cuatro veces mayor a la especie que le sigue que es *U. acanthophora*, esto se relaciona con que fue la especie de más alto reclutamiento.

La cobertura en la Bahía de La Paz, considerando todas las especies, fue mayor en Casa del Marino seguido de San Juan de la Costa, El Tecolote y El Portugués esto puede estar relacionado con el mayor reclutamiento que se presentó también en Casa del Marino y la mayor disponibilidad de sustrato.

La mayor cobertura para *U. acanthophora* se observó en Casa del Marino durante enero de 2014 y 2015. A su vez *U. flexuosa*, encontrada en El Portugués, tuvo su mayor cobertura en el 2013 cuando se registró la TSM más baja, también en el 2014 y 2015 su presencia coincidió con los meses de menor TSM, como se había mencionado previamente, estos resultados coinciden con lo reportado para especies de ambientes templados (Sousa *et al.*, 2007).

La cobertura de *Ulva rigida* en San Juan de la Costa y Casa del Marino incremento de febrero a junio siendo los meses de mayor cobertura marzo, abril y mayo en los tres años en general. En El Tecolote, los valores de cobertura fueron muy similares, esto coincide con lo reportado para *Ulva fasciata*, en un ambiente tropical, cuya mayor productividad fue en el período de enero a julio, con un descenso paulatino de la cobertura y productividad a partir del mes de agosto a octubre (Cano-Mallo *et al.*, 2005), tal como lo observamos para esta especie en la Bahía de La Paz.

Los registros más bajos del porcentaje de cobertura de *U. rigida* en El Tecolote pueden atribuirse a que en esta zona hay épocas de mayor oleaje (Obeso-Niebla *et al.*, 2008) y pueden desprenderse mayor número de ejemplares.

Las especies menos abundantes como *U. intestinalis* y *U. lactuca*, solo tuvieron un aumento en su cobertura cuando *U. acanthophora* disminuyó y *U. rigida* inició su incremento, es decir, cuando la cobertura de las dos especies dominantes no fue máxima. Por lo que se refiere a *U. lobata*, *U. clathrata* y *U. nematoidea* su presencia

fue esporádica, sin observarse algún patrón en particular. Esto sugiere que estas especies fueron desplazadas por la abundancia de las primeras o algún otro factor ambiental.

El ACP mostró que la mayor cobertura de *U. acanthophora* estuvo relacionada con mayores concentraciones de NID, NT y PT.

En los florecimientos de *Ulva* en La Bahía de La Paz, *U. acanthophora* presentó las mayores longitudes promedio (85 cm), siendo significativamente mayor a *U. rigida* (58 cm), seguida de *U. clathrata* (24 cm), *U. lactuca* (24 cm), *U. intestinalis* (19 cm), *U. nematoidea* (17 cm), *U. lobata* (12 cm) y *U. flexuosa* (2 cm). Los valores extremos de las longitudes de las especies coinciden con lo descrito por Norris (2010) quien menciona que *U. acanthophora* presenta tallas mayores a 40 cm mientras que *U. flexuosa* la talla máxima son 10 cm.

Se pudo observar que los talos de mayor longitud se registraron en Casa del Marino, seguido de San Juan de la Costa, El Tecolote y El Portugués, esto coincide con los sitios donde se presentó el mayor reclutamiento y cobertura. Casa del Marino es un sitio protegido del oleaje ya que se localiza al interior de la ensenada de La Paz, esta condición de menor turbulencia, la disponibilidad de sustrato y nutrientes, favorece el crecimiento de las especies de *Ulva* por lo que alcanzan mayores longitudes.

La longitud en 2013 y 2015 fue similar; sin embargo, en 2014 fue menor esto pudo deberse a las altas temperaturas que se presentaron ese año, además de una mayor actividad e intensidad de las tormentas tropicales, como el paso del devastador Huracán Odile en septiembre, que pudieron haber afectado a la longitud debido a la fragmentación de los talos de *Ulva*.

La especies de *Ulva* se caracterizan por tener talos delgados y en forma de hoja o tubulares, tienen un alto coeficiente superficie:volumen permitiendo que todas las células que lo componen sean potencial y activamente fotosintéticas, lo cual favorece el crecimiento (Taylor *et al.*, 2001). Sin embargo, en la Bahía de La Paz se

pudo observar diferencias en la longitud de las especies. La mayor longitud se presentó en *U. acanthophora* para Casa del Marino y San Juan de la Costa durante invierno de los tres años ( $56.3 \pm 5.9$  y  $28.8 \pm 4.5$  cm); mientras que *U. rigida* obtuvo sus mayores longitudes hacia la primavera y principios del verano en ambos sitios ( $36.3 \pm 2.9$  y  $22 \pm 2.9$  cm).

En El Tecolote *U. rigida* tuvo una menor longitud (17 cm) que la registrada en San Juan de la Costa y Casa del Marino, dado que las concentraciones de nutrientes en esta localidad son altas, siendo un sitio prístino, se sugiere que está influenciado por las aguas de surgencias del Golfo de California (Monreal-Gómez *et al.*, 2001) y que por lo tanto los nutrientes no son limitantes en el crecimiento de los talos de *Ulva* que se encontraron en esta localidad. El Tecolote tiene una plataforma rocosa que se extiende sobre una gran área somera, difiere de las condiciones de las otras dos localidades. Probablemente una mayor turbulencia respecto San Juan de la Costa y Casa del Marino (*obs. per.*) y una mayor exposición a la desecación (*obs. per.*), fue lo que no permitió que los talos tuvieran una mayor longitud, esto ha sido observado por Taylor *et al.* (2001).

Las tasas de crecimiento están reguladas por la irradianza y temperatura (Hurt *et al.*, 2014) y también por la disponibilidad de nutrientes (Pedersen & Borum, 1997). En primavera e inicios de verano, las condiciones de temperatura y salinidad (25 °C y 35 respectivamente) son óptimas para el crecimiento de *Ulva* en la Bahía de La Paz, como sugieren Taylor *et al.* (2001), ya que a temperaturas de 25 a 30 °C se promueve un rápido crecimiento en un corto periodo. Es por esto que en unas pocas semanas los florecimientos de *Ulva* en la bahía se hacen muy evidentes, sobre todo en mayo y junio.

En agosto y septiembre *Ulva* se desprende del sustrato coincidiendo con el incremento de la TSM > 30 °C y picos de irradianza de  $1190 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , comenzando un proceso senescente, probablemente porque estas condiciones ya no son óptimas para el crecimiento. En estos sitios, las concentraciones de nutrientes (e.g. 32.6 y 2.8  $\mu\text{mol}$  de NT y PT, respectivamente) fueron similares o incluso más altas que en lagunas costeras en las cuales se encontraron

florecimientos macroalgales (e.g. 14.2 y 1.1  $\mu\text{mol}$ , NT y PT, respectivamente; Ochoa-Izaguirre *et al.*, 2002).

Como se observó en el análisis de componentes principales la cobertura y longitud de las especies fue mayor cuando hubo mayor disponibilidad de  $\text{PO}_4^{3-}$  (2.5 - 9  $\mu\text{mol}$ ), las tasas de crecimiento para *U. rigida*, bajo condiciones experimentales, se incrementan conforme se incrementa la concentración de  $\text{PO}_4^{3-}$  hasta un nivel óptimo (20 - 30  $\mu\text{mol}$ ) (Taylor *et al.*, 2001).

La mayor biomasa estacional de *Ulva* en la Bahía de La Paz correspondió a la especie *U. rigida* (18  $\text{g m}^{-2}$ ), siendo significativamente mayor con respecto al resto de las especies. Cabe señalar que para *U. acanthophora*, que le sigue en abundancia, el valor promedio de biomasa es de 8  $\text{g m}^{-2}$ , mientras que para el resto de las especies la biomasa promedio fue menor a 3  $\text{g m}^{-2}$ . El alto valor de abundancia de *U. rigida* se relaciona con que presentó los más altos valores de reclutamiento y cobertura.

La mayor biomasa estacional se registró en Casa del Marino, siendo significativamente mayor a la encontrada en el resto de las localidades. En Casa del Marino las condiciones ambientales y el sustrato favorecieron el reclutamiento, la cobertura y longitud, lo que se reflejó en la mayor abundancia. En el Portugués el sitio que presentó la menor biomasa, aunque la temperatura, salinidad y nutrientes fueron adecuados para el desarrollo de *Ulva*, otras condiciones como la inestabilidad del sustrato causado por el fuerte oleaje y los vientos fueron limitantes para su desarrollo a lo largo del año.

El patrón estacional en 2013 y 2015 mostró que la mayor biomasa se presentó en primavera; sin embargo, en 2014 se desfasó y fue a principios del verano cuando ocurrió la mayor abundancia, aunque esta fue menor a 2013 y 2015, es probable que los cambios en la temperatura del agua hayan modificado este patrón, favoreciendo la presencia de *U. rigida* que es una especie de amplia distribución.

Se sabe que existen patrones estacionales en la biomasa que han sido observados anteriormente para algunas otras lagunas costeras del Golfo de California,

dependiendo de las afinidades de las especies estudiadas (Piñón-Gimate *et al.*, 2008) y también en la Bahía de La Paz (Casas-Valdez *et al.*, 2000).

El patrón estacional muestra la mayor biomasa a finales de invierno, primavera e inicios del verano, esto coincide con estudios para la región. Por ejemplo, en la Laguna San Ignacio Baja California Sur, las especies del género *Ulva* fueron las más abundantes durante el invierno, lo que se atribuyó a las bajas temperaturas y posiblemente al incremento de nutrientes (Núñez-López & Casas-Valdez, 1998). En el Estero Urias, en Sinaloa, *Ulva* registró biomásas máximas de 127 g m<sup>-2</sup> a finales de la época de lluvias (junio-septiembre) coincidiendo con el incremento en las concentraciones de nitrógeno en la columna de agua (Ochoa-Izaguirre, 1999). En la Bahía de La Paz se ha registrado a *Ulva* como un componente importante de los florecimientos macroalgales y se ha asociado con bajas temperaturas y con niveles elevados de nitrógeno (Chávez-Sánchez, 2012).

Las temperaturas más cálidas que se registraron en el Mar Amarillo, en 2015 podrían haber favorecido las tasas de absorción de nutrientes y por lo tanto un crecimiento más rápido, siendo el nitrógeno inorgánico disuelto (NID) y el nitrógeno orgánico disuelto (NOD) los que parecieron determinar el patrón estacional en los incrementos de la biomasa de la proliferación de *Ulva prolifera* en el Mar Amarillo (Shi *et al.*, 2015). Tal como se observó en nuestros resultados donde a finales de primavera e inicios de verano, la temperatura y los otros factores no fueron limitantes para el aumento de la biomasa estacional de *U. rigida*; sin embargo, se observó que para *U. acanthophora*, la temperatura sí fue un factor importante por su afinidad templada. En la Bahía de la Paz, los mayores valores de biomasa se asociaron a altas concentraciones de nitrógeno total por encima de  $12.2 \pm 0.2 \mu\text{mol}$  (Chávez-Sánchez, 2012).

La alta tasa de crecimiento de *Ulva* y su gran y diversa capacidad reproductiva explican porque las especies de este género acumulan grandes biomásas (Liu *et al.*, 2013; Huo *et al.*, 2015)

Los cuatro estadios reproductivos definidos por Pettet (2009) y Carl et al. (2014), utilizados para este estudio: estadio vegetativo (a), estadio en formación de zooides (b), estadio con zooides completamente formados (c), y estadio donde los zooides fueron liberados (d) fueron observados en las especies *U. acanthophora* y *U. rigida*, para *U. flexuosa* se observó el estadio a, b y c, para *U. intestinalis* y *U. lactuca* se observaron los estadios a y b y mientras que para *U. clathrata*, *U. lobata* y *U. nematoidea* solo se observó el estadio a.

Por lo que se refiere a *U. acanthophora* y *U. rigida* que fueron las especies de mayor reclutamiento, cobertura, longitud y abundancia y en las cuales se presentaron los cuatro estadios reproductivos, se observó que el estadio reproductivo c en *U. acanthophora* su dominancia se hizo muy evidente en Casa del Marino, principalmente a inicios del verano, antes de que las temperaturas alcancen valores altos y comience el proceso de senescencia de la especie, comparativamente en *U. rigida* se observó una alta dominancia del estadio c en San Juan de la Costa, Casa del Marino y El Tecolote, en todas las épocas del año excepto en invierno, este hecho además de que *U. rigida* es de amplia distribución (amplios intervalos de tolerancia a la temperatura), podrían explicar porque esta especie predomina en los florecimientos y tiene más altos valores en las variables biológicas.

Es de resaltar que en esta investigación para definir los estadios reproductivos presentes se llevó a cabo un análisis diferenciando el talo en: la base, la parte media y el ápice, habiéndose encontrado que aunque fue posible encontrar los cuatro estadios en las tres porciones, sin embargo, hay dominancia de alguno de ellos dependiendo de la porción analizada. Tanto en *U. acanthophora* como en *U. rigida* en la porción basal predominó claramente el estadio a, en la parte media para la primera especie predominó el estadio b mientras que en la segunda especie el estadio c, y en la porción apical predominó el estadio b y el estadio c (respectivamente).

El rápido crecimiento de *Ulva* y su alta y diversa capacidad reproductiva, es la razón por la cual especies de este género acumulan grandes biomásas (Ye et al., 2008;

Gao *et al.*, 2010; Zhang *et al.*, 2011; Liu *et al.*, 2013, Huo *et al.*, 2015). Algunos estudios mencionan que el intervalo de 10 °C a 25 °C es adecuado para el ciclo de vida completo de las especies de *Ulva* (Agrawal, 2009; Song *et al.*, 2015).

Los estadios reproductivos fueron variables dependiendo del sitio, la estación y las especies de *Ulva*. Sólo tres de ocho de las especies de *Ulva* encontradas presentaron cuatro estadios reproductivos y altos valores de biomasa. La temperatura es un factor importante que desencadena la liberación de zoosporas. Sin embargo, aun cuando se sabe que *Ulva* es extremadamente tolerante a los cambios de temperatura, se ha observado que esta tolerancia depende de la especie. Por ejemplo, los porcentajes máximos de esporulación de *U. pertusa* ocurrieron entre 15 y 20 °C (Han *et al.*, 2008) y la temperatura óptima para la esporulación de *U. mutabilis* fue de entre 21 y 22 °C (Nordby, 1977). Como se observó en la bahía, el intervalo de temperatura en la que se observaron los cambios en los estadios reproductivos para cada especie fue diferente.

