



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL



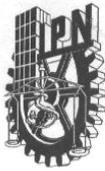
**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
DEPARTAMENTO DE DESARROLLO DE BIOTECNOLOGIAS**

**CARACTERES ONTOGÉNICOS DE LAS ESPECIES DEL
GÉNERO *Amphiroa* (CORALLINALES, RHODOPHYTA) PARA EL
NOROESTE MEXICANO: IMPLICACIONES TAXONÓMICAS A
NIVEL GENÉRICO.**

Que como uno de los requisitos para obtener el grado de Maestro en Ciencias con la especialidad en Manejo de Recursos Marinos presenta,

Biol. Mar. Edgar Francisco Rosas Alquicira

La Paz, Baja California Sur, Agosto de 2005.



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION
ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 10:00 horas del día 05 del mes de Agosto del 2005 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 de grado titulada:

"CARACTERES ONTOGENICOS DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *Amphiroa* (CORALLINALES, RHODOPHYTA) PARA EL NOROESTE MEXICANO: IMPLICACIONES TAXONÓMICAS A NIVEL GENÉRICO"

Presentada por el alumno:

ROSAS

Apellido paterno

ALQUICIRA

materno

EDGAR FRANCISCO

nombre(s)

Con registro:

A	0	3	0	4	2	1
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

LA COMISION REVISORA

Director de tesis
PRIMER VOCAL

DR. RAFAEL RICHMENA RODRIGUEZ

PRESIDENTE

DR. GUSTAVO HERNÁNDEZ CARMONA
Co-Director

SECRETARIO

MC. JOSÉ LUIS ORTIZ GALINDO

SEGUNDO VOCAL

DRA. ELISA SERVIERE ZARAGOZA

TERCER VOCAL

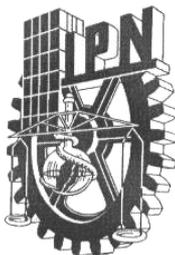
DR. BENJAMÍN H. ANGUAS VÉLEZ

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. RAFAEL CÉRVANTES DUARTE



L. P. N.
CICIMAR
DIRECCION



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 08 del mes Agosto del año 2005, el (la) que suscribe EDGAR FRANCISCO ROSAS ALQUICIRA alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS con número de registro A030421 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de: DR. RAFAEL RIOSMENA RODRÍGUEZ y cede los derechos del trabajo titulado: "CARACTERES ONTOGÉNICOS DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *Amphiroa* (CORALLINALES, RHODOPHYTA) PARA EL NOROESTE MEXICANO: IMPLICACIONES TAXONÓMICAS A NIVEL GENÉRICO" 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. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: erosas@uabcs.mx

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

EDGAR FRANCISCO ROSAS ALQUICIRA

nombre y firma

DEDICATORIA

POR QUE ERES EL AMOR DE MI VIDA:

LITZIA PAUL CHÁVEZ

POR QUE TU SONRISA Y FORTALEZA SON

PARA MI UN EJEMPLO A SEGUIR:

PERLA NAYELI WRIGTH PAUL

POR QUE ME HAN APOYADO SIEMPRE EN

TODOS LOS SENTIDOS:

GRACIELA ALQUICIRA GONZÁLEZ

FRANCISCO ROSAS MARTÍNEZ

CINTHYA ROSAS ALQUICIRA

GRACIELA ROSAS ALQUICIRA

AGRADECIMIENTOS

Al CONACYT por el apoyo económico que me otorgó para mi manutención y pago de colegiatura en tanto mis estudios de maestría (2003-2004).

A los proyectos del Programa de Investigación en Botánica Marina, CONACYT-SEP 34118-V, CONABIO V-054; U-044, así como al Proyecto a cargo del Dr. Gustavo Hernández Carmona CONACYT El Niño 1997-8, los cuales aportaron financiamiento para salidas de campo, compra de material y equipo. Así como al proyecto CONACYT-SEMARNAT CI-243 por el apoyo para la impresión y empastado de los ejemplares de la tesis.

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN, por sus instalaciones y sobre todo sus profesores, por su aportación hacia mi formación académica. Al Dr. Humberto, del Departamento de Servicios Escolares, por ayudarme en la realización pronta de mis trámites de titulación.

A la Universidad Autónoma de Baja California Sur, Programa de Investigación en Botánica Marina, por que gracias a sus instalaciones, equipo y suplementos se pudo llevar acabo la tesis.

Al Comité de Revisión de la tesis: Dra. Elisa Serviere Zaragoza, Dr. Rafael Riosmena Rodríguez (Director), Dr. Gustavo Hernández Carmona, Dr. José Luis Ortiz Galindo y Dr. Benjamin Anguas, por que gracias a sus revisiones exhaustivas, fueron moldeando la tesis y con esto parte fundamental de mi educación como investigador.

A Rafa por enseñarme a hacer las cosas lo mejor que uno puede, por que como bién él me dijo una vez, hacer ciencia en nuestro país es un privilegio. Por tener un trato humano, por preocuparte y ayudarme a reflexionar sobre lo que sigue después de terminar este episodio llamado maestría. Por enseñarme que pese a torcerse uno el tobillo, mojar la camara digital y pocos viáticos, el trabajo y la función debe continuar.

A mi Majestad, por que gracias a tu experiencia pude sortear muchos tragos amargos. Por tu apoyo incondicional en todo momento, día o noche, a fin de sacar el trabajo. Por ser un ejemplo a seguir no solo en la faceta académica y científica, sino más allá.

A todos mis compañeros del Herbario, que por orden de aparición en la historia, son: Karla, Juan, Gustavo, Elena, Marichu, Consuelito, Consuelo, Gloria, Román, Paola, Coco, Lucia y Lulu. A todos ustedes por que me hicieron extrañar cada vez menos Puerto Angel, a terminar impresiones, checar bibliografía, en sí ayudarme de manera incondicional.

A una pequeña integrante del herbario y de mi familia, Nayi. Por siempre tolerar nuestras ocupaciones, estrés y ante todo por ayudarme junto con Mami a llevar una vida integral muy feliz. También agradezco a tu hijo el popy, por toda la distracción y alivio al estrés.

A mis padres y hermanas, por que gracias a su apoyo en todo momento y sobre todo a su amor, me dieron fortaleza para terminar este proyecto e incluso poder continuarlo.

A TODOS USTEDES GRACIAS

FRANCISCO.

ÍNDICE

DEDICATORIA.....	i
AGRADECIMIENTOS.....	ii
ÍNDICE.....	iv
GLOSARIO.....	v
LISTA DE TABLAS.....	viii
LISTA DE FIGURAS.....	ix
RESUMEN.....	xiii
ABSTRACT.....	xiv
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	18
3. JUSTIFICACIÓN.....	27
4. OBJETIVOS GENERALES.....	27
5. OBJETIVOS PARTICULARES.....	28
6. ÀREA DE ESTUDIO.....	28
7. MATERIAL Y MÉTODO.....	33
8. RESULTADOS.....	37
9. DISCUSIÓN.....	118
10. CONCLUSIONES.....	132
11. RECOMENDACIONES.....	133
12. SUGERENCIAS PARA TRABAJOS FUTUROS	134
13. BIBLIOGRAFÍA.....	134

GLOSARIO

Anatomía: Estructura u organización de un animal o planta.

Ápice: Parte superior del talo, para este estudio sinónimo de región apical.

Ciclo de vida: Parte de la historia de vida de la especie, donde se lleva la reproducción continúa de células gaméticas y agaméticas.

Colección en seco: En Botánica, colección integrada por especímenes herborizados que forman parte de un conjunto de ejemplares que pertenecen a un herbario.

Colección en húmedo: En Botánica, colección integrada por especímenes que se encuentran en frascos adecuados e inmersos en una solución conservadora de formaldehído y agua de mar al 4% durante el período de fijación y posteriormente en una solución de alcohol etílico y agua de mar al 10% .

Complanada: Aplanado uniformemente

Conceptáculo esporangial: Cavidad en la región periférica del talo, en donde se desarrollan los esporangios.

Conceptáculo carpogonial: Cavidad en la región periférica del talo, en donde se desarrollan los filamentos carpogoniales y donde ocurre la fertilización.

Conceptáculo carposporongial: Cavidad en la región periférica del talo, en donde se desarrollan los filamentos gonimoblásticos, una vez ocurrida la fertilización.

Conceptáculo masculino: Cavidad en la región periférica del talo, en donde se desarrollan los espermatídes.

Conexión pit: Conexiones intercelulares.

Dímero: Tipo de construcción del talo que envuelve dos grupos de filamentos (axial y erecto) de ángulos rectos a cualquier otro.

Dioico: Se refiere a aquellos organismos en donde las estructuras reproductivas femeninas y masculinas surgen de individuos separados.

Disco de fusión: Estructura que se forma al fusionarse las células soportantes de los filamentos carpogoniales una vez ocurrida la fertilización.

Espermatangio: Estructura reproductiva masculina en algas rojas.

Espermatídes: Gametos masculinos.

Esporangio: Estructura que produce una espora, la cual cuando está madura puede contener biesporas, carposporas, triesporas o tetraesporas.

Esporofito: Fase diploide del ciclo de vida, que genera esporas o meioesporas germinando en un esporofito o en un gametofito, respectivamente.

Fronda: Parte superior del talo, la cual está delimitada en su parte inferior por el estipe y en la parte superior por el ápice, en ella se encuentran los patrones de ramificación y define el tipo del talo.

Filamento carpogonial: Estructura conformada por una célula de soporte, el carpogonio y una célula alargada terminal denominada tricogino.

Filamento gonimoblástico: Estructura originada a partir del disco de fusión, el cual produce carposporangios.

Filogenia: Historia evolutiva de un grupo o linaje.

Herbario: Colección de especímenes vegetales preservados (generalmente secos). En el caso de los herbarios ficológicos (que contienen macroalgas y/o microalgas) también se encuentran colecciones en húmedo y laminillas permanentes.

Herborización: Técnica que consiste en prensar, deshidratar y catalogar a un ejemplar para que pueda ser incluido en una colección.

Historia de vida: Conjunto de alternancia de generaciones, las cuales se distinguen por presentar distinta carga génica.

Isomórfico: Tipo de ciclo de vida, en donde las dos fases de vida libre (gametofito y esporofito) morfológicamente son iguales.

Monoico: Se refiere a aquellos organismos en donde las estructuras reproductivas (femeninas y masculinas) surgen del mismo individuo.

Monómero: Tipo de construcción del talo que envuelve un sistema pseudoparenquimatoso de filamentos repetidamente ramificados en los cuales algunos derivados contribuyen a un núcleo los cuales corren más o menos paralelos a la superficie del talo mientras que otros derivan en curvas hacia fuera y colectivamente forman una región periférica.

Morfología: Apariencia externa en general de un individuo.

Ontogenia: Curso de crecimiento y desarrollo de un individuo hasta la madurez.

Paráfises: Filamentos hialinos no reproductivos que se encuentran dentro de los soros.

Periferia: Región contigua a la región central, que se caracteriza por la mayor presencia de cloroplastos.

Región apical: Parte superior del talo que incluye el ápice.

Región basal: Parte inferior del talo que esta próxima al sujetador

Región central: Parte central interna del talo, en donde ocurren filamentos rectos alineados.

Región media: Parte del talo que se encuentra a la mitad del mismo.

Sistemática: La clasificación de los organismos vivos en series jerárquicas de grupos, poniendo atención especial en sus relaciones filogenéticas; con frecuencia se le utiliza como equivalente de taxonomía.

Taxonomía: La teoría y la práctica de describir, nombrar y clasificar organismos.

Tetraesporangio: Esporangio que contiene cuatro tetraesporas divididas meioticamente (presumiblemente) y simultáneamente para formar un arreglo haploide.

LISTA DE TABLAS.

Tabla IA: Esquemas de clasificación empleados en algas coralinas geniculadas y no geniculadas. Clasificación desde 1812 hasta 1953, para géneros tanto geniculados como no geniculados. **Tabla IB:** Esquemas de clasificación empleados en algas coralinas geniculadas y no geniculadas. Clasificación desde 1971 hasta el 2004.

Tabla II. Géneros pertenecientes a la subfamilia Lithophylloideae (Coralinales, Rhodophyta), según Woelkerling *et al.* (2002).

Tabla III. Se muestra la información de los ejemplares observados en el presente estudio.

Tabla IV. Intervalo del número de hileras largas entre cortas de intergenículas basales por especie en un ciclo anual.

Tabla V. Intervalo de las medidas (cm) del largo y ancho de las intergenículas medias de *Amphiroa beauvoisii*.

Tabla VI. Síntesis de las fases cubiertas en el presente estudio.

Tabla VII. Patrones vegetativos (A-G) y reproductivos (H-I)

LISTA DE FIGURAS

- Fig. 1.** Pasos hipotéticos de dos posibles series evolutivas en algas coralinas no geniculadas y geniculadas al respecto de eventos post-fertilizatorios (A-C y D-F). A. Reportado en *Phymatolthon* y *Sporolithon*, B. Otros géneros de la subfamilia Melobesioideae. C. Lithophylloideae, Mastophoroideae, Amphiroideae en parte y Corallinoideae (en parte). D. Melobesioideae (*Phymatolithon*) y posible ancestro de Corallinoaceae. E. Corallinoideae (en parte), y F. Amphiroideae (en parte) (Tomado de Lebednik 1977).
- Fig. 2.** Ontogenia de los conceptáculos tanto esporangiales (lado izquierdo) como gametangiales (lado derecho) reportado para *Amphiroa ephedraeae* según Johansen (1968).
- Fig. 3.** Ontogenia de las ramas carpogoniales para *Amphiroa ephedraea* según Johansen (1968).
- Fig. 4.** Localidades revisadas, en el noroeste del Pacífico Mexicano. 1. San Juan de la Costa (El Sauzoso); 2. Calerita; 3. Islote, La Ballena (Dentro del complejo Espíritu Santo); 4. Isla Espíritu Santo (Lado Protegido de la Isla); 5. Requesón (Bahía Concepción); 6. Isla San Francisquito; 7. El Sargento (Bahía La Ventana); 8. Isla Cerralvo; 9. Ensenada de Muertos; 10. Balandra; 11. Puerto Peñasco; 12. Kino Nuevo; 13. Puerto Vallarta; 14. Isla Margarita (Bahía Magdalena); 15. Cerritos; 16. Bahía Asunción.
- Fig. 5. A-D.** Cortes transversales de sujetadores de diferentes especies de *Amphiroa* (Escala de la línea 50 μm).
- Fig. 6. A-D.** Cortes longitudinales de genículas e intergenículas, donde se observa tanto su anatomía como la forma de su desarrollo (Escala de la barra 50 μm).
- Fig. 7.** Corte longitudinal de intergenícula. Se observa que la forma de las hileras, varían desde una forma recta con curvaturas hacia los extremos, en la parte inferior de la intergenícula, como una forma totalmente redondeada, hacia la parte apical de la misma (formas remarcadas por líneas punteadas); así mismo se observa como en la región más periférica y debajo de la hilera de células más largas, ocurren nuevas células cortas (flecha continua), no así en la parte más central de la intergenícula (flecha no continua), imagen de la especie *A. vanbosseae* FBCS 7952 (Escala de la barra de 10 μm).
- Fig. 8. A-F.** Cortes longitudinales de genículas de especies de *Amphiroa*, donde se denota el origen y desarrollo de la genícula (Escala de las barras en A, C, D y F de 50 μm , mientras en B de 10 μm):
- Fig. 9. A-F.** Cortes longitudinales de conceptáculos esporangiales, en donde se denota el desarrollo de la cavidad "Fase I" (Escala de la barra en A, B y C es de 10 μm , mientras en las restantes es de 50 μm).

- Fig. 10. A-E.** Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, en donde se observa que la forma del piso del conceptáculo varía como resultado del desarrollo de la cavidad (barra 50 μm).
- Fig. 11. A-D.** Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, en donde se observa el “Patrón I” del desarrollo de los esporangios (Fase II) (Escala de la barra en A, C, E y F de 50 μm , mientras que en las restantes de 10 μm).
- Fig. 12. A-B.** Cortes longitudinales donde se observan esporangios maduros solo en la región más periférica del conceptáculo.
- Fig. 13. A-D.** Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, en donde se observa el “Patrón II”, del desarrollo de los esporangios (Fase II) (Escala de la barra 50 μm).
- Fig. 14. A-F.** Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, en donde se observan los primeros estadios del desarrollo del poro (Fase III) del patrón I (Escala de las barras, en A y C de 10 μm , mientras que en las restantes de 50 μm).
- Fig. 15. A-B.** Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, en donde se observa la importancia de las células de la cavidad en el desarrollo del poro (Fase III) del patrón I (Escala de la barra en A y B de 10 μm , mientras en las restantes de 50 μm).
- Fig. 16. A-F.** Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, se denota ahora la importancia de las células 3 en el desarrollo del poro (Fase III) del patrón I (escala de la barra en A, C y E de 50 μm , mientras que en las restantes de 10 μm).
- Fig. 17. A-F.** Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, se observa el último estadio del desarrollo del poro (Fase III) del patrón I (escala de la barra en A, B y E de 50 μm , en las restantes de 10 μm).
- Fig. 18. A-G.** Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, en donde se observa el primer estadio del desarrollo del poro (Fase III) del segundo patrón (escala de la barra en B, C, E y G de 10 μm , mientras que en las restantes de 5 μm).
- Fig. 19. A-D.** Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, en donde se observa un segundo estadio del desarrollo del poro (Fase III), del patrón II (Escala de la barra en A y C de 50 μm y de 10 μm en las restantes).
- Fig. 20. A-D.** Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, en donde se observa el último estadio de desarrollo del poro del patrón II (Escala de las

barras A y C de 50 μm , mientras de las restantes de 10 μm).

- Fig. 21. A-C.** Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, en donde se observa el relleno de la cavidad (Fase IV), según un primer patrón (escala de las barras de 50 μm).
- Fig. 22. A-D.** Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, en donde se observa el relleno de la cavidad (Fase IV), del patrón II (escala de las barras A, C y D de 50 μm , mientras que para B, de 10 μm).
- Fig. 23. A-C.** Cortes longitudinales de conceptáculos masculinos, se observa la Fase I del desarrollo de la cavidad (la escala de las barras es de 50 μm).
- Fig. 24. A-D.** Cortes longitudinales de conceptáculos masculinos, en donde se observa la Fase II, del desarrollo de espermatangios (la escala de las barras es de 50 μm en A y C, mientras que en las restantes de 10 μm).
- Fig. 25. A-F.** Cortes longitudinales de conceptáculos masculinos, en donde se observa la Fase III del desarrollo del techo y poro (la escala de las barras de A, B, D y E es de 50 μm , mientras que en las restantes de 10 μm).
- Fig. 26. A-C.** Cortes longitudinales de conceptáculos masculinos, en donde se observa la Fase IV de relleno de la cavidad (la escala de las barras es de 50 μm en A y C, mientras en B es de 10 μm).
- Fig. 27. A-C.** Cortes longitudinales de conceptáculos femeninos, en donde se observa las Fases I y II (la escala de las barras es de 50 μm en A y B, mientras de 10 μm en C).
- Fig. 28. A-F.** Cortes longitudinales de conceptáculos femeninos, en donde se observa la Fase III, del desarrollo de los filamentos carpogoniales (la escala de las barras es de 50 μm en A y B, mientras en las restantes es de 10 μm).
- Fig. 29. A-C.** Cortes longitudinales de conceptáculos femeninos, en donde se denota la Fase IV de relleno de la cavidad (la escala de las barras es de 10 μm en A, y en B y C de 50 μm).
- Fig. 30. A-F.** Cortes longitudinales de conceptáculos carposporongiales, en donde se observa el desarrollo de los filamentos gonimoblásticos (Fase I) de la periferia del disco de fusión (la escala de las barras indican 50 μm en A, C y E, en las restantes es de 10 μm).
- Fig. 31. A-D.** Cortes longitudinales de conceptáculos carposporongiales, se denota el desarrollo de filamentos gonimoblásticos (Fase I), cuyo origen es dorsal a un filamentos conectivo (la escala de las barras es de 50 μm en A y

C, mientras en las restantes es de 10 μm).

Fig. 32.A-C. Cortes longitudinales de conceptáculos carposporongiales, en donde se observa la Fase II de desarrollo del techo y poro (la escala de las barras es de 50 μm).

Fig. 33.A-B. Corte longitudinal del conceptáculo carposporongial, donde se denota la Fase III de relleno de la cavidad (la escala de las barras es de 50 μm).

CARACTERES ONTOGÉNICOS DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *Amphiroa* LAMOUROUX (CORALLINALES, RHODOPHYTA) PARA EL NOROESTE MEXICANO: IMPLICACIONES TAXONÓMICAS A NIVEL GENÉRICO.

RESUMEN

Estudios recientes señalan que la ontogenia tanto anatómica vegetativa (tipo del sujetador, tipo de genícula y número y forma de hileras en la intergenícula); así como aspectos reproductivos (desarrollo del poro en el conceptáculo esporangial, tipo de espermátide y origen del filamento gonimoblástico), podrían ser útiles para la separación de grupos de especies. Para especies de *Amphiroa* no se conocía completo su desarrollo ontogénico. Dicha información se aporta para cinco especies del género distribuidas en la costa Noroeste del Pacífico Mexicano. Para lo anterior se procesaron tanto muestras de herbario como material recolectado mediante una técnica histológica estandarizada. Como resultados, se tiene al respecto de la anatomía vegetativa que: a) en la mayoría de las especies existe un sujetador monómero, b) el desarrollo de la genícula sigue dos patrones y c) el número y forma de las hileras de células de la intergenícula varían como resultado de su ontogenia. En cuanto a la anatomía reproductiva: a) para el conceptáculo esporangial, se presentan dos patrones de desarrollo del poro, el de los esporangios y el del rellenado de la cavidad, b) en la formación del conceptáculo femenino y masculino, se presentó un solo patrón de desarrollo para todas las especies y c) para el conceptáculo carpoesporangial, un disco de fusión no continuo, así como un origen de los filamentos gonimoblásticos distinto entre los dos grupos de especies de *Amphiroa*. Lo anterior segrega dos subgrupos de especies dentro del género *Amphiroa*, uno representado por *A. misakiensis* y *A. rigida*, concordaría con el concepto de *Eurytion* descrito por Decaisne como sección de *Amphiroa*, mientras el otro, conformado por *A. beauvoisii*, *A. vanbossaeae* y *A. valonioides* como parte de la sección *Euamphiroa*.

ABSTRACT

Recent studies indicate that the ontogeny both vegetative (holdfast type, genicula development and the number and form of the group of cells at the intergenicula) and reproductive (sporangial porous development, spermatia type and the gonimoblastic filament origin) could be useful to generic level. For *Amphiroa* species the information is not clear about all these ontogenic aspects. This information is given for five species of *Amphiroa* distributed in the Northeast of Mexico. For this, it was processed with an standard histological technique and collected material. Results, concerning the vegetative anatomy were: a) most of the species present a monomer holdfast, b) two patterns of genicula development was noted and c) the number and form of the layer cells of the intergenicula vary as part of their development. With regards of the reproductive anatomy: a) for the sporangial conceptacle, two patterns of development of the porous, the sporangium and filling of the cavity cells were observed, b) for the female and male conceptacle, a unique pattern of development at all the species and c) for the carposporangial conceptacle, a discontinuous fusion cell as well as a different origin of the gonimoblastic filaments between two groups of species. The subgroup where are *A. rigida* and *A. misakiensis* can be named *Eurytion*, because this name correspond to described Decaisne as subgroup of the *Amphiroa* genus, while the species *A. beauvoisii*, *A. vanbosseae* and *A. valonioides* in the subgenus *Euamphiroa*.

1. INTRODUCCIÓN

Históricamente el estatus taxonómico de las algas coralinas fue desde un principio confuso, dado que su apariencia calcificada hizo que se les relacionará con los corales. Sin embargo, a principios del siglo XVIII ya se les ubicó dentro del Reino Plantae por Tournefort (1719). Esto cambió cuando Jussieu (1745) concluyó que pertenecían al Reino Animal, pero dentro de las Zoophytas, que incluía organismos con características de plantas y animales. Esta idea prevaleció en textos subsiguientes de Linnaeus (1758), Ellis y Solander (1768) y Lamouroux (1812).

Asimismo desde los inicios se percibe una falta de claridad en la delimitación a más de un nivel taxonómico. En particular a nivel genérico, en un principio solo era reconocido el género *Corallina* (que agrupaba incluso algas verdes y corales), creado por Linnaeus (1758). Tiempo después Lamouroux (1812; 1816) creó los dos primeros géneros de coralinas. Uno donde agrupó coralinas no geniculadas al que llamo *Melobesia* y otro donde agrupó coralinas articuladas; donde uno de los nombres nuevos fué *Amphiroa*. Todos estos nuevos géneros de algas geniculadas fueron agrupados por primera vez a nivel de familia por Lamouroux (1812) dentro de la Corallinaceae usando solo la genícula como carácter discriminante. Sin embargo, posteriores análisis impulsaron un proceso de segregación de nuevos géneros a partir de estos ya existentes (Lamouroux 1816; Areschoung 1852) lo que provocó la necesidad de delimitar grupos de forma supragénica y tener características que las definan.

En cuanto a la agrupación supragénica, Lamouroux (1816) por primera vez subdividió a la familia en dos categorías (valor no definido), con base en la genícula (= articulación) como el carácter más evidente, en donde un grupo se designó por su presencia “*polypiers articulés*” o por su ausencia “*polypiers inarticulés*” (Tabla IA).

Tabla IA: Esquemas de clasificación empleados en algas coralinas geniculadas y no geniculadas.

IA. Clasificación desde 1812 hasta 1953, para géneros tanto geniculados como no geniculados.

Referencia	Familias	Subfamilias	Tribus	Taxa sin valor nomenclatural
Lamouroux 1812.	Corallinaceae			
Lamouroux 1816.	Corallinaceae			Pol. articulés Pol. inarticulés
Gray 1821.	Corallinaceae	Corallinoideae Nulliporoideae		
Johnston 1842.	Corallinaceae Nulliporaceae			
Kützing 1843.	Corallinaceae Nulliporaceae Spongitaceae			
Areschough 1852.			Corallineae Melobesieae	
Schmitz 1892.	Corallinaceae			
Foslie 1903	Corallinaceae		Lithothamnioneae Mastophoreae Melobesieae Corallineae Schmitzielleae	
Pia 1939	Corallinaceae Solenoporaceae			
Setchell 1943.	Corallinaceae	Mastophoroideae Sporolithoideae Lithophylloideae Lithothamnioideae Corallinoideae		
Svedlius 1943.			Lithothamnioneae Mastophoreae Melobesieae Corallineae Schmitzielleae	
Mason 1953.	Corallinaceae	Melobesioideae Corallinoideae	Lithothamniae Lithophylleae	
Hamel y Lemoine 1953.		Melobesiées Schmitziellées Corallinées	Lithophyllées Archaeolithothamniées Lithothamniées Mastophorées Epilothonées	

El siguiente cambio importante fue cuando Schweigger (1819), gracias a sus observaciones en coralinas geniculadas logro que se reconociera nuevamente a las algas

coralinas dentro del Reino Plantae. Esto es importante considerar ya que si existe una modificación en un nivel superior o inferior, habrá necesariamente una repercusión en la definición de los taxa en otros niveles.

La categoría taxonómica que más ha sufrido cambios a lo largo del tiempo es la de género y en particular *Amphiroa*. Ya que durante el siglo XIX ocurrieron un gran número de cambios nomenclatoriales en donde se describieron nuevos géneros, tanto de algas coralinas geniculadas como de no geniculadas debido a la incorporación de nuevos caracteres o a su redescipción (Agardh 1817, Bory 1832, Nardo 1834, Gray 1858). Esto se debió a que la mayoría de los taxa se basaban en aspectos morfológicos tanto vegetativos como reproductivos (Woelkerling 1988) y se comenzaron a usar características anatómicas. El mejor ejemplo de esto es el caso representado por los trabajos de Phillipi (1837), quien basó las diferencias entre géneros en algas no geniculadas, en aspectos de coloración del talo, grosor y morfología del margen. En particular dentro de su obra describió varias especies de dos de los nombres genéricos más utilizados en la literatura, como lo son *Lithophyllum* y *Lithothamnion*. Mientras que Kützing (1849), contribuyó al avance de la taxonomía genérica ya que, en sus descripciones de géneros y especies incluyó aspectos anatómicos tanto vegetativos como reproductivos, lo que cambió la forma de reconocer a los diferentes grupos. Mientras que en el caso de algas geniculadas, el trabajo de Decaisne (1842) y Areschough (1852) son pilares del conocimiento moderno de especies pero que, al mismo tiempo, propusieron la formación de grupos supragenéricos o de secciones, esto fue muy común que sucediera con *Amphiroa*. Un ejemplo claro de esto lo constituyó la constante transferencia de especies en nuevos géneros.

En esta misma época, pese a la descripción de nuevos géneros y especies, a nivel supragénico se siguió manteniendo la subdivisión de algas coralinas en dos grandes

grupos (geniculados y no geniculados) propuesta por Lamouroux (1816) (Tabla IA). La única diferencia consistió en que no hubo un consenso del nivel supragénérico que se les asignó (subfamilia, tribu, etc.). En orden cronológico, primero Gray (1821) las ubicó a nivel de subfamilias, Corallinoideae para algas geniculadas y Nulliporoideae para algas no geniculadas. Tiempo después Johnston (1842) las reubicó a nivel de familias Corallinaceae para geniculadas y Nulliporaceae para no geniculadas. El Nivel de familia dado por Johnston continuó con Kützing (1843), quien además agregó una tercera familia, la Spongitaceae donde segregaba a coralinas no geniculadas con particularidades en su reproducción. Finalmente Areschough (1852), quien no reconoce la Familia Spongitaceae propuesta por Kützing (1843) y propuso bajar a nivel de tribu las dos familias restantes Corallineae para geniculadas y Melobesieae para no geniculadas (Tabla IA). Esta constante delimitación de subfamilias o tribus afecta la clasificación de géneros y especies en cada una de ellas debido a la inconsistencia de los caracteres que se utilizaron. El género *Amphiroa* fue siempre agrupado con otros géneros que también presentaban la característica genícula, solo variando el nombre y la categoría que se le atribuía.

A finales del siglo XIX, pese a la falta de consenso del nivel supragénérico, a nivel de Orden Schmitz (1892) agrupó a las coralinas dentro del Orden Cryptonemiales, uno de los cuatro Ordenes pertenecientes a la entonces subclase Florideae (Tabla IA). El Orden lo distinguió de los restantes con base en aspectos de sus eventos post-fertilización. Dejando ahora nuevamente en duda el nivel supragénérico que los grupos deberían tener, según la presencia o no de genícula. Este proceso no se hizo de manera clara ya que dentro de este Orden se agruparon especies, géneros y familias de muy diversa índole. Sin embargo, esta organización se mantuvo hasta casi finales del siglo XX, siendo la presencia o no de genícula el factor que estabilizó a los dos sugrupos por casi un siglo.

Como nunca en la historia de la taxonomía del Orden Corallinales se dio un proceso de descripción de especies, géneros y subgéneros a partir de finales del siglo XIX y hasta mediados del siglo XX. Se dio este proceso, ya que los autores de la época se basaron en aspectos de anatomía, tanto vegetativa como reproductiva para sus descripciones, aunque en muchos casos se realizó de manera muy superficial y hasta subjetiva. Lo anterior derivó en la descripción de un gran número de taxa, que por citar un ejemplo son 137 nombres relacionados (entre géneros, especies y subgéneros) únicamente para el género *Lithophyllum* (Woelkerling 1988). En este sentido resalta la participación de Michael Foslie entre 1900 y 1908 quien fue el autor que según Woelkerling (1988) “más dificultades ocasionó en la taxonomía específica de algas no geniculadas”. Ya que el solo describió más de 480 especies y desarrolló una guerra de nombres con Heydrich, en donde se llegó al ridículo de no reconocer alguna especie o cambiarla de género debido a que fuera descrita por el rival (Foslie 1908). En el caso de coralinas geniculadas, en este mismo periodo también ocurrió una gran descripción de géneros y especies, para los cuales, también se consideraron aspectos anatómicos (Weber van Borseae 1904, Yendo 1905). Hasta esta época, después de casi un siglo, fue cuando el género *Amphiroa* fue enmendado bajo nuevos caracteres (Weber van Borseae 1904). En esta etapa aumentaron los problemas para encontrar un consenso en la taxonomía del grupo ya que se mantenía el mismo esquema de una familia, dos subfamilias, pero ahora con una gran cantidad de géneros asociados en cada grupo.

La gran cantidad de géneros y especies descritos tanto para coralinas geniculadas como no geniculadas, puso en evidencia que la conformación de dos grupos, cualquiera que fuese el nivel supragenérico, no bastaba y requería la conformación de nuevos grupos. Para el caso de coralinas no geniculadas, el primero en realizar una subdivisión fue Foslie (1903)

quien citó seis tribus, entre ellas la Schmitzielleae (Tabla IA), cuya característica de ser endofítica bastó para su segregación, mientras que para las restantes tribus, no presentó descripción alguna, lo que imposibilitó ubicar a los distintos géneros. Tiempo después y a nivel de familia, Pia (1939) creó a partir de géneros y especies no geniculadas fósiles la familia Solenoporaceae (Tabla IA), las cuales ahora se conoce que fueron descritas basados en un tubo de poliqueto y no en un alga (Riding 2004).

En el caso de coralinas geniculadas, pese a que también se aportaron elementos que indicaron que no eran un grupo homogéneo, los cambios en su clasificación supragenérica no iniciaron a la par con el de coralinas no geniculadas. En vez de esto, se continuó en la década de los 40's con la creación de nuevos géneros, así como la adición a géneros ya descritos de información de aspectos anatómicos. Trabajos representativos son los realizados por Manza en 1940, quien creó cinco géneros nuevos. Así como el extenso trabajo de Segawa (1940, 1941a, 1941b, 1941c, 1941d, 1942) quien creó un nuevo género y publicó la anatomía tanto vegetativa (genícula e intergenícula) como reproductiva (conceptáculos esporangiales y gametangiales) de más de cinco géneros, de entre ellos el género *Amphiroa*.

El siguiente cambio en la clasificación supragenérica de coralinas no geniculadas, lo realizó Setchell (1943) (Tabla IA), quien reorganizó a las coralinas no geniculadas en 5 subfamilias, una de ellas propuesta por él mismo (Mastophoroideae) y con base en características de anatomía vegetativa (talos mono o distromáticos y organización de las células). El anterior esquema se modificó nuevamente cuando Svedlius (1943) desconoció estas subfamilias y reconoció los grupos citados anteriormente por Foslie (1903), pero ahora a nivel de tribu (Tabla IA). Esto reforzó el gran problema de la generación de una

gran cantidad de nombres sin el sustento morfológico-anatómico que claramente diferenciara a los grupos.

En el caso de las coralinas geniculadas, Segawa (1946, 1947 y 1949) continuó aportando información sobre la anatomía tanto vegetativa como reproductiva. Mientras que para coralinas no geniculadas, se continuó realizando cambios a nivel supragénérico. Así Mason (1953) redujo a la existencia de tan solo una subfamilia Melobesioideae con sus dos respectivas tribus (Lithothamnieae y Lithophylleae) que se distinguió por la presencia de mucílago en el poro del conceptáculo esporangial y morfología del poro (uni o multiporado). Mientras Hamel y Lemoine (1953) si bien reconocieron la subfamilia Melobesioideae (Melobesiées), también reconocieron la subfamilias Schmitziellées, nombres que al no estar latinizados fueron invalidados (Tabla IA).

El proceso de clasificación supragénérica en algas geniculadas inició hasta 1968. En este año, Chihara (1989) elucidó con base en el desarrollo de germinación de esporas, la existencia de dos “grupos”, uno donde se ubicaban los géneros *Amphiroa* y *Lithothrix*; y otro con los géneros *Corallina* y *Marginosporum*. Chihara también concluyó que dicha similitud era evidencia de dos líneas filéticas. A partir de este momento, los resultados de Chihara (1989) también proporcionaron que los taxónomos valorarán la importancia del desarrollo de estructuras (ontogénesis) como potencial uso para agrupación de géneros o categorías superiores, ya sea geniculados o no geniculados, y asimismo elucidar historias evolutivas. Sin embargo, en esta época no se entendió que se necesita conocer los desarrollos en una gran cantidad de especies para poder establecer su consistencia entre grupos y poder utilizar estas características de manera consistente.

Tabla IB: Esquemas de clasificación empleados en algas coralinas geniculadas y no geniculadas.

Clasificación desde 1969 hasta el 2004.