La salinidad también puede influir en la liberación de esporas al afectar la presión de turgencia y el diámetro del poro de salida de los esporangios (Han *et al.*, 2008). Varios estudios con especies de *Ulva* muestran que la tasa de liberación óptima de zoosporas es a salinidades de 35. Por ejemplo, Han *et al.* (2008) encontraron que la liberación máxima de esporas para *U. pertusa* se produjo entre 25 y 35. La germinación y el crecimiento de esporas se ven afectados negativamente por las bajas salinidades. El crecimiento se reduce significativamente a salinidades por debajo de 5 y es más alto a niveles superiores a 20, siendo a 35 la salinidad más eficaz (Sousa *et al.*, 2007). Otras especies también han mostrado una tendencia a las tasas óptimas de liberación de esporas en las salinidades oceánicas (35). Para la región del Golfo de California, los estudios publicados no han determinado los estadios reproductivos de *Ulva*, sin embargo, como hemos observado en nuestros resultados los intervalos en donde se encontraron varios de los estadios reproductivos fueron entre 34.7 y 35.6. En la Bahía de La Paz la salinidad no muestra variación significativa a lo largo del año, por lo que las especies de *Ulva*

están en condiciones óptimas, en cuanto a la salinidad para desarrollar el proceso reproductivo durante todo el año.

A su vez, también se ha demostrado que los nutrientes influyen en la liberación de las zoosporas, Imchen (2012) mostró que la concentración de nitratos de 15  $\mu\text{mol}$  y fosfato de 4  $\mu\text{mol}$  tuvo un efecto significativo en la liberación de las zoosporas. El estadio reproductivo d (zoosporas ya liberadas) mostró relación con concentraciones más altas de fósforo total para la especie *U. acanthophora*, mientras que el nitrógeno, en particular el amonio, estuvo inversamente correlacionado con el estadio d. Probablemente, la formación de zoosporas comienza cuando las concentraciones de fósforo aumentan y la liberación de zoosporas ocurre más tarde cuando las concentraciones de nitrógeno alcanzan sus picos más altos.

Se ha reportado que el fotoperíodo tiene un efecto significativo en la formación y liberación de zooides, ya que periodos de luz prolongados pueden resultar en baja descarga, particularmente en ambientes templados, donde la duración del día juega un papel clave en la reproducción de las algas. No se pudo medir el fotoperíodo en el campo, sin embargo, es esperado que en primavera y verano favorece la presencia de estadios de liberación debido a la alta intensidad de luz (Chávez-Sánchez *et al.*, 2017).

En experimentos de laboratorio se ha demostrado que en condiciones tempranas de inducción de zoosporangios se produce una biomasa más baja y por lo tanto las condiciones óptimas para obtener zoosporas pueden ser diferentes de las condiciones óptimas para maximizar la biomasa. Kim *et al.* (2011) y Mantri *et al.* (2011), mencionan que las células somáticas de *Ulva* spp., podrían crecer bajo una amplia gama de temperaturas y salinidades. Hasta el momento, para la reproducción no hay información en la región. De ahí la importancia del presente trabajo ya que las observaciones fueron hechas directamente de muestras tomadas en campo.

En estudios experimentales Carl *et al.* (2014) mostraron que *Ulva* sp3 tenía una alta capacidad de rápido crecimiento bajo condiciones tropicales, ya que las células vegetativas preexistentes de *Ulva* pueden transformarse directamente en células reproductivas formando zoosporas y gametos por meiosis y división mitótica, respectivamente. Este podría ser el caso también para la Bahía de la Paz, donde algunas condiciones podrían desencadenar la liberación de zoosporas y otras podrían desencadenar el desarrollo de biomasa.

Se pudo observar que la sucesión, reclutamiento, cobertura, y de especies de florecimientos de *Ulva* mostró patrones estacionales relacionados con la temperatura, se observó que los florecimientos estuvieron dominados por una o dos especies de las ocho especies encontradas. Las especies dominantes *U. acanthophora* y *U. rigida* mostraron que se suceden en el tiempo, siendo las condiciones de temperatura más adecuadas distintas para cada una de ellas. Aun cuando las concentraciones de nutrientes obtenidas fueron altas las relaciones de los mismos con la el reclutamiento la cobertura y la biomasa no fueron directas, sin embargo, esto puede deberse a que hubo alta disponibilidad de nutrientes y por lo tanto no fueron limitantes y fueron suficientes para cubrir los requerimientos de cada una de las especies en el tiempo y en cada uno de los sitios, dado que no se observaron pulsos de nutrientes de fuentes determinadas.

Este tipo de estudios son de importancia en el manejo de aguas costeras, ya que excesos de nutrientes cuando las demás condiciones ambientales son adecuadas pueden conllevar a florecimientos macroalgales que excedan las biomásas reportadas, ocasionando efectos adversos. Dado que los nutrientes son de por sí elevados en los florecimientos de *Ulva* en la Bahía de La Paz, es recomendable hacer un seguimiento de las fuentes de los mismos, con el fin de controlarlos y mitigar sus efectos en el ambiente.

## 10. Conclusiones

Los florecimientos del género *Ulva* en cuatro sitios de la Bahía de La Paz estuvieron conformados por ocho especies: *Ulva acanthophora*, *U. clathrata*, *U. Intestinalis*, *U. flexuosa*, *U. lactuca*, *U. lobata*, *U. nematoidea* y *U. rigida*.

*U. acanthophora*, mostró su mayor reclutamiento, cobertura, longitud y biomasa en invierno y a inicios de la primavera. *U. flexuosa* presentó su mayor reclutamiento, cobertura, talla y biomasa en invierno, para *U. rigida*, presentó el mayor reclutamiento, cobertura, talla y biomasa en primavera e inicios del verano, mientras que las especies, *U. clathrata*, *U. Intestinalis*, *U. lactuca*, *U. lobata* y *U. nematoidea*, fueron ocasionales y presentaron el mayor reclutamiento, cobertura, talla y biomasa en primavera principalmente.

Los estadios reproductivos no mostraron patrones estacionales, por lo que las especies siempre están reproductivas dado su carácter efímero y de rápido crecimiento. La reproducción se acelera cuando las condiciones cambian y no necesariamente coincide con aquellas que favorecen el incremento de la longitud o biomasa.

La temperatura superficial del mar estuvo relacionada con los patrones estacionales de reclutamiento, cobertura, talla y biomasa. En general la salinidad y turbidez que se presentan en La Bahía no se relacionaron con los patrones estacionales de reclutamiento, cobertura, talla, y biomasa. Los nutrientes no son limitantes para las variables biológicas, aunque se observa que el mayor reclutamiento y cobertura de *U. acanhtophora* y *U. rigida* estuvieron relacionados con mayores concentraciones de NID, NT y PT.

## 11. Perspectivas

Estos tipos de estudios son relevantes para el manejo de las aguas costeras, ya que un mayor enriquecimiento de nutrientes, de origen antropogénico, bajo

condiciones ambientales favorables puede llevar a la formación de florecimientos de *Ulva* dando como resultado efectos adversos en los ambientes costeros.

Dado que en algunos sitios de la Bahía de La Paz, las concentraciones de nutrientes ya son altas, es aconsejable monitorear las fuentes de nutrientes para controlar sus niveles y mitigar sus efectos sobre el ambiente.

## 12. Referencias

Abbot, I.A. & G.J. Hollenberg. 1992. Marine Algae of California. Stanford University Press. Stanford, California. 827 p.

Agrawal, S.C. 2009. Factors affecting spore germination in algae. *Folia Microbiol.* 54: 273-302.

Águila-Ramírez, R.N., M.M. Casas-Valdez, C.J. Hernández-Guerrero & A. Marín-Álvarez. 2005. Biomass of *Ulva* spp. (Chlorophyta) in three locations along the bay front of La Paz, Baja California Sur, México. *Rev. Biol. Mar. y Oceanogr.* 40(1): 55-61.

Aguilar-Rosas, L. & I. Pacheco-Ruíz. 1986. Variaciones estacionales de las algas verdes (Chlorophyta) de la costa Noroccidental de la Península de Baja California. *Cienc. Mar.* 12(1):73-78.

Alveal, K. & H. Romo. 1995. Estudios zonacionales. En: Alveal K., M.E. Ferrario, E.C. Oliveira y E. Sar (Eds.). Manual de métodos ficológicos. Concepción, Chile, Universidad de Concepción, Chile. 612-640 p.

Alves, F., M.A., L.M. Chícharo, E. Serrao & A. Abreu. 2001. Algal cover and sea urchin spatial distribution at Madeira Island (NE Atlantic). *Sci. Mar.* 65 (4): 383-392.

Areces, A.J. 1995 Biotecnología de agarófitas del género *Bryothamnion* Kützing. Tesis de Doctorado. Universidad de la Habana. 96 p.

- Bendschneider, K. & R.J. Robinson. 1952. A new spectrophotometric determination of nitrite in seawater. *J. Mar. Res.* 11: 87-96.
- Bernal, G., P. Ripa & J.C. Herguera. 2001. Variabilidad oceanográfica y climática en el bajo Golfo de California: influencias del trópico y Pacífico norte. *Cienc. Mar.* 4 (27): 595-617
- Bliding, C. 1968. A critical survey of European taxa in Ulvales II. *Bot. Not.* 121: 535-629.
- Blomster, J., C.A. Maggs & M. J. Stanhope. 1999. Extensive intraspecific morphological variation in *Enteromorpha muscoides* (Chlorophyta) revealed by molecular analysis. *J. Phycol.* 35: 575–586.
- Blomster, J., S. Back, D.P. Fewer, M. Kiirikki, A. Lehvo, C. A. Maggs & Stanhope, M. J. 2002. Novel morphology in *Enteromorpha* (Ulvophyceae) forming green tides. *Am. J. Bot.* 89: 1756-1763.
- Bravo-Lujano, C. 2014. Reseña del Huracán Odile del Océano Pacífico. Comisión Nacional del Agua. Servicio Meteorológico Nacional. 13 p.
- Brawley, S.H. & L.E. Johnson. 1991. Survival of furoid embryos in the intertidal zone depend upon developmental stage and microhabitat. *J. Phycol.* 27: 179– 186.
- Camus, A.P. & A.N. Lagos. 1996. Variación espacio-temporal del reclutamiento en ensamblajes intermareales sésiles del norte de Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 69: 193-204.
- Cano-Mallo, M. 1996. Potencialidad nutricional de las algas marinas cubanas: *Ulva* Linnaeus y *Enteromorpha* Link. Tesis de Maestría. Universidad de la Habana, Cuba. 46 p.
- Cano-Mallo, M., J. Díaz Larrea, O. Valdés-Iglesias, M. Gómez Bastista y T. Chopin. 2005. Distribución, cobertura, morfometría y concentración de pigmentos de *Ulva fasciata* Delile en la costa N de La Habana, Cuba. *Hidrobiológica.* 15 (3): 261-274.

- Carballo, J. L., C. Olabarria & T. Garza-Osuna. 2002. Analysis of Four Macroalgal Assemblages along the Pacific Mexican Coast during and after the 1997–98 El Niño. *Ecosystems*. 5: 749-760
- Carl, C., R. de Nys, R.J. Lawton & N.A. Paul. 2014. Methods for the induction of reproduction in a tropical species of filamentous *Ulva*. *PLoS ONE* 9(5): e97396.
- Casas-Valdez, M.M., R.A. Núñez-López, M.B. Cruz-Ayala, I. Sánchez-Rodríguez, R. Vázquez-Borja & G.E. López. 2000. Biodiversity and biogeographic affinities of the algal flora of Baja California Sur: A synthesis of the literature. 273-282. In: (M. Munawar, S. G. Lawrence, I. F. Munawar and D. Malley, (Eds). Aquatic Ecosystems of México: *Status and Scope*. *Ecovis. World Mg. Ser.* pp. 435
- Casas-Valdez, M., I. Sánchez-Rodríguez, E. Serviere-Zaragoza & R.N. Aguilar-Ramírez. 2016. Temporal changes in the biomass and distribution of *Sargassum* beds along the southeastern coast of the Baja California Peninsula. *Cienc. Mar.* 42(2): 99-109
- Cervantes Duarte, R., F. Aguirre Bahena, A. Reyes Salinas & J.E. Valdez Holguín. 2001. Caracterización hidrológica de una laguna costera de Baja California Sur, México. *Oceánides*. 16(2): 93-105.
- Charters, A.C., M.N. Neushul & D.A. Coon. 1972. Effect of water motion on algal spore attachment. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 7: 243–247.
- Chávez-Sánchez, T. 2012. Composición y abundancia de especies de florecimientos macroalgales y su relación con variables ambientales en la Ensenada de La Paz, Baja California Sur. Tesis de Maestría. CIBNOR. México. 60 pp.
- Chávez-Sánchez, T., A. Piñón-Gimate, E. Serviere-Zaragoza, A. Sánchez-González, G. Hernández-Carmona & M. Casas-Valdez. 2017. Recruitment in

- Ulva* blooms in relation to temperature, salinity and nutrients in a subtropical bay of the Gulf of California. *Bot. Mar.* DOI 10.1515/bot-2016-0066.
- Corradi, M.G., G. Gorbi & C. Zanni. 2006. Hypoxia and sulphide influence gamete production in *Ulva* sp. *Aquat. Bot.* 84: 144–150.
- Cruz-Ayala, M.B. 1996. Variación espacio-temporal de la ficoflora y su abundancia relativa en la Bahía de La Paz, México. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. 108 p.
- Cruz-Ayala, M.B., M.M. Casas-Valdez & S. Ortega-García. 1998. Temporal and spatial variation of frondose benthic seaweeds in La Paz Bay, B.C.S. México. *Bot. Mar.* 41:191-198.
- Dan, A., M. Hiraoka, M. Ohno & A.T. Critchley. 2002. Observations on the effect of salinity and photon influence rate on the induction of sporulation and rhizoid formation in the green alga *Enteromorpha prolifera* (Müller) J. Agardh (Chlorophyta, Ulvales). *Fish. Sci.* 68: 1182–1188.
- Dawes, C. 1986. Botánica Marina. Ed. Linnusa S. S de C. 673p.
- de Casabianca, M.L., N. Barthelemy, O. Serrano & A. Sfriso. 2002. Growth rate of *Ulva rigida* in different Mediterranean eutropicated sites. *Bioresource Technol.* 82:27-31.
- Díaz-Piferrer, M. & M. López, 1959. Taxonomía, ecología y valor nutrimental de algas marinas cubanas I. ICIT. Serie de Estudios sobre Trabajos de Investigación. No.6. 80 p.
- Downing, J.A. & M.R. Anderson. 1985. Estimating the standing biomass of aquatic macrophytes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42:1860-1869.
- Ellison, A.M., J.S. Denslow, B.A. Loiselle & M.D. Brenes. 1993. Seed and seedling ecology of Neotropical Melastomataceae. *Ecology.* 74: 1733–1749.