Referencia	Familias	Subfamilias	Tribus	Taxa sin valor nomenclatural
Johansen en 1969	Corallinaceae	Melobesioideae Schmitzielloideae Lithophylloideae Mastophoroideae Amphiroideae Corallinoideae Metagoniolithoideae	Melobesieae Sporolitheae	
Cabioch 1971	Corallinaceae	Schmitzielloideae Sporolithoideae Lithothamnioideae Corallinoideae Lithophylloideae	Schmitzielleae Sporolitheae Lithothamnieae Mastophoreae Neogoniolitheae Corallinaeae Lithophylleae Dermatolitheae Amphiroeae	
Woelkerling 1988	Corallinaceae	Choreonematoideae Melobesioideae Lithophylloideae Mastophoroideae Amphiroideae Corallinoideae Metagoniolithoideae		
Bailey y Chapman 1996	Corallinaceae	Choreonematoideae Melobesioideae Lithophylloideae Mastophoroideae Corallinoideae Amphiroideae Metagoniolithoideae		
Bailey 1999	Sporolithaceae Corallinaceae	Choreonematoideae Melobesioideae Lithophylloideae Mastophoroideae Corallinoideae Metagoniolithoideae		
Continuación Tabla IB				
Harvey <i>et al.</i> 2003	Sporolithaceae Corallinaceae Hapalidaceae	Lithophylloideae Mastophoroideae Corallinoideae Metagoniolithoideae Choreonematoideae Melobesioideae Austrolithoideae		
Bailey <i>et al.</i> 2004	Sporolithaceae Corallinaceae Hapalidaceae	Lithophylloideae Mastophoroideae Corallinoideae Metagoniolithoideae Choreonematoideae Melobesioideae Austrolithoideae		Grupo 1 Grupo 2

Esto se ve reflejado en los estudios ontogénicos de algunas estructuras desarrolladas en algas coralinas geniculadas por Johansen (1969). Después de valorar toda la información de la anatomía vegetativa y reproductiva existente, llegó a la conclusión de la existencia de tres subfamilias (Amphiroideae, Metagoniolithoideae y Corallinoideae) (Tabla IB). Sus conclusiones se basaron en tres aspectos: a) en que la genícula de estos tres grupos -antes considerada homóloga- era anatómicamente distintas y por lo tanto solo idénticas en su funcionalidad, b) la morfología del poro y c) la presencia o ausencia de conexiones pit o fusiones celulares. En cuanto a las coralinas no geniculadas, y bajo los mismos aspectos, su esquema las dividió en tres subfamilias (Melobesioideae, Schmitzielloideae y Mastophoroideae).

Al tiempo que Johansen presentó estas subfamilias, también reconoció tribus, lo que es una combinación de todas las anteriores propuestas buscando consensuar a los autores. En donde los caracteres que utilizó fueron distintos según la subfamilia que se tratará, para el caso de las tribus Corallineae vs Janiae (subfamilia Corallinoideae), utilizó el origen del filamento gonimoblástico (dorsal en Corallineae), ancho del conceptáculo masculino y longitud de su poro. Mientras que para Amphiroeae vs Lithotricheae (subfamilia Amphiroideae), utilizó el número de hileras de células en la genículas, la longitud de las mismas, número de tiras en médula de intergenícula, entre otras. A nivel de género la delimitación entre taxa se continuaba basando en la anatomía de la genícula exclusivamente.

Trabajos realizados por Ganesan (1971) y Johansen (1971) sobre el desarrollo ontogénico de conceptáculos en varios géneros de coralinas geniculadas, aportó que aspectos relacionados con la ontogenia del conceptáculo esporangial, tales como presencia o no de columella (conjunto de filamentos estériles ubicados en la región central de la

cavidad). Así como los patrones de desarrollo de los conceptáculos uniporados (esporangiales), podrían ser también útiles en la segregación de géneros. Sin embargo, la falta de este tipo de estudios ontogenéticos en otras especies de coralinas tanto geniculadas como no geniculadas imposibilitó corroborar su uso, e incluso hoy en día se carece de esta misma información. Estas contribuciones se hicieron sobre una o dos especies, lo que genera problemas para suponer que estas son las formas en que se presentan las características a nivel género.

Después de que Johansen (1969) publicó su sistema de clasificación supragenérico. Cabioch (1971) presentó el suyo, el cual abarcó géneros tanto geniculados como no geniculados. La principal diferencia con el sistema de Johansen (1969), es que algunas de las subfamilias agrupaban por primera vez en la historia, géneros geniculados y no geniculados (Ej.: Lithophylloideae: *Amphiroa*, *Lithothrix*, *Dermatolithon* y *Lithophyllum*) (Tabla IB). Los caracteres en que se fundamentó este sistema de clasificación fueron al igual que con Johansen (1969) la anatomía vegetativa y morfología reproductiva, pero agregó los patrones de desarrollo ontogénico, desde la germinación de esporas hasta la conformación del talo adulto, que ocasionó una diferencia significativa en la forma de comprender el desarrollo. Sin embargo, las observaciones de esta autora se realizaron con pocas especies por género (si acaso una) y además incluyó géneros (como *Dermatolithon*) que se ha demostrado que son sinónimos heterotípicos de otros del mismo grupo (como *Lithophyllum*) según Woelkerling (1988).

El sistema de clasificación de Cabioch (1971) no daba a la genícula el valor para segregar subfamilias sino de tribus. Lo anterior se fundamentaba en que todas las coralinas geniculadas proceden en su desarrollo de un talo reducido costroso, así como la presencia de dos géneros con caracteres intermedios de geniculados y no geniculados (*Yamadea* y

Chiaharea) y que existe un mayor parentesco anatómico y ontogénico entre ciertos talos geniculados y no geniculados (Ej.: *Amphiroa* con *Lithophyllum*), siendo la genícula una estructura homóloga resultado de evolución paralela.

El esquema de Cabioch (1971), planteó la siguiente hipótesis del origen filogenético: la presencia de un ancestro común (*Archeolithothamnion*) el cual no posee ni conexiones pit, ni fusiones celulares (carácter “primitivo”) y del cual se desprendieron dos linajes, el primero con fusiones celulares y el segundo con conexiones pit. Del primer linaje con fusiones celulares, se desprendieron a su vez dos líneas, una con conceptáculos uniporados (*Negoniolithon*, *Metagoniolithon*) y otra con conceptáculos multiporados (*Lithothamnion*). Mientras del segundo linaje (con conexiones pit) solo se derivó una línea con conceptáculos uniporados y que representa la Subfamilia Lithophylloideae. Finalmente, en cada línea (tribu) por evolución paralela progresiva partiendo de formas costrosas y morfogenéticamente simples como el género *Dermatolithon*, pasando por formas costrosas erectas como el género *Neogoniolithon*, hasta finalmente formas geniculadas como *Lithothrix*.

La controversia ocasionada por el sistema de clasificación de Cabioch (1971), atrajo en su momento más críticas que apoyo. Un ejemplo es Adey y Johansen (1972) quienes basaron su crítica en señalar que las algas no geniculadas no pudieron ser precursores de algas geniculadas, dado que en el registro fósil, ambas formas ocurrieron en la misma época (Ej.: *Lithophyllum* y *Amphiroa* en el Cretácico temprano). Y que además el registro del alga coralina más vieja provenía de un alga geniculada. Pero pese a dichas críticas reconocieron que la real importancia de la genícula en la filogenia de las algas coralinas era aun un caso no resuelto. Las críticas al sistema de clasificación de Cabioch, así como la falta de una

diagnosis en latín de las tribus, ocasionó que el sistema propuesto por Cabioch se invalidará, dando pie al uso de la clasificación propuesta por Johansen (1971).

El desarrollo de trabajos sobre el desarrollo ontogénico de conceptáculos, iniciada por Johansen (1971), continuó en años subsiguientes y aportó información importante en la clasificación supragenérica. El mismo Johansen (1973) para el género *Bossiella*, concluyó que aspectos del desarrollo del techo y poro en el conceptáculo esporangial, la presencia o no de paráfisis en el conceptáculo masculino y el origen del filamento gonimoblástico pudiesen tener algún significado filogenético dentro del grupo de algas geniculadas, pero que se requería abarcar otras especies y/o géneros para corroborarlo.

Estudios de la misma índole pero en coralinas no geniculadas también fueron realizados. Uno de los trabajos más completos es el de Lebednik (1977), para tres géneros de algas costrosas (*Clathromorphum*, *Melobesia* y *Mesophyllum*). El concluyó a partir del estudio de la ontogenia de los eventos postfertilizatorios, la existencia de un sistema no procarpial (a excepción de *Archeolithothamnium*) para la familia Corallinaceae, y es el primero en cuestionar, con base en estos resultados, la ubicación de la familia dentro del Orden Cryptonemiales.

Otra conclusión del trabajo de Lebednik (1977), fue con respecto al origen del filamento gonimoblástico. Este presentaba importantes diferencias, que iban desde un origen sobre el disco de fusión hasta un origen ya sea periférico o sobre filamentos conectivos, lo que interpretó como pasos progresivos en la evolución de coralinas no geniculadas, siendo los géneros del primer caso, los más simples y los géneros derivados aquellos con filamentos conectivos (Fig. 1). Sin embargo, citó que lo anterior se debe tomar con reserva debido a la falta de la misma información para otros géneros, y a que la información ya publicada por otros autores sobre el tema, debería ser tomada con

precaución por posibles errores de interpretación, ya que no son resultado de un análisis ontogénico.

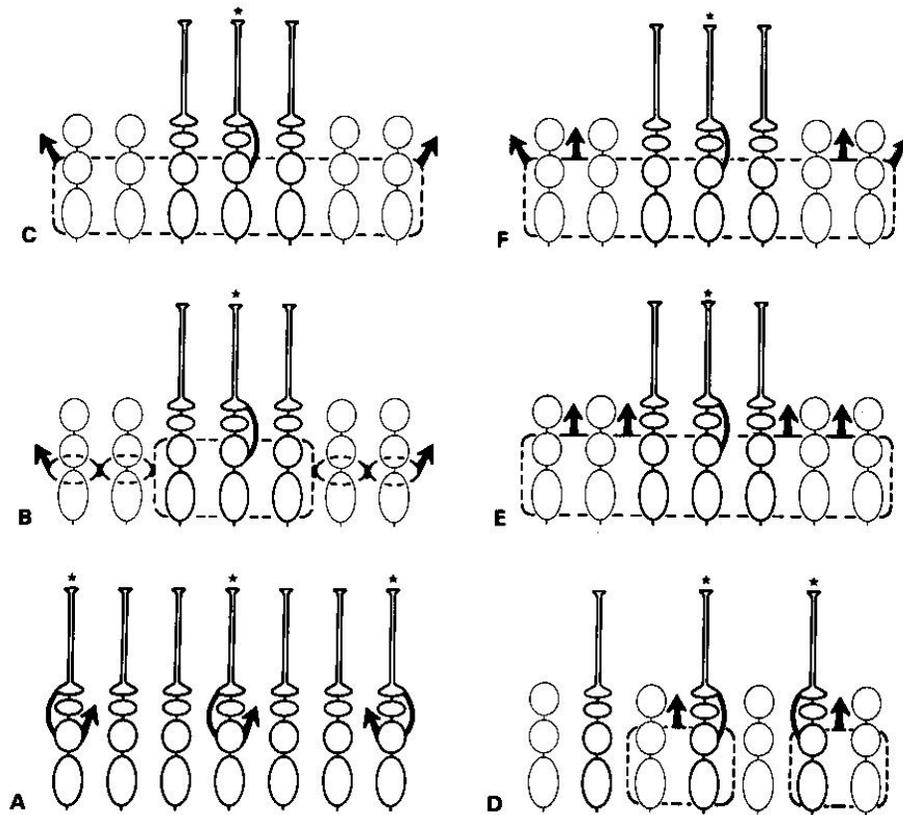


Figura 1. Se esquematiza los pasos hipotéticos de dos posibles series evolutivas en algas coralinas no geniculadas y geniculadas al respecto de eventos post-fertilizatorios (A-C y D-F). A. Reportado en *Phymatolithon* y *Sporolithon*, B. Otros géneros de la subfamilia Melobesioideae. C. Lithophylloideae, Mastophoroideae, Amphiroideae en parte y Corallinoideae (en parte). D. Melobesioideae (*Phymatolithon*) y posible ancestro de Corallinoideae (en parte). E. Corallinoideae (en parte), y F. Amphiroideae (en parte) (Tomado de Lebednik 1977).

Lebednik (1978) estudiando la ontogenia del conceptáculo masculino en géneros no geniculados, encontró diferencias en cuanto a la presencia o ausencia de células protectoras

de espermatangios madres, formación del techo y tipo de espermatangios ya sea ramificados o simples. Las implicaciones directas que él les asoció, fueron en primera instancia caracteres genéricos para distinguir géneros, así como para elucidar sus relaciones filogenéticas con otros géneros de la subfamilia a la que pertenecen. Asimismo Lebednik (1977) señaló que estas conclusiones se deben tomar con reserva hasta obtener series completas y en un mayor número de especies.

Finalmente, el último trabajo sobre desarrollo ontogénico en coralinas geniculadas lo realizó Ducker (1979), quien añadió aspectos morfológicos y anatómicos tanto vegetativos como reproductivos del género *Metagoniolithon*. Hoy en día, la falta de este tipo de estudios en otros géneros de coralinas geniculadas, no ha permitido responder muchas dudas al respecto del desarrollo ontogénico de conceptáculos y, por consiguiente, sus posibles implicaciones filogenéticas están pendientes.

En la década de los 80's se dieron cambios en la clasificación supragenérica drásticos. El trabajo de Pueschel y Cole (1982), sentó por segunda vez la duda que Lebednick (1977) tuvo con respecto al nivel que la familia Corallinaceae debía tener. Su trabajo sobre la morfología y número de membranas de las conexiones pit, proveyó evidencia que sugirió elevar a Orden la familia Corallinaceae. En ese mismo año, otro cambio importante fue la exclusión del género *Schmitziella* y la subfamilia a la que pertenecía, ya que la revisión del material tipo por Woelkerling e Irvine (1982), reveló que no poseía ninguno de los caracteres diagnósticos de la aún Familia Corallinaceae.

A finales de la década de los 80's, Silva y Johansen (1986) realizaron formalmente la propuesta (actualmente en uso) de elevar a nivel de Orden la familia Corallinaceae, dada la evidencia ya antes mencionada. Siendo los caracteres que describen al Orden: una construcción pseudoparenquimatosa, paredes de las células vegetativas impregnadas con

carbonato de calcio en forma de calcita y presencia de gametangios y esporangios en cavidades del talo llamadas conceptáculos, estos tanto uni o multiporados.

El otro cambio importante en esta década fue realizado por Woelkerling (1987), al colocar el género *Choreonema*, antes en la subfamilia Mastophoroideae, en su propia subfamilia Choreonematoideae (Tabla IB), mientras después (1988) de realizar una revisión exhaustiva de los géneros no geniculados en el Orden, puso de manifiesto que hoy en día existen géneros cuya situación taxonómica incluso a nivel de especies es confusa (Ej.: *Neogoniolithon*), sugiriendo revisiones monográficas de áreas geográficas amplias a fin de esclarecer muchos aspectos aun en duda.

Finalmente, el último trabajo sobre ontogenia pero en algas coralinas no geniculadas lo realizó Chihara (1989), quien encontró que el tamaño de esporas puede estar correlacionado con el grado de avance filogenético de las subfamilias, siendo la subfamilia Melobesioideae con largas esporas, ubicada en una rama mas avanzada que subfamilia con esporas pequeñas.

La última escuela en la clasificación supragenerica fue y continua siendo hasta nuestros días, aquella basada en análisis moleculares. Uno de los primeros trabajos fue el realizado por Saunders y Bailey (1996), en el cual llegaron a la misma conclusión de Johansen y Silva diez años antes, sobre la ubicación del grupo coralinas en un grupo distinto a las Cryptonemiales. En este mismo trabajo, elucidan también que existe una cercanía filética entre el Orden Rhodogorgonales y el de Corallinales.

Bailey y Chapman (1996) realizaron el primer análisis que incluyó géneros de 5 subfamilias (Amphiroideae, Corallinoideae, Metagoniolithoideae, Mastophoroidea y Melobesioideae) de Coralinales (Tabla IB). Este estudio fue importante al apoyar la concepción de Cabioch (1971) al respecto de que la genícula no es un carácter valido en la

segregación de subfamilias, y que su presencia se debe más bien a evolución paralela en taxa totalmente distintos, lo cual sembró la duda de la propuesta de Clasificación de Johansen (1971).

El siguiente trabajo realizado por Bailey y Chapman (1998), vino a fortalecer aún más el esquema de Clasificación supragenérica de Cabioch (1971). Sus resultados agruparon por primera vez en el mismo grupo, géneros de coralinas geniculadas y no geniculadas (Ej.: *Amphiroa* y *Lithophyllum*), lo que indicó líneas monofiléticas entre taxa geniculados y no geniculados. Esto es como ya lo había mostrado ontogénicamente Cabioch (1971). La anterior concepción también fue validada con el registro fósil reportado por Jonson (1961), pero deja inestabilidad en cuanto a que características van a diferenciar a los género dentro de cada subfamilia y si con esta nueva forma de ver la sistemática de la subfamilia no pudieran surgir nuevos géneros por la eliminación y/o reconsideración de características que las segregan.

Un año después el trabajo de Bailey (1999), al incluir un mayor número de géneros y especies (aunque algunas de estas no identificadas), concluyó que el parentesco molecular entre los géneros citados por Cabioch en la subfamilia Lithophylloideae, era cierta y por consiguiente podía considerarse un grupo monofilético (Tabla IB). Esta información y la propuesta por Cabioch (1972) sirvieron para resurgir la subfamilia Lithophylloideae, la cual incluía seis géneros, cuyas características se enlistan en la Tabla II.

Tabla II. Géneros pertenecientes a la subfamilia Lithophylloideae (Coralinales, Rhodophyta), según Woelkerling *et al.* (2002).

Géneros	Características
<i>Amphiroa</i>	Talo erecto geniculado, intergenícula y genícula con hileras de células cortas y largas en la región central
<i>Lithothrix</i>	Talo erecto geniculado, intergenículas solo por hileras de células largas en la región central y genícula cuyo crecimiento dímero cubre a la intergenícula.
<i>Paulsilvella</i>	Talo erecto no geniculado, la región central del talo con hileras de células cortas y largas.
<i>Ezo</i>	Talo no geniculado, con organización dorsoventral o isobilateral y presencia de haustoria
<i>Lithophyllum-</i> <i>Titanoderma</i> *	Talo no geniculado, con organización dorsoventral o isobilateral sin presencia de haustoria, con o sin ramificaciones erectas.
<i>Tenarea</i>	Talo no geniculado, con ramificaciones erectas y organización exclusivamente isobilateral

* Estatus a nivel genérico aún en duda, dado que los caracteres que los distinguen si bien si distinguen a las especies tipo, no ocurre así con las restantes especies.

Otra conclusión importante a la que llegó Bailey, fue que existe una mayor relación entre *Amphiroa* y *Titanoderma* que entre *Amphiroa* y *Lithothrix*, contrariando así la opinión de Garbary (1987) de que la genícula de *Amphiroa* y *Lithothrix* probablemente eran no homólogas.

Harvey *et al.* (2002) profundizaron en el conocimiento molecular y resolvieron, tanto por evidencia anatómica y morfológica reproductiva, la segregación de géneros en la familia Sporolithaceae y confirmaron que esta línea es monofilética. El penúltimo trabajo de este tipo, y que ocasionó la resurrección de la Familia Hapalidaceae, es el de Harvey *et al.* (2003) el cual fue basado tanto en datos moleculares como anatómicos y morfológicos. Bailey *et al.* (2004) presenta la más reciente contribución, donde encontraron que la subfamilia Mastophoroideae es polifilética, a diferencia de los anteriores esquemas realizados con técnicas moleculares. Lo anterior puso en evidencia que el submuestrear pocos géneros, o muestrear géneros cuyo estatus aún no es claro disminuye enormemente el intervalo de confianza de los resultados aportados.

En este trabajo por primera vez contrastan caracteres anatómicos con moleculares, al segregarse en una misma rama filética un alga perteneciente al Orden Rhodogorgonales y géneros de Corallinales. Lo anterior es explicado como el mejor ejemplo de que en ocasiones los árboles evolutivos de un género no necesariamente corresponden a los árboles filogenéticos de las especies, y que estos solo adquirirán respaldo si y solo si datos morfológicos y ontogénicos son complementarios.

Históricamente a fin de establecer límites entre los taxa de algas coralinas se han utilizado herramientas morfológicas, ontogénicas y finalmente moleculares. Estas mismas herramientas se ha pretendido arrojen información para esclarecer implicaciones filogenéticas en algas coralinas. Al respecto de la ontogenia sus implicaciones no se han explorado a fondo en todos los taxa de algas coralinas, pese a la información valiosa que han aportado. Por lo anterior en este trabajo se pretende explorar las implicaciones que el desarrollo de estructuras tanto vegetativas como reproductivas tienen en la taxonomía y filogenia de las especies del género *Amphiroa*.

2. ANTECEDENTES

Situación taxonómica del género *Amphiroa*

La historia taxonómica del género inició con Lamouroux (1812), quien con base en el tipo de ramificación y forma de las intergenículas subdividió al género *Corallina* en los géneros: *Galaxaura*, *Nésée*, *Jania*, *Corallina*, *Cympodlie*, *Amphiroa*, *Halimeda* y *Udotea*. El género *Amphiroa* fue segregado por presentar el más amplio rango de ramificación e intergenículas cilíndricas (Lamouroux 1812: 186); siendo características representadas en el material tipo (Ellis y Solander) (Ellis y Solander 1786: 124; Lamouroux 1821: 26). Los siguientes 8 años se concentraron en la descripción de una gran cantidad de especies (18) por Lamouroux (1816), Lamouroux (1821: 26; 1824: 625) y Freycinet (1824: 627-628).

La clasificación realizada por Lamouroux para el género *Amphiroa* cambió, cuando Decaisne (1842) añadió como carácter segregativo la presencia de conceptáculos laterales. Este autor además propuso reubicar a las especies antes descritas y las reagrupó en los subgéneros: *Euamphiroa*, *Eurytion* (donde se ubicó incluso a la especie tipo del género), *Cheilosporum*, y *Arthrocardia*, todos ellos basados en la forma de la intergenícula y posición de los conceptáculos.

Los cambios posteriores para el género tuvieron como base no solo la posición, sino también la forma del conceptáculo. Primero Zanardini (1844) elevó a género la sección *Cheilosporum*. Después Areschough (1852), elevó a género la sección *Arthrocardia*. Y finalmente Gray (1867) creó al género *Lithothrix*. Un cambio importante en la taxonomía del grupo ocurrió en 1904 cuando Weber van Bosse, tomó por primera vez en consideración caracteres anatómicos internos tanto de las genículas como de las intergenículas. Para el género *Amphiroa*, agregó la presencia de hileras de células largas intercaladas con hileras de células cortas en la región central de las intergenículas, así como genículas multizonales, y unizonales para el caso de *Amphiroa valonioides*. Mientras para los géneros *Cheilosporum*, *Arthrocardia* y *Lithothrix* la presencia de genículas unizonales. Asimismo, creó a partir de especies de *Amphiroa* con ramificación verticilada y ramas originadas en genícula multizonal, al género *Metagoniolithon*. Esta tendencia del uso de caracteres internos para segregar géneros fue continuada por Yendo (1905) quien añadió para *Amphiroa* un origen cortical de los conceptáculos.

En los años posteriores, los cambios en la taxonomía del género fueron realizados primero por Manza (1940), quien creó al género *Bossiella*, con genícula unizonal, e intergenículas comprimidas, y en segundo lugar por Johansen en 1972, quien elevó a género la sección *Marginosporum*, con base en que los conceptáculos eran originados en la

región central y no en la periférica como ocurre en *Amphiroa*. Las grandes diferencias en los caracteres que segregaron estos géneros, fueron bien reflejados por Duker (1979), donde quedó demostrado que estos grupos derivados de *Amphiroa*, también se diferencian por la presencia de conexiones laterales entre las células de las intergenículas.

Pese a los distintos caracteres que han sido utilizados para la redefinición del género *Amphiroa*, en ninguna de las revisiones mencionadas se ha descrito la especie tipo. Esto provoca controversias al no justificar las secciones propuestas para el género según caracteres internos, tanto anatómicos como reproductivos, lo anterior aún siendo complicado, al presentar la especie tipo del género (1821: 26, Tab. 21, Fig. e) la morfología característica de especies del género *Metagoniolithon*, es un indicio al respecto de su posible ubicación en otro grupo taxonómico. Es por ello necesario determinar los caracteres que unifiquen y den estabilidad a nivel de género y así eliminar este tipo de controversias. Este tipo de situaciones (donde existía inclusive hasta 10 diferentes definiciones para un mismo género) se ha presentado también en *Lithophyllum* (Woelkerling 1983a).

Estudios del desarrollo ontogénico en *Amphiroa*

Los primeros trabajos que citaron aspectos ontogénicos sobre el género *Amphiroa* fueron los realizados por Segawa (1940a, 1940b), para especies *Amphiroa misakiensis* (ubicada aquel entonces en el subgénero Eurytion) y *Amphiroa rigida*. Al respecto del conceptáculo esporangial, encontró que en ambas especies el techo del conceptáculo es formado por participación de tejido vegetativo, cuyas reminiscencias se ubican en la parte central de la cavidad (no mostrando con imágenes dicho desarrollo), así como una sola célula de sostén por cada tetraesporangio. Asimismo, pese a que ambas especies pertenecen al mismo género, se encontraron diferencias tanto en la forma del piso de la cavidad

(cóncavo contra convexo) como en el origen de los esporangios (en la periferia o en todo el piso).

Con respecto a los conceptáculos gametangiales, Segawa reportó que la formación del techo y poro del conceptáculo son por crecimiento de filamentos fuera del área fértil (sin mostrar evidencia), mientras que para el conceptáculo femenino son ramas bicarpogoniales y para el conceptáculo masculino, espermatangios simples. En cuanto a los eventos postfertilizatorios, citó y mostró en imagen (Pág.: 36) para *Amphiroa rigida* un origen dorsal de los filamentos gonimoblásticos sobre un disco de fusión continuo. Cabe hacer mención que toda la información citada por Segawa (1940), carece de imágenes que muestren los estadios sucesivos de su interpretación ontogénica.

El siguiente trabajo también al respecto de la ontogenia de conceptáculos esporangiales y gametangiales fue realizado por Johansen (1968) para *Amphiroa ephedraea*. La principal diferencia de este trabajo con el de Segawa (1940a, 1940b) es que mostró con mayor detalle los estadios sucesivos de la ontogenia. En cuanto a la ontogenia del conceptáculo esporangial las principales fases fueron (Fig. 2): I: Presencia de un cap conceptacular (sustancia mucilaginosa), ubicado entre las células corticales y epiteliales (Fig. 2b y 2c), II. Elongación de las células inferiores al cap conceptacular, denominadas células de cobertura que se perderán finalmente en conjunto con el cap conceptacular, III. En el espacio dejado por la pérdida celular, el crecimiento de células corticales, las cuales se alargarán para dar origen a la cavidad del conceptáculo (Fig. 2d) y IV. Desarrollo de células corticales por encima de la cavidad del conceptáculo para así conformar el techo del mismo.

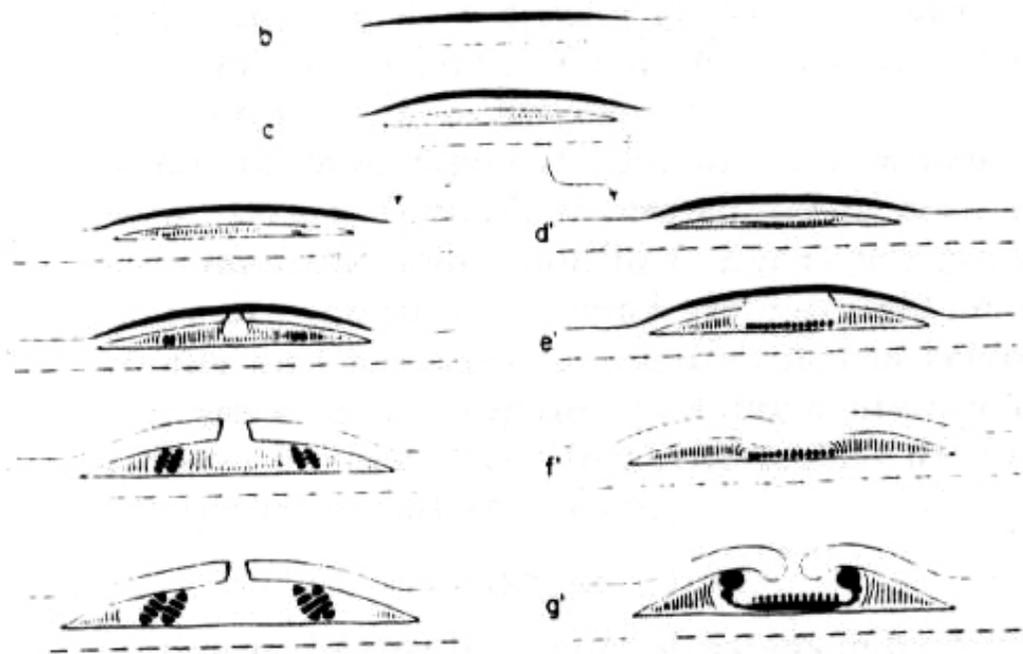


Figura 2. Esquematación de la ontogenia de los conceptáculos tanto esporangiales (lado izquierdo) como gametangiales (lado derecho) reportado para *Amphiroa ephedraeae* según Johansen 1968.

Mientras que para el desarrollo de los propios esporangios: I. En el piso del conceptáculo y en la región periférica, una vez que las células de la cavidad se hayan degradado, la aparición de esporangios iniciales. Cabe mencionar que se cita la presencia continua de células de la cavidad no degradadas a las que denomina columella (Fig. 2d-f). II. Elongación de los esporangios iniciales y su división centripetal, para dar finalmente 4 o 2 esporas por esporangio (Fig. 2g).

En particular para los conceptáculos espermatangiales las fases de desarrollo que citó, son las mismas hasta la conformación del cap conceptacular, y difiriendo en las siguientes fases: I. Aparición de espermatangios iniciales en el centro del piso del

conceptáculo en formación (Fig. 2d-e), II. Autólisis de las células de la cavidad y hasta las células corticales, ubicadas arriba del área fértil (todo el piso del conceptáculo) (Fig. 2f), III. Crecimiento de tejido periférico hacia la región fértil, para sí conformar el techo y poro del conceptáculo (Fig. 2g). Sobre el desarrollo de los espermatangios, este se da a partir de las células espermatangiales iniciales, las cuales se elongarán y por división transversal darán origen a 2 o tres espermatangios madres, a partir de los cuales se originarán los espermatangios simples.

En lo que respecta al conceptáculo carpogonial, el desarrollo de la cavidad, techo y poro del conceptáculo es idéntico al desarrollado en el conceptáculo masculino (Fig. 2a-f). Sobre el desarrollo de las ramas carpogoniales, las siguientes fases fueron descritas: I. Origen a partir de las células de todo el piso del conceptáculo de procarpos iniciales (Fig. 2d-e), II. Elongación de procarpos iniciales (pi) y posterior a su división longitudinal, la conformación de dos células primordio (Fig. 3), III. A partir de cada célula primordio, su elongación y división transversal para dar origen a los carpogonio (c), los cuales por otra elongación y división transversal dando origen a los tricoginos (Fig. 3).

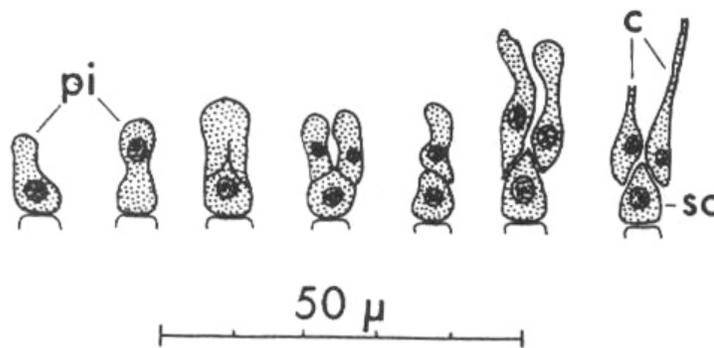


Figura 3. Esquematación de la ontogenia de las ramas carpogoniales para *Amphiroa ephedraea* según Johansen (1968). Pi = procarpos iniciales, c = carpogonio y SC= célula de soporte.

En este sentido Johansen (1968) señala que existe un desarrollo diferencial, siendo en la parte periférica del talo en donde generalmente ocurren ramas bicarpogoniales, mientras al centro de la misma solo que con una rama, y que además, solo las ramas del centro maduran hasta desarrollar tricoginos.

Y finalmente Johansen (1968) citó para los eventos postfertilizatorios, la presencia de una sola célula de fusión, y del origen de los filamentos gonimoblásticos de la periferia de la misma. Desafortunadamente, pese a que se describieron diferencias significativa en alguna fase del desarrollo ontogénico (Ej.: origen de filamento gonimoblástico, columella, etc.) los siguientes autores tomaron el patrón de Johansen como representativo del género.

La siguiente etapa en la investigación de la ontogenia del género fue ahora sobre aspectos vegetativos. El primer trabajo lo realizó Johansen en 1969, quien demostró que existen dos patrones de desarrollo de la genícula, uno donde la descalcificación de las células ocurre únicamente en las células centrales y otro en donde la descalcificación alcanza a las células periféricas, sugiriendo que esto pudiese tener potencial a nivel filogenético, si y solo si se aportará más información para otras especies, lo cual hasta el momento no se ha realizado.

Un segundo trabajo a este respecto, pero ahora sobre el desarrollo del talo, fue el de Cabioch (1971), en cual puso en evidencia a partir de una sola especie (*Amphiroa rigida*) que el tipo de sujetador en *Amphiroa* es de organización monómera y citó semejanzas en el desarrollo del talo con especies del género *Lithophyllum*. Asimismo, Cabioch (1971) también cita que dentro de el mismo género, aún existen especies cuya características ontogenéticas los segrega (simples vs complejas), y que para el género *Amphiroa*, cita las especie *Amphiroa crustaeformis*, cuyas intergenículas son muy reducidas, o *Amphiroa*

rigida, la cual difiere incluso por su tipo de germinación; sin embargo, no explora cuales son sus implicaciones filogenéticas.

Tiempo después, el último trabajo de desarrollo ontogénico de conceptáculos con referencias al género *Amphiroa*, que es el realizado por Murata y Masaky (1978) sobre *Amphiroa zonata*. Sus conclusiones son un patrón similar al ya reportado para el “género” por Johansen en 1968 y que ejemplifican con no más allá de siete imágenes. Lo único distinto descrito que agregan estos autores, es la existencia de una célula de soporte por cada esporangio como en *Amphiroa rigida*, mientras sus imágenes muestran un tipo de espermatangio dendroide, el cual nunca antes había sido citado para el género.

En años posteriores, se citaron para el género aspectos ontogénicos vegetativos. Por un lado, Chamberlain (1984) describió un patrón del desarrollo de esporas o “progénesis”, similar entre *Amphiroa* y *Lithophyllum*, pero distinto al de *Lithothrix*. Lo anterior ocasionó se cuestionará desde ese entonces si *Amphiroa* y *Lithothrix* pertenecían a la misma línea filética como lo había sugerido Johansen (1971). Otro estudio que, contrario al anterior ratificó la hermandad entre los género *Lithothrix* y *Amphiroa*, fue el realizado por Garbary en 1987, quien sugirió que las intergenículas de *Amphiroa* eran homologas a una serie de genículas e intergenículas de *Lithothrix*, siendo la única diferencia la pérdida de capacidad meristemática de las hileras de células chicas en *Amphiroa* (a excepción del ápice).

Otro trabajo, pero ahora sobre aspectos de la anatomía de conceptáculos gamentangiales y carposporongiales, fue el de Riosmena-Rodríguez y Siqueiros-Beltrones (1996). En este trabajo se citó para cinco especies de *Amphiroa* diferencias en el origen del filamento gonimoblástico, siendo superficial en *A. valonioides* y *A. beauvoisii* y periférico al disco de fusión en *A. vanbosseae*, *A. misakiensis* y *A. rigida*. Los resultados sobre esta última especie son contrarios a lo encontrado por Segawa (1940a). Un aspecto importante y

que destaca en este momento al encontrar discrepancias entre autores para una misma especie, y sobre todo en cuestiones del origen del filamento gonimoblástico, se puede deber a como citó Lebednick (1977), a interpretaciones producto de observaciones no derivadas de desarrollos ontogénicos. Otro aspecto que aportaron Riosmena-Rodríguez y Siqueiros-Beltrones (1996), fueron distintas formas de desarrollo del poro en los conceptáculos carpoesporongiales los cuales difirieron incluso entre todas las especies (excepto dos).

Otro trabajo importante es el realizado por Choi (1989) en el cual, como parte de su revisión exhaustiva de las especies del género (más de 20 especie), añade información anatómica tanto vegetativa como reproductiva, la cual sin embargo, no es producto de un estudio ontogénico.

El penúltimo trabajo es el realizado por Dolan (2001), quién al estudiar la anatomía de las intergenículas encuentra que el número de hileras largas vs cortas, al no ser variante es útil a nivel específico, mientras las forma de hileras largas (tres patrones) sugiere pueden ser importantes como carácter genérico.

El último trabajo sobre el desarrollo de conceptáculos es el de Riosmena-Rodríguez y Woelkerling (en revisión) quienes sugirieron, a partir de su revisión taxonómica del género *Amphiroa* para el Golfo de California, dos “potenciales” patrones del desarrollo del poro en el conceptáculo esporongial, uno por filamentos paralelos y el segundo por filamentos perpendiculares al techo del conceptáculo, ellos sugieren que sean retomados en estudios de ontogenia de conceptáculos para el género a fin de elucidar sus implicaciones tanto taxonómicas como filogenéticas.

Como síntesis de los estudios ontogénicos de conceptáculos del género *Amphiroa*, se puede concluir que hace falta: a) resolver discrepancias para las mismas especies, tales como si el desarrollo del filamento gonimoblástico es periférico o no, ó si los espermátides

son dendroides o simples, b) representar gráficamente la mayor cantidad de fases de desarrollo a fin de disminuir el riesgo de interpretaciones errónea y c) resolver estadios aún no descritos, pero de los cuales se cita pueden existir patrones (como el desarrollo del poro en el conceptáculo esporangial).

La información que los diferentes estudios han arrojado al respecto de la ontogenia del género *Amphiroa* evidencia que esta es inconclusa. Sin embargo, la poca información indica que si pueden existir diferencias importantes en el desarrollo de las estructuras, pero esta se requiere corroborar. Por lo anterior, en este trabajo se pretende describir y complementar a fondo el desarrollo de estructuras vegetativas y reproductivas, y asimismo explorar sus implicaciones en la definición de taxa y filogenéticas.

3. JUSTIFICACIÓN

Dado que solo existe información de la morfología y ontogenia vegetativa y reproductiva tan solo para algunas especies del género *Amphiroa* y que esta información no aporta todas las fases de desarrollo, es que se pretende aportar dicha información para 5 especies selectas cuya taxonomía a nivel específico ya fue resuelta. Asimismo, se espera que la información obtenida ayude a dar estabilidad al género *Amphiroa* y sugerir las implicaciones filéticas que esto conlleve, incluso a un nivel supragenérico.

4. OBJETIVOS GENERALES

- Reevaluar la ontogenia de estructuras tanto anatómico vegetativas como anatómico reproductivas en *Amphiroa beauvoisii*, *Amphiroa vanbosseae*, *Amphiroa valonioides*, *Amphiroa rigida* y *Amphiroa misakiensis* para la región Noroeste del Pacífico Mexicano

- Evaluar sus consecuencias tanto taxonómicas como filéticas a nivel de género y supragenérico (subfamilia).

5. OBJETIVOS PARTICULARES

- Describir el desarrollo del sujetador, genícula e intergenícula, así como de los conceptáculos esporangial, gametangiales y carposporangial, y determinar su consistencia entre las especies *Amphiroa beauvoisii*, *Amphiroa vanbosseae*, *Amphiroa misakiensis*, *Amphiroa valonioides* y *Amphiroa rigida*.

- Determinar que características del desarrollo de estructuras ya sea vegetativas o reproductivas delimitan subgrupos dentro del género *Amphiroa*, y con esto explorar sus implicaciones filogenéticas tanto en la misma subfamilia como a niveles superiores.

6. AREA DE ESTUDIO

Las frondas que fueron analizadas para las cinco especies provinieron tanto de recolectas de ejemplares resguardos en el herbario de la Universidad Autónoma de Baja California Sur (FBCS), así como de colectas recientes en ambas costas de la Península de Baja California. Al respecto de las localidades por especies y las fechas para cada una de ellas, estas son citadas en la Tabla III.

Tabla III. Información de los ejemplares observados en el presente estudio.

Localidad	Fecha	Especie	Número de catálogo
I. San Francisco, B.C.S.	3/julio/2002	<i>A. valonioides</i>	9492
Punta lobos, Tepoca,.	10/junio/1999	<i>A. beauvoisi</i>	142
Calerita, B.C.S.	31/mayo/2003	<i>A. rigida</i>	9493
Calerita, B.C.S.	31/mayo/2004	<i>A. beauvoisi</i>	9494
Calerita, B.C.S.	31/mayo/2005	<i>A. vanbosseae</i>	9495
Calerita, B.C.S.	27/mayo/2004	<i>A. valonioides</i>	1379
Calerita, B.C.S.	27/agosto/1994	<i>A. misakiensis</i>	1568
Calerita, B.C.S.	9/abril/1994	<i>A. valonioides</i>	726
La Ballena, B.C.S. (protegido)	2/julio/2002	<i>A. beauvoisi</i>	9490
La Ballena, B.C.S.	2/agosto/2002	<i>A. misakiensis</i>	9496

Continuación Tabla III

La Ballena, B.C.S. (expuesto)	7/junio/2002	<i>A. beauvoisi</i>	9497
La Ballena, B.C.S. (expuesto)	7/julio/2002	<i>A. valonioides</i>	9498
La Ballena , B.C.S. (expuesto)	7/agosto/2002	<i>A. rigida</i>	9499
Puerto peñasco, Sonora	7/junio/1999	<i>A. vanbosseae</i>	134
I. E.S. , B.C.S.	10/mayo/2003	<i>A. rigida</i>	452
B. Boco Chivato, B.C.S.	6/febrero/1999	<i>A. beauvoisi</i>	7723
Requesón, B.C.S.	16/febrero/2000	<i>A. beauvoisi</i>	8488
Requesón, B.C.S.	16/ febrero/2001	<i>A. vanbosseae</i>	8485
Requesón, B.C.S.	16/ febrero /2002	<i>A. valonioides</i>	8486
El Sargento, B.C.S.	247enero/1999	<i>A. vanbosseae</i>	8351
El Sargento, B.C.S.	2/marzo/1995	<i>A. vanbosseae</i>	8358
El Sargento, B.C.S.	7/ febrero /2003	<i>A. vanbosseae</i>	8340
El Sargento, B.C.S.	27/abril/1992	<i>A. misakiensis</i>	526
El Sargento, B.C.S.	30/agosto/1995	<i>A. vanbosseae</i>	7964
El Sargento, B.C.S.	23/enero/1996	<i>A. vanbosseae</i>	7958
El Sargento, B.C.S.	15/diciembre/1996	<i>A. vanbosseae</i>	7956
El Sargento, B.C.S.	17/junio/1996	<i>A. vanbosseae</i>	7961
El Sargento, B.C.S.	21/junio/96	<i>A. vanbosseae</i>	7960
El Sargento, B.C.S.	10/noviembre/1996	<i>A. vanbosseae</i>	7955
El Sargento, B.C.S.	8/julio/1996	<i>A. vanbosseae</i>	7962
El Sargento, B.C.S.	7/abril/96	<i>A. vanbosseae</i>	7952
El Sargento, B.C.S.	4/septiembre/1996	<i>A. vanbosseae</i>	7953
El Sargento, B.C.S.	11/7abril/1994	<i>A. vanbosseae</i>	7951
El Sargento, B.C.S.	22/mayo/1996	<i>A. vanbosseae</i>	7957
El Sargento, B.C.S.	28/octubre/1996	<i>A. vanbosseae</i>	7954
El Sargento, B.C.S.	20/julio/1996	<i>A. vanbosseae</i>	7963
El Sargento, B.C.S.	2/enero/1996	<i>A. vanbosseae</i>	7958
I. Cerralvo, B.C.S.	20/junio/1999	<i>A. misakiensis</i>	5889
I. Cerralvo, B.C.S.	23/junio/1995	<i>A. valonioides</i>	123
I. Cerralvo, B.C.S.	11/julio/1993	<i>A. rigida</i>	456
Balandra, B.C.S.	7/mayo/1994	<i>A. valonioides</i>	660
Balandra, B.C.S.	13/noviembre/94	<i>A. vanbosseae</i>	1886
Balandra, B.C.S.	2/mayo/1982	<i>A. valonioides</i>	45
Ensenada de muertos, B.C.S.	9/marzo/1994	<i>A. valonioides</i>	563
Cerritos, B.C.S.	29/octubre/04	<i>A. misakiensis</i>	123
San Juan de la Costa, B.C.S.	11/junio/1995	<i>A. vanbosseae, A. valonioides y A. beauvoisi</i>	158
Vallarta, Guadalajara	12/julio/1989	<i>A. misakiensis</i>	156
Bahía Asunción, B.C.S.	4/enero/1998	<i>A. beauvoisi</i>	7300

Continuación Tabla III

Bahía Asunción, B.C.S.	5/diciembre/1998	<i>A. beauvoisi</i>	7306
Bahía Asunción, B.C.S.	6/junio/1998	<i>A. beauvoisi</i>	7331
Bahía Asunción, B.C.S.	9/septiembre/1998	<i>A. beauvoisi</i>	7345
Bahía Asunción, B.C.S.	6/junio/1998	<i>A. beauvoisi</i>	7325
Bahía Asunción, B.C.S.	12/mayo/1998	<i>A. beauvoisi</i>	7378
Bahía Asunción, B.C.S.	12/enero/1999	<i>A. beauvoisi</i>	7384
Bahía Asunción, B.C.S.	6/julio/1998	<i>A. beauvoisi</i>	7328
Bahía Asunción, B.C.S.	10/octubre/1998	<i>A. beauvoisi</i>	7356

Al respecto de los especímenes recolectados recientemente, estos provinieron de Bahía de La Paz y Complejo Insular Espíritu Santo, B.C.S., mientras para la costa Pacífico recolectados en Bahía Magdalena y Playa Los Cerritos B.C.S. La ubicación de las localidades citadas en la Tabla III se muestran en la figura 4.

Fig. 4. Mapas en donde se muestran las localidades revisadas, en el Golfo de California y costa Pacífica de Baja California. 1. San Juan de la Costa (El Sauzoso); 2. Calerita; 3. Islote, La Ballena (Dentro del complejo Espíritu Santo); 4. Isla Espíritu Santo (Lado Protegido de la Isla); 5. Requesón (Bahía Concepción); 6. Isla San Francisquito; 7. El Sargento (Bahía La Ventana); 8. Isla Cerralvo; 9. Ensenada de Muertos; 10. Balandra; 11. Puerto Peñasco; 12. Kino Nuevo; 13. Puerto Vallarta; 14. Isla Margarita, (Bahía Magdalena); 15. Cerritos; 16. Bahía Asunción.



7. MATERIAL Y MÉTODO

Descripción del desarrollo ontogénico y la determinación de su consistencia entre especies de *Amphiroa* del noroeste de México.

A fin de cumplir el primer objetivo se revisaron ejemplares de las especies *Amphiroa beauvoisii*, *Amphiroa misakiensis*, *Amphiroa rigida*, *Amphiroa valonioides* y *Amphiroa vanbosseae*, dado que en la revisión exhaustiva realizada por Riosmena-Rodríguez y Woelkerling (en revisión) resultaron ser bien diferenciadas y no existe duda alguna al respecto de su posición taxonómica.

Sección I. Anatomía vegetativa

a) Sujetador

Para llevar a cabo la descripción del desarrollo de los sujetadores se eligieron especímenes completos de herbario, y en el caso de ser ejemplares recolectados en campo, se trató de obtener incluso el sustrato al que se encontraban adheridos. Asimismo, se procesaron muestras de colectores artificiales colocados en la Playa Los Cerritos, B.C.S.. Se inició con la revisión de material proveniente de *Amphiroa beauvoisii*, dado que se contaba con muestras que cubrían toda la estacionalidad para un determinado sitio (Bahía Asunción), y se continuó con otros ejemplares de la misma especie pero de otras localidades. Todos los sujetadores fueron procesados según la técnica histológica utilizada por Riosmena-Rodríguez (2002), que de manera general son pasos subsiguientes de descalcificación, tinción, deshidratación, montaje y corte (6µm). Los cortes histológicos fueron realizados utilizando el micrótopo y realizando cortes transversalmente a los sujetadores, dado que permitían observar el acomodo de los filamentos del sujetador. Las laminillas obtenidas fueron observadas al microscopio (10x-100x), se fotografiaron

aquellas que fuesen representativas con una cámara digital OLYMPUS, y finalmente editadas mediante los programas Photo Shop 6.0 y Free Hand 10.0.

Para determinar la consistencia del desarrollo de los sujetadores que se encontró en *A. beauvoisii*, se contrastó con las restantes cuatro especies, las cuales fueron sometidas al mismo procedimiento histológico antes descrito, para finalmente fotografiar la evidencia que apoyaba o en su caso arrojaba la existencia de un nuevo patrón.

b) Intergenículas

En la descripción del desarrollo de las intergenículas, se puso especial atención en el arreglo (hileras de células largas vs hileras de células cortas), como la forma de las hileras representativas del género *Amphiroa*. Para esto se procesaron intergenículas (de la misma manera que en el caso de los sujetadores) de la parte media de talos de *A. beauvoisii*, de recolectas realizadas mensualmente (FBCS) durante el ciclo 1998-1999, en Bahía Asunción, B.C.S. de 30 laminillas obtenidas por estación se anotó el número de hileras de células largas vs hileras cortas. Se fotografió el patrón encontrado al respecto de la forma de las hileras de las intergenículas. Asimismo observaciones de laminillas pertenecientes a las restantes especies también fueron analizadas.

A fin de corroborar si el patrón de desarrollo del número de hileras de células y la forma de las mismas, se relacionaba con el incremento en talla de dichas intergenículas, se obtuvo la medida del largo y ancho con ayuda de un verniere (± 0.01 cm), de intergenículas medias de la misma especie y del mismo sitio de recolecta (30 intergenículas/mes). A fin de corroborar si el patrón era estacional, dado que Rosas-Alquicira *et al.* (En preparación), mencionan que esto ocurre con el largo de las frondas, se decidió realizar el agrupamiento de los datos de manera estacional. Para el análisis de los datos, se obtuvieron los intervalos de las mediciones (valores mínimos – máximos).

Para corroborar el patrón de origen y desarrollo encontrado en *A. beauvoisii*, se procesaron intergénulas de la misma manera que el caso anterior, pero de muestras de *A. vanbosseae* colectadas mensualmente en El Sargento (Región Pacífico) durante un ciclo anual (Tabla III). Cabe mencionarse que para esta especie, no se realizaron las mediciones del largo y ancho de las intergénulas, pero si el conteo del número de hileras de las mismas, finalmente también se procesaron intergénulas de las tres especies restantes.

c) Génicula

Para describir el desarrollo de las géniculas, se utilizaron las mismas laminillas que se prepararon para la descripción del desarrollo de las intergénulas de *A. beauvoisii*, siempre y cuando dicha estructura ocurriera. Los estadios representativos fueron fotografiados y editados de la misma manera antes descrita. Para comprobar la consistencia del patrón de desarrollo o su refutación, se utilizaron las laminillas ya antes realizadas para *A. vanbosseae*, y nuevas laminillas realizadas para las especies restantes.

Sección II. Anatomía reproductiva.

a) Conceptáculos esporangial, gametangial y carposporangial.

Para describir el desarrollo de los conceptáculos ya sea esporangiales, gametangiales o carposporangiales, se partió de las laminillas realizadas en el capítulo anterior de anatomía vegetativa, y en particular las correspondientes a *A. beauvoisii*. Se buscaron los estadios representativos desde la formación de la cavidad, hasta el relleno del conceptáculo, y siempre seleccionando aquellas laminillas donde el corte permitiera ubicar al poro y las células epiteliales. Para la obtención de estadios de desarrollo faltantes, se seleccionaron intergénulas de frondas reproductivas de *A. beauvoisii*, que se distinguieron por presentar conceptáculos prominentes. Las intergénulas se sometieron a la técnica histológica descrita en el capítulo anterior, realizando los cortes a las

intergenículas orientados longitudinalmente. De las laminillas obtenidas, se seleccionaron aquellas que presentaran los criterios antes mencionados, y fotografiadas y editadas según se describió en la Sección I.

Al respecto de la nomenclatura utilizada en las imágenes, se optó por nombrar a las células en primera instancia a través de números, mientras que células derivadas de estas por letras minúsculas. Que por citar un ejemplo, es célula 1, la cual posteriormente por división transversal dio origen a las células 1a y 1b. En cuanto a estructuras anatómicas en específico, estas cuando fueron denotadas por letras, cuya descripción aparece en el pie de figura.

Una vez completado el desarrollo ontogénico de los conceptáculos para aquellas fases reproductivas encontradas, se continuó con la corroboración de su consistencia. Para esto, se analizaron laminillas ya realizadas para el capítulo anterior de las cuatro especies restantes, así como del procesamiento tanto histológico como de edición, de intergenículas reproductivas de material recolectado y de herbario.

Evaluación de las consecuencias tanto taxonómicas como filéticas a nivel de género y supragénérico dentro de la subfamilia Lithophylloideae.

Los patrones del desarrollo ontogénico se contrastaron con la información publicada en revisiones taxonómicas como de observaciones personales. Para esto, se contó tanto de información escrita y en ocasiones de las imágenes, ya sea fotografías o ilustraciones, asociadas a dicha información, o únicamente a partir de las imágenes publicadas.

Las citas utilizadas para el género *Amphiroa* fueron: Segawa (1940a), Segawa (1940b), Johansen (1968), Johansen, (1969), Ganesan (1970), Ganesan (1971), Cabioch (1972), Murata y Masaky (1978), Johansen (1981), Choi (1989), Riosmena-Rodríguez y Siqueiros-Beltrones (1991), Woelkerling y Campbell (1992), Riosmena-Rodríguez y Siqueiros-

Beltrones (1996), , Abbott (1999), Moira y Guimaraes. (2002), Riosmena-Rodríguez y Woelkerling (en revisión). Para el caso de *Lithophyllum*: Cabioch (1972), Woelkerling (1988), Chamberlain (1991), Woelkerling y Campbell (1992), Abbott (1999), Riosmena-Rodríguez y Woelkerling (en revisión). Mientras para el género *Lithothrix* Ganesan y Deskachary (1970), Garbary (1987), así como por observaciones personales y finalmente para *Paulsilviella* y *Tenarea* Woelkerling (1988), Woelkerling et al. (2002).

8. RESULTADOS

Descripción del desarrollo ontogénico en especies de *Amphiroa* del noroeste de México.

Después de haber analizado alrededor de 500 laminillas semipermanentes de las 5 especies de *Amphiroa* bajo revisión, se presenta la interpretación de las imágenes, así como las imágenes mismas, en dos capítulos, en el primero se abarca el desarrollo de la parte vegetativa, el sujetador, intergenículas y finalmente genículas. En el segundo capítulo se tratan los aspectos de la anatomía reproductiva, pero dada la mayor cantidad de información, se subdividió a su vez el desarrollo de los conceptáculos en los primeros estadios del desarrollo de la cavidad, de las células reproductivas (esporangios, gametangios, carposporangios), del poro y finalmente el relleno de la cavidad.

Sección I. Anatomía vegetativa

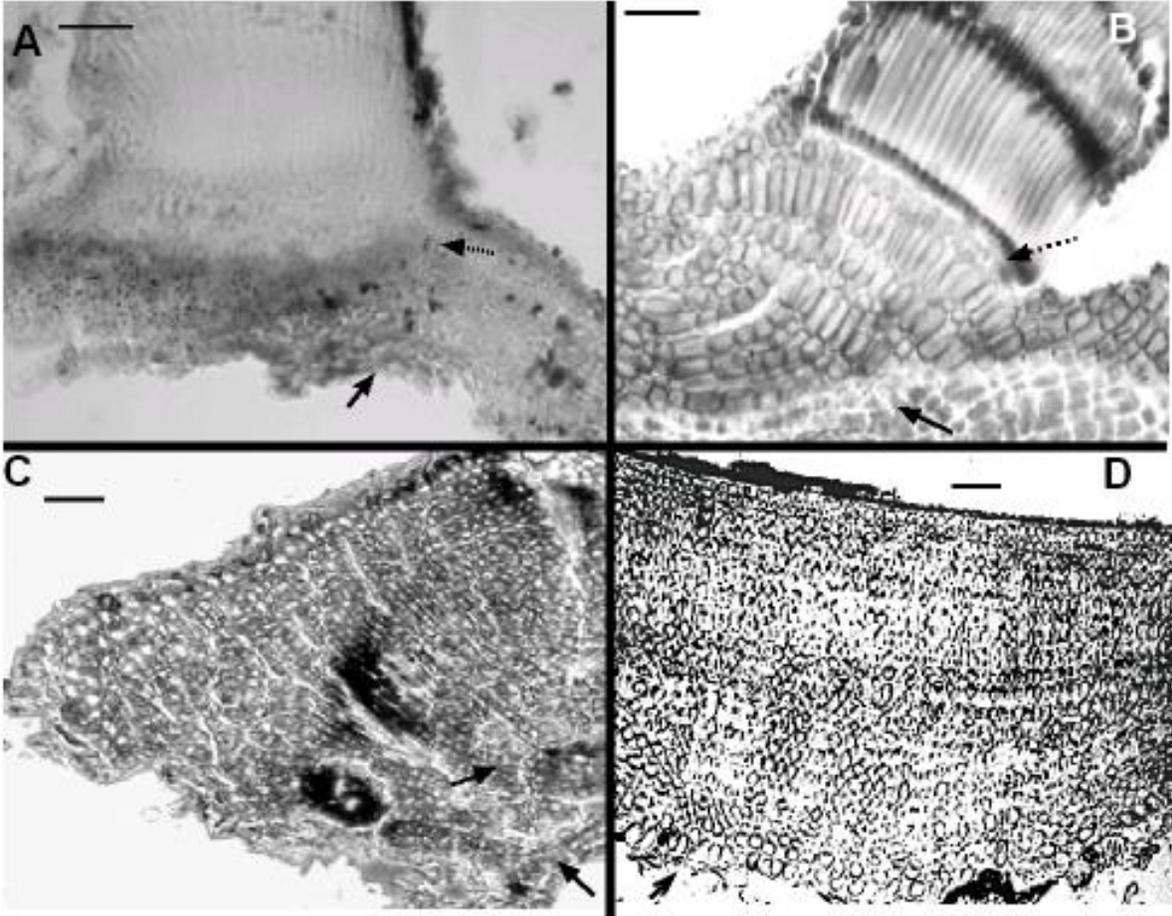
a) Sujetador

El análisis de dicha estructura mostró que un tipo de sujetador monómero ocurrió en *A. beauvoisii*, *A. vanbosseae* y *A. rigida*, evidenciado por la presencia de un solo grupo de filamentos, de entre los cuales, un grupo de ellos se dirigen al sustrato, encontrándose paralelos a éste, como de otro grupo de filamentos, que se curvean en menor intensidad, y a

partir de los cuales se originará una nueva fronda (Fig. 5 A-C). Mientras un patrón distinto fue encontrado en *A. misakiensis*, en donde el grupo de filamentos presenta únicamente una dirección, y no se curvean hacia el sustrato, presentando así un tipo de construcción denominada dímera (Fig. 5D).

Fig. 5. A-D. Cortes transversales de sujetadores de diferentes especies de *Amphiroa* (Escala de la línea 50 μm):

- A. Sujetador representativo de *A. beauvoisii* FBCS 7325, en donde se observan filamentos dirigidos tanto hacia el surgimiento de la fronda (flecha punteada), como hacia el sustrato (flecha continua).
- B. Sujetador representativo de *A. rigida* FBCS 9493, misma explicación que en A.
- C. Sujetador representativo de *A. vanbosseae* FBCS 7961, en donde se observa a los filamentos dirigidos tanto hacia la parte dorsal del sujetador, como hacia el sustrato (flechas continuas), denotando así su organización monómera.
- D. Sujetador representativo de *A. misakiensis* FBCS 9496, en donde se observa que los filamentos se encuentran arreglados en hileras perpendiculares al sustrato (flecha continua), lo que denota su organización dimerica.



8.1.2. Intergenícula

En cuanto al desarrollo de las hileras de la intergenícula, y que es el mismo que en las genículas, se encontró un patrón de crecimiento en todas las especies, el cual además fue consistente entre las cinco especies analizadas, y que es el siguiente:

El origen de las hileras de células cortas (ct) es a partir de zonas meristemáticas, representadas por las hileras de células más largas en la intergenícula (l). La división de células largas, ocurre en su parte inferior, y es de manera diferencial, ocurriendo primero en las células largas que se encuentran más cercanas a la región periférica, y continua hacia la región central del mismo. Es decir, una región meristemática que no comienza de manera sincronizada la división de todas sus células (Fig. 6 A-D).

Una vez originada la hilera de células cortas, estas a su vez incrementarán su tamaño tal cual como las células inferiores a ellas, para continuar su crecimiento y llegar a su talla máxima en la cual, como parte de un ciclo, darán origen a una nueva hilera de células cortas nuevamente. Siendo así las células largas, aquellas encargadas del crecimiento del largo de los talos y funcionando como un meristemo intercalar (Fig. 6 A-D).

Siendo así que, el número de hileras largas entre hileras cortas, dependerá de cuantas de estas hileras de células largas, ya hayan llegado a su talla máxima y comiencen así a originar en su parte inferior, una nueva hilera de células cortas, es decir, relacionadas a su tasa de crecimiento. Esta hipótesis se corrobora con los resultados obtenidos tanto del número de hileras largas vs cortas, como de las mediciones obtenidas de las intergenículas de *A. beauvoisii*, ya que el menor número de hileras de células largas, y por consiguiente mayor frecuencia de hileras cortas, que ocurre en verano y otoño (2-5,8) (Tabla IV), también corresponde cuando se presentan los valores más altos del largo de las intergenículas (Tabla V).

Tabla IV. Intervalo del número de hileras largas entre cortas de intergenículas basales por especie en un ciclo anual.

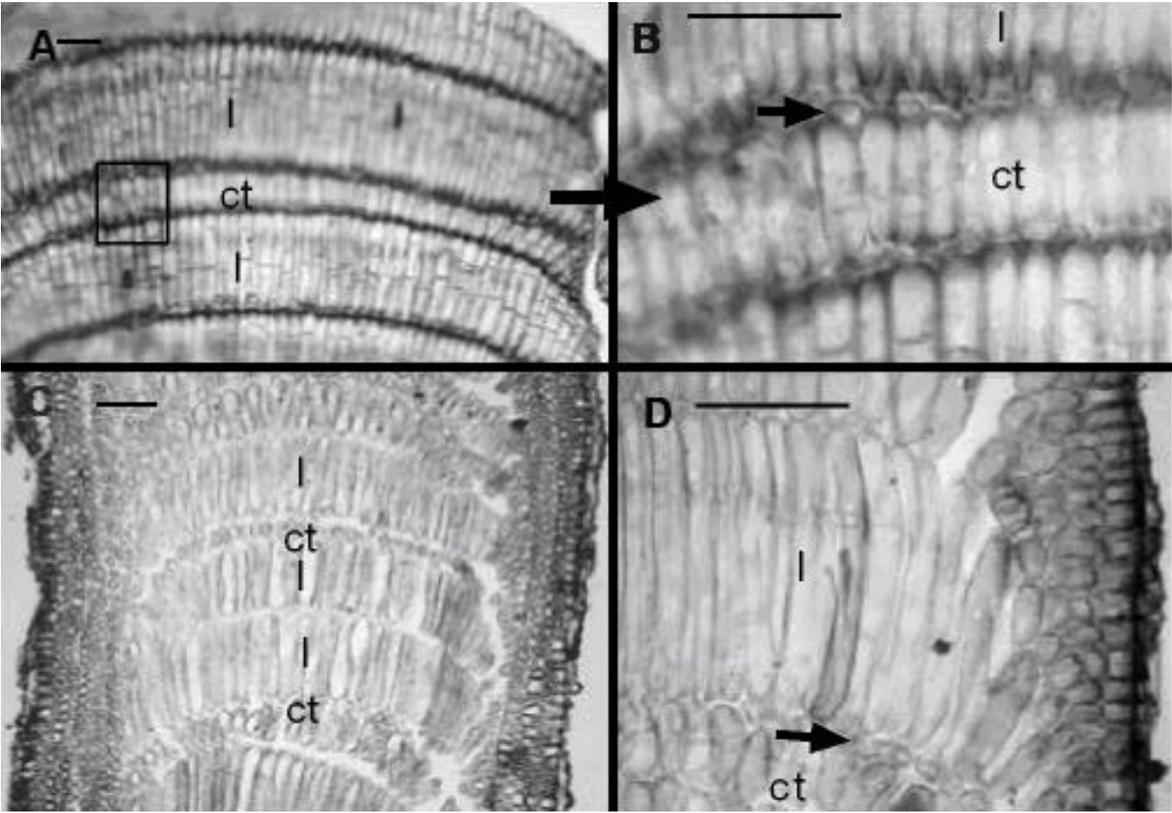
	<i>A. beauvoisii</i>	<i>A. vanbosseae</i>
Primavera	0--13	1--12
Verano	2--5	2--12
Otoño	2--8	2--8
Invierno	0--6	0--12

Tabla V. Intervalo de las medidas (cm) del largo y ancho de las intergenículas medias de *Amphiroa beauvoisii*.

	Largo	Ancho
Primavera	0.02-0.73	0.01-0.57
Verano	0.06-0.65	0.01-0.65
Otoño	0.11-1.22	0.01-1.01
Invierno	0.09-1.19	0.01-0.19

Fig. 6. A-D. Cortes longitudinales de genículas e intergenículas, donde se observa tanto su anatomía como la forma de su desarrollo (Escala de la barra 50 μm):

- A. Se observa la alternancia de hileras de células largas (l) vs cortas (ct) de una genícula, *Amphiroa beauvoisii* FBCS 9494.
- B. Acercamiento de A, donde se observa que en la región más cercana a la periferia, se presentan nuevas células cortas (flecha continua).
- C. Se denota una alternancia de hileras de células cortas (ct) vs hileras de células largas (l) en la intergenícula *Amphiroa vanbosseae* FBCS 7952.
- D. Intergenícula donde se observan células cortas (ct) (flecha continua) derivadas de la hilera superior de células largas (l) *Amphiroa beauvoisii* FBCS 7300.



En específico, ya el elongamiento individual que presenta cada célula en una misma hilera, es diferencial, esto fue corroborado en primera instancia para *A. beauvoisii*, y posteriormente en las restantes cuatro especies, al ser las células ubicadas en la región más central, aquellas que presentan la mayor longitud. Siendo así, que en una misma hilera de células, una región (la más cercana a la periferia) es en primera instancia meristemática, mientras que las más cercanas al centro, contribuyen a la elongación de las células (Fig. 7).

En cuanto al patrón de las formas encontradas, un patrón donde ocurren tanto hileras de células que en su parte media son rectas y con adelgazamientos hacia la región periférica, como una forma totalmente redondeada, se encontraron en la misma intergenícula, y más aún la misma especie. Estas formas presentan un orden de aparición, siendo el patrón de forma recta presente en las células meristemáticas elongadas, y el patrón redondeado presente en las hileras más alejadas de esta región meristemática, siendo así la forma de las mismas una variante según la ontogenia de las hileras de la intergenícula (Fig. 7).

8.1.3. Genícula

El origen de la genícula que se presentó en *A. beauvoisii*, fue a partir de la descalcificación en primera instancia de la región central (c), en donde también en las células más cercanas a la región periférica (p), ocurre la formación de paredes transversales, que ocasionarán la pérdida de dichas células. La descalcificación continúa también hacia la región periférica (Fig. 8A).

Este patrón de desarrollo, fue consistente con el encontrado en *A. rigida* (Fig. 8B), y *A. misakiensis* (Fig. 8C-D). A diferencia de las anteriores especies, en *A. valonioides*, solo se presenta la descalcificación de la región central y un arqueamiento de las células más externas, mientras que en el caso de las células periféricas, estas continúan calcificadas

(Fig. 8E-F), aunque finalmente se pierden. Cabe señalar que, no obstante la anterior diferencia, en *A. valonioides*, también se presentan varios septos transversales en las células más cercanas a la región periférica (Fig. 8E-F).

Un aspecto importante a resaltar en el desarrollo de las genículas, es que en las genículas de las especies *A. beauvoisii*, *A. vanbosseae*, *A. valonioides* y *A. misakiensis*, las hileras de células largas continúan siendo meristemáticas, aun ya descalcificadas, y el número de hileras continúa, pero hasta un tope, el cual variará según la especie. Este aspecto que se pone en evidencia en *A. rigida*, donde las dos hileras de células largas características no generarán una tercera hilera de células pese a su longitud.

Fig. 7. Cortes longitudinal de intergenícula. Se observa que la forma de las hileras, varían desde una forma recta con curvaturas hacia los extremos, en la parte inferior de la intergenícula, como una forma totalmente redondeada, hacia la parte apical de la misma (formas remarcadas por líneas punteadas); asimismo se observa como en la región más periférica y debajo de la hilera de células más largas, ocurren nuevas células cortas (flecha continua), no así en la parte más central de la intergenícula (flecha no continua), imagen de la especie *A. vanbosseae* FBCS 7952 (Escala de la barra de 10 μ m).

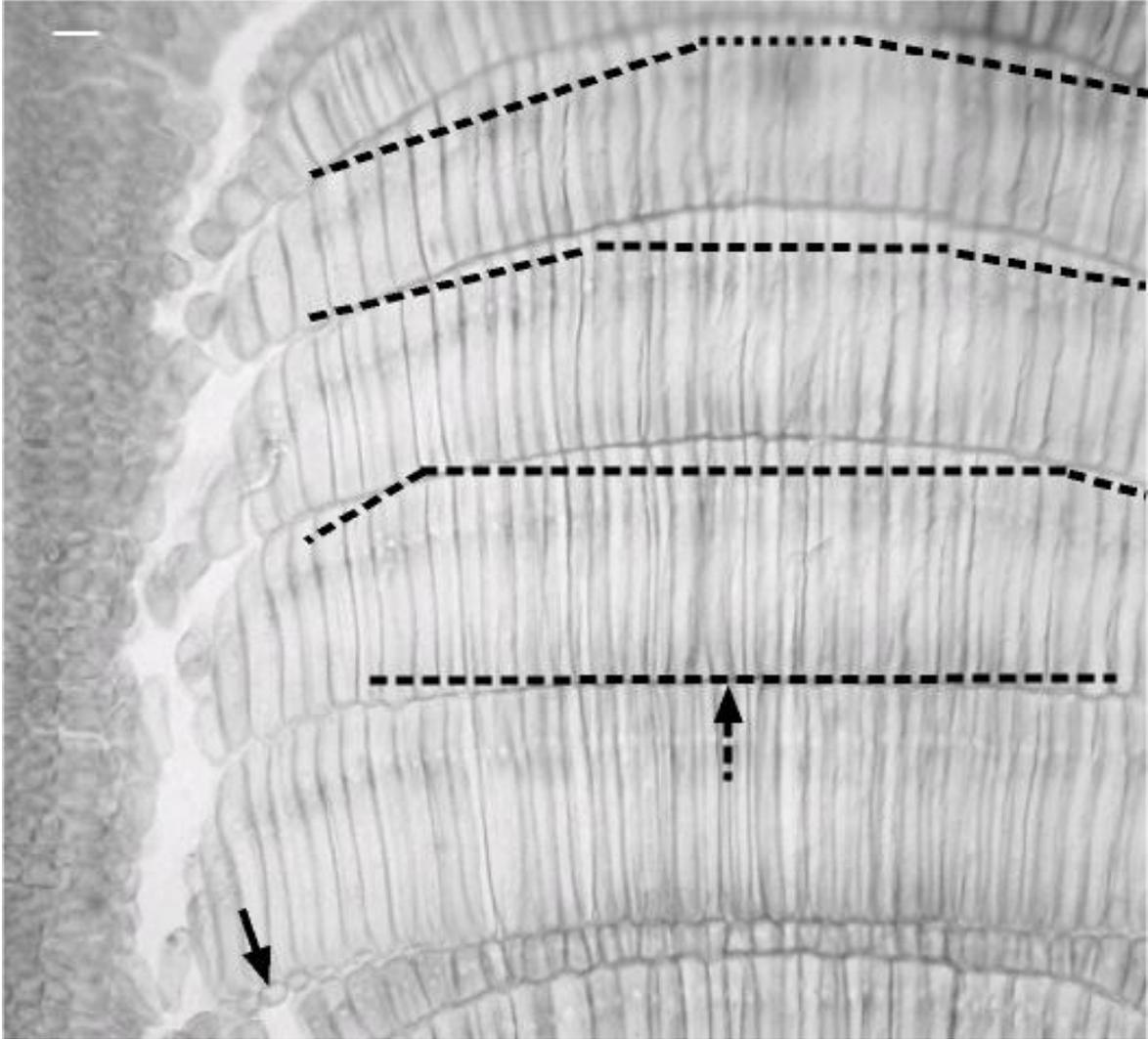
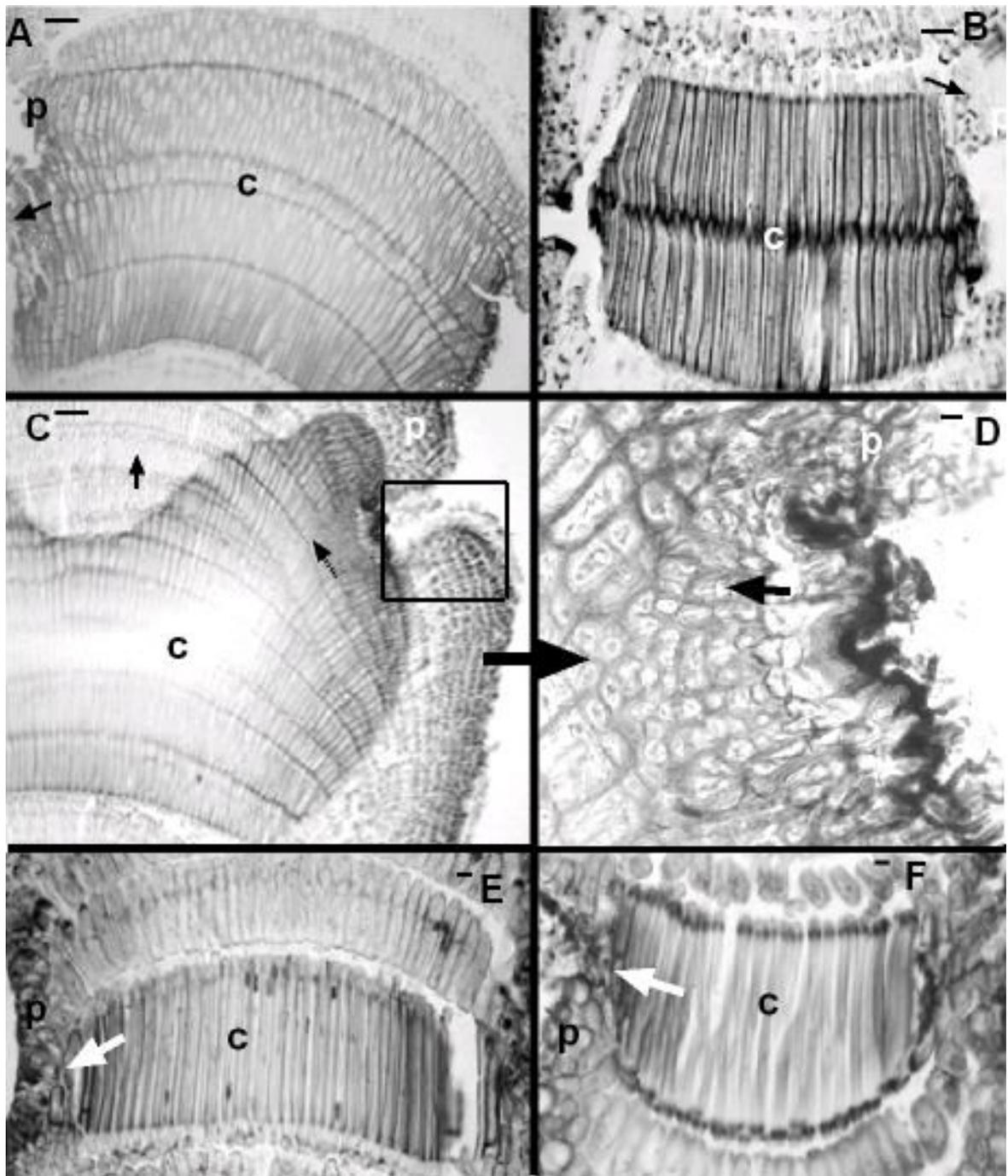


Fig. 8. A-F. Cortes longitudinales de genículas de especies de *Amphiroa*, donde se denota el origen y desarrollo de la genícula (Escala de las barras en A, C, D y F de 50 μm , mientras en B de 10 μm):

- A. Genícula de *A. beauvoisii* FBCS 7331, se denota la descalcificación de las células tanto centrales (c) como periféricas (p), evidenciado por su mayor coloración (flecha continua), en contraste con las células restantes.
- B. Genícula de *A. rigida* HFBCS 9493, se denota la descalcificación de las células tanto centrales (c) como periféricas (p) (flecha continua).
- C. Genícula de *A. misakiensis* FBCS 9496, se denota la descalcificación de las células tanto centrales (c) como periféricas (p), evidenciado por su mayor coloración (flecha no continua), en contraste con las células restantes (flecha continua).
- D. Acercamiento de C, se observa como las células de la región periférica comienzan a perderse (flecha continua).
- E. Genícula de *A. valonioides* FBCS 9498, en donde se observa que la descalcificación solo ocurre en la región central (c) de la misma, y no en la región periférica (p).
- F. Genícula de *A. valonioides*, FBCS 9492, misma explicación que en E.