- Espinoza, A. J. 1977. Los principales parámetros fisicoquímicos de las aguas de la Ensenada de La Paz, Baja California Sur. Centro de Investigaciones Biológicas. 5-29 p.
- Fan, S.L., M.Z. Fu, Z.L. Wang, Y. Li, G.X. Liu, X.Q. Liu, W. Song, X.N. Wang, J. Xaio & M.Y. Zhu. 2015. Temporal variation of green macroalgal assemblage on *Porphyra* aquaculture rafts in the Subei Shoal, China. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 163: 23-28.
- Fletcher, R.L. 1996. The occurrence of “green tides” a review. In: W. Schramm and P.H. Nienhuis, eds. Marine benthic vegetation: recent changes and the effects of eutrophication. Springer, Berlin. pp. 7–43.
- Flores-Molina, M.R., D. Thomas, C. Lovazzano, A. Núñez, J. Zapata, M. Kumar, J. A Correa & L. Contreras-Porcía. 2014. Desiccation stress in intertidal seaweeds: Effects on morphology, antioxidant responses and photosynthetic performance. *Aquat. Bot.* 113: 90-99.
- Fong, P., K.E. Boyer, J.S. Desmond & J.B. Zedler. 1996. Salinity stress, nitrogen competition, and facilitation: what controls seasonal succession of two opportunistic green macroalgae? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 206: 203-221
- Foyn, B. 1929. Untersuchungen uber die sexualita und entwicklung von Algen IV. Mitteilung uber die sexualitat und generation.
- Gao, S, X. Chen, Q Yi, G. Wang, G. Pan, A. Lin & G. Peng. 2010. A Strategy for the Proliferation of *Ulva prolifera*, Main Causative Species of Green Tides, with Formation of Sporangia by Fragmentation. *PLoS ONE* 5(1): e8571
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía. UNAM. México, D. F. 246 pp.
- Geng, H., T. Yan, M. Zhou & Q. Liu. 2015. Comparative study of the germination of *Ulva prolifera* gametes on various substrates. *Estuar. Coast. Shelf S.* 163: 89-95.

- Gil-Rodríguez, M.C. & W. de la Torre 1980 Enciclopedia canaria: Contribución al estudio de la vegetación ficológica del litoral canario. ACT. pp. 7-99.
- Gordon, R. & S.H. Brawley. 2004. Effects of water motion on propagule release from algae with complex life histories. *Mar. Biol.* 145: 21-29
- Grupta, V., P. Kumari & C.R.K. Reddy. 2015. Development and Characterization of Somatic Hybrids of *Ulva reticulata* Forsskål *Monostroma oxyspermum* (Kutz.) Doty. *Front. Plant Sci.* 6: 3.
- Guidone, M & C.S. Thornber. 2013. Examination of bloom species richness and relative abundance reveals two cryptically co-occurring bloom species in Narragansett Bay, Rhode Island. *Harmful Algae.* 24: 1-9
- Guimaraens, M.A. & R. Coutinho. 2000. Temporal and spatial variation of *Ulva* spp. and water properties in the Cabo Frio upwelling region of Brazil. *Aquat. Bot.* 66: 101-114
- Han, T. & G.W. Choi. 2005. A novel marine algal toxicity bioassay based on sporulation inhibition in the green macroalga *Ulva pertusa* (Chlorophyta). *Aquat. Toxicol.* 75: 202–212.
- Hancock, M.A. & S.E. Bunn. 1997. Population dynamics and life history of *Paratya australiensis* Kemp, 1917 (Decapoda, Atyidae) in upland rainforest streams, south-eastern Queensland, Australia. *Mar. Freshw. Res.* 48:361–369.
- Harlin, M.M. & J.M. Lindbergh. 1977. Selection of substrata by seaweeds: optimal surface relief. *Mar. Biol.* 40:33–40.
- Hawes, I. & R. Smith. 1995. Effect of current velocity on the detachment of thalli of *Ulva lactuca* (Chlorophyta) in a New Zealand estuary. *J. Phycol.* 31:875-880
- Hayden, H.S, J. Blomster, C.A. Maggs, P.C. Silva, M.J. Stanhope & J.R. Waaland. 2003. Linnaeus was right all along: *Ulva* and *Enteromorpha* are not distinct genera. *Eur J. Phycol.* 38:217-294.

- Hellebust, J.A. 1970. Light. In: Marine Ecology, vol 1, parte 1. (Eds) Kinne, O. Wiley. *Interscience*. Londres. pp. 125-158.
- Hernández, I., G. Peralta, J.L. Pérez-Lloréns, J.J. Vergara & F.X. Niell. 1997. Biomass and dynamics of growth of *Ulva* species in Palmones river estuary. *J. Phycol.* 33: 764-772.
- Hiraoka, M., A. Dan, S. Shimada, M. Hagihira, M. Migita & M. Ohno. 2003. Different life histories of *Enteromorpha prolifera* (Ulvales, Chlorophyta) from four rivers on Shikoku Island, Japan. *Phycologia*. 42(3): 275-284.
- Hoffmann, A.J. 1987. The arrival of seaweed propagules at the shore: a review. *Bot. Mar.* 30:151– 165.
- Hoffmann, A. & J.R. Ugarte. 1985. The arrival of propagules of marine macroalgae in the intertidal zone. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 92:83– 95.
- Huo, Y., H. Han , H. Shi, H. Wu, J. Zhang, K. Yu, R. Xu, C. Liu, Z. Zhang , K. Liu, P. He & D. Ding. 2015. Changes to the biomass and species composition of *Ulva* sp. on *Porphyra* aquaculture rafts, along the coastal radial sandbank of the Southern Yellow Sea. *Mar. Poll. Bull.* 93: 210–216.
- Hayden, H.S., J. Blomster, C.A. Maggs, P.C. Silva, M.J. Stanhope & R. Waaland. 2003. Linnaeus was right all along: *Ulva* and *Enteromorpha* are not distinct genera. *Eur. J. Phycol.* 38:277 – 294.
- Imchen, T. 2012. Recruitment potential of a green alga *Ulva flexuosa* Wulfen dark preserved zoospore and its development. *PLoS One* 7(3): e32651.
- Kalita, T.L. & E.A. Titlyanov, 2011. The effect of temperature on infradian rhythms of reproduction in *Ulva fenestrata* Postels & Ruprecht, 1840 (Chlorophyta: Ulvales). *Russ. J. Mar. Biol.* 37:52–61.
- Kim, K.Y. & I.K. Lee. 1996. The germling growth of *Enteromorpha intestinalis* (Chlorophyta) in laboratory culture under different combinations of irradiance and salinity and temperature and salinity. *Phycologia*. 35:327-331.

- Kohler, K.E. & S.M. Gill. 2006. Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Comput. Geosci.* 23:1259-1269
- Kopp, J. 1977. Etude du phénomène de “Maree verte” affectant les baies de Lannion et de saint Brieu. Rap. Ins. Peches. Marit. 102 p.
- Kraft, L.G.K., G.T. Kraft & R.F. Waller. 2010. Investigations in southern Australian *Ulva* (Ulvophyceae, Chlorophyta) taxonomy and molecular phylogeny indicate both cosmopolitanism and endemic cryptic species. *J. Phycol.* 46: 1257-1277.
- Lee, R.E. 1999. Phycology. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Leliaert, F., X. Zhang, N. Ye, E. Malta, A.H. Engelen, F. Mineur, H. Verbruggen & O. De Clerck. 2009. Identity of the Qingdao algal bloom. *Phycol. Res.* 57: 147–151
- Leskinen, E., C. Alstrom-Rapaport & P. Pamilo. 2004. Phylogeographical structure, distribution and genetic variation of the green algae *Ulva intestinalis* and *U. compressa* (Chlorophyta) in the Baltic Sea area. *Mol. Ecol.* 13: 2257–2265.
- Lin, A.P., S.D. Shen, J.W. Wang & B.L. Yan, 2008. Reproduction diversity of *Enteromorpha prolifera*. *J. Integr. Plant Biol.* 50: 622-629.
- Linnaeus, C. 1753. Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas. 2:561-1200
- Liu, F., S. J. Pang & X. B. Zhao, C. M. Hu. 2012. Quantitative, molecular and growth analyses of *Ulva* microscopic propagules in the coastal sediment of Jiangsu province where green tides initially occurred. *Mar. Environ. Res.* 74: 56-63

- Liu, D.Y., J.K. Keesing, Q.G. Xing & P. Shi. 2009. World's largest macroalgal Bloom caused by expansion of seaweed aquaculture in China. *Mar. Poll. Bull.* 58: 888-895.
- Liu, F., S J. Pang, N. Xu, T.F Shan, S. Sun, X. Hu & J.Q. Yang, 2010. *Ulva* diversity in the Yellow Sea during the large-scale green algae blooms in 2008-2009. *Phycol. Res.* 58:270-279.
- Liu, D.Y., J.K Keesing, P.M. He, Z.L. Wang, Y.J. Shi & Y.J. Wang. 2013. The world's largest macroalgae bloom in the Yellow Sea, China: formation and implications. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 129: 2-10.
- Liu, X.Q., Y. Li, Z.L. Wang, Q.C. Zhang & X.Q. Cai. 2015. Cruise observation of *Ulva prolifera* bloom in the southern Yellow Sea, China. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 163: 17-22.
- Lobban, C.S. & P.J. Harrinson. 1994 Seaweed Ecology and Physiology. University Press. Cambridge. 366 p.
- Lotze, H.K., B. Worm & U. Sommer. 2000. Propagule banks, herbivory and nutrient supply control population development and dominance patterns in macroalgal blooms. *Oikos.* 89: 46-58.
- Lotze, H.K. & B. Worm. 2002. Complex interactions of climatic and ecological controls on macroalgal recruitment. *Limnol. Oceanogr.* 47: 1734-1741.
- Luo, M.B., F. Liu & Z.L. Xu. 2012. Growth and nutrient uptake capacity of two co-occurring species, *Ulva prolifera* and *Ulva linza*. *Aquat. Bot.* 100, 18-24.
- Mantri, VA, R.P. Singh, A.J. Bijo, P. Kumari, C.R., Reddy, et al. (2011) Differential response of varying salinity and temperature on zoospore induction, regeneration and daily growth rate in *Ulva fasciata* (Chlorophyta, Ulvales). *J. Appl. Phycol.* 23: 243-250

- Martínez-Gutiérrez, G. & L. Mayer. 2004. Huracanes en Baja California, México, y sus implicaciones en la sedimentación en el Golfo de California. *GEOS*. 24(1): 57-64
- Martins, I., J.M Oliveira, M.R. Flindty & J.C. Marques. 1999. The effect of salinity on the growth rate of the macroalgae *Enteromorpha intestinalis* (Chlorophyta) in the Mondego estuary (west Portugal). *Acta Oecol.* 20 (4): 259-265
- Merceron, M., V. Antoine, I. Auby & P. Morand. 2007. In situ growth potential of the subtidal part of green tide forming *Ulva* spp. stocks. *Sci. Total Environ.* 384: 293-305.
- Meyer-Reil, L.A. & M. Koster. 2000. Eutrophication of Marine Waters: Effects on Benthic Microbial Communities. In: *Seas at The Mileium: An Environmental Evaluation*. Chapter 125. Ed. C. Sheppard. pp. 257-265.
- Mohsen, A.F., A.H. Nasr. & A.M. Metwalli. 1972 Effects of different salinities of growth, reproduction, aminoacid synthesis, fat and sugar content in *Ulva fasciata* Delile. *Bot. Mar.* 15: 177-781
- Mohsen, A.F., A.F. Khaleafa, M.A. Hashem & A. Metwalli. 1974. Effect of different nitrogen sources on growth, reproduction, amino acid, fat and sugar contents in *Ulva fasciata* Delile. *Bot. Mar.* 17: 218-222.
- Monreal-Gómez, M.A., A. Molina-Cruz, D. & A. Salas-de León. 2001. Hydrography and cyclonic circulation in Bay of La Paz, Gulf of California, during 1998. *J. Mar. Syst.* 30: 305-315.
- Morand, P. & X. Briand. 1996. Excessive growth of macroalgae: a symptom of environmental disturbance. *Bot. Mar.* 39: 491-516.
- Morand, P. & M. Merceron. 2005. Macroalgal population and sustainability. *Journal of Coastal Research* 21: 1009-1020.
- Morris, A. W. & J. P. Riley. 1963. The determination of nitrate in sea-water. *Analytica Chim. Acta.* 29: 272-279.

- Murphy, J., & J.P. Riley. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta* 27: 31-36.
- Nasr, A.H., F. Mohsena & A. Bekheeti. 1966. Effect of salinity and temperature variations on *Pterocladia capillacea*. *Acta Hydrobiologica, Hydrographic et Protistologica XXVII Separatum 1 - 4 Fasc. 3 4*, 395-400 pp.
- Neushul, M., M.S. Foster, D.A. Coon, J.W. Woessner. & B.W. Harger. 1976. An in situ study of recruitment, growth and survival of subtidal marine algae: techniques and preliminary results. *J. Phycol.* 12:397-408.
- Niesenbaum, R. A. 1988. The Ecology of Sporulation by the macroalga *Ulva lactuca* L. (Chlorophyceae). *Aquat. Biol.* 32:155-166.
- Nordby, Ø. 1977. Optimal conditions for meiotic spore formation in *Ulva mutabilis* Føyn. *Bot. Mar.* 20:19-28.
- Norris, J. 2010. Marine algae of the northern Gulf of California: Chlorophyta and Phaeophyceae. *Smithsonian contributions to Botany*; no. 94. 276 p.
- Núñez-López, R.A. & Casas-Valdez M. 1998. Seasonal Variation in San Ignacio Lagoon, Baja California Sur, México. *Hidrobiológica*. 8(1): 33-42.
- Obeso-Nieblas, M., G.B. Shirasago, J. Gaviño-Rodríguez, E. Pérez-Lezama, H. Obeso-Huerta & A.J. Jiménez Illescas. 2008. Variabilidad hidrográfica en Bahía de La Paz, Golfo de California, México (1995-2005). *Rev. Biol. Mar. Ocean.* 43: 559-567.
- Ochoa-Izaguirre, M. J. 1999. Composición y distribución de macroalgas en el sistema lagunas de Urías (Mazatlán, Sinaloa, México): Variación estacional de la biomasa en relación con la disponibilidad de nutrientes y algunos factores ambientales. Tesis de Maestría. ICMYL, UNAM, Mazatlán, Sinaloa, México. 99 pp.