Capítulo II. Anatomía reproductiva

8.1.4. Conceptáculo esporangial:

Fase I. Desarrollo de la cavidad

En *A. beauvoisii*, *A. vanbosseae*, *A. valonioides* y *A. rigida* el desarrollo de la cavidad se llevó a cabo en la región periférica (células 1, 2, 3 y 4), El inicio del desarrollo de la cavidad es una primera elongación que dará origen a partir de la célula 1 a las dos primeras células del techo (1a y 1b) (Fig. 9A), seguido de lo cual se presentará una nueva elongación, ahora a partir de la célula 3 (Fig. 9B), para dar origen a la célula 3 y 3a (Fig. 9C-D). Las células 1a, 1b, 2 y 3, conformarán así las cuatro células clásicas encontradas en el techo del conceptáculo. En cuanto a las células 3a, estas continuarán elongándose y finalmente sus paredes se diluirán, para dar así origen a la cavidad del conceptáculo (Fig. 9E-F).

En cuanto a la región del piso del conceptáculo, en éste se denota una elevación en su parte central, la cual es ocasionada por la elongación de las células 8 y posterior división transversal de las mismas, dando origen a las células 8a (Fig. 10A-E).

Sobre la consistencia de dicho patrón de desarrollo de la cavidad, se corroboró que ocurre de la misma manera en *A. valonioides*, *A. rigida* y *A. vanbosseae*, aunque presentando la elevación del piso solo la última especie citada. En *A. misakiensis*, se presenta un patrón distinto, dado que en éste la elongación de las células 1, darán lugar a las células 1a y 1b, formando estas el techo del conceptáculo, mientras que las células 2, tras su elongación y disolución, conformarán la cavidad del conceptáculo.

Fase II. Desarrollo de esporangios

En *A. beauvoisii*, *A. vanbosseae*, *A. rigida* y *A. valonioides* el desarrollo de los esporangios se lleva a cabo en la región periférica del piso del conceptáculo. El desarrollo ocurre una vez que las células de la cavidad (3a) se han degradado. El primer indicio del desarrollo de los esporangios, es la presencia de esporangios iniciales, los cuales probablemente son desarrollados a partir de las células 4 (Fig. 11 A-B). Posterior a la formación de los esporangios iniciales, estos se alongarán, y por división transversal darán origen a los esporangios madre (Fig. 11 A-B), que una vez que se elonguen e incrementen considerablemente su volumen, se dividirán transversalmente dando origen a tetraesporangios (Fig. 12 A) o biesporangios (Fig. 12B) (estos últimos encontrados muy comúnmente).

Un segundo patrón distinto al encontrado, ocurre en *A. misakiensis*, en el cual, si bien el desarrollo de los esporangios iniciales ocurre también a partir de células del piso del conceptáculo (células 3) y en la región periférica del mismo (Fig. 13 A), difiere en el siguiente aspecto. La elongación y posterior división transversal de las células 3, no dará como resultado a los esporangios iniciales, si no a las células 3a, las cuales repetirán el proceso y darán ahora lugar a las células 3b, las cuales nuevamente por elongación y división transversal dar origen a los esporangios iniciales (Fig. 13 A-B). Será a partir de la elongación y división de dicho esporangios iniciales, que se originen a los esporangios madre (Fig. 13 A-B). Teniendo así, finalmente, los esporangios maduros dos células de soporte (Fig. 13 C-D).

Fig. 9. A-F. Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, en donde se denota el desarrollo de la cavidad “Fase I” (Escala de la barra en A, B y C es de 10 μm , mientras en las restantes es de 50 μm):

A. FBCS *A. beauvoisii* 7356, se observa que el origen de la cavidad se lleva a cabo en las 4 células más periféricas del talo. Se denota el primer estadio, en donde la elongación de las células 1, dará origen a las células 1a y 1b.

B. FBCS *A. beauvoisii* 7356, estadio siguiente al anterior, en donde ocurre la elongación de las células 3, entre las cuales se observa una conexión pit (cabeza de flecha).

C. FBCS *A. vanbosseae* 134, y su acercamiento D, se observa que ocurre la elongación las células 3, así como a partir de divisiones transversales de estas, el surgimiento de las células 3a.

FBCS *A. vanbosseae* 7963 y su acercamiento F, en donde se observa que las células 1a, 1b, 2 y 3 formaran el techo de la cavidad, mientras las células 3a, después de elongarse y comenzar a diluirse de su región basal, a la cavidad del conceptáculo.

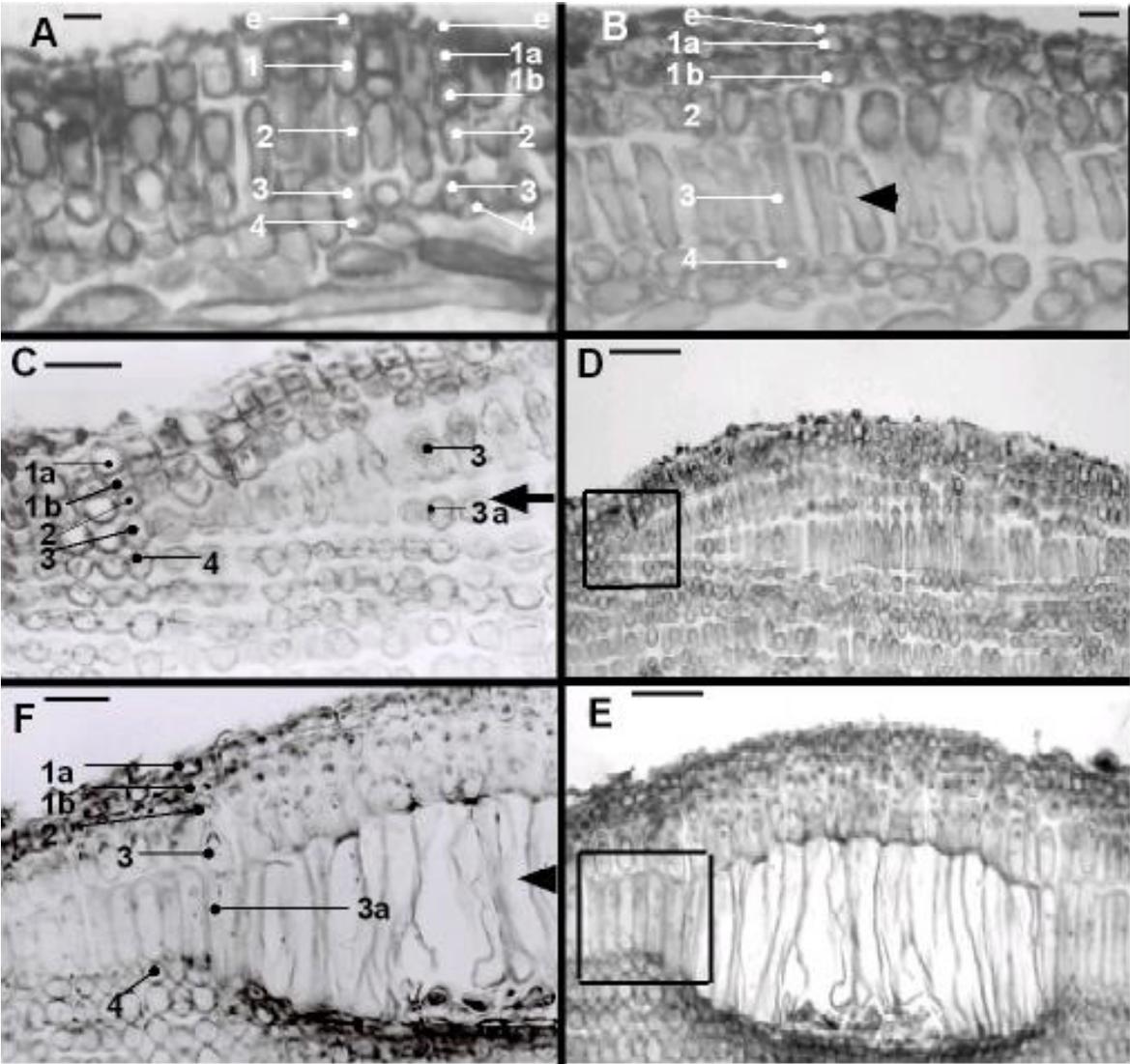


Fig. 10. A-E. Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, en donde se observa que la forma del piso del conceptáculo varia como resultado del desarrollo de la cavidad (barra 50 μm):

- A. FBCS *A. beauvoisii* 7306, Se observa que al inicio del desarrollo de la cavidad, cuando aún están presentes las células 3a, ocurre un ligero hundimiento del piso del conceptáculo en la región central del mismo. Corte realizado en la región más periférica del conceptáculo.
- B. Mismo conceptáculo que el anterior, pero el corte realizado en la región más central del conceptáculo, y en donde se observa que el hundimiento del piso es también evidente, nótese que siguen presentes las células 3a.
- C. FBCS *A. beauvoisii* 7331, se resalta la región central del piso del conceptáculo (rectángulo), un acercamiento en D (corte realizado en la región más periférica del conceptáculo), en donde se observa que el piso del conceptáculo no presenta ningún hundimiento.
- E. Acercamiento de C, en donde se observa que la elongación de las células 8 en la región más central del piso, y su posterior división transversal, darán origen a las células 8a. Lo anterior provocando la elevación del piso del conceptáculo. Se destaca que el corte es de la región más central de la cavidad.

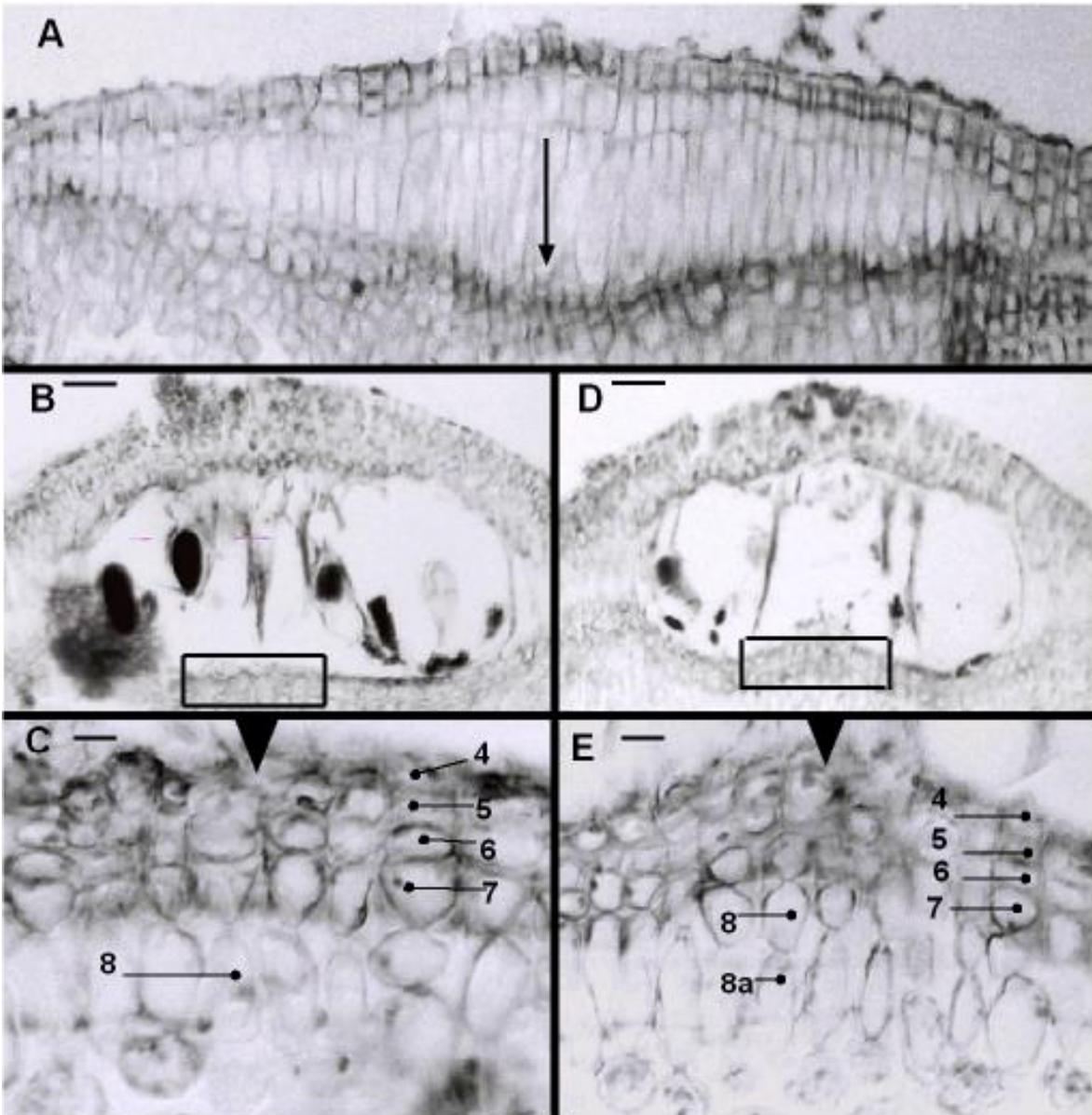


Fig. 11. A-D. Corte longitudinales de conceptáculos esporangiales, en donde se observa el “Patrón I” del desarrollo de los esporangios (Fase II) (Escala de la barra en A, C, E y F de 50 μm , mientras que en las restantes de 10 μm):

A. *A. beauvoisii* FBCS 142 y su acercamiento en B, en donde se observa que los esporangios iniciales (flecha punteada) son originados a partir de las células 4, y estos en todo el piso del conceptáculo. Esporangios iniciales que por elongación y división transversal darán origen a los esporangios madre (flecha continua).

C. *A. beauvoisii* FBCS 142 y su acercamiento en D, en donde se observa que los esporangios madre (flecha continua) se elongarán y presentarán divisiones transversales que darán origen a las tetraesporas.

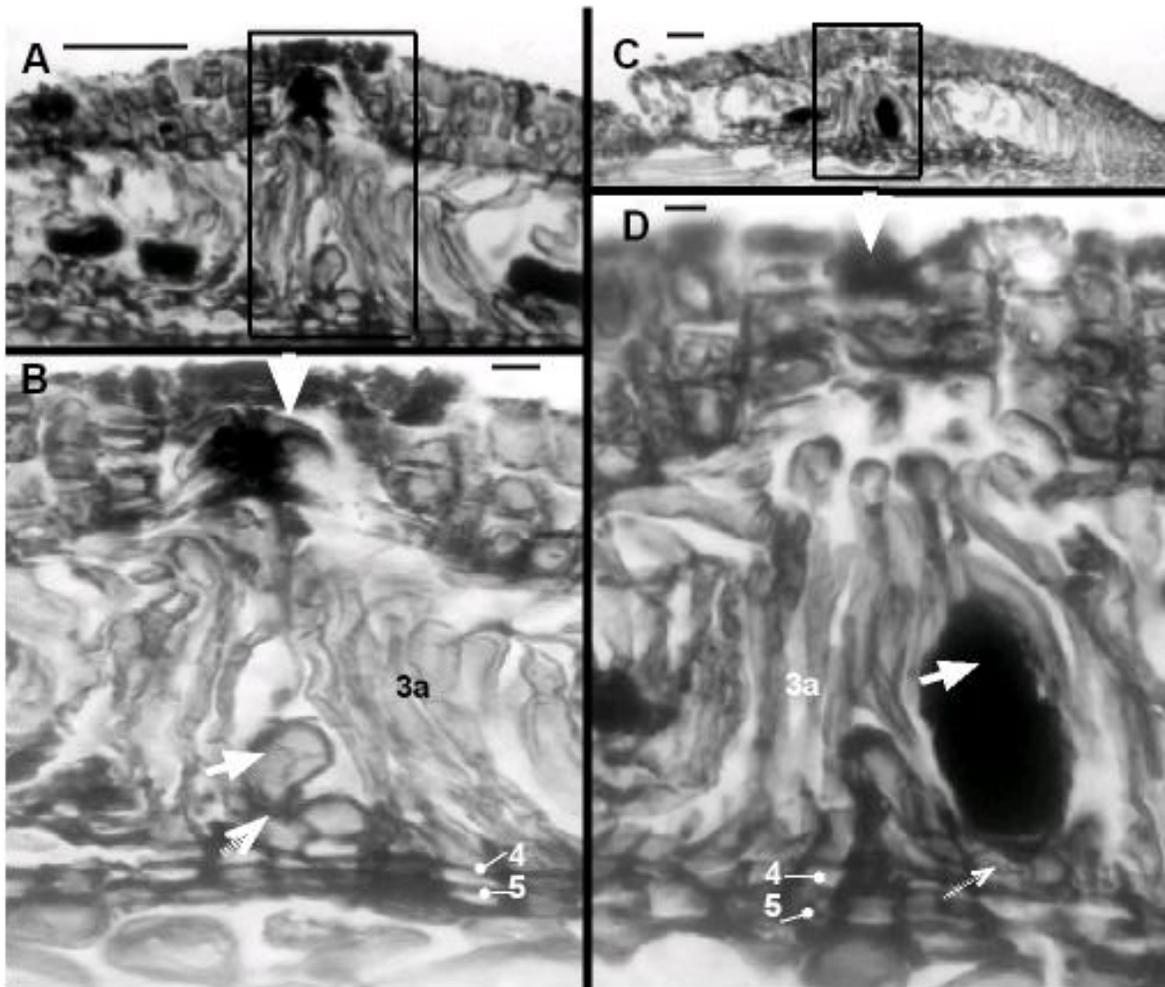


Fig. 12. A-B. Cortes longitudinales donde se observan esporangios maduros solo en la región más periférica del conceptáculo.

A. *A. vanbosseae* FBCS 9495, se muestran tetraesporangios maduros e inmaduros (flecha continua).

B. *A. beauvoisii* FBCS 7323, igual que la anterior pero para biesporangios.

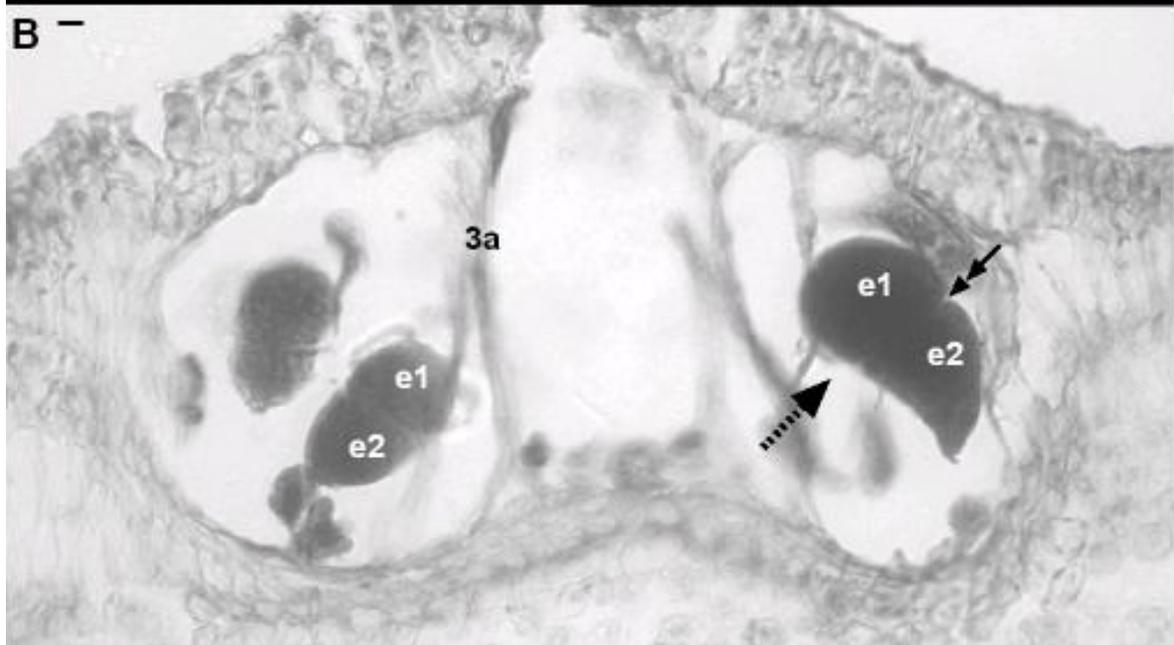
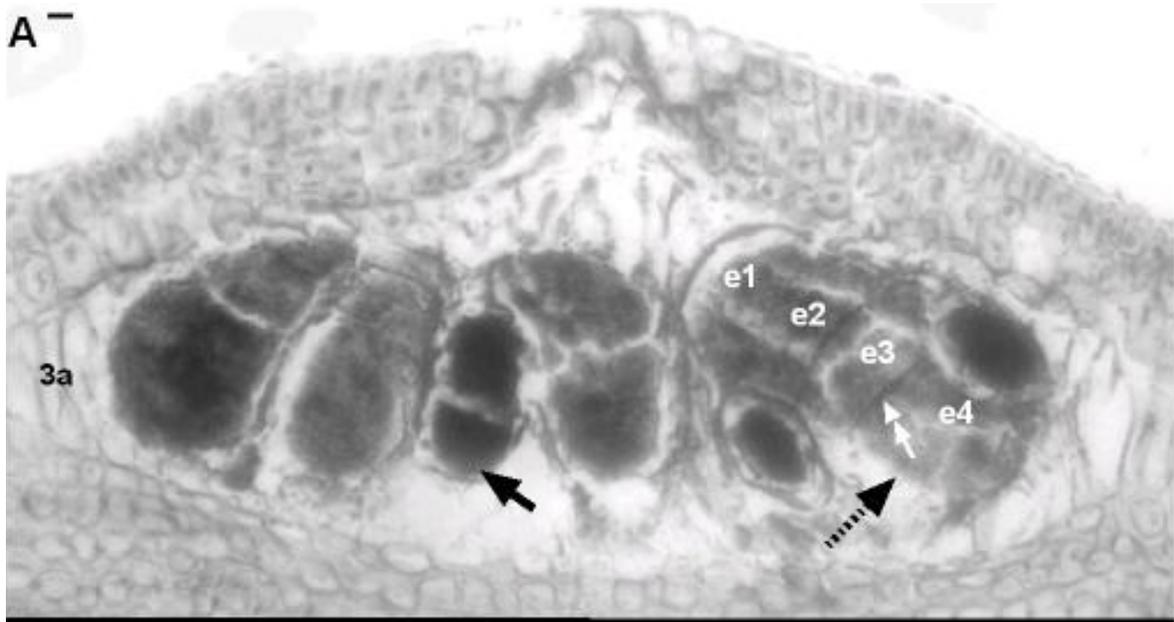
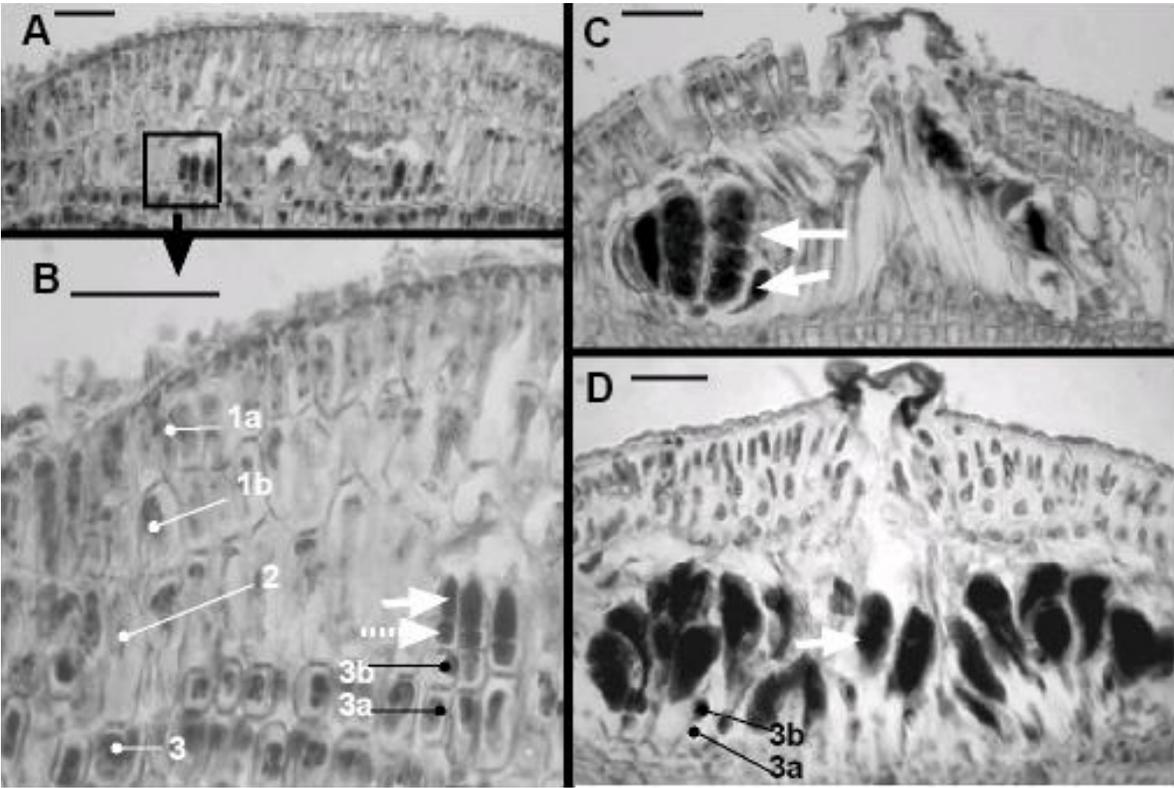


Fig. 13. A-D. Cortes longitudinales de conceptáculos esporangiales, en donde se observa el “Patrón II”, del desarrollo de los esporangios (Fase II) (Escala de la barra 50 μm):

- A. *A. misakiensis* FBCS 1568, se observa que el desarrollo de los esporangios iniciales, solo ocurre en la región más periférica de la cavidad.
- B. Acercamiento de A, se observa que la dilución de las células 2, permitirán que a partir de las células 3, se originen las células 3a, y 3b. A partir de la elongación de las células 3b, y su posterior división transversal se dará origen a los esporangios iniciales (flecha discontinua), y a partir de estos, de los esporangios madre (flecha continua).
- C. *A. misakiensis* FBCS 9496, se observan tetraesporangios totalmente desarrollados, así como no desarrollados en la misma cavidad esporangial.
- D. *A. misakiensis* FBCS 9496, se observa como las células 3a y 3b, aún continúan en la base de los esporangios maduros, funcionando como células de sostén.



Fase III. Desarrollo del poro

En el caso de *A. beauvoisii*, *A. vanbosseae*, *A. valonioides* y *A. rigida*, los primeros indicios del desarrollo del poro se denotan desde que comienza a originarse la cavidad, dada la presencia de células hinchadas o de mayor ancho que las células laterales (células 1a) (Fig. 14 A-B). Dichas células hinchadas, en un inicio dos, y conforme avanza el desarrollo de la cavidad, incrementando el número y tamaño (Fig. 14 C-D). Asimismo, las células más cercanas a la cavidad del conceptáculo y a dichas células hinchadas, comenzarán a elongarse y a dirigirse hacia el futuro poro, esto con la ayuda de la presión ejercida por las células de la cavidad (3a) aún presentes (Fig. 14E y 14F).

La presión ejercida por las células de la cavidad continuando su incremento en longitud, y presionando aún más (Fig. 15 A-B), ocasionarán la elongación de las células cercanas al futuro poro (células 1b, 2 y 3) (Fig. 15 C-D), y además provocarán, por presión (Fig. 16 A-B), la pérdida de las células hinchadas ubicadas al centro del poro (Fig. 16 C-D). Una vez perdidas las células hinchadas del centro del poro, aún se denotará la presencia de algunas células hinchadas, que ya presentarán deformaciones en forma de “corchete” (Fig. 16 E-F y Fig. 17 A-B) y que terminarán por perderse por la misma presión de las células elongadas (Fig. 17 C-D). Ya finalmente teniendo el poro del conceptáculo delimitado por las células elongadas ubicadas perpendicularmente al techo del conceptáculo (Fig. 17 E-F).

Fig. 14. A-F. Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, en donde se observan los primeros estadios del desarrollo del poro (Fase III) del patrón I (Escala de las barras, en A y C de 10 μm , mientras que en las restantes de 50 μm):

A. *A. beauvosi* FBCS 8488, acercamiento de B, se observa el primer estadio de desarrollo del poro, evidenciado por la presencia de células hinchadas 1a, nótese que la cavidad aún no ha sido formada.

C. *A. beauvoisii* FBCS 7323, acercamiento de D, se observa el incremento del número de células hinchadas (1a), y exclusivamente en la región más central del techo de la cavidad.

E. *A. beauvosi* FBCS 8488, se observa que las células 3a elongadas tocan el centro del techo del conceptáculo.

F. *A. beauvosi* FBCS 8488, se observa que en la región central del techo del conceptáculo, las células más cercanas a la cavidad comienzan a elongarse en el sentido de las flechas.

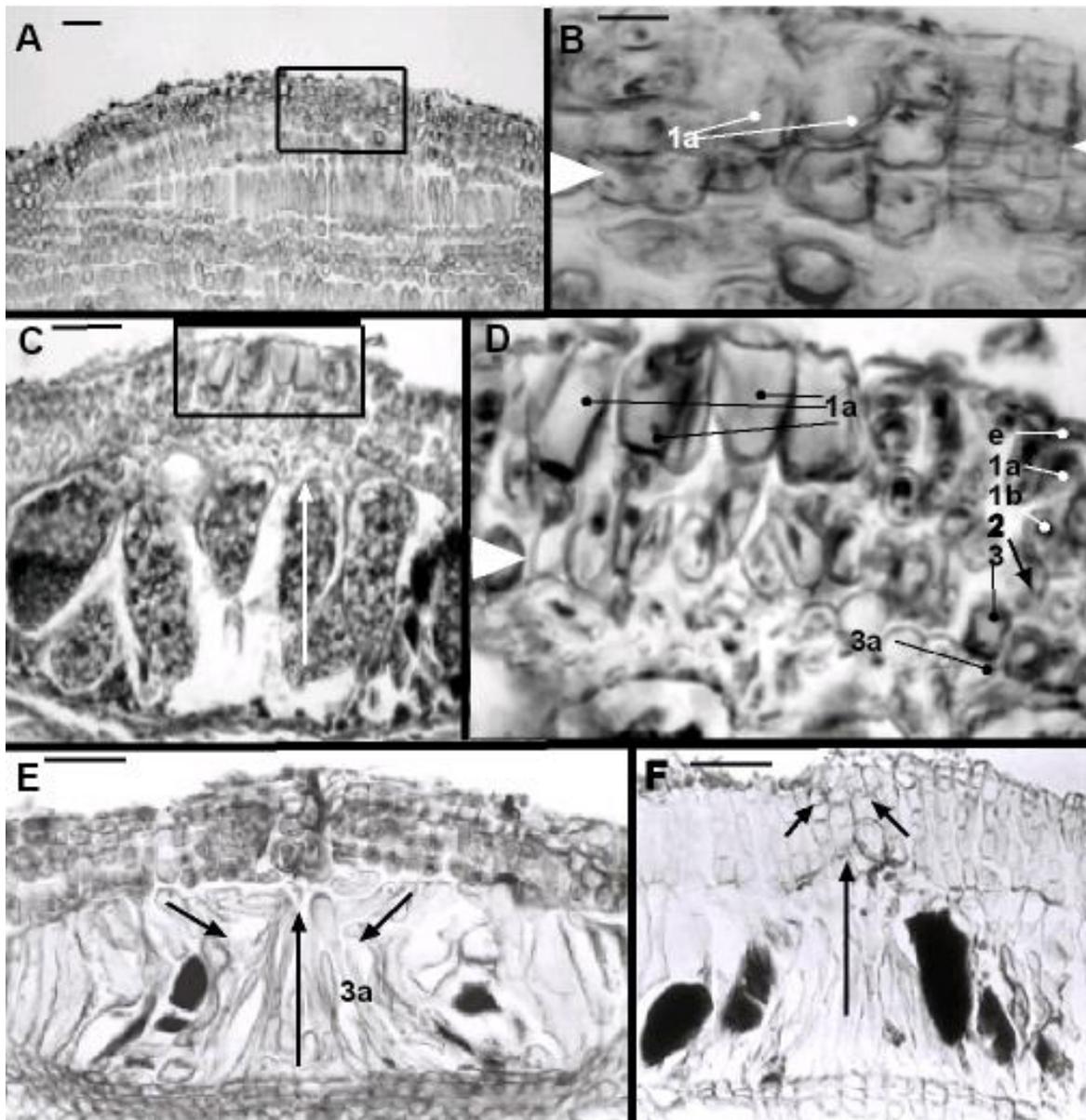


Fig. 15. A-B. Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, en donde se observa la importancia de las células de la cavidad en el desarrollo del poro (Fase III) del patrón I (Escala de la barra en A y B de 10 μm , mientras en las restantes de 50 μm).

A. *A. vanbosseae* FBCS 134, donde se observa que las células de la cavidad 3a, entran en contacto con las células del techo y comienzan a deformarlas.

B. *A. vanbosseae* FBCS 8358 donde se observa que las células de la cavidad 3a, continúan avanzando al interior del techo del conceptáculo, dirigiendo las células del mismo (1b, 1b, 2 y 3) en dirección del futuro poro.

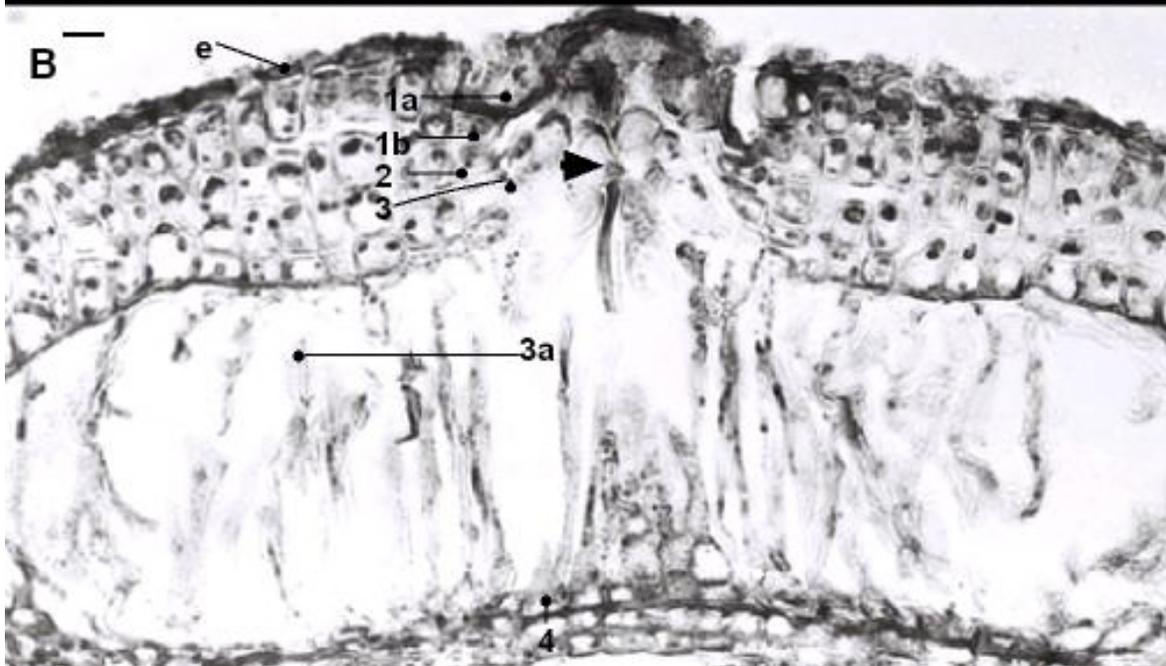
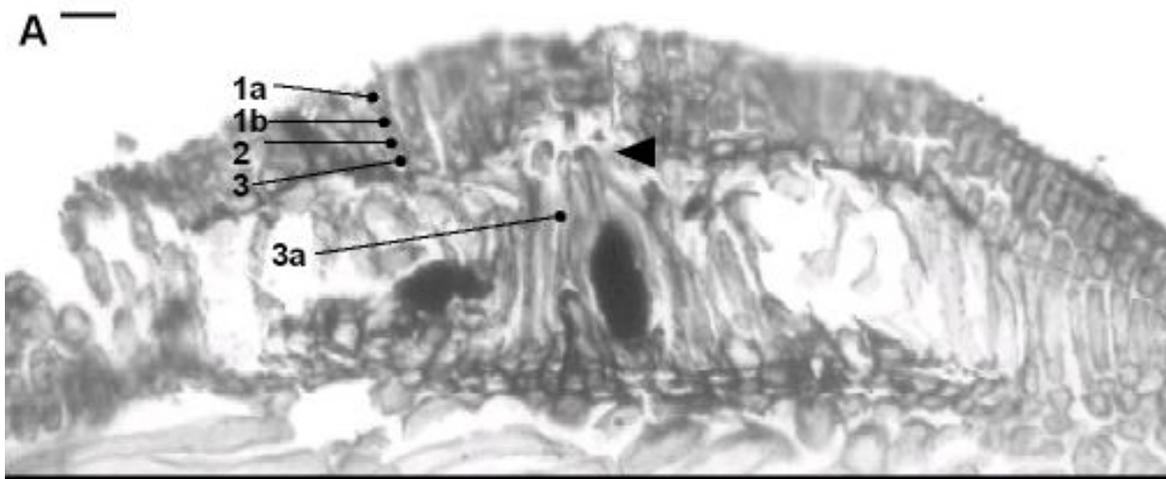


Fig. 16. A-F. Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, se denota ahora la importancia de las células 3 en el desarrollo del poro (Fase III) del patrón I (escala de la barra en A, C y E de 50 μm , mientras que en las restantes de 10 μm):

A. *A. beauvoisii* FBCS 7325 y su acercamiento B, se observa que las células 3 del techo, al elongarse y dirigirse hacia el futuro poro, presionan a las células 1a.

C. *A. beauvoisii* FBCS 7325 y su acercamiento D, se observa que la presión de las células 3, sobre las células 1a, ocasionan su deformación.

E. *A. beauvoisii* FBCS 7345 y su acercamiento F, se observa que la mayor entrada de las células 3, ocasiona la pérdida de algunas células 1a, y la deformación (forma de corchete) de las restantes células 1a.

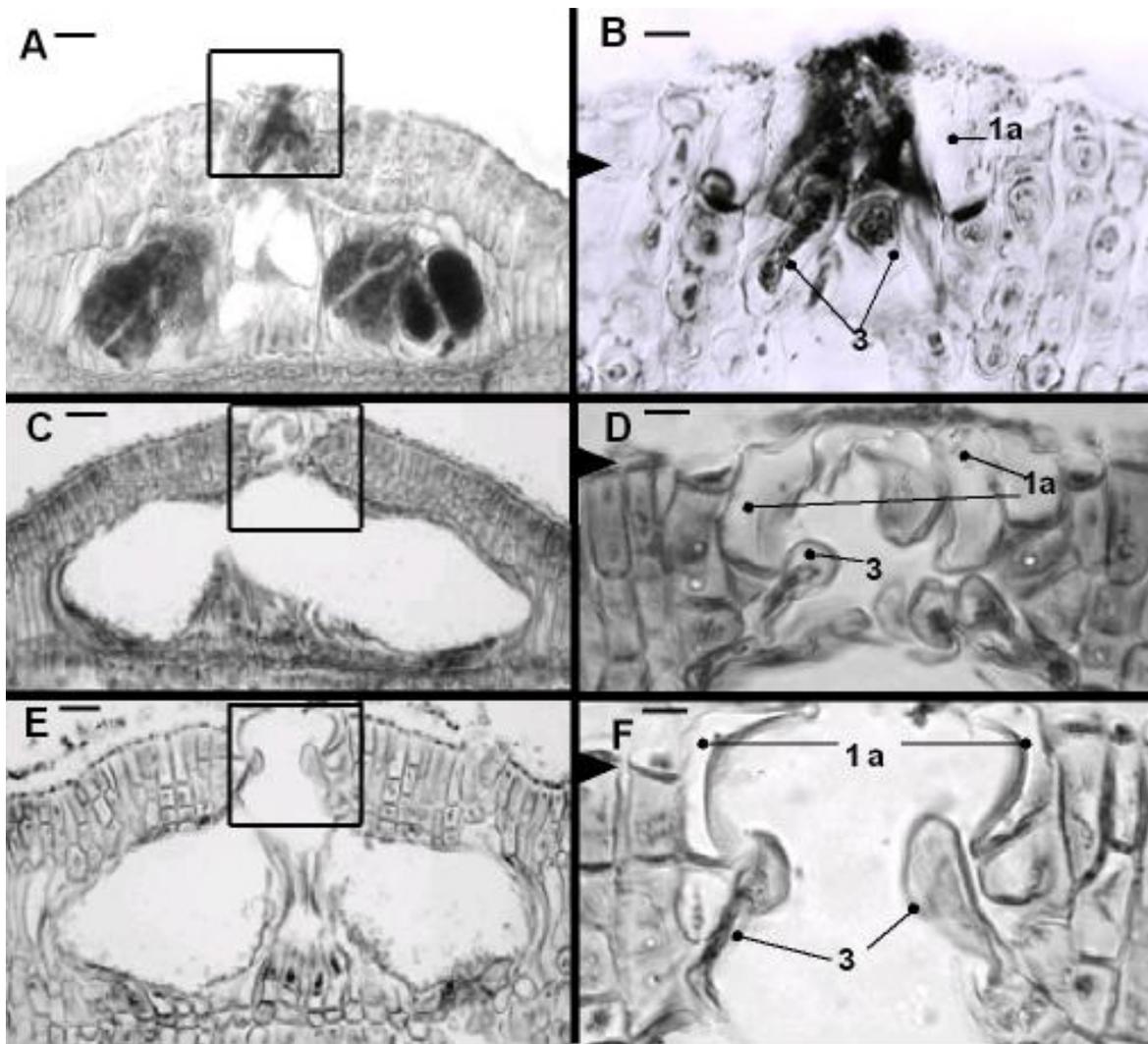
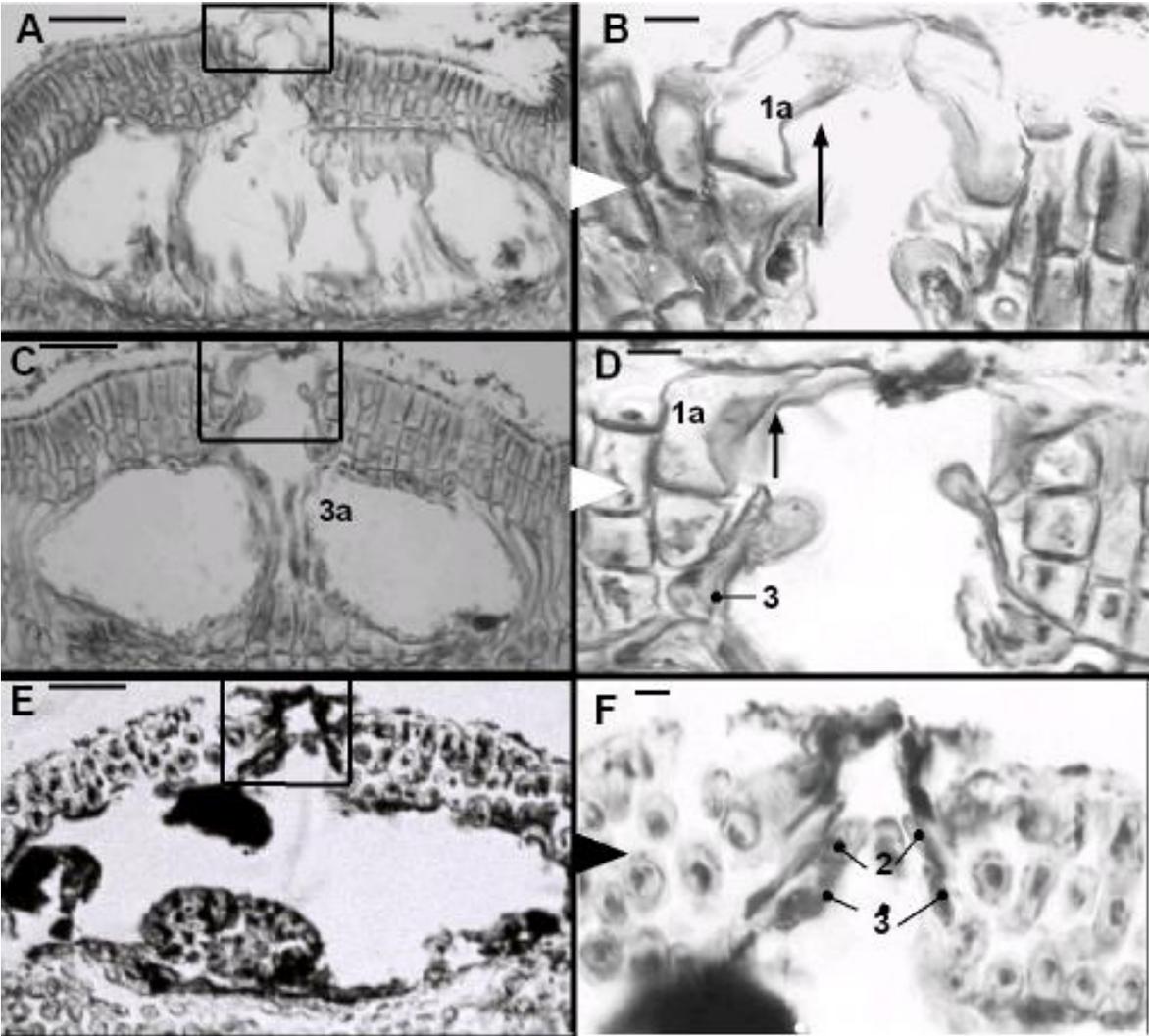


Fig. 17. A-F. Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, se observa el último estadio del desarrollo del poro (Fase III) del patrón I (escala de la barra en A, B y E de 50 μm , en las restantes de 10 μm):

A. *A. beauvoisii* FBCS 7325 y su acercamiento B, se observa la deformación de las células 1a, antes que sean perdidas.

C. *A. beauvoisii* FBCS 7325 y su acercamiento D, se observa que las células 3 bordearan, orientadas más o menos de manera perpendicular al poro, el canal del conceptáculo.

E. *A. beauvoisii* FBCS 7325 y su acercamiento F, finalmente el poro totalmente formado y bordeado por células elongadas, y orientadas más o menos perpendiculares al techo de la cavidad.



Fase III. Desarrollo del poro: continuación.

Un patrón distinto al antes descrito, se encontró en *A. misakiensis* y *A. rigida*. Este, a diferencia del patrón anterior, no presentará en ninguna de sus fases la presencia de células hinchadas (Fig. 18 A-C). Los primeros indicios de desarrollo del poro, serán la elongación en la región del futuro poro, de las células 1a, para dar origen a las células 1a (Fig. 18 A-C), las cuales posterior a su descalcificación se perderán (Fig. 18 D-G).

Posterior a la pérdida de las células del techo, las células contiguas al canal, se comenzarán a alongar, y en conjunto con las células del techo (ya elongadas desde la formación del mismo), y con ayuda de las células de la cavidad (células 2) (Fig. 20 A-B), se dirigirán de manera perpendicular al techo y delinearán el poro (Fig. 20 C-D). Cabe mencionar que en esta última fase, las células elongadas más cercanas a las células epiteliales se perderán.

Fig. 18. A-G. Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, en donde se observa el primer estadio del desarrollo del poro (Fase III) del segundo patrón (escala de la barra en B, C, E y G de 10 μm , mientras que en las restantes de 5 μm):

A. *A. misakiensis* FBCS 9496 y su acercamiento en B, se observa que en la región más periférica del techo del conceptáculo se presentan las células 1a, 1aa y 1b, las tres de la misma forma y tamaño.

C. *A. misakiensis* FBCS 9496 acercamiento de A, se observa que las células 1a más cercanas al centro del techo se encuentran elongadas con respecto a las células 1aa y 1b.

D. *A. misakiensis* 9496 y su acercamiento en E, se observa que en la región central del techo del conceptáculo, se presentan células descalcificadas (flechas continuas), evidenciado esto por su mayor coloración.

F. FBCS 9496, y su acercamiento en G, se observa el desprendimiento de las células de mayor tinción o descalcificadas (flechas continuas).

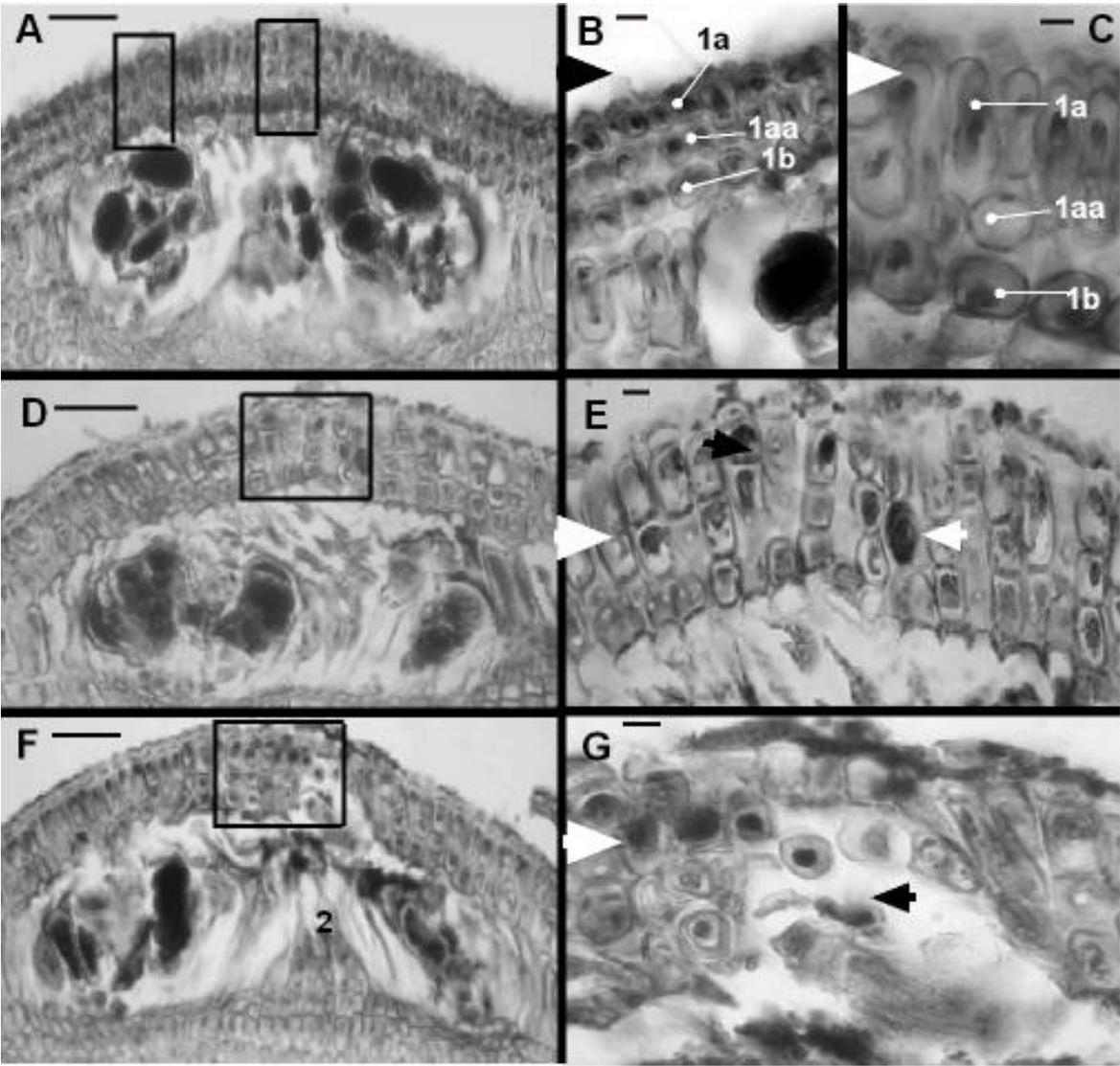


Fig. 19. A-D. Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, en donde se observa un segundo estadio del desarrollo del poro (Fase III), del patrón II (Escala de la barra en A y C de 50 μm , y de 10 μm en las restantes)

A. *A. misakiensis* FBCS 9496 y su acercamiento B, se observa que las células 2 penetran al techo del conceptáculo en el espacio dejado por el desprendimiento de las células (flecha continua).

C. *A. misakiensis* FBCS 9496 y su acercamiento D, se observa el canal del conceptáculo es bordeado por las células contiguas, las cuales se encuentran elongadas (flechas continuas).

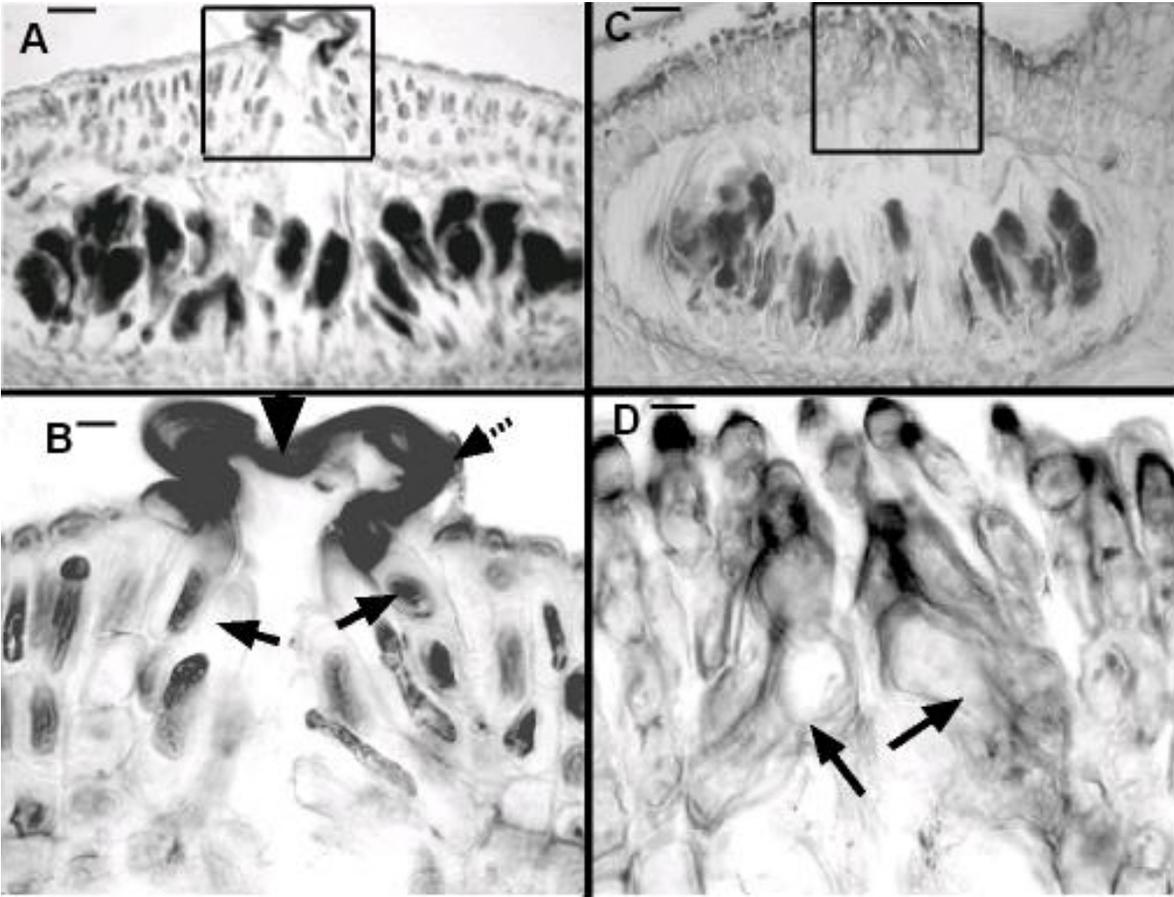
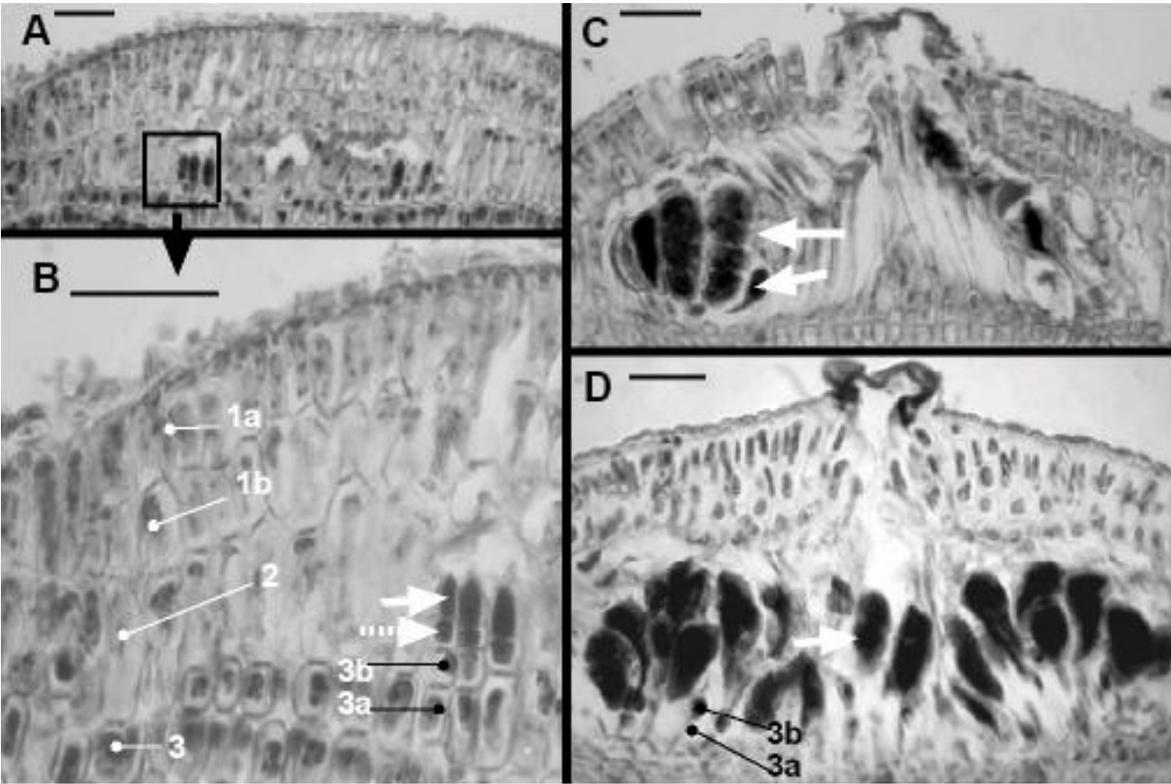


Fig. 20. A-D. Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, en donde se observa el último estadio de desarrollo del poro del patrón II (Escala de las barras A y C de 50 μm , mientras de las restantes de 10 μm):

A. *A. misakiensis* FBCS 9496 y su acercamiento en B, donde se observa que todas las células contiguas al poro (flecha continua) se encuentran elongadas y dirigidas de manera más o menos paralela al techo de la cavidad. También se observa que la elongación de las células más cercanas a las epiteliales, ocasiona el empuje de las células superiores a ellas, a tal grado que estas sobresalen por encima del techo del conceptáculo (flecha discontinua).

C. *A. misakiensis* FBCS 9496 y su acercamiento en D, se observa que las células contiguas al canal del poro se encuentran elongadas (flechas continuas).



Fase IV: Relleno de la cavidad

Esta última fase, también se encontró para *A. beauvoisii*, *A. vanbosseae* y *A. valonioides*. En ella, los primeros indicios del relleno de la cavidad, son el crecimiento de filamentos originados en la parte central del techo del conceptáculo, y dirigidos hacia el piso en un primer estadio (21 A-B), y hacia las paredes laterales de la cavidad, en segunda instancia (21 C). Cabe señalarse que el relleno de la cavidad, se observó que ocurre tanto en conceptáculos libres de esporangios, como en donde estos aún ocurrían, concluyéndose que el relleno de la cavidad no está disparado por la liberación total de esporangios (Fig. 21 B-C). Este patrón aún no está corroborado en *A. rigida* y *A. valonioides*.

El patrón de relleno de la cavidad en *A. misakiensis*, difirió del anterior, en que el desarrollo de los filamentos además de ocurrir a partir de la región central del techo del conceptáculo, también ocurre a partir del piso de la cavidad, observándose en estadios avanzados, filamentos concéntricos y reminiscencias de esporangios (Fig. 22 A-D).

Fig. 21. A-C. Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, en donde se observa el relleno de la cavidad (Fase IV), según un primer patrón (escala de las barras de 50 μm):

- A. *A. beauvoisii* FBCS 7356, se observa que en la región que correspondía al canal y poro del conceptáculo, ahora se encuentran células de mayor tamaño con respecto a las células contiguas del techo.
- B. *A. beauvoisii* FBCS 7356, se observa que a partir de la región del antiguo poro y canal, comienzan a ser originados filamentos que se dirigen al piso del conceptáculo (la flecha indica la dirección del crecimiento).
- C. *A. beauvoisii* FBCS 7356, se observa el último estadio del relleno del conceptáculo, en donde se observan filamentos dirigidos tanto hacia el piso del conceptáculo, como hacia las paredes de la cavidad (flechas continuas).

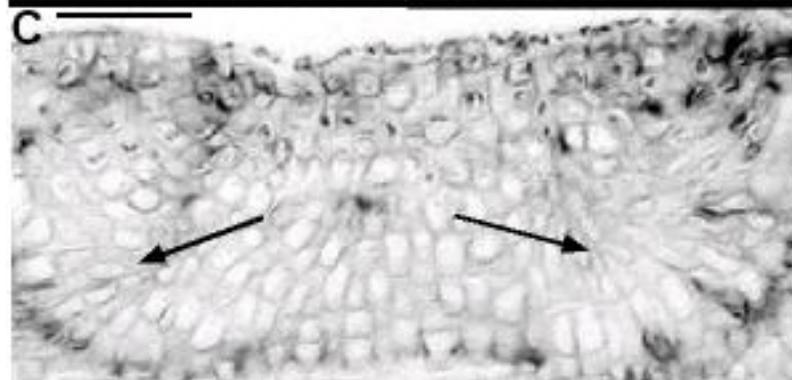
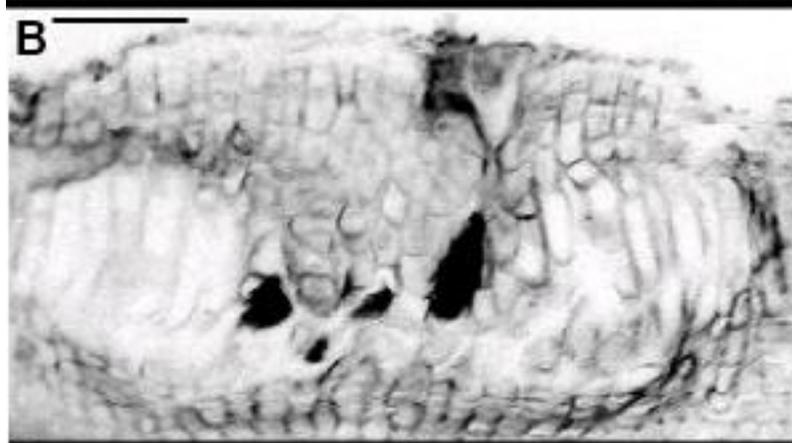
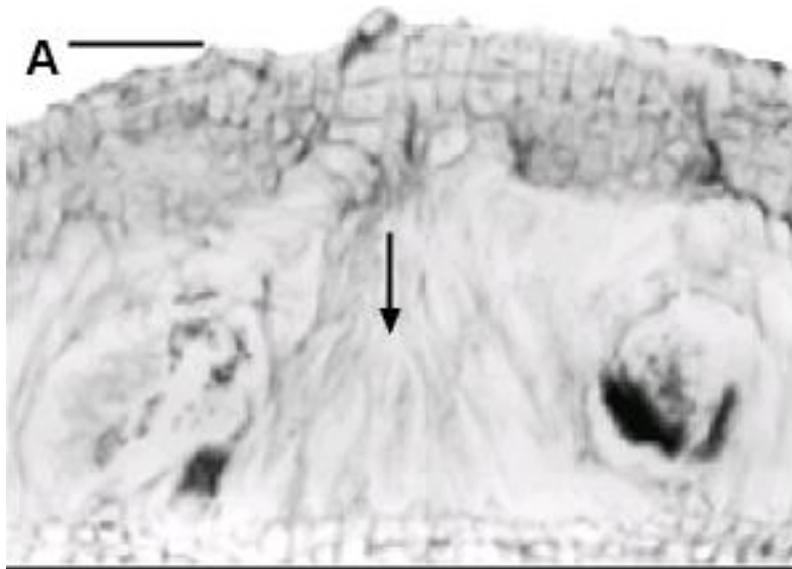
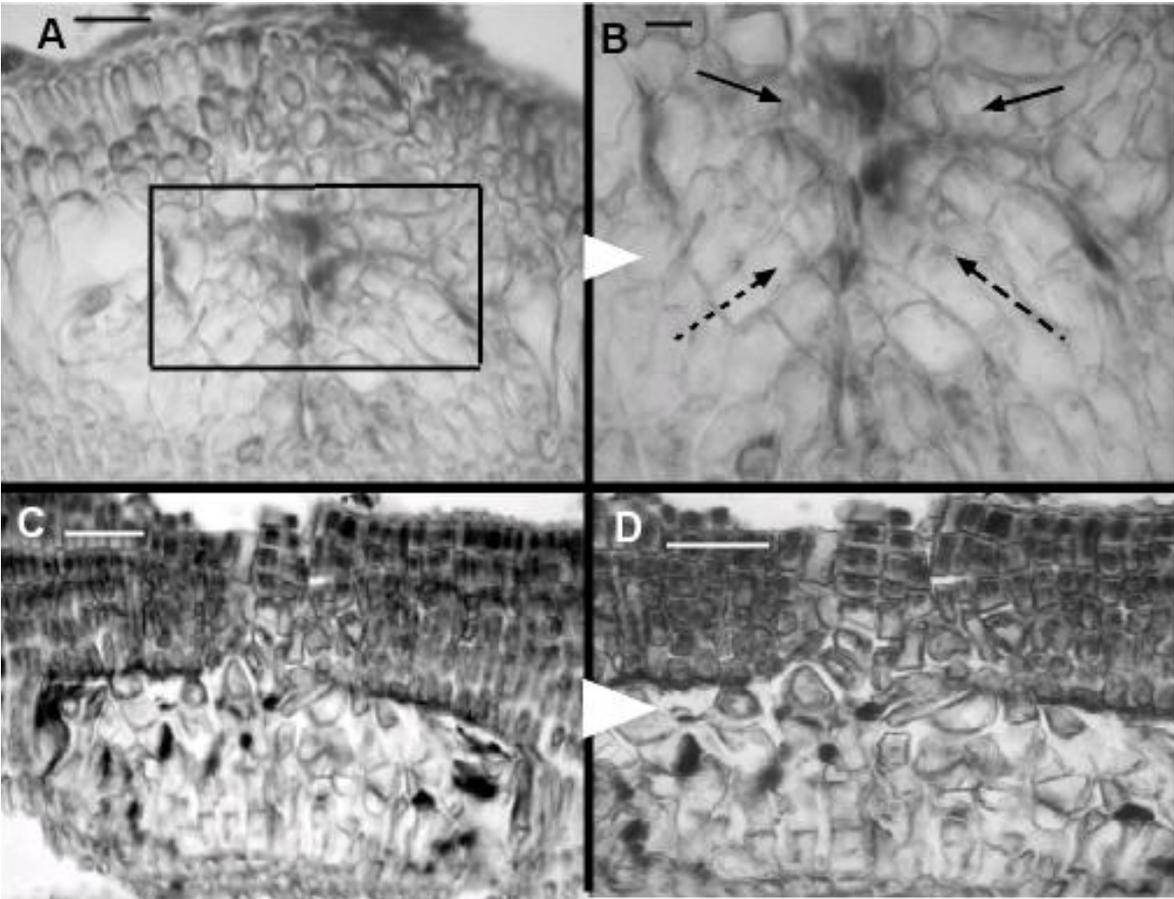


Fig. 22. A-D. Cortes longitudinales de conceptáculos esporongiales, en donde se observa el relleno de la cavidad (Fase IV), del patrón II (escala de las barras A, C y D de 50 μm , mientras que para B, de 10 μm):

A. *A. misakiensis* FBCS 9496 y su acercamiento B, en donde se observa que filamentos de células son originados tanto desde el piso del conceptáculo, y dirigidos hacia el centro de la cavidad (flechas discontinuas); como desde el techo del conceptáculo, los cuales también son dirigidos al centro de la cavidad (flechas continuas).

C. *A. misakiensis* FBCS 9496 y su acercamiento D, se observa que la cavidad del conceptáculo se encuentra totalmente rellena.



8.1.5. Conceptáculo masculino

Se tiene el desarrollo para las especies *A. vanbosseae* y *A. misakiensis*, no mostrando ninguna diferencia en cualquiera de las fases. En este caso, dado que la conformación del poro del conceptáculo es un resultado de la formación del techo del mismo, se incluyeron ambos estadios en la misma fase (Fase III).

Fase I. Desarrollo de la cavidad

A diferencia de la gran cantidad de información obtenida para *A. beauvoisii* al respecto de la ontogenia del conceptáculo esporongial, para el caso del conceptáculo masculino, ninguno de los cortes arrojó la presencia de la fase gametangial masculina. Sin embargo, para *A. vanbosseae*, dicha fase fue encontrada, y sus estadios de desarrollo se describen a continuación.

El origen de la cavidad del conceptáculo masculino, se lleva a cabo en la región más periférica del talo, al igual que el conceptáculo esporongial. Una primera elongación de la célula 1, y su posterior división transversal, darán lugar a las células 1a y 1b, ambas destinadas a la región del techo del conceptáculo (Fig. 23 A). Al mismo tiempo que dichas elongaciones ocurren, las células 2, también comienzan a elongarse, pero de manera diferencial, siendo de mayor magnitud en la región central del conceptáculo, y evidenciando así la futura cavidad (Fig. 23 A). En la región del techo del conceptáculo, se continúa la elongación y formación de nuevas hileras de células (1c) (Fig. 23 A). Este patrón de origen y desarrollo de la cavidad, corroborado también en *A. misakiensis*.

Las células de la cavidad, una vez que comience la formación de espermatangios se diluirán en dicha región y formarán así la cavidad.