- Ochoa-Izaguirre, M.J., J. Carballo & F. Páez-Osuna. 2002. Qualitative changes in macroalgal assemblages under two contrasting climatic conditions in a subtropical estuary. *Bot. Mar.* 45: 130-138.
- Ohno M., J. Rabello. 1995 Cultivo de *Enteromorpha* En: Manual de Métodos Ficológicos. Eds: Alveal K., M .E. Ferrario, E. C.Oliveira y E. Sar. 513-520 pp
- Pacheco-Ruíz, I., J.A. Zertuche-González, A. Chee-Barragán & E. Arroyo-Ortega. 2002. Biomass and potential commercial utilization of *Ulva lactuca* (Chlorophyta, Ulvaceae) beds along the north-west coast of the Gulf of California. *Phycol.* 41: 199-201.
- Pearson, G. A., E.A. Serrao & S. H. Brawley. 1998. Control of gamete release in fucoid algae: sensing hydrodynamic conditions via carbon acquisition. *Ecology* 79: 1725– 1739.
- Pedersen, M.F. & J. Borum. 1997. Nutrient control of estuarine macroalgae: growth strategy and the balance between nitrogen requirements and uptake. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 161:155-163.
- Pedroche, F.F., P.C. Silva, L.E. Aguilar-Rosas, K.M. Dreckmann & R. Aguilar-Rosas. 2005. Catálogo de las algas marinas bentónicas del Pacífico de México. I. Chlorophycota. UABC. Ensenada. 135 p.
- Pettet, P. 2009. Preliminary investigation into the induction of reproduction in *Ulva* spp. in Southeast Queensland for mass cultivation purposes. Tesis de Maestría. University of the Sunshine Coast. Australia.71 p.
- Piñón-Gimate, A., E. Serviere-Zaragoza, M.J. Ochoa-Izaguirre & F. Páez-Osuna. 2008. Species composition and seasonal changes in macroalgal blooms in lagoons along the southeastern Gulf of California. *Bot. Mar.* 51:112–123
- Piñón-Gimate, A., M.F. Soto-Jiménez, M.J. Ochoa-Izaguirre, E. García-Pagés & F. Páez-Osuna. 2009. Macroalgae blooms and d15N in subtropical coastal

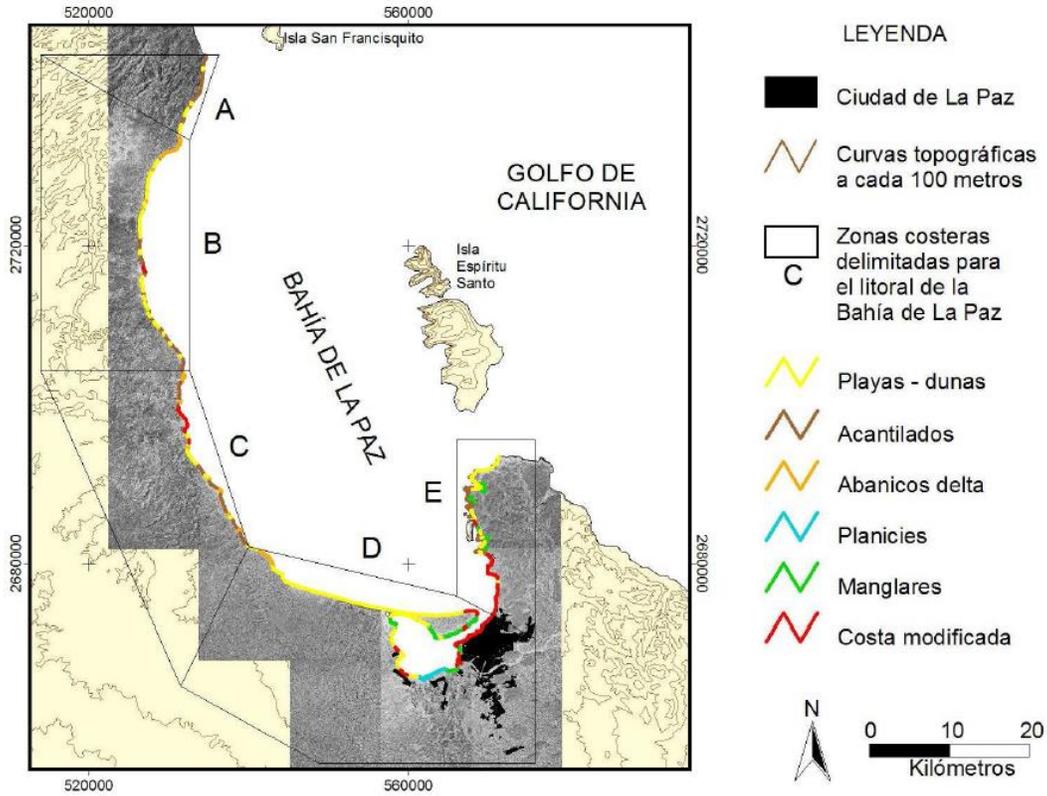
- lagoons from the Southeastern Gulf of California: Discrimination among agricultural, shrimp farm and sewage effluents. *Mar. Poll. Bull.* 58:1144–1151
- Reed, D.C. Foster M.S. 1984. The effects of canopy shading on algal recruitment & growth in a giant kelp forest. *Ecology.* 65:937– 948.
- Reyes-Salinas, A., R. Cervantes-Duarte, R.A. Morales-Pérez & J.E. Valdez-Holguín. 2003. Variabilidad estacional de la productividad primaria y su relación con la estratificación vertical en la Bahía de la Paz, B. C. S. *Hidrobiológica.* 13:103-110.
- Riccardi, N. & C. Solidoro. 1996 The influence of environmental variables on *Ulva rigida* C. Ag. growth and production. *Bot. Mar.* 39:27-32
- Rodríguez-Morales, E.O. 1997. Variación interanual de las macroalgas en Punta Galeras, B. C. S. Tesis de Licenciatura. UABCS. México
- Romero, R. 2009. Recruitment Strategies of *Ulva* and *Porphyra* in Central California. San Jose State University. 62 p.
- Saifullah, S.M. 1977. Studies of the Marine Algae from Pakistan: Ulvales. *Bot. Mar.* 20:521
- Santelices, B., D. Aedo & A. Hoffmann. 2002 Bancos de formas microscópicas y supervivencia a la oscuridad de propágulos y formas microscópicas de las macroalgas. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 75:547-555
- Schiel, D.R. 1988. Algal interactions on shallow subtidal reefs in northern New Zealand: a review. *N.Z. J. Mar. Freshw. Res.* 22:481–489.
- Serrao, E.A., G. Pearson, L. Kautsky & S.H. Brawley. 1996. Successful external fertilization in turbulent environments. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 93: 5286–5290.
- Shi, X., M. Qi, H. Tang & X. Han. 2015. Spatial and temporal nutrient variations in the Yellow Sea and their effects on *Ulva prolifera* blooms. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 163:36-43.

- Smith, G. M. 1947. On the Reproduction of Some Pacific Coast Species of *Ulva*. *Am. J. Bot.* 34:80-87.
- Song, W., Y. Li, S. Fang, Z.L. Wang, J. Xiao, R.X. Li, M.Z. Fu, M.Y. Zhu & X.L. Zhang. 2015. Temporal and spatial distributions of green algae micropropagules in the coastal waters of the Subei Shoal, China. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 163: 29-35.
- Sousa, A.I., I. Martins, A.I. Lillebø, M.R. Flindt & M.A. Pardal. 2007. Influence of salinity, nutrients and light on the germination and growth of *Enteromorpha* sp. spores. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 341: 142–150.
- StatSoft, Inc. 2005. STATISTICA. Software de análisis de datos. Versión 7.1. Consultado el 14 de diciembre del 2015: [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).
- Strickland, J.D. H. & T. R. Parsons. 1972. A Practical Handbook of Seawater Analysis. 311 pp.
- Taylor, R., R.L. Fletcher & J.A. Raven. 2001. Preliminary studies on the growth of selected green tide algae in laboratory culture: effects of irradiance, temperature, salinity and nutrients on growth rate. *Bot. Mar.* 44: 327-336.
- Valiela, I., J. McClelland, J. Hauxwell, P.J. Behr, D. Hersh & K. Foreman. 1997. Macroalgal blooms in shallow estuaries: controls and ecophysiological and ecosystem consequences. *Limnol Oceanogr.* 42:1105-1118.
- Velasco-García, J.A. 2009. Ambientes geológicos costeros del litoral de la Bahía de La Paz, Baja California Sur. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. México. 82 p.
- Wallentinus, I. 1984 Comparisons of nutrient uptake rates for Baltic macroalgae with different thallus morphologies. *Mar. Biol.* 80:215-225.
- Walters, L.J., M. Guilles & E. Bourget. 1999. Endoscopic observations of invertebrate larval substratum exploration and settlement. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 182: 95-108.

- Wang, C., R.C. Yu, M.J. Zhou. 2012. Effects of the decomposing green macroalga *Ulva* (Enteromorpha) *prolifera* on the growth of four red-tide species. *Harmful Algae*. 16: 12-19.
- Werlinger, C. & K. Alveal. 1992. Influencia de factores abióticos en el cultivo de algas. En: Macroalgas de interés económico. pp. 199-228.
- Wiencke, C.M., N. Clayton & M. Schoenwaelder. 2004 Sensitivity and acclimation to UV radiation of zoospores from five species of Laminariales from the Arctic. *Mar. Biol.* 145: 31-39.
- Wright, J. & A. Boxshall. 1999. The influence of small-scale flow and chemical cues on the settlement of two congeneric barnacle species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 183:179-187.
- Yáñez-Chávez, B., J.L. Carballo, C. Olabarria & J.J. Barrón. 2008. Recovery of macrobenthic assemblages following experimental sand burial. *Oceanologia*. 50:391–420.
- Ye, N. H., X. W. Zhang, Y. Z. Mao, C. W. Liang, D. Xu, J. Zou, Z. M. Zhuang & Q. Y. Wang. 2011. 'Green tides' are overwhelming the coastline of our blue planet: taking the world's largest example. *Ecol. Res.* 26:477–485.
- Yokoya, N. S. & E. C. Oliveira. 1992 Temperature responses of economically important red algae and their potential for mariculture in Brazilian Waters. *J. Appl. Phycol.* 4: 339-345.
- Yokoyama, H. & Y. Ishihi, 2010. Bioindicator and biofilter function of *Ulva* spp. (Chlorophyta) for dissolved inorganic nitrogen discharged from a coastal fish farm potential role in integrated multi-trophic aquaculture. *Aquaculture*. 310: 74–83.
- Yoshida, K. 1970 Studies on germlings development and life history in Ulvaceae and Monostromaceae. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 18(4): 243-27
- Zar, J. H. 2010. Biostatistical Analysis. 5ª edición, Prentice Hall. pp. 944

- Zhang, X.W., D. Xu, Y.Z. Mao, Y.X. Li, S.Y. Xue, J. Zou, W. Lian, C.W. Liang, Z.M. Zhuang, Q.Y. Wang & N.H. Ye. 2011. Settlement of vegetative fragments of *Ulva prolifera* confirmed as an important seed source for succession of a large-scale green tide bloom. *Limnol. Oceanogr.* 56(1): 233–242.
- Zhang, J.H., Y.Z. Huo, K.F. Yu, Q.F. Chen, Q. He, W. Han, L.P. Chen, J.C. Cao, D.J. Shi & P.M. He. 2013. Growth characteristics and reproductive capability of green tide algae in Rudong coast, China. *J. Appl. Phycol.* 25: 795-803.
- Zhou M. J., D. Y. Liu, D. M. Anderson & I. Valiela. 2015. Introduction to the Special Issue on green tides in the Yellow Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 163: 3-8

**Anexo I.** Delimitación de las zonas en las que se clasifica la Bahía de La Paz (Velasco-García 2009).



Tonatiuh Chávez-Sánchez, Alejandra Piñón-Gimate, Elisa Serviere-Zaragoza, Alberto Sánchez-González, Gustavo Hernández-Carmona and Margarita Casas-Valdez\*

# Recruitment in *Ulva* blooms in relation to temperature, salinity and nutrients in a subtropical bay of the Gulf of California

DOI 10.1515/bot-2016-0066

Received 6 July, 2016; accepted 15 March, 2017

**Abstract:** *Ulva* blooms are highly productive ephemeral communities that occur in coastal systems, associated with nutrient enrichment. The objective was to estimate variations in succession, cover, recruitment and length of *Ulva* species in four blooms and assess their relationship with environmental parameters in Bahía de La Paz, Baja California Sur. At each locality, monthly samplings were performed to register the presence, recruitment, length and cover of species, and temperature, salinity, turbidity and nutrient concentration in surface seawater from February 2013 to October 2015. The species found were *Ulva acanthophora*, *Ulva clathrata*, *Ulva intestinalis*, *Ulva flexuosa*, *Ulva lactuca*, *Ulva lobata*, *Ulva nematoidea* and *Ulva rigida*. The *Ulva* blooms in Casa del Marino, San Juan de la Costa and El Tecolote were multi-species, with *U. rigida* displaying the highest presence, cover and recruitment, followed by *U. acanthophora*. Significant differences were found between localities, years and months for biological and environmental factors. A principal component analysis (PCA) revealed significant relationships between higher cover, recruitment and length with higher nutrients concentrations at San Juan de La Costa, Casa del Marino and El Tecolote, indicating favourable conditions that allowed rapid growth. The cover, recruitment and length of *U. flexuosa* at El Portugués were inversely correlated with temperature.

**Keywords:** environmental parameters; recruitment; subtropical bay; succession; *Ulva* blooms.

## Introduction

Macroalgal blooms in coastal waters are increasingly common and recurrent. These communities are ephemeral, highly productive, and are formed by the rapid growth and reproduction of the algae, and the increase in the abundance of one or more species of opportunistic macroalgae. These species are characterised by high photosynthetic, growth and nutrient uptake rates (Lotze and Shramm 2000).

The blooms of green algae such as *Chaetomorpha*, *Cladophora*, *Ulvaria* and *Ulva* produce “green tides” associated with nutrient rich waters from river runoff, upwelling events or discharge of untreated domestic and/or industrial sewage (Zhao et al. 2013).

Recruitment and biomass of *Ulva* increases by one to two orders of magnitude when nutrient enrichment coincides with optimal temperatures. Physiological traits of ephemeral macroalgae enhance their success when there is a successional process, as a result of an increment in nutrient loads, in which the vegetation is initially dominated by species that display the highest reproduction rates, characterised by simple thalli and little biomass (Lotze and Shramm 2000).

Some studies on the biomass of *Ulva* have been performed in localities of the Gulf of California (Pacheco-Ruíz et al. 2002). Macroalgal communities have been assessed at the Bahía de La Paz, and the abundance of *Ulva* has been evaluated in La Paz boardwalk (Águila-Ramírez et al. 2005). However, the recruitment and succession of *Ulva* blooms have not yet been described, nor the relationship with hydrographic, environmental and nutrient-related parameters in the Gulf of California.

This genus displays rapid growth rates, a wide range of reproductive strategies and a fast response to increased concentrations of growth limiting nutrients that lead to a significant increase in biomass (Sousa et al. 2007). The

\*Corresponding author: Margarita Casas-Valdez, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Avenida Instituto Politécnico Nacional s/n, La Paz, B.C.S., 23096, Mexico, e-mail: mcasasv@hotmail.com

Tonatiuh Chávez-Sánchez, Alejandra Piñón-Gimate, Alberto Sánchez-González and Gustavo Hernández-Carmona: Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Avenida Instituto Politécnico Nacional s/n, La Paz, B.C.S., 23096, Mexico

Elisa Serviere-Zaragoza: Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), Calle IPN 195, La Paz, B.C.S., 23096, Mexico

objectives of the present work were to determine the patterns of succession, cover, recruitment and length of *Ulva* species on algal blooms in a subtropical bay, as well as their relationship with hydrographic parameters and nutrients.