Fase II. Desarrollo de espermatangios

La primera evidencia del desarrollo de los espermatangios, ocurre en la región central del piso del conceptáculo, en donde las células de la cavidad (2), comenzarán a arquearse (23 B), y posteriormente se diluirán, para así dar origen las células espermatangiales madres (Fig. 18 C y 19 A-B), las cuales a su vez, por una división oblicua de su parte superior, darán origen hasta dos cadenas de espermátides simples (Fig. 24 B), las cuales continuarán creciendo en el número de células, alcanzando inclusive el techo de la cavidad, y su arqueamiento al tocar el mismo (Fig. 24 C-D).

Fase III: Desarrollo del techo y poro

Al mismo tiempo que ocurre la formación de espermátides, y dada la dilución de células de cavidad, el techo contiguo a dicha área se perderá, que si bien ese estadio no se presenta, se supone ocurre al continuar el hundimiento del mismo en los primeros indicios de desarrollo de los espermatangios (Fig. 25 B).

El techo será reemplazado con ayuda de las células de la cavidad (2) contiguas al área fértil, las cuales se arquearán y en su parte distal por división transversal darán origen a las células 2a, y mediante el mismo proceso a las células 2b (Fig. 25 A-C). A partir de las células 2b, y mediante su elongación, y posterior división en una primera instancia transversal y después longitudinal, a las células 2c (Fig. 25 C) y 2d (Fig. 25 D-F), las cuales a su vez, repetirán este proceso y conformarán así la hilera de células que bordeará el canal del conceptáculo (Fig. 25 D-F).

Fase IV: Relleno de la cavidad

En cuanto al relleno del conceptáculo, se evidencia que es por la continuación del crecimiento de las hileras cercanas al poro del conceptáculo, las cuales chocarán en el canal del conceptáculo, y posterior a esto, se introducirán al interior de la cavidad del conceptáculo. Cabe mencionar que el relleno de la cavidad se observa ocurre, inclusive, cuando las cadenas de espermatides están en su mayor longitud (Fig. 26 A-B). Finalmente, la cavidad del conceptáculo se observa completamente rellena por filamentos de células (Fig. 26 C).

Fig. 23. A-C. Cortes longitudinales de conceptáculos masculinos, se observa la Fase I del desarrollo de la cavidad (la escala de las barras es de 50 μm):

- A. *A. vanbosseae* FBCS 7960, se observa que el desarrollo de la cavidad ocurre en la región periférica del talo, y a partir de las dos últimas células (1 y 2). La primera elongación de las células 1 dará origen a las células 1a y 1b, mientras que la elongación de las células 2, será diferencial siendo mayor en la región central y menos hacia los extremos, definiendo así la futura cavidad.
- B. *A. vanbosseae* FBCS 7960, se observa que las células 2 ubicadas en la región más central de la futura cavidad, presentan un arqueamiento (flechas continuas).
- C. *A. vanbosseae* FBCS 7960, se observa que ocurre un crecimiento diferencial en las células de la cavidad (2), siendo mayor en donde señalan las flechas continuas, y ocasionando que en la parte media entre ambos puntos ocurra un ligero (flecha de doble cabeza) hundimiento del techo. Se observa también que en dicha región central de la cavidad, las células 2 comienzan a degradarse y dar paso a la formación de espermátides (cabeza de flecha).

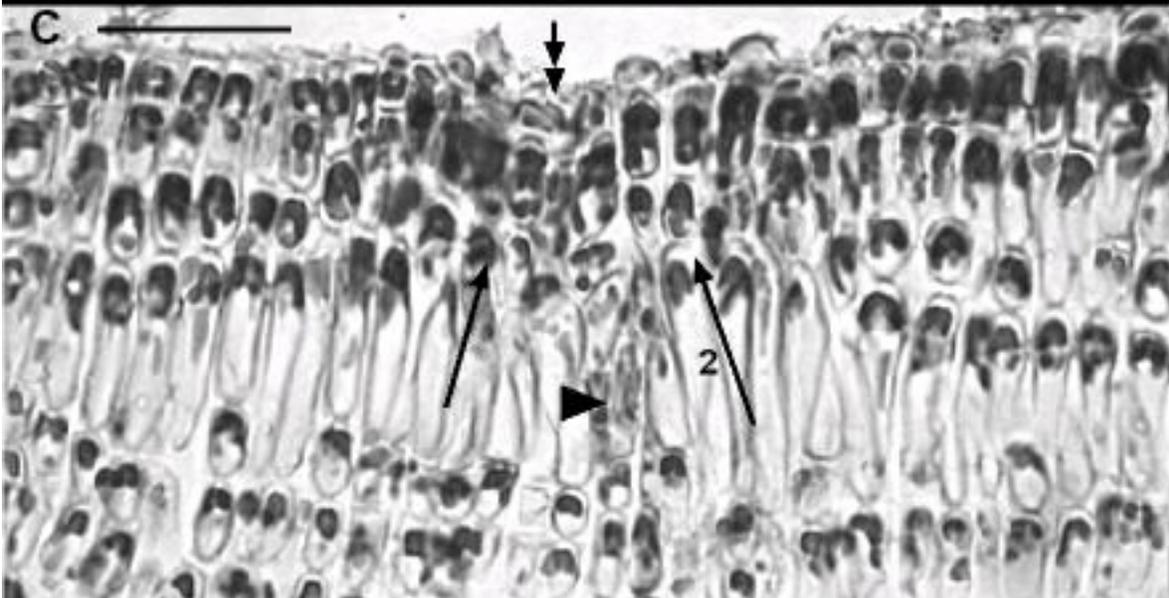
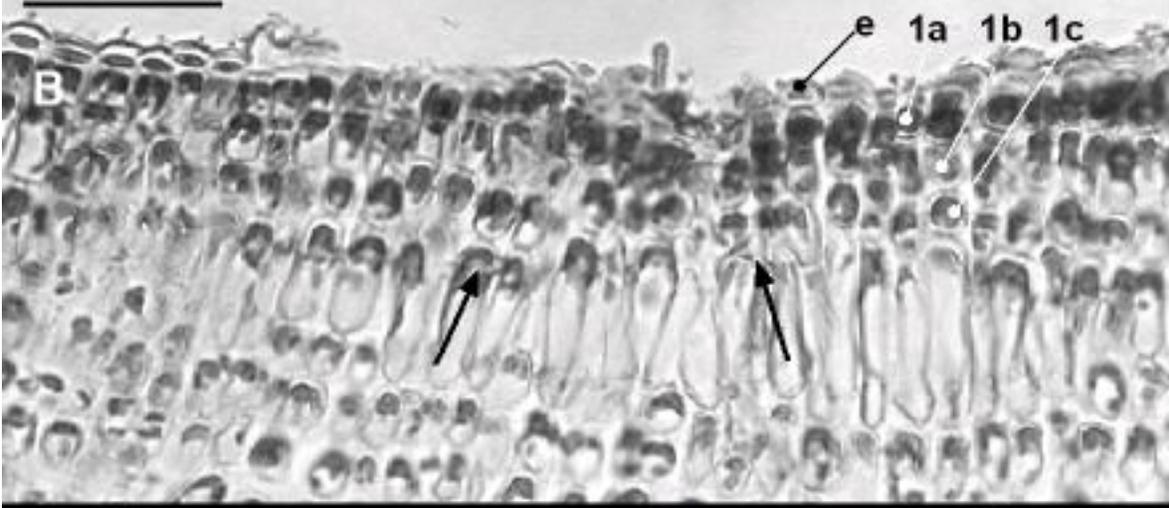


Fig. 24. A-D Cortes longitudinales de conceptáculos masculinos, en donde se observa la Fase II, del desarrollo de espermatangios (la escala de las barras es de 50 μm en A y C, mientras que en las restantes de 10 μm):

A. *A. vanbosseae* FBCS 7960 y su acercamiento B, donde se observa que el origen de espermatangios madre (esm) ocurre a partir de las células del piso del conceptáculo (3) ubicadas únicamente en la región central del mismo. Espermatangios que darán lugar hasta dos cadenas simples de espermátides (flechas continuas)

C. *A. vanbosseae* FBCS 7960 y su acercamiento D, se observa que las cadenas de espermátides continúan su elongación hasta inclusive alcanzar el techo de la cavidad y arquearse. También se observa que las células de la cavidad 2, continúan su elongamiento y posterior división para dar origen a las células 2a.

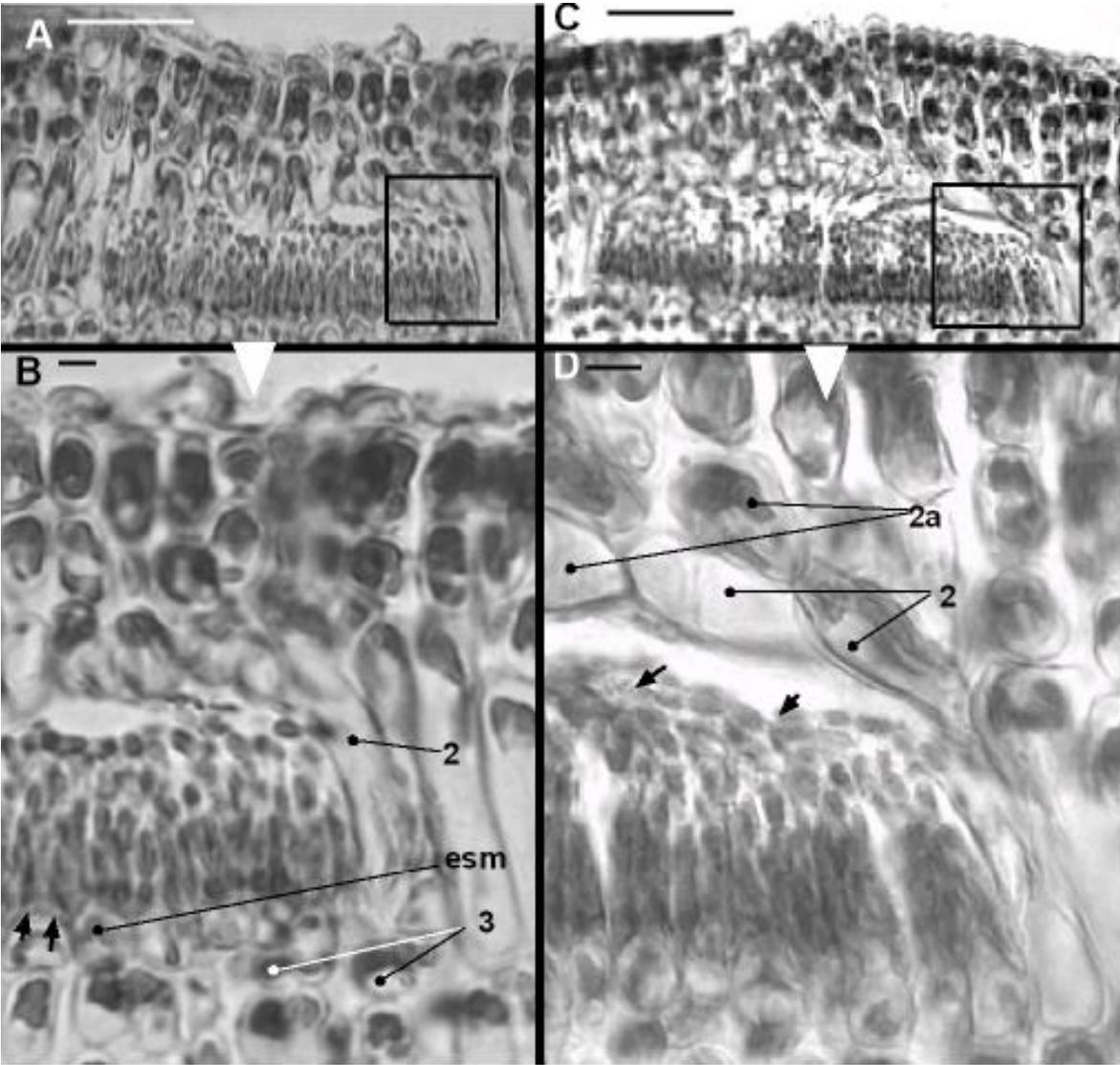


Fig. 25. A-F. Cortes longitudinales de conceptáculos masculinos, en donde se observa la Fase III del desarrollo del techo y poro (la escala de las barras de A, B, D y E es de 50 μm , mientras que en las restantes de 10 μm):

- A. *Amphiroa beauvoisii* FBCS 7356, se observa que las cadenas de espermátides se encuentran totalmente desarrolladas.
- B. Acercamiento en C, en donde se observa que en las células 2, continúan su elongación y posterior división transversal para dar origen a las células 2a, 2b y 2c.
- D. *Amphiroa beauvoisii* FBCS 7356, se observa que el crecimiento de las células 2 y su posterior división continúa en varias direcciones (flechas continuas).
- E. *A. vanbosseae* FBCS 7960 y su acercamiento F, se observa la continuación de la formación de nuevas células a partir de las células 2b, dando origen tanto a las células 2c, como a las células 2d, y a partir de estas últimas, de nuevos filamentos que ahora delimitarán el canal del poro.

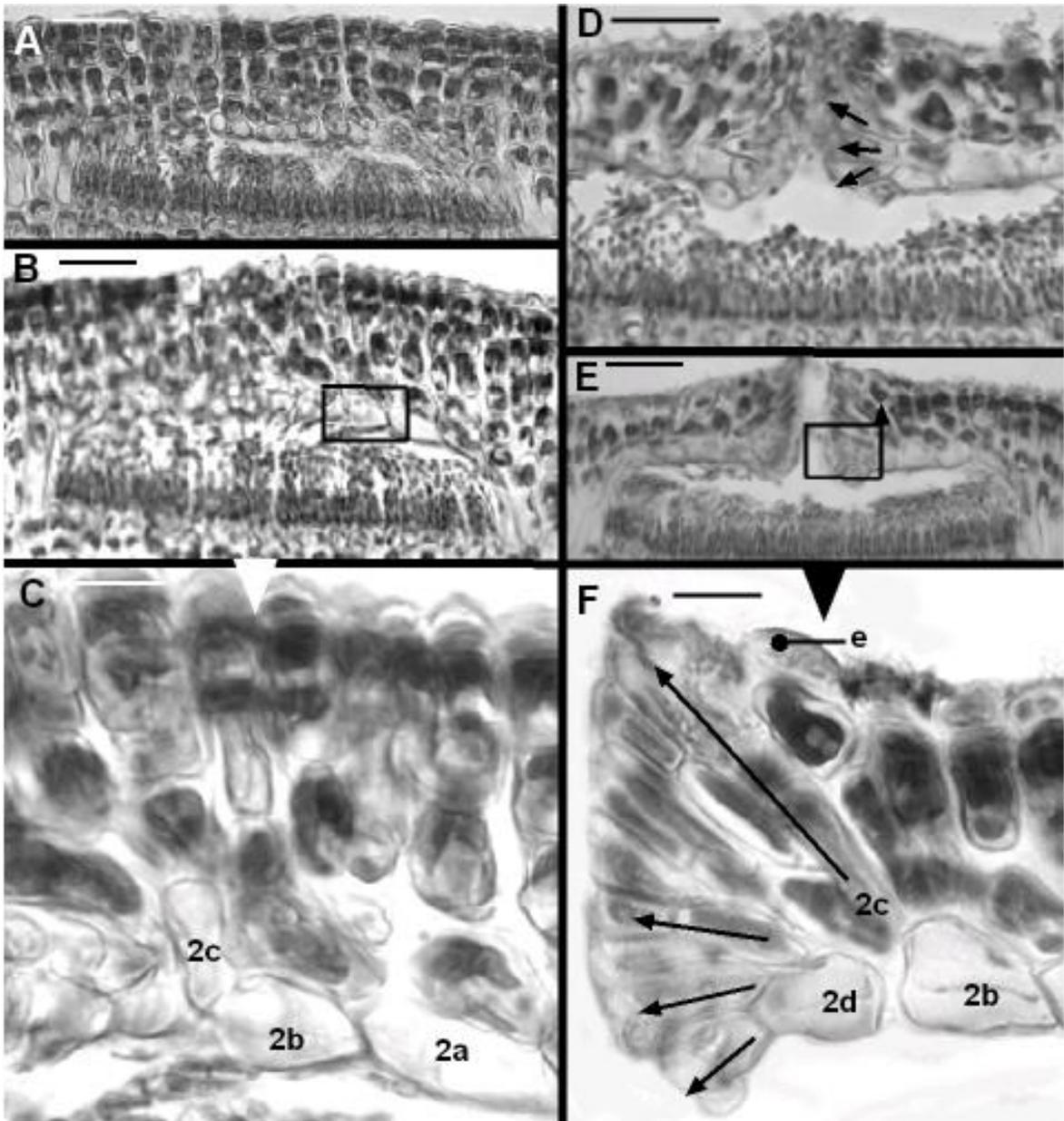
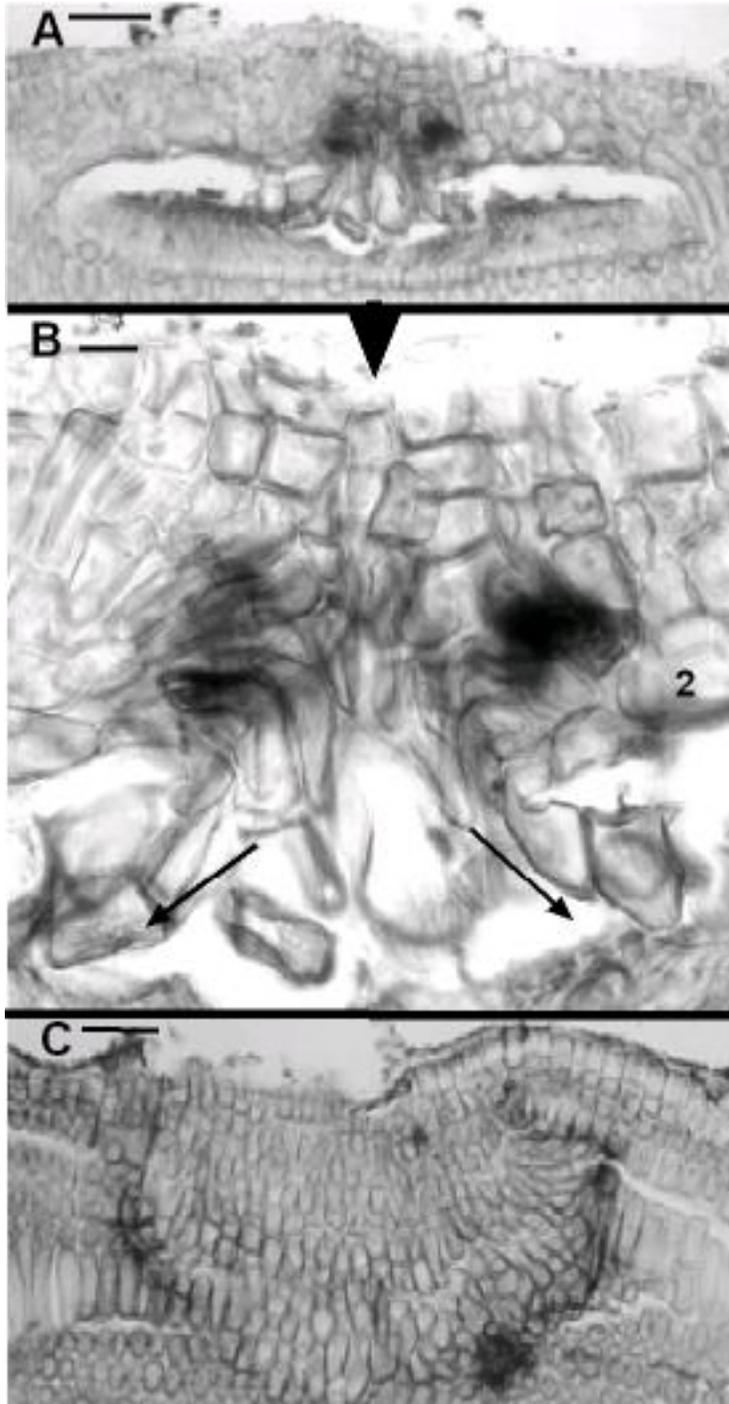


Fig. 26. A-C Cortes longitudinales de conceptáculos masculinos, en donde se observa la Fase IV de relleno de la cavidad (la escala de las barras es de 50 μm en A y C, mientras en B es de 10 μm):

- A. *Amphiroa beauvoisii* FBCS 7356 y acercamiento del mismo B, donde se observa que los filamentos que conformaban el canal del poro (entre ellos, el definido por las células 2) continúan su crecimiento hasta chocar, después de lo cual se dirigen hacia el interior de la cavidad en la dirección que indican las flechas continuas. Note que aún en el piso de la cavidad, se encuentran cadenas de espermatides.
- C. *Amphiroa beauvoisii* FBCS 7356, donde se observa el último estadio del relleno de la cavidad, en donde los filamentos invadieron nuevamente el área fértil. Note la ausencia de cadenas de espermatides.



8.1.6. Conceptáculo carpogonial

Se presenta a continuación la ontogenia del conceptáculo carpogonial, debido a la cual dado que presenta un desarrollo totalmente distinto al de los espermatangios, se decidió incluir esta información por separado en la sección Fase III Desarrollo de los filamentos carpogoniales.

Fase I. Desarrollo de la cavidad

La ontogenia se completó para la especie *A. vanbosseae*. El desarrollo de la cavidad, al igual que en los conceptáculos esporongiales y masculinos, se lleva a cabo en la región más periférica del talo. El desarrollo ocurre al igual que en el conceptáculo masculino, a partir de dos células, la primera hilera de células, al elongarse y posteriormente dividirse, dan origen a las células 1a y 1b, y que conformarán las células del techo, mientras que una segunda elongación de las células 1a, darán origen a las células 1aa, y en conjunto con las células 1b se presentarán hasta la fase de rellenado del conceptáculo (Fig. 27 A).

En cuanto a la conformación de la cavidad, está será a partir de la elongación diferencial de la segunda hilera de células (2), siendo esta mayor en la región central (Fig. 22 A), las cuales una vez alcanzada su talla máxima, se degradarán (Fig. 27 B). Cabe mencionarse que dicha degradación solo ocurrirá en la parte fértil de la cavidad (Fig. 27 B), que a diferencia de lo ocurrido en los conceptáculos masculinos, dicha área ocurre solo en la parte central del piso del mismo.

Fase II. Desarrollo del techo y poro

Una vez que comienza el desarrollo de las ramas carpogoniales en el centro del piso del conceptáculo, con la consecuente pérdida de las células de la cavidad, el techo comenzará a perder sostén y comenzará a hundirse hasta perderse, quedando como únicas

reminiscencias del mismo, las células epiteliales (Fig. 27 C). Al mismo tiempo que ocurre lo anterior, las células de la cavidad contiguas al área fértil (células 2), seguirán su elongación y se arquearán para ir cubriendo nuevamente el área fértil. Además del arqueamiento de las células de la cavidad, también ocurre su ramificación para incrementar el ancho del techo, células 2c y 2d, tal y como ocurre en el caso de los conceptáculos masculinos.

Fase III: Desarrollo de los filamentos carpogoniales

La primer evidencia, es la elongación y división transversal en la parte inferior de las células 2 o células de la cavidad, las cuales nuevamente repetirán el proceso, para dar origen a las células 2a, y mediante una nueva división de las células 2a, dar origen a las células 2a y 2aa. Lo anterior incrementando a tres el número de células por arriba del piso original (Fig. 28 A-B).

El paso posterior es una elongación y división de las células 2b, que darán origen a los carpogonios iniciales (ci), los cuales solo seguirán con su desarrollo en la región más central del piso del conceptáculo, y que se evidencian de los que se abortarán, por presentar tanto una mayor tinción, como ser los únicos formados por la célula 2b (en el caso de los carpogonios iniciales que se abortarán, son dos por cada célula 2b. El desarrollo de los carpogonios iniciales (ci) consistirá en presentar una elongación para dar origen a las células auxiliares (au) y los carpogonios (cp), estos últimos mediante otra elongación darán origen a los tricoginos (t) (Fig. 28 C-F).

Fase IV: Relleno de la cavidad

A diferencia con lo ocurrido con el conceptáculo femenino, el relleno de la cavidad se dará tanto por la continuación del crecimiento de los filamentos del techo, como por el crecimiento de los filamentos del piso del conceptáculo (Fig. 29 A-C). Todas las fases antes descritas que se corroboraron también, son consistentes en *A. misakiensis* y *A. rigida*, y se mantienen aún incierto lo que sucede en *A. beauvoisii* y *A. valonioides*.

Fig. 27. A-C Cortes longitudinales de conceptáculos femeninos, en donde se observa las Fases I y II (la escala de las barras es de 50 μm en A y B, mientras de 10 μm en C):

- A. *A. beauvoisii* FBCS 9497, Fase I: se observa que el origen y desarrollo de la cavidad ocurre en la región más periférica del talo, y en las dos últimas células (1 y 2). Los primeros indicios del desarrollo, son el elongamiento de las células 1, dando lugar a las células 1a y 1b, mientras que una segunda elongación de las células 1a, dará origen a las células 1aa y 1a, quedando conformando así el techo por tres hileras de células. Por otro lado la elongación de las células 2, es de manera diferencial y definiendo la futura cavidad del conceptáculo.
- B. *A. beauvoisii* FBCS 9497, Fase II: se observa la pérdida del techo en la región fértil, cuyo último indicio son células epiteliales reminiscentes (flecha discontinua), y la formación de un nuevo techo a partir de las células 2 (flechas continuas). Note también el incremento en el número de hileras en el centro de la cavidad (2a, 2aa, 2b), así como carpogonios iniciales (ci) en la parte superior de dichas hileras.
- C. *A. valonioides* FBCS 9498, Fase II: se observa la pérdida total de las células de la cavidad y techo, en la región fértil, en donde ahora se desarrollan los filamentos carpogoniales, note que las células 2, se arquean y dan lugar a las células 2c y 2d, que conformarán ahora el canal del conceptáculo. Se observan también tricoginos (flecha continua).

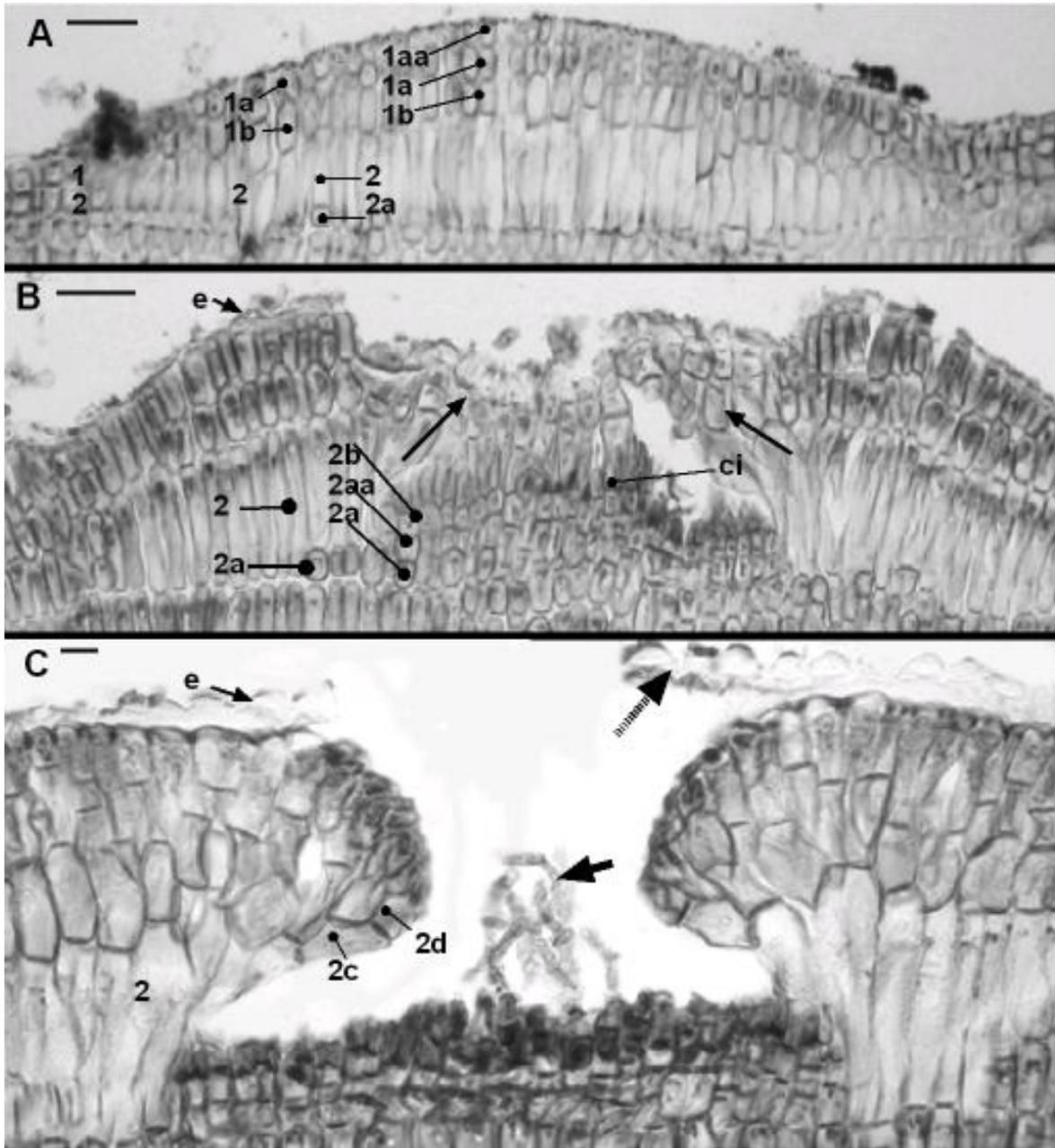


Fig. 28. A-F. Cortes longitudinales de conceptáculos femeninos, en donde se observa la Fase III, del desarrollo de los filamentos carpogoniales (la escala de las barras es de 50 μm en Ay B, mientras en las restantes es de 10 μm):

- A. *A. vanbosseae* FBCS 7961 y su acercamiento en B, se observa que en la región central del piso de la cavidad ocurre el incremento en el número de hileras (2a, 2aa y 2b), y ya en la parte dorsal de las células 2b, el desarrollo de los carpogonios iniciales (flechas continuas).
- C. *A. vanbosseae* FBCS 7961 y su acercamiento en D, se observa el desarrollo de los carpogonios iniciales (flechas continuas blancas), los cuales se elongarán y por división transversal darán origen a la célula auxiliar (au) y al carpogonio (cp), el cual nuevamente se elongará y por división dará origen al tricogino (flechas continuas negras) (E-F).
- E. *A. vanbosseae* FBCS 7961 y su acercamiento en F, explicación igual a la de C-D.

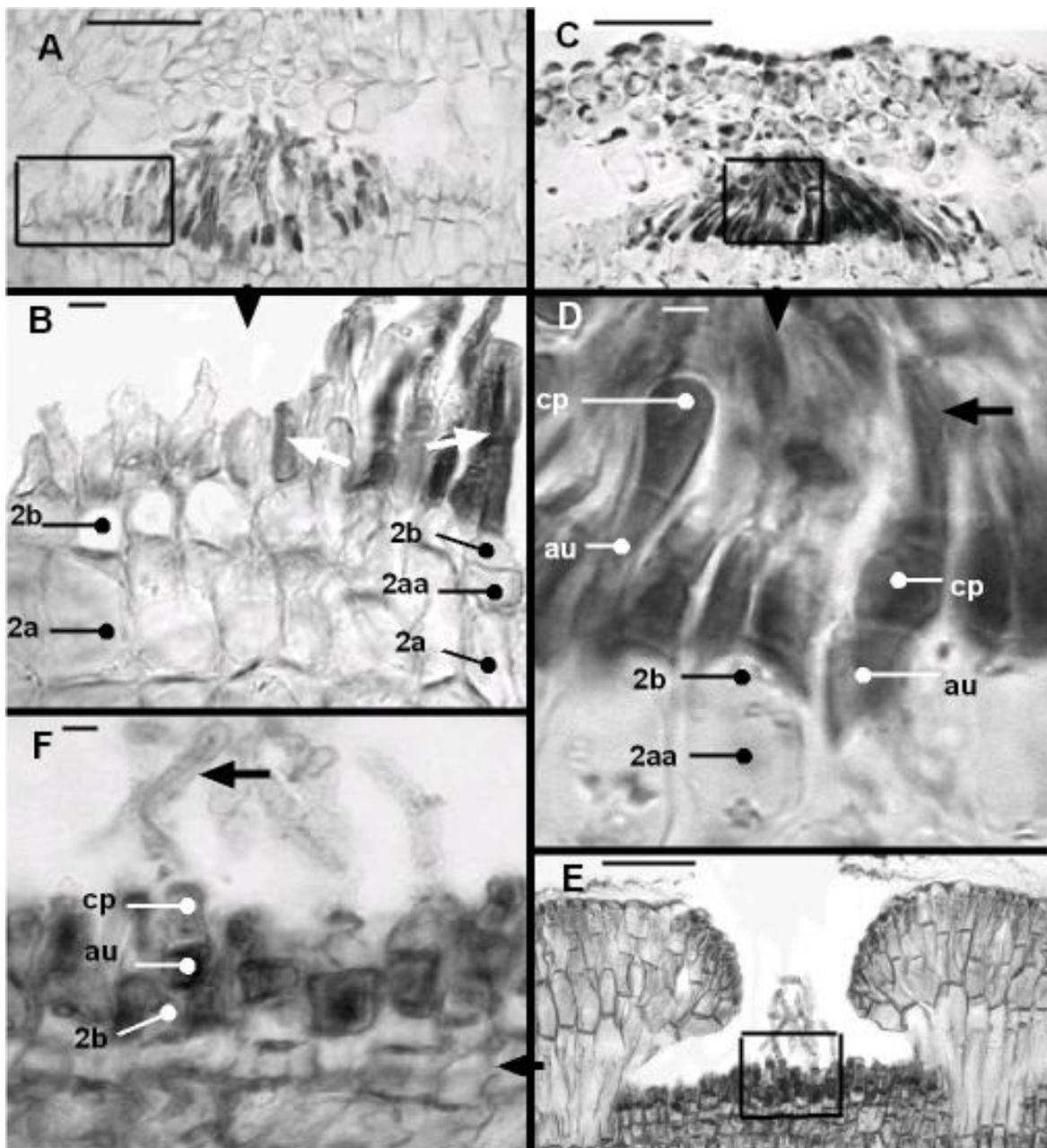
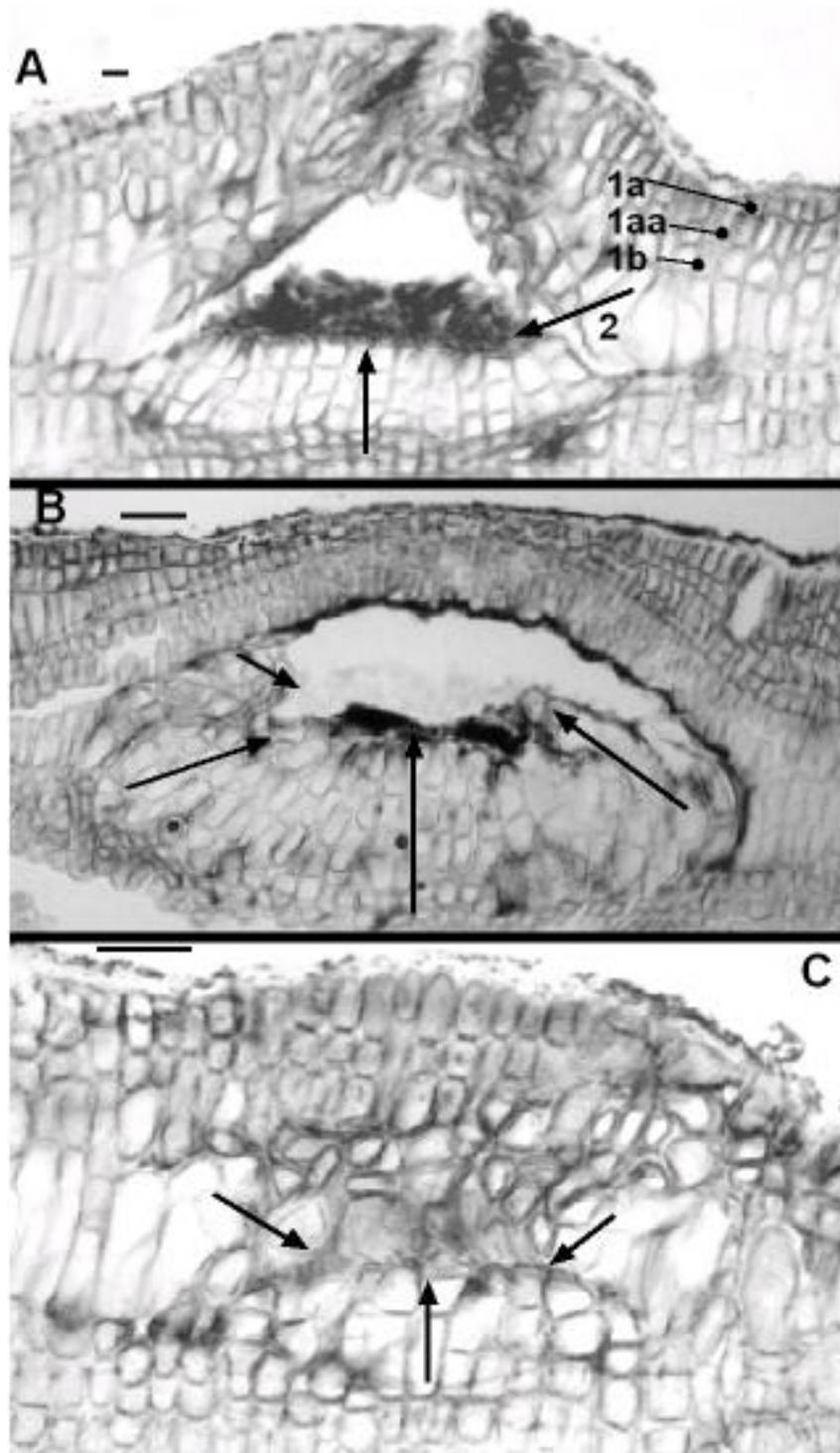


Fig. 29. A-C. Cortes longitudinales de conceptáculos femeninos, en donde se denota la Fase IV de relleno de la cavidad (la escala de las barras es de 10 μm en A, y en B y C de 50 μm):

- A. *A. vanbosseae* FBCS 7961, se observa que el relleno de la cavidad es tanto por el crecimiento sincrónico de filamentos originados a partir del piso del conceptáculo, como por filamentos del techo de la cavidad (las flechas continuas indican la dirección del crecimiento)
- B. *A. vanbosseae* FBCS 7961, se observa un relleno de la cavidad de casi 2/3 partes, y tanto por filamentos del piso como del techo de la misma.
- C. *A. vanbosseae* FBCS 7961, se observa la cavidad completamente rellena.



8.1.7. Conceptáculo carposporongial

En este caso en particular, se dividió el desarrollo en tres fases, la primera de ellas incluyendo el desarrollo de los filamentos gonimoblásticos, la segunda, el desarrollo del poro, y el tercer, el relleno de la cavidad.

Fase I: Fertilización y desarrollo de filamentos gonimoblásticos

El desarrollo de las tres fases se obtuvo para *A. vanbosseae*. En lo que respecta a la primera fase, la primera evidencia de que ha ocurrido la fertilización, es tanto la ausencia de tricoginos, así como la presencia de un disco de fusión discontinuo (df). Disco de fusión no continuo, que será el resultado de la fusión de las células auxiliares (au), y presentando en su parte dorsal algunos carpogonios reminicentes (cp) (Fig. 30 A-B). Al mismo tiempo que ocurre lo anterior, tiene lugar el origen de los filamentos gonimoblásticos, los cuales surgen de la periferia de dicho disco de fusión (Fig. 30 C-F).

El desarrollo de dichos filamentos gonimoblásticos, será al inicio, en divisiones transversales que darán origen a filamentos compuestos por varias células, cuyo tamaño se va incrementando conforme se alejan del disco de fusión. Finalmente se incrementará posteriormente el tamaño de las células aún más, siendo la última, de tamaño considerable, y que representa a la carpospora (cps) (Fig. 30 C-D).

El patrón de desarrollo antes descrito, se corroboró también en las especies *A. misakiensis* y *A. rigida*, difiriendo únicamente en presentar el origen de los filamentos gonimoblásticos a partir de la parte dorsal del disco de fusión (Fig. 31 A-D)

Fase II: Desarrollo del techo y poro

La maduración de los filamentos gonimoblásticos, conlleva al incremento en su talla, lo cual a su vez, incrementa el espacio de la cavidad (Fig. 27 A). Es quizás esto, lo que retrasa la entrada de filamentos del techo a la cavidad, y se evita así el relleno de la misma. Los filamentos de la cavidad que serán dirigidos hacia el centro de la cavidad, conformando así un nuevo poro con múltiples hileras de células de grosor (Fig. 32 B-C). Patrón que es consistente en las especies *A. misakiensis* y *A. rigida*.

Fase III: Relleno de la cavidad

Este ocurre por la continuación del crecimiento de filamentos a partir de las células del piso, filamentos que se dirigirán hacia la región central del techo del conceptáculo, y muestran inclusive, la presencia de filamentos gonimoblásticos (Fig. 33 A-B), por lo que se concluye que el tiempo de vida de los filamentos gonimoblásticos es restringido en tiempo.

Fig. 30. A-F. Cortes longitudinales de conceptáculos carposporongiales, en donde se observa el desarrollo de los filamentos gonimoblásticos (Fase I) de la periferia del disco de fusión (la escala de las barras indican 50 μm en A, C y E, en las restantes es de 10 μm):

A. *A. beauvoisii* FBCS 9497, su acercamiento en B, se observa un disco de fusión no continuo (df), así como filamentos carpogoniales (ya sin tricoginos) (cp), en la parte dorsal de dicho disco. Note la existencia de el filamento carpogonial (también sin tricogino), cuya célula auxiliar (au) aún se mantiene independiente del disco de fusión (flecha continua).

C. *A. beauvoisii* FBCS 9497 su acercamiento en D, se observa que el origen periférico de un filamento gonimoblástico (flecha continua) es en la periferia del disco de fusión (df).

E. *A. valonioides* FBCS 9498, su acercamiento en F, se observa un disco de fusión no continua (df) y filamentos carpogoniales reminiscentes, pero cuyos tricoginos ya se han perdido.

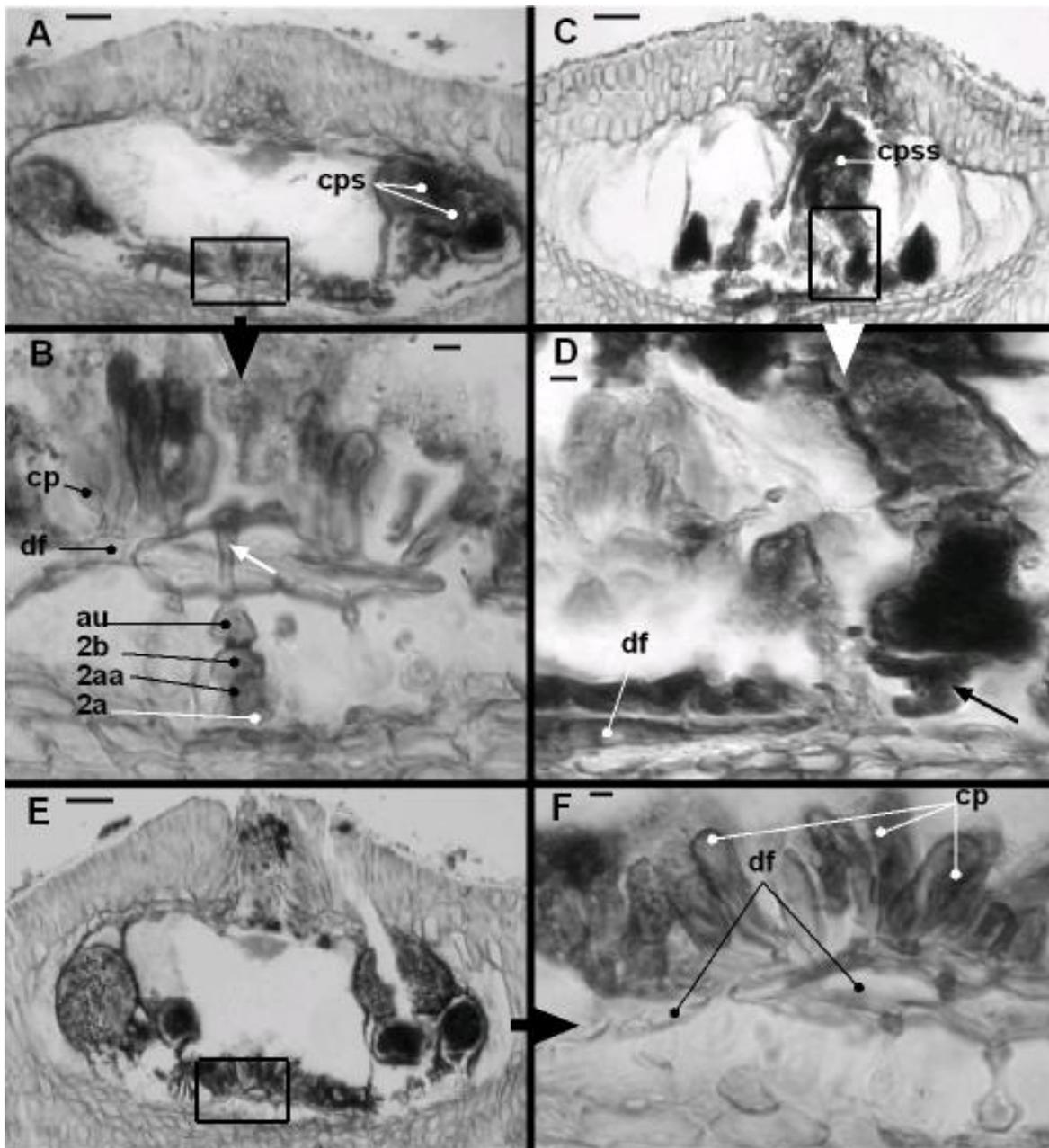


Fig. 31. A-D. Cortes longitudinales de conceptáculos carposporongiales, se denota el desarrollo de filamentos gonimoblásticos (Fase I), cuyo origen es dorsal a un filamento conectivo (la escala de las barras es de 50 μm en A y C, mientras en las restantes es de 10 μm):

A. *A. rigida* FBCS 234, y su acercamiento en B, donde se observa un disco de fusión no continuo (flecha continua), así como filamentos gonimoblásticos originados en la parte dorsal a dicha disco. Se observan también conexiones pit (flecha de doble cabeza) entre las células que conforman los filamentos gonimoblásticos. La última célula de los filamentos gonimoblásticos es de mayor tamaño que las restantes, y corresponde al carposporangio.

C. *A. rigida* FBCS 234, y su acercamiento en D, donde se observa, el origen dorsal al disco de fusión (flecha continua) de los filamentos gonimoblásticos.

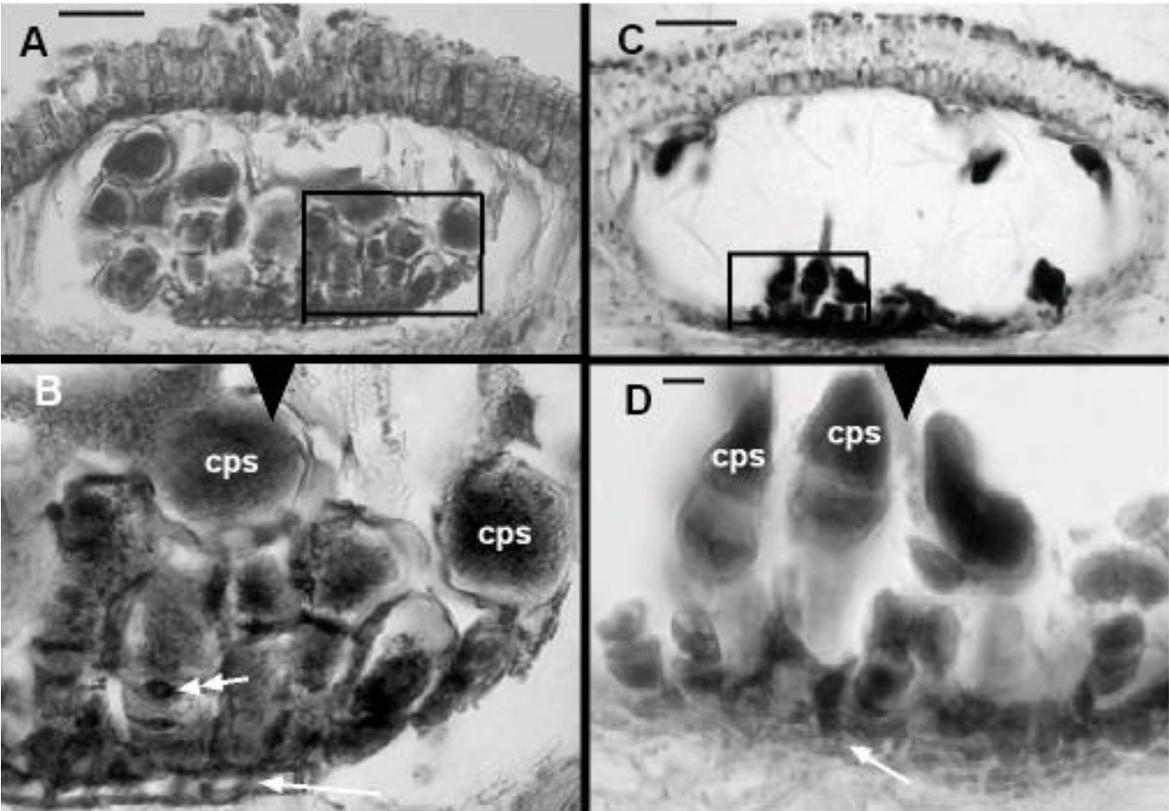


Fig. 32. A-C. Cortes longitudinales de conceptáculos carposporongiales, en donde se observa la Fase II del desarrollo del techo y poro (la escala de las barras es de 50 μm):

A. *A. vanbosseae* FBCS 7961, se observa que a causa de los filamentos gonimoblásticos, el alto de la cavidad, antes carpogonial, se incrementa. También se observa que en la parte central del techo, ocurre la colisión de filamentos, indicio que en dicha área continua el crecimiento celular.

B. *A. A. vanbosseae* FBCS 7961, el mayor incremento en talla de los filamentos gonimoblásticos, ocasiona una mayor ruptura en la región central del techo, en donde también continua el crecimiento celular (en dirección de las flechas discontinuas). Nótese que las células que bordean al canal se encuentran descalcificadas (flecha con doble cabeza).

C. *A. A. vanbosseae* FBCS 7961, se observa el canal del poro totalmente delimitado.

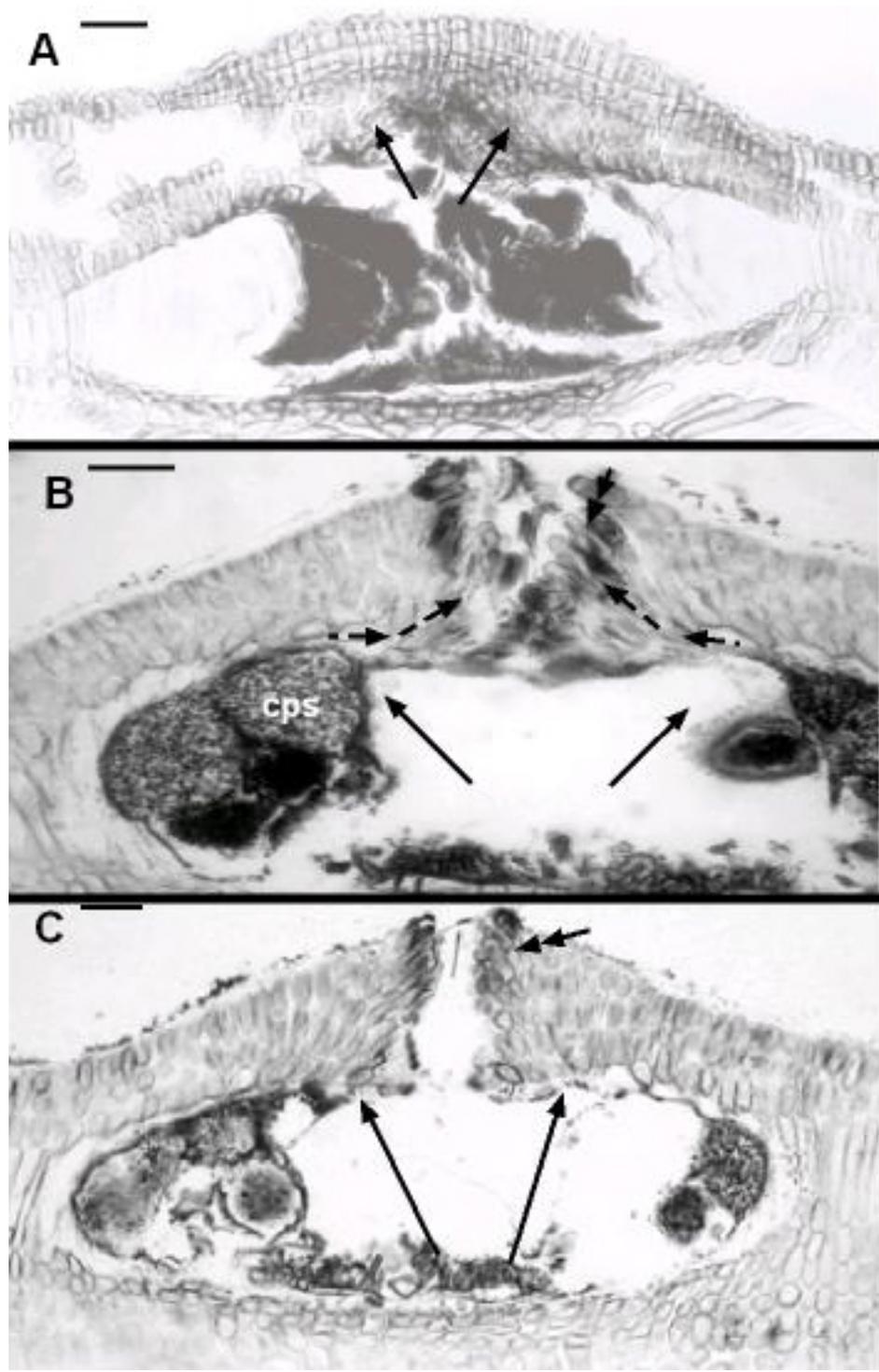
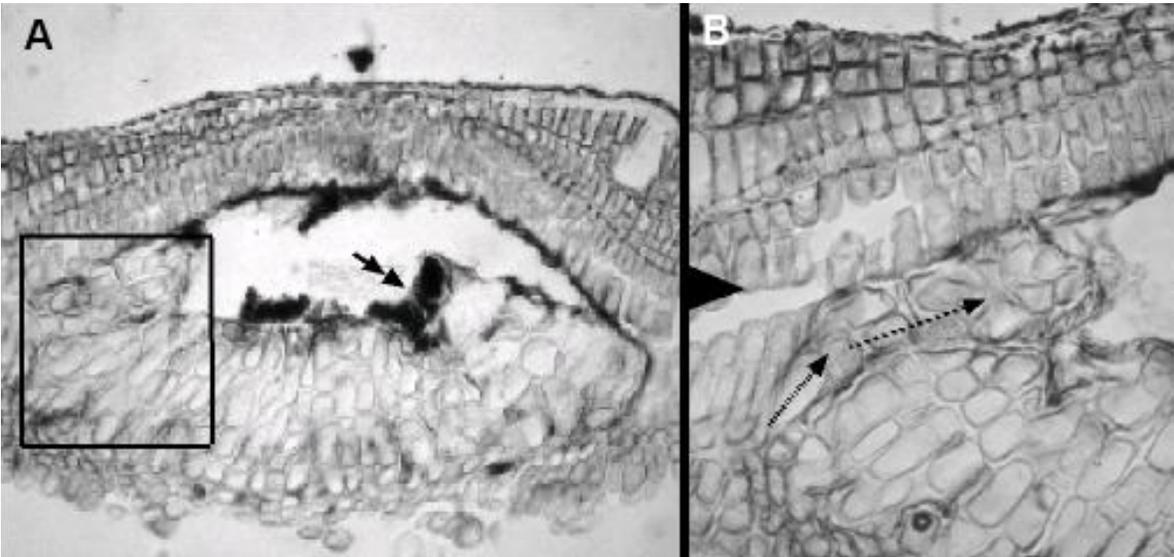


Fig. 33. A-B. Corte longitudinal del conceptáculo carposporongial, donde se denota la Fase III de relleno de la cavidad (la escala de las barras es de 50 μm):

- A. *A. vanbosseae* FBCS 7961, note filamentos gonimoblásticos reminicentes (flecha de doble cabeza).
- B. *A. vanbosseae* FBCS 796 acercamiento de A, donde se observa que el relleno de la cavidad es por el crecimiento sincrónico de filamentos a partir de la región del piso y hacia el techo de la cavidad (las flechas punteadas indican la dirección del crecimiento).



A manera de síntesis, a continuación se presenta por especies las fases de desarrollo que se obtuvieron sobre su ontogenia tanto vegetativa como reproductiva (Tabla VI).

Tabla VI. Síntesis de las fases cubiertas en el presente estudio.

Especies	Sujetador	Intergenícula	Genícula	Esporangial				Masculino				Femenino				Carpogonial			
				I**	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
<i>A. beauvoisii</i>	X*	X	X	X	X	X	X					X	X	X	X				
<i>A. valonioides</i>		X	X	X	X	X	X					X	X	X	X				
<i>A. rigida</i>	X	X	X	X	X	X	X					X	X	X	X	X	X	X	X
<i>A. misakiensis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>A. vanbosseae</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X

* Las x significa que se cubrió dicho aspecto. ** Los números romanos corresponden a las fases descritas anteriormente.

El contraste de los patrones observados con otras especies para el género *Amphiroa*, así como para otros géneros de la subfamilia Lithophylloideae se muestra en la Tabla VII. Se observa que aún en la misma especie existen reportes contradictorios y la ausencia de información sobre la mayoría de los patrones, se ejemplifica para el caso del relleno del conceptáculo, que por primera vez se cita en este estudio.

Tabla VII. Patrones vegetativos (A-G) y reproductivos (H-I)

Especies	A	B	C	D	E	F	G	H	I
<i>Amphiroa:</i>									
<i>A. beauvoisii</i>	0(v,u)	0(v,l,q,p)	1(v); 0(l,q,u,w)	0(v)	0(v,p); 1(l)	0(v,l)	0(v)	0(v,l,p,u)	1(p,u)
<i>A. valonioides</i>	0(v, u);1(l)	0(v,l,q,u)	0(v,l,q)	0(v)	1(v,l); 0(p)	0(v)		0(v,p)	1 (p,u)
<i>A. rigida</i>	0(v,g,u)	0(v,l,b,g)	1(v); 0(l,0)	0(v,b)	1(v,l,b,p)	1(v); 0 (l)		0 (v,l,b,p,u)	1(v,b); 0(p)
<i>A. misakiensis</i>	1(v); 2(u)	0(v,l,a,u)	1(v,l,u)	1(v); 0(a)	1(v,l,p); 0(a)	1(v)	1(v)	0(v,l,a,p,u)	2 (v); 0(l,a,n,p,u)
<i>A. vanbosseae</i>	0(v,u)	0(v,s)	1(v,s); 0(u)	0(v,s)	0(v,s); 1(p)	0(v,f)	0(v)	0(v,s,p)	0 (v,s,p); 1(u)
<i>A. itonoi</i>		0(l)	0(l)		1(l)			0(l)	1(l)
<i>A. geomunensis</i>		0(l)	1(l)		1(l)			0(l)	1(l)
<i>A. chejuensis</i>	1(l)	0(l)	1(l)		0(l)			0(l)	
<i>A. foliacea</i>		0(l,q,d)	1(l); 0(q,d)	0(d)	1(l-d)	1(l)		0(l,d)	1(d)
<i>A. anastomosans</i>		0(l,d)	1(l)	0(d)	0(l)	1(l)		0(l)	
<i>A. koreana</i>		0(l)	1(l)		1(l)	0(l)		0(l)	
<i>A. zonalis</i>		0(l)	0(l)		1(l)	1(l)		0(l)	
<i>A. galapagensis</i>		0(l)	1(l)		1(l)			0(l)	
<i>A. echigoensis</i>		0(l)	1(l)		1(l)	1(l)		0(l)	
<i>A. decussata</i>		0(l)	1(l)		0(l)	0(l)		0(l)	
<i>A. ephedraea</i>		0(l,c)	1(l,w)	0(c.)	1(l); 0(c.)	0(l)		0(l,c)	0(c.)
<i>A. pusilla</i>		0(l)	1(l)		0(l)	0(l)		0(l)	
<i>A. brevianiceps</i>		0(l)	0(l)		0(l)	1(l)		0(l)	
<i>A. anceps</i>		0(l,r,d)	1(l); 0 (w)	0 (d)	1(l,d); 0 (c.)	1(l,r,d)		0(l,r,d)	0 (d)
<i>A. vittiformis</i>		0(l)	1(l)		1(l)	1(l)		0(l)	
<i>A. palmata</i>		0(l)	1(l)		1(l)			0(l)	
<i>A. gracilis</i>		0(r.)			1(c.)				
<i>A. zonata</i>		0(h)		0(h)	1(h)			1(h)	

Continuación Tabla
VII:

<i>A. currae</i>	0(f)	0(f)		0(f)	1 (f)		0 (f)	1(f)
<i>A. capaensis</i>			0 (w)					
<i>A. bowerbankii</i>			0 (w)					
<i>Lithothrix</i>								
<i>L. aspergillum</i>		0(v,e)			1(v,e)	1(v)	0(e)	0(e)
<i>Paulsilviella</i>								
<i>P. huveorum</i>	1(t)	1(t)	NA	0(t)	0(t)	0(t)	0(t)	0(t)
<i>P. antiqua</i>	1(t)	1(t)	NA					
<i>Lithophyllum</i>								
<i>L. chamberlainianum</i>	1(o,r)	1(o,r)	NA	0(o,r)	1(o,r)	2 (o,r)	0(o,r)	0(o,r)
<i>L. irvineanum</i>	1(o,r)	1(o,r)	NA	0 (r.)	1(o,r)	0(o,r)	0(o)	
<i>L. johansenii</i>	1(o,r)	1(o,r)	NA	0(r.)	1(o,r)	0(o,r)	0(o,r)	
<i>L. prototypum</i>	1(o,r)	1(o,r)	NA	0(o,r)	1(o,r)	1(o,r)	0(o,r)	0(o,r)
<i>L. pustulatum</i>	1(o,r)	1(o,r)	NA	0(o,r)	1(o); 0(r.)	1(o,r)	0(o,r)	0(o,r)
<i>var. pustulatum</i>	1(m)	1(m)	NA	0(m)	0(m)	ND,m		
<i>var. macrocarpum</i>		1(m)	NA	0(m)	1(m)	1(m)		
<i>var. confine</i>	1(m)	1(m)	NA	0(m)	0(m)	1(m)		
<i>var. canellatum</i>	1(m)	1(m)	NA	0(m)	1(m)	1(m)		
<i>L. corallinae</i>	2(o,r); 1(m)	1(o,r,m)	NA	0 (r.)	1(o,r,m)	1(o,r,m)	0(o,r,m)	0(o,r,m)
<i>L. bermudense</i>	2(o)	1(o)	NA		0(o)	1(o)	0(o)	0(o)
<i>L. frondosum</i>	2(r.)	1(r.)	NA	0 (r.)	0(r.)	1(r.)	0(r.)	0(r.)
<i>L. laminariae</i>	1(m)	1(m)	NA	0 (m)	1(m)	1(m)	0(m)	0(m)
<i>Ezo</i>								
<i>E. yessoense</i>	1(k)	1(k)	NA	0 (k)	1(k)		0(k)	0(k)
<i>Tenarea</i>								
<i>T. tortuosa</i>	1 (k)	1(k)	NA		1(k)			

- A. Construcción del sujetador (0-monómero, 1-dimero, 2-ambos)
- B. Genícula (0-presencia, 1-ausencia)
- C. Desarrollo de genícula(0-descalcificación en región central, 1-descalcificación en región central y periférica)
- D. Células stalck en esporangios (0-una célula, 1-dos células)
- E. Piso del conceptáculo esporangial (0-elevación en región central del piso, 1-sin elevación en región central del piso)
- F. Desarrollo del poro (0-por células hinchadas, 1- células elongadas en hilera más periférica, 2- por células hinchadas imbricadas)
- G. Relleno de la cavidad (0-por filamentos del techo, 1- por filamentos del techo y piso)
- H. Tipo de espermatangios (0-simple, 1-dendroide).
- I. Origen de los filamentos gonimoblásticos (0-periféricos al disco de fusión, 1-dorsales al disco de fusión, 2-periferia de fil Conectivo, 3-periférico y dorsales sobre disco de fusión).
 - a. Segawa (1940a), b. Segawa (1940b), c. Johansen (1968), d. Ganesan (1970), e. Ganesan y Deskachary (1970), f. Ganesan 1971,
 - g. Cabioch (1972), h. Murata y Masaky (1978),i. Johansen (1981), j. Edyvean y Moss (1984) k. Woelkerling (1988), l. Choi (1989),
 - m. Chamberlain 1991, n. Riosmena-Rodríguez y Siqueiros-Beltrones (1991)o. Woelkerling y Campblell (1992),
 - p. Riosmena-Rodríguez y Siqueiros-Beltrones (1996), q. Abbott (1999). r.Womersley (1996), s. Moura y Guimaraes. 2002, t. Woelkerling et al. (2002),
 - u. Riosmena-Rodríguez y Woelkerling (en revisión).v. presente estudio, w (Johansen, 1969)

9. DISCUSIÓN

Aspectos ontogénicos vegetativos

Durante el presente trabajo se encontró que, al inicio del desarrollo del talo de las especies analizadas, se pudo determinar que dos tipos de organización del sujetador, monómero y dímero, ocurren en cuatro de las cinco taxa (Tabla VII). El tipo de sujetador monómero se presentó en la gran mayoría de los especímenes, lo que había sido reportado por Cabioch (1969) y Riosmena-Rodríguez y Woelkerling (en preparación) como típico del género. Sin embargo se ha considerado que existen especies que pueden presentar ambos (Riosmena-Rodríguez y Woelkerling en preparación), contrario a lo que se creía que solo se presentaba uno de los dos (Cabioch 1971, Cabioch 1981). En cuanto al tipo de sujetador dímero, este trabajo concuerda con lo encontrado por Riosmena y Woelkerling (en preparación) para la especie *A. misakiensis* (Fig. 5D), donde se ha observado dímero y monómero. Para el caso de *A. valonioides*, Riosmena-Rodríguez y Woelkerling (en preparación) dicen que es monómero, mientras un tipo dímero se observa en las imágenes de Choi (1989). Al respecto del tipo de sujetador en otras especies de *Amphiroa*, existe información únicamente para *A. crustaeformis*, que es monómero según imágenes presentadas por Cabioch (1971), y *A. chejuensis* es dímero según imágenes de Choi (1989). Esto sugiere que puede haber especies monómeras, dímeras y otras que pueden presentar ambos. Alternativamente esta estructura es tan variable que no sería recomendable usarse en el plano genérico.

Para otros géneros no geniculados de la subfamilia Lithophylloideae, dímero es la forma de organización representativa de *Paulsilviella* (Woelkerling *et al.*, 2002), *Ezo* y *Tenarea* (Woelkerling 1988), mientras que para las especies de *Lithophyllum* del sur de

Australia, presentan un tipo de organización dímero que ocurre en casi todas las especies con excepción de *L. corallinae* y *L. bermudense*. En estas especies ambos patrones, tanto dímero como monómero, ocurren (Woelkerling & Campbell 1991). Cabe señalarse que para el caso en particular de *L. corallinae*, un tipo de organización exclusivamente dímero lo cita Chamberlain (1991) y es la base de su ubicación dentro del género *Titanoderma*. Es por este motivo que existe controversias respecto la distinción entre *Titanoderma* y *Lithophyllum*, lo que pudiera semejar lo encontrado para *Amphiroa* en este estudio. En el caso de *Lithothrix* se carece de información y su posición en esta discusión no se puede profundizar.

Cabioch (1971), argumentó que formas costrosas son el paso inicial en la evolución de formas erectas sin que la presencia de la genícula tenga un valor sistemático. En este sentido, Cabioch señaló que las formas costrosas antecesoras de *Amphiroa* son del género *Lithophyllum* según el tipo de organización y forma de crecimiento. La conformación tanto dímera como monómera del sujetador en el mismo talo, la reportó Cabioch (1972) y es explicada como una composición de filamentos en origen dímero, pero que por una falsa dicotomía en los filamentos del peritalo, estos se ramifican y se dirigen al sustrato, ocasionando así la presencia de un falso hipotalo (Woelkerling 1988). Esto se podría traducir en que un sujetador dímero es “más simple” y que la característica monómera es “derivada” del anterior, como lo sugiere el análisis molecular presentado por Bailey (1999). Por lo que parece que en los géneros bien analizados (*Lithophyllum* y *Amphiroa*) no se tiene información contundente que responda a esta situación y que probablemente requiera de un esfuerzo más detallado en varias especies de varios géneros para poderse resolver.

En cuanto a los patrones de desarrollo de la genícula para las cinco especies del género *Amphiroa*, se encontró que las cinco especies siguen alguno de los dos patrones descritos

por Johansen (1972). Pero no se había dicho nada al respecto de estos nombres específicos. El primer patrón se da por la descalcificación de la región central, presente en *A. valonioides* (Figs. 8 E-F) y el segundo por descalcificación tanto de la región central como periférica presente en las restantes cuatro especies (Figs. 8 A-D). Lo encontrado en este estudio, es consistente con lo que se puede observar en las imágenes mostradas por Choi (1989) y Abbott (1999) para las mismas especies en otras latitudes. Si contrastamos la idea de que *A. misakiensis* es diferente por su sujetador dímero, en el caso de la genícula no coincide por lo que se requiere evaluar el valor filogenético de esta estructura.

En el caso de la intergenícula, se encontró una sola forma de desarrollo, en el cual a partir de un meristemo intercalar. Este no solo está localizado en la región apical del talo, si no en otras porciones. En donde, al alcanzar su máxima longitud al menos una hilera esta comienza a dividirse de manera intensa generando hileras de células largas y pequeñas (Fig. 6 A-D). Lo anterior contradice la forma de interpretación anterior en la que todas las células intergeniculares crezcan en un solo paquete de hileras dirigido por la división apical (Ganesan 1970, Ganesan 1971, Cabioch 1972). La presencia de múltiples regiones meristemáticas ocasiona una gran variación del número de hileras de células largas, medianas y pequeñas en la región central de las intergenículas. Esta forma de desarrollo provoca que exista una variación estacional como se encontró en el presente estudio para las especies *A. beauvoisii* y *A. vanbosseae* (Tabla IV). Además, se observó una sobreposición de características y rangos en el número de hileras largas vs. cortas (Tabla V, Fig. 7); contradiciendo a lo reportado por Dolan (2001) quien dijo que la forma de las hileras podría ser un carácter potencial en la taxonomía del grupo. Esta estructura no presenta valor taxonómico a nivel poblacional, específico o genérico.

Aspectos ontogénicos reproductivos

Durante el presente estudio se determinó que el origen de los conceptáculos bi-tetrasporangiales y gametangiales es igual (Figs. 9 A-F, 23 A-C, 27 A-C) conforme a la descripción general presentada por Johansen (1969). De manera similar se encontró que las fases I (desarrollo de la cavidad), II (formación del techo y poro) y III (formación de los espermatangios) en el desarrollo del conceptáculo masculino para las cinco especies, coincide con lo reportado por Johansen (1969, 1981) quien baso sus observaciones en solo una especie. Al tabular información de estudios en otras latitudes donde presentan información de otras especies de *Amphiroa* (Tabla VII; Choi 1989), junto con especies del género *Lithophyllum* (Tabla IV; Woelkerling y Campbell 1992). Parece existir una tendencia única en el desarrollo de la cavidad y techo del gametangio masculino. Al analizar comparativamente información publicada sobre la formación de los espermatangios (fase III), en las especies estudiadas recientemente dentro de los géneros de la subfamilia Lithophylloideae (Tabla VII), se encontró que todos coinciden en que solo se presenta espermatangio sencillo. Queda la duda de lo que Murata y Masaki (1978, fig. 23) encontraron en *Amphiroa zonata* y que no mencionaba en su escrito pero si presentan la foto de un conceptáculo masculino dendroide. Esto requiere de ser evaluado en las especies japonesas que no han sido consideradas desde los trabajos de Segawa (1940a,b,c,d). En cuanto a la relleno de la cavidad (fase IV), esta es la primera vez que se explica como se rellena, ya que Johansen (1981) no lo considero. Esta forma de relleno de la cavidad fue consiste en todos los taxa analizados y no se ha considerado esto en otros trabajos. Por la anterior homogeneidad en el tipo de ontogenía del conceptáculo masculino, este carácter no es posible utilizarlo a nivel específico, genérico y, tal vez, sea la mejor forma de demostrar su consistencia a nivel subfamilia-familia.

Respecto a la ontogenia del conceptáculo femenino-carposporangial, se encontró en las cinco especies analizadas que las fases del desarrollo coinciden con lo reportado por Johansen (1969). Sin embargo, es necesario resaltar que en el desarrollo de las ramas carpogoniales (fase III) y forma del relleno de la cavidad (fase IV) existen presiones que se deben hacer por sus implicaciones genéricas. Todas las especies analizadas presentaron una rama carpogonial por célula de soporte (Figs. 28 A-F). Mientras que para las especies de *Lithophyllum* se han reportado dos ramas carpogoniales, en donde ambas se mantienen funcionales, o una de ella es abortada (Tabla VII). Esta peculiaridad podría ser un carácter adicional para segregar a *Lithophyllum* de *Amphiroa*, ya que en este momento solo la presencia de genícula es utilizado en los sistemas actuales (Harvey *et al.* 2003). Johansen (1981) señala que la presencia de dos ramas carpogoniales es considerado un carácter pleisomórfico lo que apoyaría el carácter monofilético dentro de la subfamilia.