## Materials and methods

### Study area

Bahía de La Paz is a semi-protected water body located on the Gulf of California's western coast. This study was conducted in four sampling localities where blooms of *Ulva* species occur (Figure 1): El Portugués (the beach consists of a mix of boulders and sandy patches), San Juan de la Costa (sandy bottom and boulders), Casa del Marino (protected shallow area of sandy bottoms with some boulders, shells and coral remains) and El Tecolote (long rocky platform).

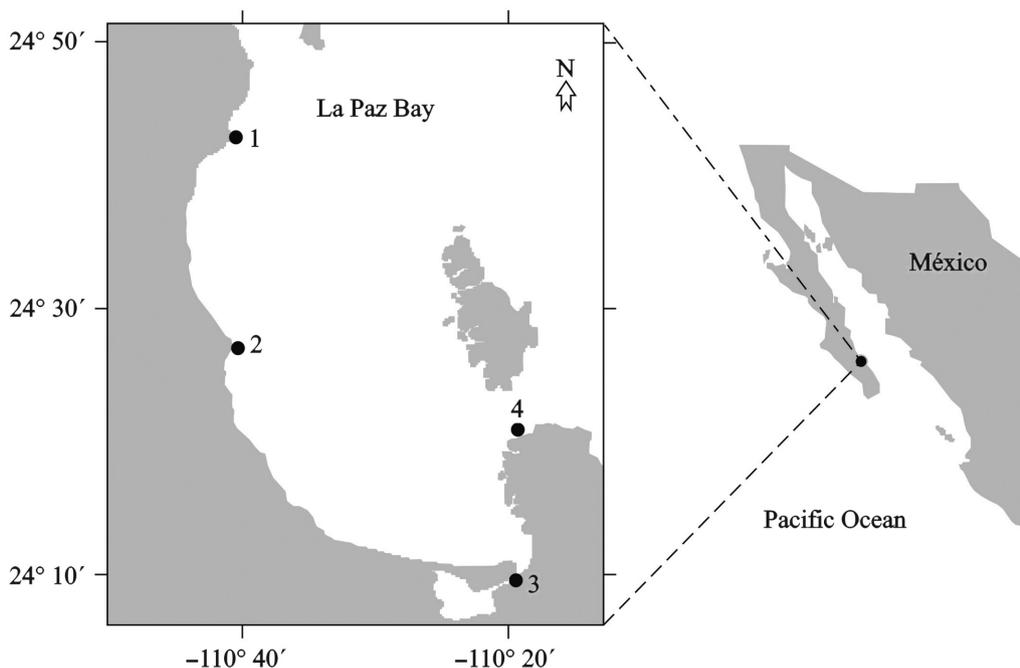
### Environmental variables

In each locality, during low tide, surface seawater temperature (SST), salinity and turbidity of the water column were measured monthly using a multi-parameter

probe (Horiba U-50, Horiba, Ltd., Kyoto, Japan). Three water samples were collected from the surface of the water column using 1-l bottles previously washed with deionised water. These samples were placed on ice for transport to the laboratory for subsequent analysis; the concentrations of dissolved inorganic nitrogen (DIN), total nitrogen (TN), orthophosphates ( $PO_4$ ) and total phosphorus (TP) were determined using the techniques described in Strickland and Parsons (1972).

### Succession, cover and length

In each locality, monthly visits were carried out from February 2013 to October 2015. The area of each algal bloom was measured with GPS (Garmin, Ltd., Olathe, Kansas, USA) and the limits were marked in the shore for future reference. To determine the changes in succession and plant cover by species, eight permanent  $0.50 \times 0.50$  m quadrats built with PVC pipe (1.27 cm  $\emptyset$ ) were positioned haphazardly in each bloom area. At the beginning of the study, all the algae and other organisms inside each quadrat were removed by scraping with a spatula and a metal wire brush. The species present and the percent cover of each were recorded each month through photographs (Yáñez-Chávez et al. 2008), which were analysed with the software Coral Point Count with Excel extensions



**Figure 1:** Location of study area of *Ulva* species. (1) El Portugués, (2) San Juan de La Costa, (3) Casa del Marino and (4) El Tecolote.

(National Coral Reef Institute's, Nova Southeastern University Oceanographic Center, Ft. Lauderdale, FL, USA). In these quadrats, the length of 10 haphazardly chosen thalli (larger than 0.1 cm) of each species of *Ulva* was measured each month.

## Recruitment

A further eight permanent 0.50×0.50 m quadrats were positioned haphazardly in each bloom area, ensuring no overlap with the quadrats used for estimating plant cover. All the algae and other organisms in each quadrat were removed initially, and all recruits within this area were collected each month, leaving the substrate clean again. Recruits were placed on ice for transport to the laboratory, where they were sorted by species and then weighed (wet weight). A sample was taken from each morphotype collected and fixed in 4% formaldehyde for identification using the appropriate keys for this genus in the Gulf of California, which are based on external and internal morphological characters (Abbott and Hollenberg 1992, Norris 2010). Based on these characteristics, the nearest species name was assigned for each morphotype collected. Completely reliable identification of species of this genus is possible only by means of molecular analysis, which was not available for this study, but is recommended when working with this genus.

## Data analysis

Before each statistical analysis was run, Kolmogorov-Smirnov and Levene's tests were performed to check dataset normality and homoscedasticity, respectively (Zar 2010). Means and standard errors (SE) were calculated. To test for significant annual, monthly and spatial differences in cover, recruitment and length of *Ulva*, as well as in temperature, salinity, turbidity and concentration of nutrients in the water column, a multivariate analysis of variance (MANOVA) ( $p < 0.05$ ) and *post-hoc* comparisons using Tukey's test ( $p < 0.05$ ) were performed (Zar 2010).

The relationships between biological variables and environmental parameters were explored through a principal component analysis (PCA). In the numerical analysis, the significance criterion for each component (factor) is the intrinsic proper value of that factor (eigenvalue), i.e. if this value is  $> 0.1$  the factor is deemed significant (Santa María-Del Ángel et al. 1992). The greatest absolute values obtained from the correlation matrix were used to explain the relationships within the plane of each factor, values

with the same sign indicating a positive correlation, and different signs an inverse association. The analyses were performed with the software STATISTICA 7.1 (Statistica, Tulsa, OK, USA) (StatSoft Inc. 2013).

## Results

### Environmental parameters

There were highly significant variations in the mean values of SST, salinity, turbidity and nutrients among the four sites, over the 3 years and from month to month, and these variations and most two- and three-way interaction effects were significant (Table 1). The exceptions were: the interaction between site and year did not affect salinity or DIN, the interaction among site, year and month did not affect  $PO_4$ , and both DIN and TN did not vary significantly among the years (Table 1).

The highest values of SST were found from August to October 2014, and June to October in 2015 for the four localities (Figure 2A). The lowest values were found at El Tecolote during February 2013 and 2015 ( $p < 0.05$ ). In general, salinity values varied little (Figure 2B); however, the highest values were found at Casa del Marino during February, May, June and December 2013 and April, May, June and August 2014. Lower values were found at El Portugués, particularly during 2013 and at El Tecolote only during November 2013 ( $p < 0.05$ ). Turbidity showed a broad variation across time and localities (Table 1) with no distinguishable pattern.

DIN values at San Juan de la Costa during September and October 2014 were five times higher than the rest of the months and localities (Figure 3A); however, in April, May, July 2013, July and August 2014 at San Juan de La Costa and January 2015 at San Juan de La Costa and Casa del Marino, values were also higher than in the rest of localities and months ( $p < 0.05$ ). Peaks in TN (Figure 3B) were found during August, September and October 2014 at El Tecolote and San Juan de la Costa and during May 2015 at El Portugués, and were almost three-fold higher than those found at the same localities during November 2014 and March, June and August 2015 ( $p < 0.05$ ).

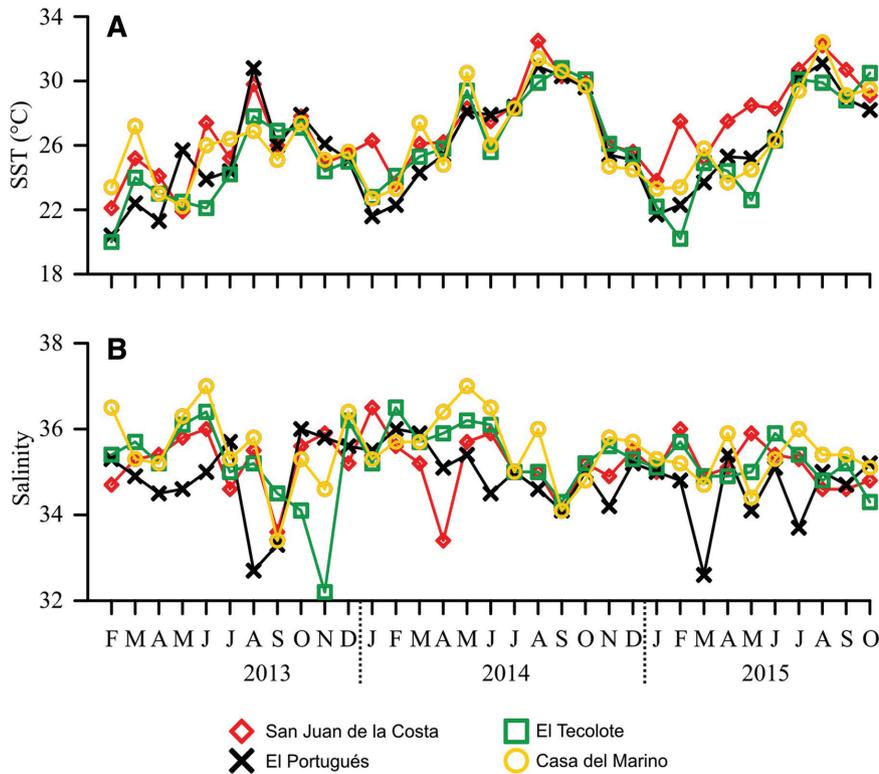
For  $PO_4$  (Figure 3C), the highest values were found at San Juan de la Costa during March 2014 and January and March 2015, and were three times higher than the values found at the same locality during June 2013 and May, September and October 2014 and at Casa del Marino during May and July 2014 ( $p < 0.05$ ). For TP (Figure 3D), the highest values were found at San Juan de la Costa during September and October 2015, and these values were four times

**Table 1:** Results of MANOVA on surface seawater temperature (SST), salinity, turbidity, dissolved inorganic nitrogen (DIN), total nitrogen (TN), orthophosphate (PO<sub>4</sub>), total phosphorus (TP) among site, year, month and their interactions.

Factor	Interaction	df	MS	F	p-Value
Temperature	Site	3	37.1	57.0	<0.0001
	Year	2	173.6	266.6	<0.0001
	Month	11	251.1	385.6	<0.0001
	Site*Year	6	5.3	8.1	<0.0001
	Site*Month	33	5.4	8.3	<0.0001
	Year*Month	19	15.6	24.0	<0.0001
	Site*Year*Month	57	4.3	6.7	<0.0001
	Error	357	0.7		
Salinity	Site	3	13.0	26	<0.0001
	Year	2	7.8	16	<0.0001
	Month	11	6.9	14	<0.0001
	Site*Year	6	1.1	2	<b>0.0417</b>
	Site*Month	33	1.5	3	<0.0001
	Year*Month	19	2.0	4	<0.0001
	Site*Year*Month	57	1.7	3	<0.0001
	Error	357	0.5		
Turbidity	Site	3	389.70	7.1208	<b>0.0001</b>
	Year	2	715.04	13.0656	<0.0001
	Month	11	466.06	8.5161	<0.0001
	Site*Year	6	933.90	17.0647	<0.0001
	Site*Month	33	286.35	5.2324	<0.0001
	Year*Month	19	235.53	4.3038	<0.0001
	Site*Year*Month	57	207.62	3.7938	<0.0001
	Error	357	54.73		
DIN	Site	3	10972.86	105.3160	<0.0001
	Year	2	43.43	0.4168	0.6597
	Month	11	776.91	7.4566	<0.0001
	Site*Year	6	165.66	1.5900	0.1514
	Site*Month	33	884.71	8.4913	<0.0001
	Year*Month	19	439.67	4.2199	<0.0001
	Site*Year*Month	56	546.35	5.2438	<0.0001
	Error	207	104.19		
TN	TN				
	Site	3	10928.5	27.0859	<0.0001
	Year	2	845.2	2.0948	0.1256
	Month	11	3001.9	7.4400	<0.0001
	Site*Year	6	1258.7	3.1197	<b>0.006</b>
	Site*Month	33	2185.4	5.4165	<0.0001
	Year*Month	19	1449.3	3.5920	<0.0001
	Site*Year*Month	56	1098.9	2.7235	<0.0001
Error	207	403.5			
PO <sub>4</sub>	PO <sub>4</sub>				
	Site	3	26.0851	48.9747	<0.0001
	Year	2	9.4590	17.7592	<0.0001
	Month	11	12.2806	23.0569	<0.0001
	Site*Year	6	2.8725	5.3932	<0.0001
	Site*Month	33	6.7542	12.6809	<0.0001
	Year*Month	19	2.1501	4.0368	<0.0001
	Site*Year*Month	56	0.6903	1.2961	0.0993
Error	207	0.5326			
TP	TP				
	Site	3	109.847	41.3489	<0.0001
	Year	2	43.156	16.2449	<0.0001
	Month	11	11.225	4.2253	<0.0001
	Site*Year	6	15.632	5.8842	<0.0001
	Site*Month	33	16.259	6.1203	<0.0001
	Year*Month	19	8.354	3.1448	<0.0001
	Site*Year*Month	56	6.347	2.3891	<0.0001
Error	206	2.657			

df, degrees of freedom; MS, mean square; F, ratio of MS terms.

Significant effects denoted in bold.



**Figure 2:** Hydrographic variables at four sites in the Gulf of California. (A) Surface seawater temperature (SST) and (B) salinity.

higher than those found during January and February 2014, January and March 2015 at Casa del Marino and in May to July 2014 at San Juan de la Costa and El Tecolote, and January and February 2015 at El Portugués ( $p < 0.05$ ).

### Succession of *Ulva* species

The macroalgal blooms in the four localities across Bahía de La Paz comprised eight species: *Ulva acanthophora* (Kützinger) Hayden, Blomster, Maggs, P.C. Silva, Stanhope et J.R.Waaland, *Ulva clathrata* (Roth) C.Agardh, *Ulva flexuosa* Wulfen, *Ulva intestinalis* Linnaeus, *Ulva lactuca* Linnaeus, *Ulva lobata* (Kützinger) Harvey, *Ulva nematoidea* Bory and *Ulva rigida* C. Agardh.

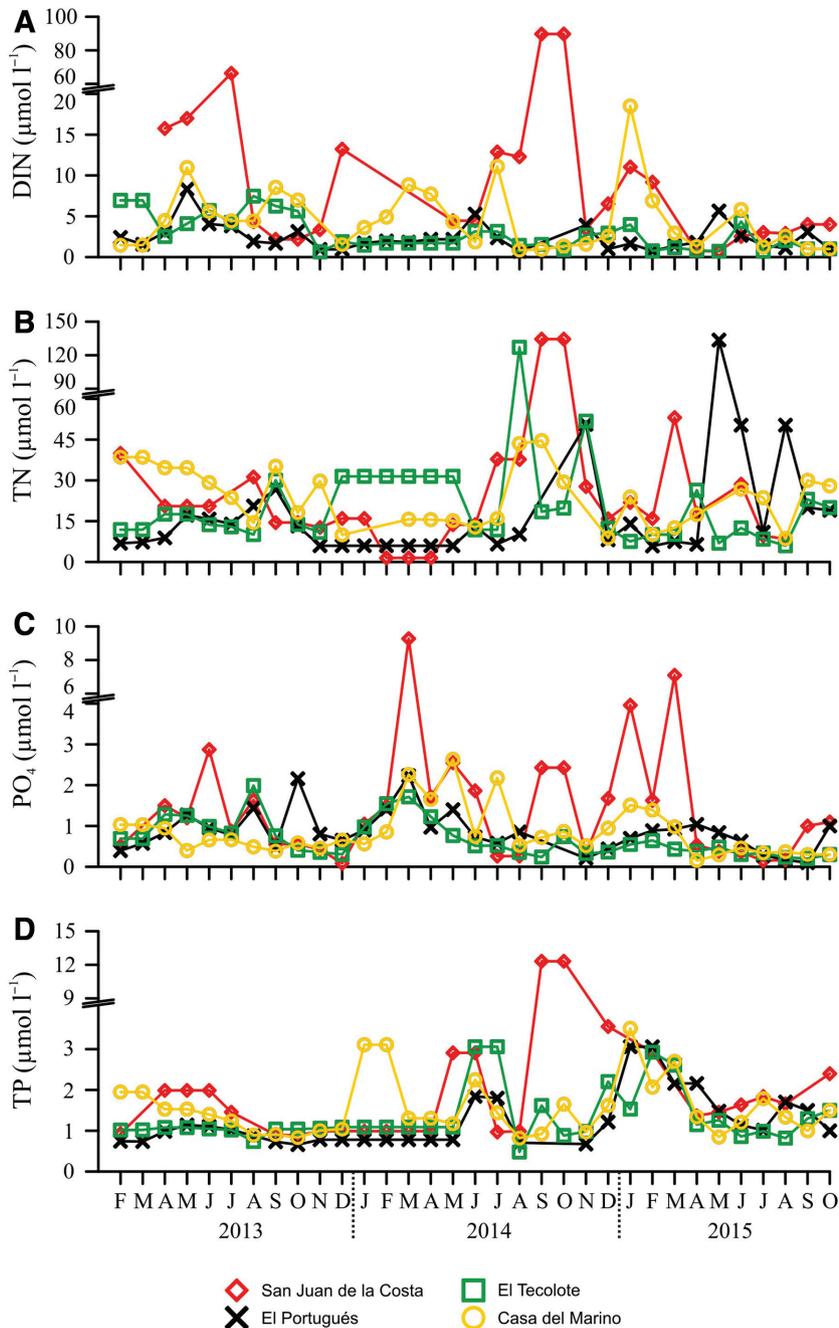
*Ulva flexuosa* was the only species found at El Portugués during the three sampling years and showed a seasonal pattern (Figure 4A). A succession of species was more evident at San Juan de La Costa and Casa del Marino. At the first of these sites, *U. rigida* was generally the only species observed in January; in February, *U. acanthophora* and *U. clathrata* appeared, and during March and April thalli of *U. lactuca* and *U. intestinalis* were also present. *Ulva nematoidea* and *U. lobata* were found only sporadically. The April–May bloom included all seven species. In

June, *U. acanthophora*, *U. clathrata*, *U. intestinalis* and *U. lactuca* were no longer present, and the bloom was again dominated by *U. rigida*, which disappeared by the end of the year. A similar pattern was observed at Casa del Marino. At El Tecolote, the *Ulva* bloom was dominated by *U. rigida*, which appeared in December and persisted through the year. In March, *U. acanthophora*, *U. intestinalis*, *U. lactuca* and *U. lobata* were also found, but only sporadically until the end of the year.

Mean values of cover, recruitment and length of each of the eight species at the four localities during the 3 years of the study showed highly significant variation among locations, years and months, and these were mostly affected by the interactions between site and year, site and month, and year and month, as well as by the interaction among sites, years and months (Table 2), although there were more exceptions than with the physical and chemical variables.

### Cover

The highest cover of *Ulva flexuosa* found at El Portugués during February and November 2013 was above 50%, and two times higher than in December 2013, January 2014 and February 2015 (Figure 4A). *Ulva rigida* had the highest cover



**Figure 3:** Nutrient concentration at four sites in the Gulf of California.

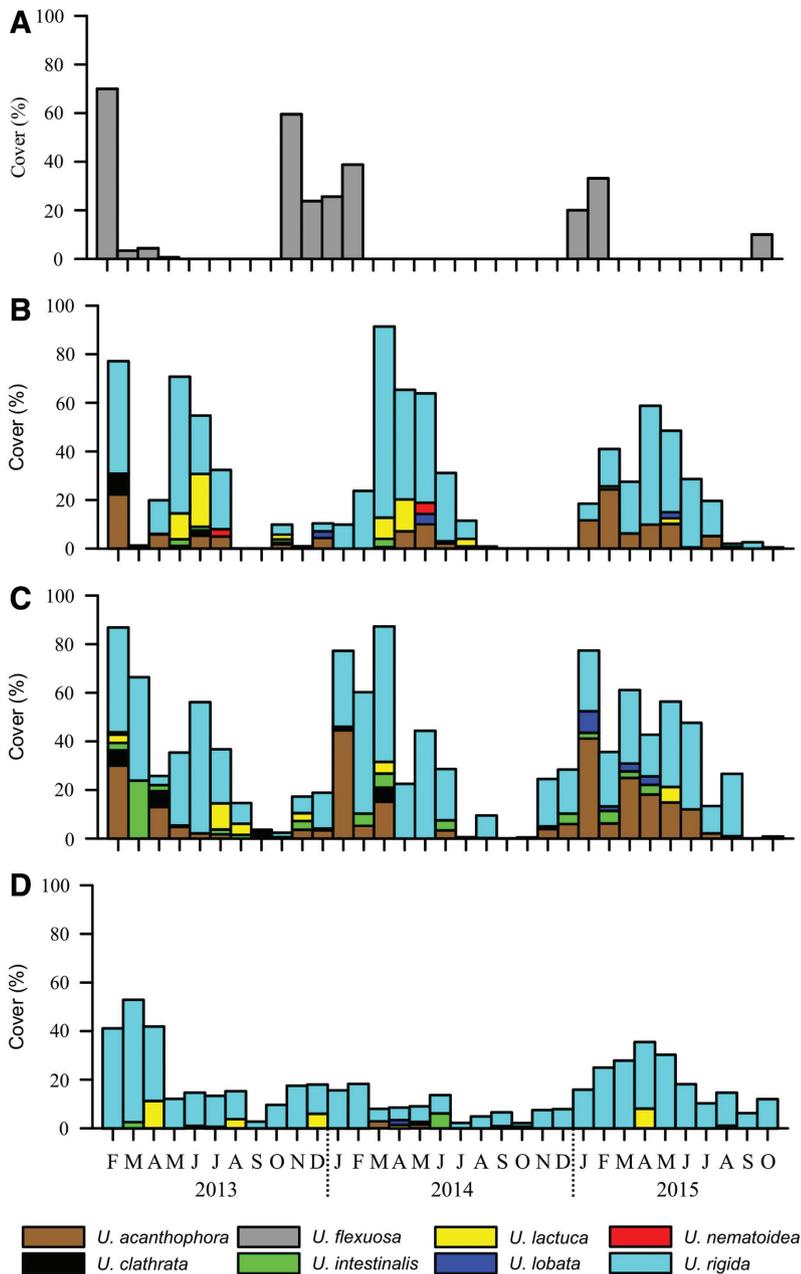
(A) Dissolved inorganic nitrogen (DIN), (B) total nitrogen (TN), (C) orthophosphate ( $\text{PO}_4$ ) and (D) total phosphorus (TP).

at San Juan de la Costa during May 2013, March to May 2014 and April 2015 (Figure 4B). Total cover values at San Juan de la Costa and Casa del Marino during February and June 2013 and March to May 2014 were almost two times higher than the total cover found at these localities during the rest of the year (Figure 4B and C). At El Tecolote, cover values similar to those in the other localities were found only in February to April 2013 and, at all other times, the cover was below 20% (Figure 4D). *Ulva acanthophora* showed

its highest values at Casa del Marino during January 2014 and 2015 ( $p < 0.05$ ). The cover of the remaining species was variable and lower than 20% (Figure 4B–D).

## Recruitment

The species with the highest recruitment biomass was *Ulva rigida*. The maximum value was found at Casa del



**Figure 4:** Presence and cover percentage of *Ulva* species at four sites in the Gulf of California. (A) El Portugués, (B) San Juan de La Costa, (C) Casa del Marino and (D) El Tecolote.

Marino in February 2013 and this was two times higher than the maximum values found during March 2013 and April 2014 at San Juan de la Costa and May 2014 at El Tecolote ( $p < 0.05$ ). *Ulva acanthophora* also had high recruitment biomass at Casa del Marino during February 2013 and January and February 2014, and these values were two times higher than those found at San Juan de la Costa during February 2013 and 2014 ( $p < 0.05$ ). The maximum recruitment biomass of *Ulva flexuosa* at El Portugués was found in February 2013 (Figure 5A–D).

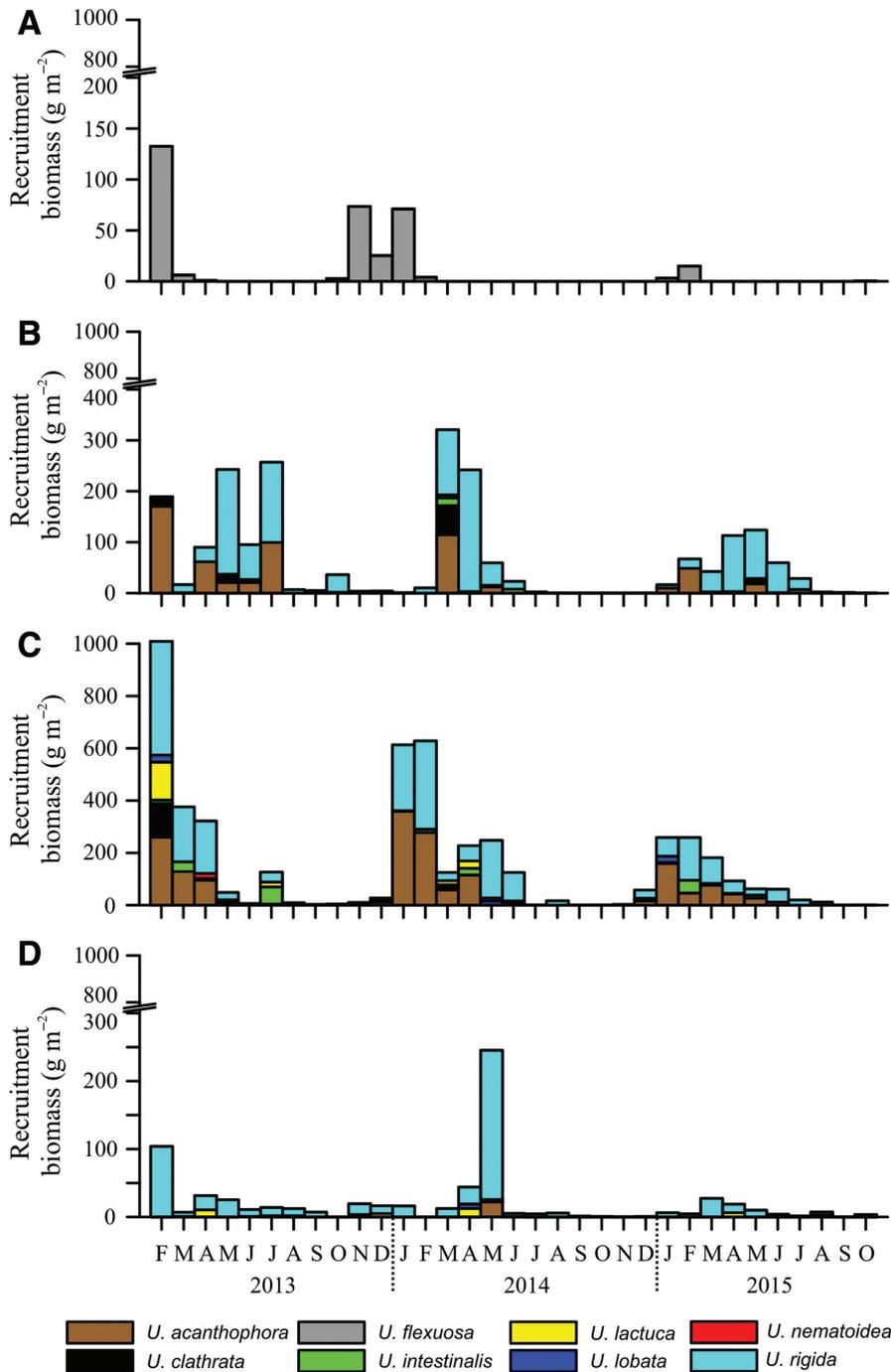
### Length

*Ulva acanthophora* was the longest *Ulva* species when present, particularly at San Juan de la Costa in March 2014 and at Casa del Marino from February to March 2015. The next longest species was *Ulva rigida*, which attained its greatest length at San Juan de la Costa during March, June and July 2013 and at Casa del Marino from February to May 2015. *Ulva flexuosa* was the shortest of the species when it was present ( $p < 0.05$ , Figure 6A–D).

**Table 2:** Results of MANOVA on *Ulva* species, among site, year, month and their interactions.

Interaction	df	<i>U. acanthophora</i>		<i>U. clathrata</i>		<i>U. flexuosa</i>		<i>U. intestinalis</i>		<i>U. lactuca</i>		<i>U. lobata</i>		<i>U. nematoidea</i>		<i>U. rigida</i>	
		F	p-Value	F	p-Value	F	p-Value	F	p-Value	F	p-Value	F	p-Value	F	p-Value	F	p-Value
Cover																	
Site	3	74.2	<0.0001	16.7	<0.0001	104.7	<0.0001	24.6	<0.0001	8.7	<0.0001	9.5	<0.0001	9.0	<0.0001	81.1	<0.0001
Year	2	13.1	<0.0001	24.1	<0.0001	12	<0.0001	3.7	<b>0.026</b>	10.4	<0.0001	7.1	0.001	4.9	0.007	1	0.355
Month	11	18.5	<0.0001	11.2	<0.0001	27.7	<0.0001	6.6	<0.0001	3.7	<0.0001	4.1	<0.0001	7.5	<0.0001	25.7	<0.0001
Site*Year	6	6.1	<0.0001	9	<0.0001	12.2	<0.0001	2.3	<b>0.032</b>	2.8	<b>0.012</b>	9.9	<0.0001	2.2	<b>0.039</b>	5.4	<0.0001
Site*Month	33	12.6	<0.0001	6.3	<0.0001	27.8	<0.0001	4.8	<0.0001	3.9	<0.0001	5.4	<0.0001	4.6	<0.0001	6.5	<0.0001
Year*Month	19	3.5	<0.0001	14.5	<0.0001	4.9	<0.0001	3.8	<0.0001	2.8	<0.0001	2.6	<0.0001	10.4	<0.0001	2.8	<0.0001
Site*Year*Month	57	2.7	<0.0001	7.8	<0.0001	4.9	<0.0001	2.9	<0.0001	4.4	<0.0001	2.6	<0.0001	6.1	<0.0001	3.1	<0.0001
Error	933																
Recruitment biomass																	
Site	3	32.9	<0.0001	5.9	<b>0.001</b>	17.0	<0.0001	10.4	<0.0001	32.0	<0.0001	7.2	<0.0001	11.0	<0.0001	42.7	<0.0001
Year	2	1.9	0.151	5.1	<b>0.006</b>	6	<b>0.003</b>	0.9	0.425	17.4	<0.0001	0.3	0.727	3.1	<b>0.047</b>	3.9	<b>0.022</b>
Month	11	11.5	<0.0001	6	<0.0001	4.9	<0.0001	1.7	0.080	11.3	<0.0001	1.9	<b>0.035</b>	5	<0.0001	14.1	<0.0001
Site*Year	6	2.5	<b>0.024</b>	4.6	<0.0001	6.1	<0.0001	1.1	0.362	15.5	<0.0001	0.6	0.720	3.1	<b>0.006</b>	1.4	0.221
Site*Month	33	7.8	<0.0001	4.5	<0.0001	4.9	<0.0001	1.6	<b>0.017</b>	11.5	<0.0001	1.9	<b>0.003</b>	5	<0.0001	8.8	<0.0001
Year*Month	19	1.5	0.092	7.8	<0.0001	3.5	<0.0001	1.7	<b>0.029</b>	14.8	<0.0001	1.5	0.071	6.4	<0.0001	2.2	<b>0.003</b>
Site*Year*Month	57	1.7	<b>0.001</b>	5.2	<0.0001	3.5	<0.0001	1.8	<b>0.001</b>	14.4	<0.0001	1.7	<b>0.002</b>	6.4	<0.0001	3.3	<0.0001
Error	395																
Length																	
Site	3	119.5	<0.0001	70.6	<0.0001	381.8	<0.0001	60.8	<0.0001	160.9	<0.0001	145.0	<0.0001	46.9	<0.0001	429.4	<0.0001
Year	2	10.3	<0.0001	56.9	<0.0001	40.6	<0.0001	9.1	<0.0001	45.4	<0.0001	7.5	0.001	10.4	<0.0001	43.9	<0.0001
Month	11	25.7	<0.0001	38.7	<0.0001	53.1	<0.0001	13.9	<0.0001	23.6	<0.0001	34.9	<0.0001	19.9	<0.0001	58.8	<0.0001
Site*Year	6	9.2	<0.0001	28.2	<0.0001	40	<0.0001	4.6	<0.0001	52.2	<0.0001	11.4	<0.0001	10.6	<0.0001	38.9	<0.0001
Site*Month	33	14.9	<0.0001	16.8	<0.0001	52.1	<0.0001	8.3	<0.0001	17.9	<0.0001	30.1	<0.0001	19.6	<0.0001	20.1	<0.0001
Year*Month	19	2.2	<b>0.002</b>	49.9	<0.0001	16	<0.0001	4.6	<0.0001	16.9	<0.0001	12.4	<0.0001	26	<0.0001	5.1	<0.0001
Site*Year*Month	57	3.4	<0.0001	21.7	<0.0001	15.9	<0.0001	5.7	<0.0001	13.8	<0.0001	17.2	<0.0001	25.6	<0.0001	5.1	<0.0001
Error	917																

df, degrees of freedom; MS, mean square; F, ratio of MS terms. Significant effects denoted in bold.

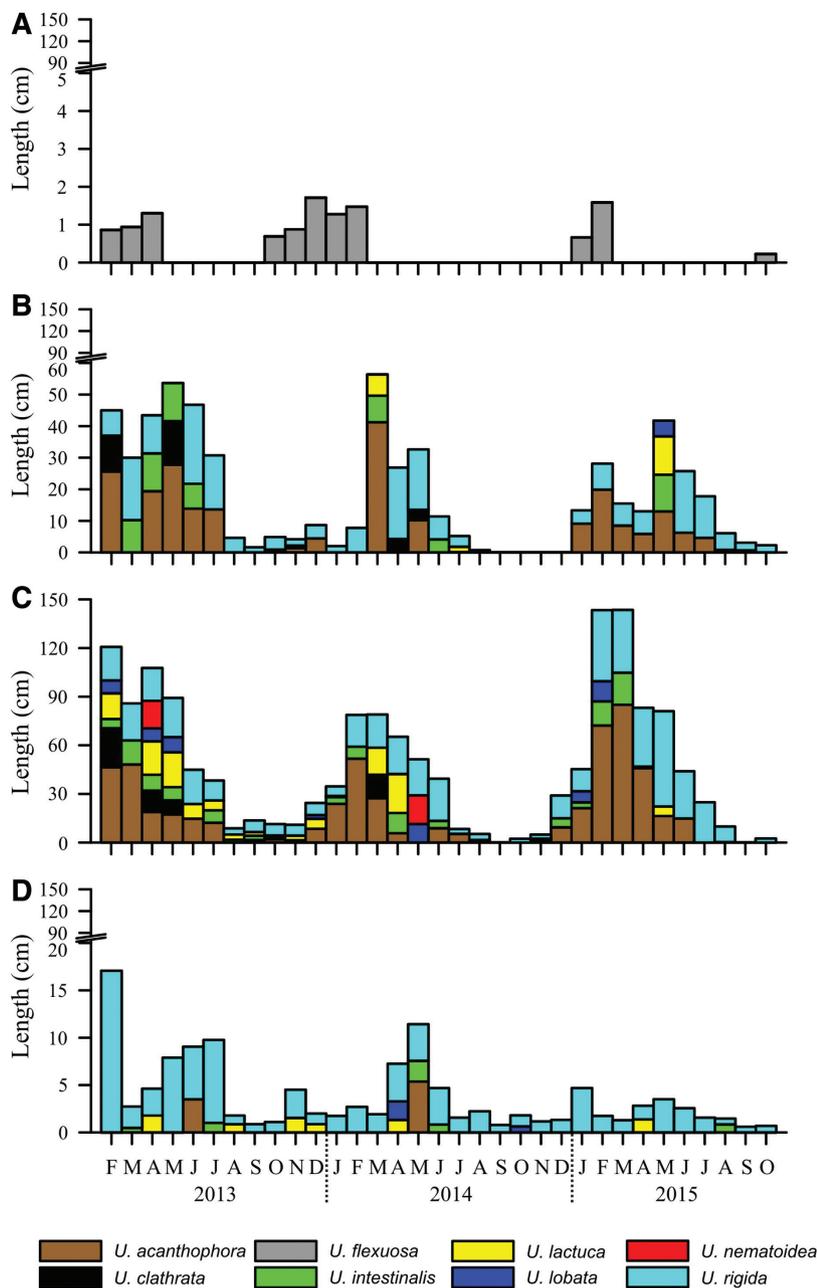


**Figure 5:** Recruitment biomass of eight species of *Ulva* at four sites in the Gulf of California. (A) El Portugués, (B) San Juan de La Costa, (C) Casa del Marino and (D) El Tecolote.

### Biotic vs. environmental parameters

The graphical representation of the set of biological and environmental variables (PCA) showed that the first three factors accounted 65% of the cumulative variance (Figure 7). Factor 1 in the horizontal plane (32.7%) indicated that increases in DIN, TN and TP were associated with

increases in recruitment and cover mainly of *Ulva acanthophora*. In contrast, increases in recruitment, length and cover of *Ulva flexuosa* were related to low concentrations of these nutrients. Factor 2 in the vertical plane (18.2%) suggested that increases in  $\text{PO}_4$  were associated with increases in recruitment and length of *U. acanthophora*, as well as with increases in recruitment and cover of *Ulva rigida*, and



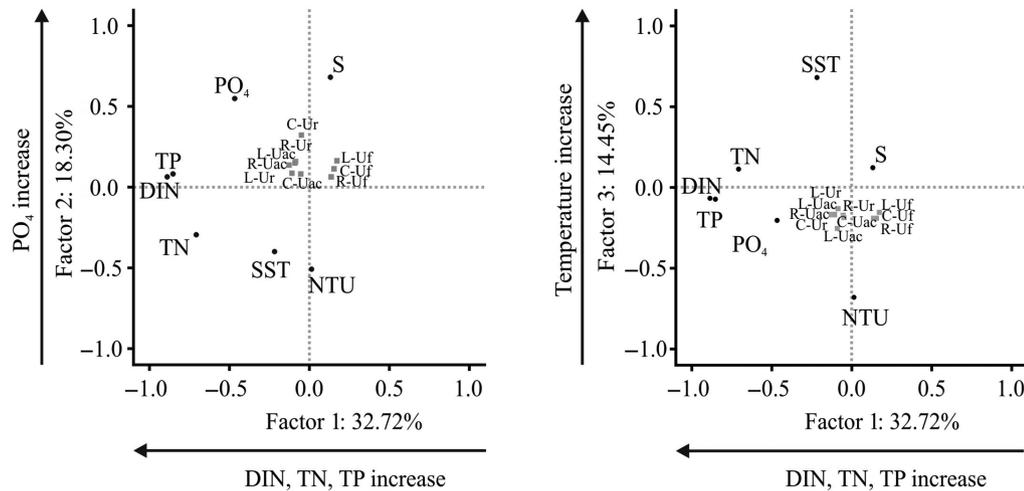
**Figure 6:** Length of *Ulva* species at four sites in the Gulf of California. (A) El Portugués, (B) San Juan de La Costa, (C) Casa del Marino and (D) El Tecolote.

with the increase in length and cover of *U. flexuosa*. Factor 3 in the vertical plane (12.3%) showed that higher increases in temperature limited recruitment, cover and length of *U. acanthophora*, *U. flexuosa* and *U. rigida*.

## Discussion

Species of the genus *Ulva* are common in Bahía de La Paz (Águila-Ramírez et al. 2005), an area characterised by a

broad environmental variability, e.g. SST during summer season can reach 30°C while during winter it can descend to 20°C, as a consequence of its subtropical localisation (Cervantes-Duarte et al. 2001, Monreal-Gómez et al. 2001). This variability had been observed both within and between years. Consequently, some seasons have optimal environmental conditions for increasing the abundance of *Ulva* species, as previously reported by Águila-Ramírez et al. (2005). The localities of Casa del Marino and San Juan de La Costa with a high availability of a number of



**Figure 7:** Principal component analysis (PCA).

(A) Factor 1 vs. Factor 2 and (B) Factor 1 vs. Factor 3. SST, Surface seawater temperature; S, salinity; NTU, turbidity; DIN, dissolved inorganic nitrogen; TN, total nitrogen;  $PO_4$ , orthophosphate; TP, total phosphorus; R-Uac, recruitment biomass of *Ulva acanthophora*; L-Uac, length of *U. acanthophora*; C-Uac, cover of *U. acanthophora*; R-Uf, recruitment biomass of *U. flexuosa*; L-Uf, length of *U. flexuosa*; C-Uf, cover of *U. flexuosa*; R-Ur, recruitment biomass of *U. rigida*; L-Ur, length of *U. rigida*; C-Ur, cover of *U. rigida*.

substrates (shells, coral fragments, boulders and residues of anthropogenic materials), shallow depth (<2 m) and small waves, allowed the largest number of *Ulva* recruits, as observed in experimental assays where plastic, bamboo sticks, different types of ropes, mesh, rocks and sand served as substrate for the settlement of *Ulva prolifera* recruits in the Yellow Sea (Geng et al. 2015).

At El Portugués, the bloom included a single species, *Ulva flexuosa*. El Portugués is influenced to a greater extent by water currents and masses from the Gulf of California, a cyclonic gyre in deeper layers, which in turn causes an exchange of surface and subsurface water between the Gulf of California and Bahía de La Paz. This opening to the north also experiences waves of greater intensity than the localities in the interior portion of the bay (Obeso-Nieblas et al. 2008). *Ulva flexuosa* was found in the intertidal zone, an area with abundant rocky conglomerates and boulders where recruits attach, forming carpets up to 2 cm high in autumn and winter; the rugosity of these conglomerates and boulders likely facilitates the attachment of this small-thallus species, and it could be the reason why it is not found at the other localities studied.

Each species within the genus *Ulva* has particular substrate requirements for spore germination (Geng et al. 2015). In addition, coastal dynamics fluctuate throughout the year in this area. In winter (December to February) waves are intense; however, the morphology of this species (small tubular thalli) allows it to prosper on rocks where the waves break while the rest of the year (May to

September) it is probably unfavourable because of the strong solar radiation typical of this time of the year. In addition, the winds from the south and southeast (Obeso-Nieblas et al. 2008) lead to the rocks being completely covered with sand and gravel, thus limiting the presence of *U. flexuosa* in these months.

Species succession is a common trait in any given environment. In the localities studied this succession was particularly evident at San Juan de La Costa and Casa del Marino where one of the two most abundant species (*Ulva acanthophora* and *Ulva rigida*) dominated over the other depending on the time of the year. The species *U. acanthophora* has been described as having temperate affinities (Casas-Valdez et al. 2000), a high presence and cover in late winter and spring, and decreasing progressively toward the summer when SST exceeded 25°C. *Ulva rigida* is considered to be a widely distributed species that shows a broad tolerance to solar radiation, temperature and salinity, which was evident as this species remained until the SST was above 30°C. Previous work in temperate regions has suggested that temperatures and irradiance in spring and summer foster spore germination and growth of *Ulva* (Lotze and Worm 2002, Sousa et al. 2007).

The least abundant species were *Ulva clathrata*, *Ulva intestinalis*, *Ulva lactuca*, *Ulva lobata* and *Ulva nematoidea* whose presence was sporadic with no obvious pattern, suggesting that these species were displaced by the abundance of the dominant species or because of some other environmental factors. Huo et al. (2015) reported that *U. prolifera*, *U. flexuosa* and *Ulva linza*

were present in the winter season from December 2012 to April 2013. These authors contend that they probably did not observe a succession of these species as they expected because of the short period of time over which their observations were made, hence the importance of following-up blooms over long periods of time to observe the succession of species, as at San Juan de La Costa and Casa del Marino.

The high growth rate of *Ulva* and its high and diverse reproductive capacities explain why the species in this genus accumulates a large biomass (Liu et al. 2013, Huo et al. 2015). The biomass of *U. rigida* and *U. acanthophora* recruits fluctuated over the 3 years studied; however, it was always higher in winter and spring and decreased toward the autumn. Rosemary (2009) reported that the seasonal recruitment pulses and natural abundance of *Ulva* in a temperate locality were higher in late spring and summer, which was different from that observed in Bahía de La Paz, a subtropical environment. For the rest of the species in the bay, recruitment was considerably lower throughout the year and occurred at its greatest extent in spring.

Some studies mentioned that the temperature range of 10–25°C is suitable for the complete life cycle of *Ulva* species (Song et al. 2015). In San Juan de La Costa, Casa del Marino and El Tecolote, average temperature exceeded 20°C in all locations, which was favourable for the recruitment and blooming of *Ulva*, similar to findings reported by Liu et al. (2013) and Huo et al. (2015). Salinity is also an important factor in *Ulva* recruitment. Sousa et al. (2007) mentioned that germination and growth of the propagules already established was influenced positively by a salinity of 35, even under different nutrient and irradiance conditions. The highest recruitment biomass of *U. acanthophora* and *U. rigida* was found in a salinity range of 34.5–35.5 at the four localities of Bahía de La Paz.

Growth rates are regulated by solar radiation and temperature (Hurd et al. 2014), as well as by nutrient availability (Pedersen and Borum 1996). In the spring and early summer, temperature and salinity (25°C and 35°C) are optimal for growth within the bay, as suggested by Taylor et al. (2001) as temperatures from 25 to 30°C lead to rapid growth. Accordingly, *Ulva* blooms across the bay were obvious from late winter to early summer. In August and September, *Ulva* detached from the substrate, coinciding with a rise in SST >30°C and maximum solar radiation up to 1190.4  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , and entered a senescent stage, probably because these conditions were no longer optimal for growth.

Of all *Ulva* species, *U. acanthophora* exhibited the largest length. The maximum lengths were 300 and 81 cm

at Casa del Marino and San Juan de La Costa, respectively, during winter. As previously discussed, this species is favoured by lower temperatures because of its temperate affinities. *Ulva rigida* attained its greatest length toward the spring and early summer in both localities (130 and 45 cm). At El Tecolote, *U. rigida* was smaller (<17 cm) than at San Juan de La Costa and Casa del Marino. This locality had a rocky platform that stretches over a greater shallow area, differing from the conditions in the two other localities. This substrate and the high desiccation observed might have been unfavourable for longer thalli although it allowed the species to be present. The high nutrient levels, probably originating from the Gulf of California upwelling waters in this pristine locality (Monreal-Gómez et al. 2001), were not limiting factors for the growth of *Ulva* thalli.

At San Juan de la Costa and Casa del Marino, the average concentration of nutrients (32.6 and 30.5  $\mu\text{mol l}^{-1}$  of TN and 2.8 and 1.5  $\mu\text{mol l}^{-1}$  of TP, respectively) were similar to or even higher than in coastal lagoons of the Gulf of California where macroalgal blooms have been observed (e.g. 14.2 and 1.1  $\mu\text{mol l}^{-1}$  TN and TP, respectively; Ochoa-Izaguirre et al. 2002).

The PCA showed that higher recruitment and cover of *U. acanthophora* were correlated with higher DIN, TN and TP concentrations, which has also been observed by Huo et al. (2015) who found a positive correlation between the abundance of a filamentous species of *Ulva* with certain concentrations of DIN (2.6–21.16  $\mu\text{mol l}^{-1}$ ), TN (17.2–32.6  $\mu\text{mol l}^{-1}$ ),  $\text{PO}_4$  (0.7–1.8  $\mu\text{mol l}^{-1}$ ) and TP (1.1–2.9  $\mu\text{mol l}^{-1}$ ). These ranges are similar to those found in this study. High  $\text{PO}_4$  concentrations (0.8, 2 and 6.4  $\mu\text{mol l}^{-1}$ ) were associated with an increase in recruitment (Sousa et al. 2007), which agrees with our observations at San Juan de La Costa where the highest phosphorus levels were found (2.8  $\mu\text{mol l}^{-1}$ ).

*Ulva* blooms in La Paz Bay were dominated by two of the eight species found. The dominant species (*U. rigida* and *U. acanthophora*) alternated through time, as the most suitable temperature conditions differ for each species. It was evident that succession, cover and recruitment of the different species of the *Ulva* blooms showed seasonal patterns related to temperature, and that cover and recruitment increase with nutrient concentrations.

These types of studies are relevant for coastal water management as overabundant nutrients under otherwise favourable environmental conditions can lead to nuisance macroalgal blooms, resulting in adverse effects. Given that nutrient concentrations are already high, nutrient sources should be monitored in order to control their levels and mitigate their effects on the environment.

**Acknowledgments:** The authors would like to thank Efrain Flores Montaña for helping with the sample collection in the field and to Ángel Humberto Ruvalcaba Díaz for helping with the water analysis; Catalina Mendoza González and Dra. Luz Elena Mateo Cid for the taxonomical determination of *Ulva* species; Armando Hernández López for the figure edition; María Elena Sánchez for the English translation; and Diana Dorantes for editorial services in English. This study received funding from the projects Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)-CB154415, SIP2015-0355, SIP 2014-0132, SIP2014-4069 and SIP2015-1427; also COFAA, EDI and BEIFI scholarships by Instituto Politécnico Nacional.

## References

- Abbott, I.A. and G.J. Hollenberg. 1992. *Marine algae of California*. Stanford University Press, Stanford, CA. pp. 827.
- Águila-Ramírez, R.N., M.M. Casas-Valdez, C.J. Hernández-Guerrero and A. Marín-Álvarez. 2005. Biomass of *Ulva* spp. (Chlorophyta) in three locations along the bay front of La Paz, Baja California Sur, México. *Rev. Biol. Mar. Oceanog.* 40: 55–61.
- Casas-Valdez, M.M., R.A. Núñez-López, M.B. Cruz-Ayala, I. Sánchez-Rodríguez, R. Vázquez-Borja and G.E. López. 2000. Biodiversity and biogeographic affinities of the algal flora of Baja California Sur: a synthesis of the literature. 273–282. In: (M. Munawar, S.G. Lawrence, I.F. Munawar and D. Malley, eds.) *Aquatic ecosystems of México: status and scope*. Ecovis, World Mg. Ser. pp. 435.
- Cervantes-Duarte, R., F. Aguirre-Bahena, A. Reyes-Salinas and J.E. Valdez-Holguín. 2001. Caracterización hidrológica de una laguna costera de Baja California Sur, México. *Oceanides*. 16: 93–105.
- Geng, H., T. Yan, M. Zhou and Q. Liu. 2015. Comparative study of the germination of *Ulva prolifera* gametes on various substrates. *Estuar. Coast. Shelf S.* 163: 89–95.
- Huo Y., H. Han, H. Shi, H. Wu, J. Zhang, K. Yu, R. Xu, C. Liu, Z. Zhang, K. Liu, P. He and D. Ding. 2015. Changes to the biomass and species composition of *Ulva* sp. on *Porphyra* aquaculture rafts, along the coastal radial sandbank of the Southern Yellow Sea. *Mar. Poll. Bull.* 93: 210–216.
- Hurd, C., P.J. Harrison, K. Bischof and C.S. Lobban. 2014. *Seaweed Ecology and Physiology*. 2nd edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 551.
- Liu, D., J.K. Keesing, P. He, Z. Wang, Y. Shi and Y. Wang. 2013. The world's largest macroalgal bloom in the Yellow Sea, China: formation and implications. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 129: 2–10.
- Lotze, H.K. and W. Shramm. 2000. Ecophysiological traits explain species dominance patterns in macroalgal blooms. *J. Phycol.* 36: 287–295.
- Lotze, H.K. and B. Worm. 2002. Complex interactions of climatic and ecological controls on macroalgal recruitment. *Limnol. Oceanogr.* 47: 1734–1741.
- Monreal-Gómez, M.A., A.D. Molina-Cruz and A. Salas-de León. 2001. Hydrography and cyclonic circulation in Bay of La Paz, Gulf of California, during 1998. *J. Mar. Syst.* 30: 305–315.
- Norris, J. 2010. *Marine algae of the northern Gulf of California: Chlorophyta and Phaeophyceae*. Smithsonian contributions to Botany; no. 94. pp. 276.
- Obeso-Nieblas, M., G.B. Shirasago, J. Gaviño-Rodríguez, E. Perez-Lezama, H. Obeso-Huerta and A.J. Jiménez Illescas. 2008. Variabilidad hidrológica en Bahía de La Paz, Golfo de California, México (1995–2005). *Rev. Biol. Mar. Ocean.* 43: 559–567.
- Ochoa-Izaguirre, M.J., J. Carballo and F. Páez-Osuna. 2002. Qualitative changes in macroalgal assemblages under two contrasting climatic conditions in a subtropical estuary. *Bot. Mar.* 45: 130–138.
- Pacheco-Ruiz, I., J.A. Zertuche-González, A. Chee-Barragán and E. Arroyo-Ortega. 2002. Biomass and potential comercial utilization of *Ulva lactuca* (Chlorophyta, Ulvaceae) beds along the north-west coast of the Gulf of California. *Phycologia* 41: 199–201.
- Pedersen, M.F. and Y.J. Borum. 1996. Nutrient control of algal growth in estuarine waters. Nutrient limitation and the importance of nitrogen requirements and nitrogen storage among phytoplankton and species of macroalgae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 142: 261–272.
- Rosemary, R. 2009. *Recruitment strategies of Ulva and Porphyra in Central California*. San Jose State University. pp. 62.
- Santa María-Del Ángel, E., R. Millán-Núñez and R. Cajal-Medrano. 1992. Efecto de la energía cinética turbulenta sobre la distribución espacial de la clorofila a en una pequeña laguna costera. *Cienc. Mar.* 18: 1–16.
- Song, W., Y. Li, S. Fang, Z.L. Wang, J. Xiao, R.X. Li, M.Z. Fu, M.Y. Zhu and X.L. Zhang. 2015. Temporal and spatial distributions of green algae micro-propagules in the coastal waters of the Subei Shoal, China. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 163: 29–35.
- Sousa, A.I., I. Martins, A.I. Lillebø, M.R. Flindt and M.A. Pardal. 2007. Influence of salinity, nutrients and light on the germination and growth of *Enteromorpha* sp. spores. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 341: 142–150.
- StatSoft, Inc. 2013. *Electronic statistics textbook*. Tulsa, OK. <http://www.statsoft.com/textbook/>; accessed 14 December 2015.
- Strickland, J.D.H. and T.R. Parsons. 1972. *A practical handbook of seawater analysis*. Fisheries Research Board of Canada. Bulletin No. 167, Ottawa. pp. 311.
- Taylor, R., R.L. Fletcher and J.A. Raven. 2001. Preliminary studies on the growth of selected green tide algae in laboratory culture: effects of irradiance, temperature, salinity and nutrients on growth rate. *Bot. Mar.* 44: 327–336.
- Yáñez-Chávez, B., J.L. Carballo, C. Olabarria and J.J. Barrón. 2008. Recovery of macrobenthic assemblages following experimental sand burial. *Oceanologia* 50: 391–420.
- Zar, J.H. 2010. *Biostatistical analysis*. 5th edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ, USA. pp. 944.
- Zhao, J., P. Jiang, Z. Liu, W. Wei, H.Z. Lin, F.C. Li, J.F. Wang and S. Qin. 2013. The Yellow Sea green tides were dominated by one species, *Ulva (Enteromorpha) prolifera*, from 2007 to 2011. *Chin. Sci. Bull.* 58: 2298–2302.

## Bionotes



**Tonatiuh Chávez-Sánchez**  
Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Avenida Instituto Politécnico Nacional s/n, La Paz, B.C.S., 23096, Mexico

Tonatiuh Chávez-Sánchez is a PhD candidate at the Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur, Mexico. He obtained his MSc from the Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste in 2012 for his research on macroalgal blooms and its relation to environmental parameters in Bahía de La Paz, Mexico. Currently, his research focuses in macroalgal blooms, particularly in recruitment and succession of *Ulva* bloom species related to nutrients supply and changes in hydrographic parameters.



**Alejandra Piñón-Gimate**  
Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Avenida Instituto Politécnico Nacional s/n, La Paz, B.C.S., 23096, Mexico

Alejandra Piñón-Gimate is a Professor at the Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur. Her research focuses on macroalgal blooms related to nutrient enrichment and stable isotope studies.



**Elisa Serviere-Zaragoza**  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), Calle IPN 195, La Paz, B.C.S., 23096, Mexico

Elisa Serviere-Zaragoza obtained her Bachelor of Biology, Master's and Doctor of Science from the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). She has been a titular researcher at Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), La Paz, Baja California Sur, Mexico since 1994. Her interests include marine ecology, marine botany and trophic ecology in rocky reefs and, mainly, *Macrocystis* and *Sargassum* beds.



**Alberto Sánchez-González**  
Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Avenida Instituto Politécnico Nacional s/n, La Paz, B.C.S., 23096, Mexico

Alberto Sánchez-González is a professor at the Institute of Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR), La Paz, Mexico. He was awarded a PhD in coastal oceanography by the Autonomous University of Baja California. He belongs to the EDI and COFAA programs of the IPN and the National System of Researchers. His research work focuses on marine biogeochemistry, stable isotopes and climate change of high resolution.



**Gustavo Hernández-Carmona**  
Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Avenida Instituto Politécnico Nacional s/n, La Paz, B.C.S., 23096, Mexico

Gustavo Hernández-Carmona is a marine biologist and Professor at the Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur, Mexico. He obtained his PhD from the Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. He has published 67 scientific papers and graduated 35 students at different levels. His specialty is the ecology of marine macroalgae, including *Macrocystis*, *Sargassum*, *Gracilaria* and other commercially important species. He also works on technologies for algal polysaccharides production such as alginate and agar. Recently he studied the production of seaweed liquid extracts as a biostimulant for agriculture and an alginate-encapsulated biofertilizer.



**Margarita Casas-Valdez**  
Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Avenida Instituto Politécnico Nacional s/n, La Paz, B.C.S., 23096, Mexico,  
[mcasav@hotmail.com](mailto:mcasav@hotmail.com)

Margarita Casas-Valdez is a Professor at the Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR), Instituto Politécnico Nacional in La Paz, Baja California Sur. Her research areas are ecology, and evaluation and use of macroalgae as animal feed.

## Graphical abstract

Tonatiuh Chávez-Sánchez, Alejandra Piñón-Gimate, Elisa Serviere-Zaragoza, Alberto Sánchez-González, Gustavo Hernández-Carmona and Margarita Casas-Valdez

### Recruitment in *Ulva* blooms in relation to temperature, salinity and nutrients in a subtropical bay of the Gulf of California

DOI 10.1515/bot-2016-0066

Botanica Marina 2017; x(x): xxx–xxx

**Research article:** Recruitment, coverage and succession of *Ulva* species in a subtropical bay are related to a high concentration of dissolved nutrients in the water column when substrate (locality dependent) and temperature (seasonality) are favourable.

**Keywords:** environmental parameters; recruitment; subtropical bay; succession; *Ulva* blooms.