Si el conceptáculo femenino es fecundado-fertilizado se producirá el carposporofito, pero si ocurre esto la cavidad será rellena sin posibilidad de volverse a desarrollar. Esto es contrario a la forma en que se conceptualizaba el desarrollo en la literatura (Johansen 1969, 1981). En cuanto a la ontogenia de la cavidad carposporangial se determinaron dos formas del origen de los filamentos gonimoblasticos (fase I). La única controversia se presento en el momento de la comparación del origen en los filamentos gonimoblásticos para *A. misakiensis* con lo citado por Choi (1989) quien muestra que es de origen periférico; mientras que en las plantas del Pacífico Mexicano se ha observado de manera dorsal. Una posible explicación sea quizás que la especie que ellos nombran *A. misakiensis* no corresponda con la del Pacífico Mexicano. Una evidencia adicional sería la disimilitud en el número de hileras de la genícula (5-13 para Corea vs 6-10 para México), dado que ese carácter es el de mayor uso para segregación de especies (Weber van Boseae 1904).

Sin embargo, la importancia de demostrar la existencia de dos patrones de desarrollo del origen del filamento gonimoblástico no solamente podría ser a nivel específico ya que podría apoyar, eventualmente, la segregación de géneros. Como se ha documentado para distinguir a los géneros no articulados *Spongites* y *Neogoniolithon* por Penrose y Woelkerling (1992). En cuanto del relleno de la cavidad femenino-carposporofítico (fase IV), se determinó que se desarrolla a partir del piso del conceptáculo lo cual es un tipo distinto al del conceptáculo masculino por lo que la forma de relleno depende de la fase gametangial y no de la especie. Esto no había sido considerado con anterioridad en la literatura del género (Johansen 1969).

Aunque se han observado diferencias significativas entre el concepto de Johansen de los 70as respecto al desarrollo de los conceptáculos gametangiales; las diferencias más contundentes se observaron en el conceptáculo tetrasporangial. Aunque el origen de la cavidad sigue las tendencias descritas por Johansen (1969) se determinaron diferencias conceptuales en la forma de como se origina la cavidad y se encontraron tendencias en las formas en que estas se expresan.

Una de las diferencias conceptuales observadas, la constituyó la mayor concentración de hileras celulares en el piso del conceptáculo tetrasporangial. Otras fueron, que nunca se observó material denso entre las células periféricas y las epiteliales, ni la pérdida de las células epiteliales en la zona del conceptáculo. Asimismo, también se difiere con los anteriores autores al respecto que la elongación de las células originara en primera instancia la cavidad del conceptáculo, dado que según lo observado en el presente trabajo, la primeras elongaciones darán origen a un incremento en el número de células corticales (Figs. 9 A-F) y que conformarán el futuro techo del conceptáculo. Siendo las posteriores elongaciones las que ahora sí darán origen a las células de la cavidad. Además, las

diferencias más significativas que se encontrarán, fueron relativas al origen del poro en la cavidad bi-tetrasporangial (Figs 15 A-B, 16 A-F, 17 A-F, 19 A-D y 20 A-D). Donde dos formas de desarrollo fueron determinadas desde estadios tempranos del talo.

Johansen (1981) describió solo una forma en que el conceptáculo muere una vez que se liberan sus productos. En el presente trabajo se describió como la Fase IV, donde ocurre un relleno de la cavidad. Esta fase no fue igual en todas las especies y se determinó que existen dos patrones. Uno por el crecimiento de filamentos desde el piso del conceptáculo (Figs. 21 A-C), el cual se creía era el representativo del género (Johansen 1969). Sin embargo un segundo patrón con el desarrollo de filamentos tanto del piso como del techo del conceptáculo (Figs. 22 A-D). Un aspecto importante a destacar es que ambos patrones agrupan algunas de las especies analizadas, el primer patrón para las especies *A. beauvoisii*, *A. vanbosseae* y *A. valonioides*, mientras en el segundo patrón únicamente a *A. misakiensis*. Es necesario explorar esto en otros géneros de la subfamilia para ver si existe alguna tendencia particular.

Otro de los aspectos que se encontrarán, no descritos con anterioridad, es que algunas especies pueden presentar una sola célula en la base del tetrasporangio en cuatro de las especies estudiadas y dos en *A. misakiensis* (Figs. 13 A-D). Esto no se ha encontrado en las especies de *Lithophyllum* (donde se incluye a nombres asignados en *Titanoderma*) para las que se tiene descripciones actualizadas y fotografías detalladas (Woelkerling & Campbell 1991, Irvine & Chamberlain 1994, Riosmena-Rodríguez *et al.* 1999). Estas células basales son parte de los criterios con los que se distingue *Heydrichia* de *Sporolithon* para la familia Sporolithaceae (Harvey *et al.* 2002). Esto requiere ser considerado con cuidado ya que podría ser utilizado en alguna combinación de características para redefinir a los géneros. Una potencial explicación sobre la ventaja de tener dos células de sostén en *A. misakiensis*

podiera ser una liberación de esporas más eficiente. Dado el menor tamaño de los mismos con respecto a las otras cuatro especies de *Amphiroa* analizadas. Esto se requiere explorar en otras especies de los géneros en la subfamilia para tener clara su potencial uso taxonómico.

En el caso del conceptáculo gametangial se observó una sola forma de desarrollo (Figs 23 A-C y 27 A-C), este diferente al descrito para el tetrasporangial, dado que la cavidad se desarrolla a partir de una segunda elongación de hileras de células. Así como en la formación del techo, donde solo se presentaran hasta tres hileras de células y a que el techo del conceptáculo se pierde. Esto es contrario a lo que se había considerado hasta este momento en la literatura Johansen (1969) y que retomó Murata y Masaki (1978), así como Woelkerling (1989) quien incluso lo tomó como representativo del género.

Como parte de la ontogenia del conceptáculo y una vez formada la cavidad, se determinaron dos patrones en cuanto a la conformación del piso. Una forma se presentó en *A. beauvoisii* y *A. vanbosseae*, donde se observó un incremento en el número de células en la región central del conceptáculo (Figs. 10 A-E). Mientras que en las restantes especies un tipo de piso en donde no ocurren células en la parte media. Al comparar estos resultados con imágenes presentadas por otros autores, la información se ratifica como en los casos de *A. beauvoisii*, por Riosmena-Rodríguez y Siqueiros-Beltrones (1994), para *A. vanbosseae* por Moura y Guimares (2002), para *A. valonioides* por Choi (1989), para *A. rigida* tanto por Choi (1989), Riosmena-Rodríguez y Siqueiros-Beltrones (1994) y Segawa (1940b) y finalmente para *A. misakiensis* por Choi (1989) y Riosmena-Rodríguez y Siqueiros-Beltrones (1994). Además es importante señalar, que tanto el patrón del origen del filamento gonimoblástico como del desarrollo del poro en el conceptáculo esporangial, coinciden para las especies de *Amphiroa* analizadas en este trabajo, como para las especies

A. itonoi y *A. geomunensis*. En este caso si encontramos que se forman dos grupos donde el primero tiene a *A. beauvoisii*, *A. vanbosseae* y *A. valonioides*, mientras en un segundo grupo se segregan *A. misakiensis* y *A. rigida*.

En cuanto a las hipótesis filogenéticas que se conocen en la subfamilia, se puede decir que se encuentra un solo tipo de piso del conceptáculo bi-tetrasporangial para *Lithothrix*, *Paulsilviella*, *Ezo* y *Tenarea* (Ganesan y Deskachary 1970, Woelkerling *et al.* 2002, Woelkerling 1988). Mientras que, las dos formas descritas para el piso, se presentaron en *Lithophyllum* (incluyendo *Titanoderma*) y *Amphiroa*. Lo anterior otro indicativo de mayor relación entre estos dos géneros y la presencia de la genícula como el único carácter que las diferencia. Estas formas de organización del piso puede ayudar a determinar potenciales relaciones filéticas alternativas a las presentadas por Bailey (1999). En donde se podría encontrar que existe un mayor vínculo entre *A. beauvoisii* ó *A. vanbosseae* con *L. bermudense*, especies con organización monómera y piso del conceptáculo con elevación. Otro grupo que se pudiera formar es *A. valonioides* y *A. rigida* con *L. corallinae*, en donde ocurren talos diméricos-monoméricos y un tipo de piso sin elevación. Esta alternativa sugeriría que el binomio *Lithophyllum-Amphiroa* es polifiletico en donde se tendría que reconocer nombres genéricos alternativos para cada línea.

Otra evidencia, derivada de este estudio, de que existen problemas serios dentro del género es que usando la forma de desarrollo de la genícula, el numero de hileras en el piso conceptacular bi-tetrasporangial, el número de células en la base del tetrasporangio y la forma de origen del poro se pueden determinar dos grupos claramente. Uno de ellos estaría constituido por *Amphiroa misakiensis* y *A. rigida*; mientras que el otro estaría consituído por *A. valonioides*, *A. vanbosseae* y *A. beauvoisii*. Esto sustenta la idea de que *Amphiroa* es un género polifiletico y se requiere de hacer consideraciones en este sentido. Una

alternativa sería erigir a *Eurytion* como un nuevo género ya que en su descripción inicial Decaisne (1842) colocó en este grupo a *A. misakiensis*. Sin embargo no se conoce si las otras especies asignadas en este género coinciden con lo observado en *A. misakiensis* y todavía faltaría hacer la evaluación de la especie tipo de *Amphiroa* (*A. tribulus*) para saber a que grupo se relacionaría. Lo anterior demuestra que coralinas geniculadas y no geniculadas están relacionadas filogenéticamente tal y como Cabioch (1972) lo postuló, pero se contraponen con la evidencia molecular presentada por Bailey (1999) donde sugiere que *Amphiroa*, *Titanoderma* y *Lithophyllum* están segregados.

Sobre el desarrollo del poro del conceptáculo esporongial, los patrones difieren en la presencia o no de células hinchadas en la parte más externa de la periferia. Las características antes mencionadas ya se habían citado importantes en el desarrollo del poro (Riosmena-Rodríguez y Woelkerling, en preparación), pero con el presente estudio se confirma que pertenecen a dos distintos patrones donde se pueden agrupar especies bien conocidas en la región. Con respecto a las comparaciones del patrón del desarrollo del poro en las mismas especies pero distribuidas en otras regiones, se ratifica la existencia de los mismos patrones según imágenes de Choi (1989) y Ganesan (1971) (Tabla VII). La ausencia de células hinchadas, coincide con lo que creía, más no mostró nunca en fotografías o esquemas Johansen (1969) en su estudio de *Amphiroa ephedraea*. En cuanto a la importancia de la columella en la conformación del poro, tal como Woelkerling (1988) lo había propuesto, se ratifica es importante en ambos patrones, al presionar en la región del poro y así ayudar en la formación del canal.

Cabe señalar que además de las características del piso del conceptáculo bi-tetrasporangial y tipo de poro que distinguen a *A. misakiensis*, se tiene la presencia de intergenículas complanadas, lo que fue utilizado como una característica por Decaisne

(1842) para segregar a especies de *Amphiroa* en el subgénero *Eurytion*. Por lo anterior, dadas las características anatómicas y morfológicas se distinguen claramente ya dos subgrupos del género *Amphiroa*, uno monoespecífico con *A. misakiensis* y el otro con las restantes tres especies analizadas, y que coinciden con el concepto morfológico de *Eurytion* y *Euamphiroa* según Decaisne. La única especie fuera de este esquema y debido a que los caracteres de tipo de organización del sujetador, piso del conceptáculo y forma de intergenícula no corresponden es *A. rigida*. Por lo que se necesita explorar más estas circunstancias para poder establecer con claridad si un nuevo género se justifica o que arreglo se debe de dar en relación con los otros géneros de la subfamilia.

Sobre otras especies de *Amphiroa* que se han estudiado recientemente, las imágenes presentadas por Choi (1989), Womersley (1996) y Ganesan 1970, muestran evidencia de los dos patrones encontrados en el presente trabajo. En el caso del patrón II de desarrollo del poro, y que se señaló en conjunto con el tipo de sujetador y morfología potenciales caracteres para segregar especies de *Amphiroa* en dos subgéneros, se tiene que la información que se obtuvo (ausencia de datos sobre el tipo de sujetador), estos no se corresponden, al existir especies con tipo del poro II y cuyas intergenículas no son comprimidas sino cilíndricas como en *A. anastomosans* (Choi 1989), por lo que la propuesta de dos subgéneros se pone en duda, hasta que por lo menos información sobre el tipo de sujetador sea esclarecido para todas las especies.

Igualmente con respecto a las comparaciones del patrón de desarrollo del poro, pero ahora con respecto a las especies de la subfamilia Lithophylloideae, se obtuvo información solo para los géneros *Lithothrix*, *Paulsilviella* y *Lithophyllum*. De manera general sobresale que para la única especie de *Lithothrix*, el tipo de desarrollo del poro es del tipo II, para el género *Paulsilviella* del tipo I (Woelkerling *et al.* 2002), mientras para las especies de

Lithophyllum, ambos patrones de desarrollo del poro ocurren y segregan grupos de especies según imágenes de Woelkerling y Campbell (1992), Womersley (1996) y Chamberlain (1991), pero además ocurre un tercer patrón, este en la especie *L. chamberlainianum*. Este patrón coincide con el patrón I que se reporta en el presente trabajo, dada la presencia de células hinchadas, pero difiere en que estas se encuentran sobrelapadas.

En cuanto a las implicaciones filogenéticas que se derivan de esta nueva información, se tiene en primera instancia que los dos patrones de desarrollo del poro, al combinarse con los otros caracteres antes mencionados, encajan y completan la historia de la siguiente manera:

- En una línea filogenética, talos en un inicio costrosos, con un tipo de desarrollo del poro tipo II, que derivaron en talos también costrosos, pero con un tipo de piso sin células en el centro del mismo, para continuar con especies de un género tipo *Paulsilviella*, que si bien es erecto, aun no es geniculado, el cual derivó en un tipo ya geniculado que concuerda con *A. misakiensis*. Tipo de desarrollo del poro que por lo anterior se considera un carácter pleisomorfo dada su presencia desde formas simples hasta derivadas y conforma un grupo que históricamente se había señalado como subgénero de *Amphiroa* “*Eurytion*”.

- En una segunda línea filogenética, talos también en inicio costrosos, con un tipo de desarrollo del poro también del tipo II, pero que se distinguen de la anterior supuesta línea filética por presentar un tipo distinto del piso del conceptáculo (Ej.: *L. pustulatum* var. *confine*) (Chamberlain 1991) que derivó posteriormente en especies erectas aunque no geniculadas del género *Paulsilviella* (*P. huevorum*), para finalmente derivar en un talo geniculado como *A. rigida*. En este sentido, el concepto *Euamphiroa* en el que corresponderían todas las especies con intergeniculas cilíndricas no es factible, debido a

que las restantes 3 especies analizadas, si bien presentan intergenículas cilíndricas, su historia filogenética se plantea fue distinta y se describe en los siguientes párrafos:

- Una tercer línea filogenética iniciada con talos también costrosos pero a diferencia de las dos anteriores líneas, un tipo de organización monómera (*L. corallinae*) y desarrollo del poro del tipo I, que derivó según el esquema de menor a mayor complejidad, en un tipo erecto pero no geniculado “tipo *Paulsilviella*”, pero con un tipo de piso del conceptáculo sin células en el centro de la cavidad y este posteriormente en un tipo geniculado que corresponde a *A. valonioides*.

- Una cuarta línea hermana de la anterior dado que presenta organización monómera y un tipo de desarrollo del poro I, pero que se distingue por el tipo de piso del conceptáculo al presentar una elevación en el centro del mismo, es la iniciada por la forma costrosa *L. bermudense*, pasando por una forma erecta no geniculada del tipo *Paulsilviella*, para finalmente derivar en las especies genículas *A. beauvoisii* y *A. vanbosseae*.

- Finalmente una especie que no encaja en cualquiera de las líneas hipotéticas filogenéticas es *L. chamberlainianum*, dado que su patrón de desarrollo del poro es de un tercer tipo, el cual es parecido al patrón I descrito en el presente estudio (líneas 3 y 4), pero presenta un tipo de organización dímera (líneas 1 y 2), la cual es solo de dos células de grosor, por lo que se infiere es una forma bastante simple y su posición filogenética es quizás cercana al ancestro de las líneas antes mencionadas, sin embargo mayor información ontogénica de la especie ayudara a corroborar esta hipótesis.

En cuanto a la ubicación filogenética de *Lithothrix* en los esquemas antes citados, dado su tipo de desarrollo del poro del tipo II, así como conformación del piso del conceptáculo encajaría en la primer línea descrita, sin embargo hasta no tener evidencia de su tipo de organización en el sujetador, las conclusiones son vagas.

Con todo lo anterior, es posible que dada la estabilidad del carácter del desarrollo del poro, entre especies del género *Amphiroa* y *Lithophyllum*, se proponga esta característica como un carácter útil en la segregación de taxa, que en el caso de coralinas no geniculadas es a nivel genérico, al segregar los género *Hydrolithon* (Penrose 1992, Penrose y Chamberlain 1993) de *Spongites* (Penrose y Woelkerling 1992).

Finalmente en cuanto a la ontogenia del conceptáculo esporangial, un aspecto que llama la atención, es el desarrollo de ramificaciones en el techo de los conceptáculos encontrado en *A. rigida*, dicho suceso no se había reportado en otra especie del género, ni en otros géneros de la subfamilia Lithophylloideae, por lo que pudiese tener algún taxonómica a nivel específico.

En cuanto a las implicaciones filogenéticas pero ahora a un nivel superior (subfamilias y familias) se puede citar que dado que el tipo de desarrollo de la cavidad y techo en el conceptáculo esporangial es el mismo independientemente del tipo de desarrollo del poro, en las subfamilias Metagoniolithoideae y miembros del actualmente reconocido grupo polifiletico Mastophoroideae (*Hydrolithon* y *Spongites*), se puede hipotetizar alguna relación filogenética.

Lo anterior lleva a pensar que el tipo de desarrollo de la cavidad podría ser utilizado a nivel Familia en donde quedarían agrupadas las subfamilias Lithophylloideae, Metagoniolithoidea y miembros de la Mastophoroideae. Mientras en otra familia, con los caracteres de un tipo distinto de desarrollo de la cavidad (por filamentos periféricos) espermatangios no solo en el piso del conceptáculo si no también en las paredes, las familias Corallinoideae y los miembros restantes de la subfamilia Mastophoroideae. Cabe mencionar que al respecto del anterior esquema que se sugiere existe también la evidencia molecular según el trabajo de Bailey *et al.* (2004).

Ya a nivel de subfamilia, se considera que los caracteres citológicos como conexiones pit y fusiones celulares seguirán siendo importantes en la distinción de subfamilias, tal y como fueron utilizados en la segregación de subfamilias en la Familia Hapalidaceae (Harvey *et al.* 2003).

Mientras que ya en particular el tipo de desarrollo del poro, tendría su valor a nivel de género, al agrupar especies. En este sentido y para subfamilia Lithophylloideae, y con la información obtenida tanto por este estudio, como por información recopilada, segregarían hasta en 4 líneas filogenéticas, en todas ellas con miembros costrosos y geniculados, y donde se supone ocurrió evolución paralela.

10. CONCLUSIONES

- El origen del conceptáculo bi-tetraesporangial y gametangial es igual, pero existen consideraciones de la forma de desarrollo en cada una de las fases. En el conceptáculo esporangial la primer y segunda elongación de células dará origen al techo de la cavidad, mientras que en los conceptáculos gametangiales la segunda elongación dará origen a la cavidad del mismo.
- Contrario a lo establecido por Johansen (1969, 1981) la cavidad gamética tiene una forma de rellenarse distinta a la tetrasporangial.
- El relleno de la cavidad bi-tetraesporangial sigue dos formas de desarrollo, una a partir de filamentos del techo del conceptáculo, y otro a partir de filamentos tanto del techo como del piso del mismo. En el caso de los conceptáculos gametangiales en todas las especies ocurre por filamentos a partir del techo de la cavidad. Para el conceptáculo carposporangial, el relleno ocurre por crecimiento de filamentos del piso.

- En el conceptáculo femenino-carpoesporongial se determino que en especies de este género solo existe una rama funcional, lo que pudiera ser útil como carácter complementario para segregar géneros dentro de la subfamilia Lithophylloideae.
- Dentro del desarrollo de filamentos gonimoblásticos *A. misakiensis* y *A. rigida* se distinguen de las restantes especies.
- Se determinaron dos grupos de especies dentro del género basados en la combinación de: a) relleno de la cavidad, tipo de piso y forma de desarrollo del poro del conceptáculo esporongial, así como b) origen de los filamentos gonimoblásticos del conceptáculo carpoesporongial. Dentro un primer grupo se encuentran las especies *A. beauvoisii*, *A. vanbosseae* y *A. valonioides*, mientras en el segundo grupo las especies *A. misakiensis* y *A. rigida*.
- Por lo anterior se considera que *Amphiroa* es un género parafilético por lo que se sugiere que se eleve *Eurytion* a género y *A. misakiensis* sea la especie tipo.

11. RECOMENDACIONES

- Se requiere evaluar a la especie tipo del género *Amphiroa* a fin de determinar a que subgrupo de especies pertenece.
- Se recomienda evaluar si existe una segregación de dos grupos de especies de *Lithophyllum* según las mismas características del desarrollo de conceptáculos para el género *Amphiroa*, dado que la única diferencia entre ambos géneros es únicamente la presencia de genícula y el tipo de ramas carpogoniales.
- Se requiere evaluar la potencial similitud entre especies de *Lithophyllum* y *Amphiroa* y si esta es derivada de la hipótesis que plantea que fases simples costrosas derivan en formas geniculadas.

- Se requiere más información al respecto del desarrollo del piso y poro del conceptáculo esporangial, así como del origen del filamento gonimoblástico en otras especies de géneros de la subfamilia Lithophylloideae para esclarecer algún patrón y su derivado valor filogenético.

12. SUGERENCIAS PARA TRABAJOS FUTUROS

Se sugiere la realización de trabajos moleculares entre los grupos de especies del género *Amphiroa* para esta región del Pacífico, como para otras especies del género pero distribuidas en otras regiones, para corroborar que las similitudes en el origen de sus estructuras, son el reflejo de su cercanía filética.

13. BIBLIOGRAFÍA

Adey, W. H. Y H. W. Johansen. 1972. Morphology and Taxonomic of Corallinaceae with special reference to *Clathromorphum*, *Mesophyllum* y *Neopolyporolithon* gen. nov.

(Rhodophyceae, Cryptonemiales). *Phycologia* 11:159-180.

Agardh, C.A. 1817. Synopsis *Algarum Scandinaviae*. Berlingian, Lund. xl +138 pp.

Areschough, J. E. 1852. Ordo XII. Corallinaceae *In: Species, Genera et Ordines Algarum* (Ed. J.G. Agardh). 2 (2): 566-576.

Bailey, J.C. 1999. Phylogenetic positions of *Lithophyllum incrustans* and *Titanoderma pustulatum* (Corallinaceae, Rhodophyta) based on 18S rRNA gene sequence analysis, with a revised classification of the Lithophylloideae. *Phycologia* 38: 208-216.

Bailey J. C., Gabel J. E. y D. W. Freshwater. 2004. Nuclear 18S rRNA sequence analyzes indicate that the Mastophoriodeae (Corallinaceae, Rhodophyta) is a polyphyletic taxon. *Phycologia*. Vol 43 (1) 3-12.

- Bailey J. C. y R. L. Chapman. 1998. a phylogenetic study of the Corallinales (Rhodophyta) based on nuclear small. subunit rRNA gene sequences. *J. Phycol.* 34, 692-705.
- Bory, J. B. 1832. notice Sur les polipiers de la Grece. *Exped. Sci. Moree* (Set. Sci. Phys.) 3(1):204-209, pl.54.
- Cabioch, J. 1971. Étude sur les Corallinaceae. I. Caractères general de la citologie. *Cah. Biol. mar.* 12:121-186.
- Cabioch, J. 1972. Étude sur les Corallinaceae. II La morphogenése, conséquences systématiques et phylogénétiques. *Cahiers de Biologie Marine* 13: 137-258.
- Cabioch, J. 1981. Morphogenesis and generic concepts in coralline algae –a reappraisal. *Helgoländer Meeresuntersuchungen.* 42: 493-509.
- Chamberlain, Y. M. 1984. Spore size and germination in *Fosliella*, *Pneophyllum* and *Melobesia* (Rhodophyta, Corallinaceae). *Phycologia* 23:433-442.
- Chihara, M. 1989. Reproductive cycles and spore germination of the Corallinaceae and their possible relevance in the Systematics (1) *Amphiroa*, *Marginosporum* and *Lithothrix*. *The Journal of Japanese Botany* 47 (8): 16-56.
- Choi, D. S. 1989. A taxonomic study of *Amphiroa* (Rhodophyta, Corallinaceae) in Korea. PH. D. Dissertation. 320 pp.
- Decaisne, J. 1842. Mémoire sur les Corallines ou Polypers calcifères. *Annl. Sci. Nat. (Bot.)* 2 (18): 96-128.
- Dolan, S. 2001. The use of medullary unit patterns of intergenícula and genícula in the taxonomy of *Amphiroa* (Corallinaceae, Rhodophyta). *European Journal of Phycology* 36:397-407.

- Duker, S.C. 1979. The genus *Metagoniolithon* Weber-Van Bosse (Corallinaceae, Rhodophyta). *Aust. J. Bot.* 27: 67-101.
- Ellis, J. y D. Solander. 1786. The natural history of many curious and uncommon zoophytes from various parts of the globe. 127 pp.
- Freycinet, D. L. 1824. Voyage autour du monde, entrepris par ordre du Roi. *Zoologie* 5: 627-628.
- Foslie, M. 1903. Den botaniske samling. V.K. *Norske Vidensk. Selsk. Mus. Aarsberetn.* 1902: 23-25.
- Foslie, M. 1908. Algologiske notiser. V.K. *Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1908(7):1-20.
- Ganesan, E.K. 1970. Studies on the morphology and reproduction of the Articulated Corallines-III. *Amphiroa* Lamouroux emend. Weber van Boseae. *Phykos.*
- Ganesan, E.K. 1971. *Amphiroa curare* (Corallinaceae), a new species of marine algae from Venezuela. *Phycologia* 10 (2/3): 155-168.
- Garbary, D. J. 1987. Morphogenesis and Evolution in the Amphiroideae (Rhodophyta, Corallinaceae). *Br. Phycol. J.* 22:1-10.
- Gray, J. E. 1858. On *Charadella* and *Lichenella*, new forms of polyzoa from Australia. *Proc. Zool. Soc., Lond.* 26:319-322.
- Gray, J. E. 1867. *Lithothrix* a new genus of Corallinae. *Jour. Bot.* 3 (33):
- Harvey, H. W. 1853. *Nereis Boreali-Americana*: Part II.- Rhodospermeae. Smithsonian Contributions to Knowledge. E.U.A. pp.
- Hamel, G. y M. Lemoine. 1953. Corallinacees de Frances et Afrique du Nord. *Arsch Mus. Hist. Nat. de Paris, Ser. 7.* 1:15-136, pl. 1-23.
- Harvey, S. Broadwater. W. J. Woelkerling, and P. Mitrovski. 2003. *Choreonema* (Corallinales, Rhodophyta): 18S rDNA phylogeny and resurrection of the

- Hapalidiaceae for the subfamilies Choreonematoideae, Austrolithoideae and Melobesioideae. *J. Phycol.* 39 (5) 988-998.
- Jussieu, B. 1745. Examen de quelques productions marines qui ont été mises au nombre des Plantes, et qui sont l'ouvrage de'une sorte d'Insects de Mer. *Mém. Acad. Roy. Sci.* 1742:290-302.
- Johansen, 1968. Reproduction of the articulated coralline *Amphiroa ephedraea*. *J. Phycol.*, 9:141-148.
- Johansen, W.H. 1969. Patterns of genicular development in *Amphiroa* (Corallinaceae). *J. Phycol.* 5: 118-123.
- Johansen W.H. 1973. Ontogeny of sexual conceptacles in a species of *Bossiella* (Corallinaceae). *J. Phycol.* 9: 141-148.
- Johansen, H.W. 1981. Coralline Algae: A first Synthesis. CRC Press, E.U.A. 239 pp.
- Johnston, J. H. 1842. A history of British Sponges and Lithophytes. W.H. Lizars, Edinburgh.
- Kützing, F.T. 1843. *Phycologia Generalis* F.A. Brockhaus, Leipzig. Xxxii + 458 pp. 80 pl.
- Kützing, F.T. 1849. *Species algarum*. F.A. Brockhaus, Lipsiae. Vi + 922 pp.
- Lamouroux, M. 1812. Extrait d'un mémoire sur la classification des polypiers coralligènes non entièrement pierreux. *Nouveau Bulletin des Sciences, par la Société Philomatique de Paris* 3: 181-188.
- Lamouroux, J.V.F. 1816. *Historie des polypiers coralligènes flexibles, vulgairement nommés. Zoophytes*. Caen.
- Lamouroux, J.V. 1821. *Exposition Methodique des Genres de l'Ordre des Polypiers des Zoophytes de Ellis et Solander*. (Veure Agasse, Paris).

- Lamouroux, J.V.1824.Articulated corallines. Voyage autour du monde...Uranie et Physicienne. Pillet Aine, Paris: 604-643.
- Lebednick, P. A. 1977. Postfertilization development in *Clathromorphum*, *Melobesia* y *Mesophyllum* with commmts on the evolution of the Corallinaceae and the Cryptonemiales (Rhodophyta). *Phycologia* 16 (4): 379-406.
- Lebednik, P. A. 1978. Development of male conceptacles in *Mesophyllum* Lemoine and others genus of the Corallinaceae. *Phycologia* 17: 388-395.
- Linnaeus. 1758. Systema naturae. L. Salvii, Holmiae. 10a. ed. Vol. 1. 823 pp.
- Mason 1953. The crustaceous coralline algae of the Pacific Coast of the United States, Canada and Alaska. Univ. Calif. Publs. Bot. 26: 313-390, pl. 27-46.
- Manza, A. V. 1940. A revision of the genera of articulated corallines. *The philippine journal of science* 71 (3): 239-316.
- May, D.I. y Wm. Woelkerling. 1988. Studies on the genus *Synarthrophyton* (Corallinaceae, Rhodophyta) and its type species, *S. patena* (J.D. Hooker et W.H. Harvey) Townsend. *Phycologia* 27 (1): 50-71.
- Moura, C.W. y S.M.P. Guimaraes. 2002. *Amphiroa van-boseae* (Corallinales, Rhodophyta) no Atlántico tropical americano. *Hoehnea* 29 (3): 267-273.
- Murata, y Masaky. 1978. Studies of reproductive organs in articulated coralline algae of Japan. *Phycologia* 17 (4): 403-412.
- Nardo, G.D. 1834. De corallinis ac nulliporis auct. *Isis van Oken* 1834(1):673-75.
- Paul-Chávez, L. y R. Riosmena-Rodríguez. 2000. Floristic and biogeographical trends in seaweed assemblages from a subtropical insular island complex in the Gulf of California. *Pacific Science*. 54 (2): 137-142.

- Penrose, D. 1992. *Hydrolithon cymodoceae* (Corallinaceae, Rhodophyta) in southern Australia and its relationship to *Fosliella*. *Phycologia* 31: 89-100.
- Penrose, D. y Wm. J. Woelkerling. 1988. A taxonomic reassessment of *Hydrolithon* Foslie, *Porolithon* Foslie and *Pseudolithophyllum* Lemoine emend. Adey (Corallinaceae, Rhodophyta) and their relationships to *Spongites* Kützing. *Phycologia* 27 (1): 159-176.
- Penrose, D. Y Wm. Woelkerling. 1992. A reappraisal of *Hydrolithon* and its relationship to *Spongites* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Phycologia* 31: 81-88.
- Penrose, D. y Y. M. Chamberlain. 1993. *Hydrolithon farinosum* (Lamouroux) comb. nov.: implications for generic concepts in the Mastophoroideae (Corallinaceae, Rhodophyta). *Phycologia* 32 (4): 295-303.
- Philipi, R. 1837. Beweis dass die Nulliporen Pflanzen sind. *Arch. Naturgesch.* 3: 387-393, pl. 9, figs. 2-6.
- Pia, J. 1939. Sammelbericht ubre fossile Algen: Solenoporaceae 1930 bis 1938, mit Nachtragen aus fruheren Jahren. *N. Jb. Min. Geol. Paleont.* 3: 731-760.
- Pueschel, y Cole. 1982.
- Riding, R. 2004. *Solenopora* is a chaetetid sponge, not an alga. *Paleontology* 47 (1): 117-122.
- Riosmena-Rodríguez , R y D.A. Siqueiros-Beltrones. 1991. First report of sexual conceptacles of *Amphiroa misakiensis* (Yendo) in the Gulf of California. *Rev. Invest. Cient. Ser. Cienc. Mar. UABCS.* 2 (2): 8-12.
- Riosmena-Rodríguez, R. y D. A. Siqueiros-Beltrones. 1994. El estado actual y perspectivas del Herbario Ficológico de la UABCS. *Rev. Inv. Cient. UABCS* 5 (2): 43-50.

- Riosmena-Rodríguez, R. y D. A. Siqueiros-Beltrones. 1996. Taxonomy of the genus *Amphiroa* (Corallinales, Rhodophyta) in the southern Baja California Peninsula, México. *Phycol.* 35 (2): 53-65.
- Riosmena-Rodríguez, R y Wm. J. Woelkerling. En revisión. Reevaluación taxonómica de coralinas geniculadas en el Noroeste del Pacífico Mexicano.
- Saunders y Bailey. 1996. Phylogenesis of pit-plug-associated features in the Rhodophyta: inferences from molecular systematic data. *Can. J. Bot.* 75:1436-1447.
- Schweigger, A. F. 1819. *Beobachtungen auf Naturhistorischen Reisen, Anatomischen-Physiologische Untersuchungen über Corallen*. G. Reimer, Berlin. Xii +127 pp, 8 pl., 12 charts.
- Segawa, 1940a. Systematic anatomy of the articulated corallines. I. *Amphiroa rigida* Lamouroux. *J. Jap. Bot.* 16:219-225.
- Segawa, 1940b. Systematic anatomy of the articulated corallines. II. *Amphiroa misakiensis* Yendo. *Ibid.* 16:488-494.
- Segawa, 1946. Systematic anatomy of the articulated corallines. X. *Jania radiata* Yendo. *Seibutsu* 1:151-156.
- Segawa, 1947. Systematic anatomy of the articulated corallines. XI. *Lithothrix aspergillum* Gray. *Ibid.* 2:87-90.
- Segawa, 1949. Systematic anatomy of the articulated corallines
- Setchell, 1943. *Mastophora* and the Mastophoraceae: Genus and subfamily of Corallinaceae. *Proc. Nat. Acad. Sci., Wash.* 29: 127-135.
- Silva, P. C. y H. W. Johansen. 1986. A reappraisal of the order Corallinales (Rhodophyceae). *Br. Phycol. J.* 21:1179

- Turner, A. J. y Wm. J. Woelkerling. 1982. Studies on the *Mastophora-Lithophorella* complex (Corallinaceae, Rhodophyta): II. Reproduction and generic concepts. *Phycologia* 21 (3): 218-235.
- Verheij, E. 1993. The genus *Sporolithon* (*Sporolithaceae* fam. nov., Corallinales, Rhodophyta) from the Spermonde Archipelago, Indonesia. *Phycologia* 32: 184-194.
- Weber van-Bosse, A. 1904. Corallinaceae of the Siboga Expedition. *Monogr.* 61: 560-571.
- Woelkerling, Wm. J. 1983a. A taxonomic reassessment of *Lithophyllum* (Corallinaceae, Rhodophyta) based on studies of R. A. Philippi's original collections. *Br. phycol. J.* 18: 299-328.
- Woelkerling, Wm. J. 1983b. A taxonomic reassessment of *Lithothamnion* Philippi (Corallinaceae, Rhodophyta) based on studies of R. A. Philippi's original collections. *Br. phycol. J.* 18: 165- 197.
- Woelkerling, Wm. J. 1987. The genus *Choreonema* in southern Australia and its subfamilies classification within the Corallinaceae (Rhodophyta). *Phycologia*. 26:111-127
- Womersley, H.B.S. 1996. The marine benthic flora of southern Australia. Part III B. Union Offset. 392 pp.
- Woelkerling, Wm. J. 1988. The Coralline red algae: An analysis of the genera and subfamilies of nongeniculate Corallinaceae. British Museum, London, Oxford University Press. 268 pp.
- Woelkerling, Wm. J. y A. Harvey. 1993. An account of southern Australian species of *Mesophyllum* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Australian Systematic Botany* 6 (6): 571-637.

- Woelkerling Wm. J., G. Furnari y M. Cormaci. 2002. Leptophytum (Corallinaceae, Rhodophyta): To be or not to be?- That is the question, but what is the answer?. *Aus. Syst. Bot.* Vol 15, 597-618.
- Yendo, K. 1905. A revised list of Corallinaceae. *Jour. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo.* 14 (19): 1-43.
- Zanardini, G. 1844. Revista critica de lle Corallinee, o Polipai calciferi di Lamouroux. *Atti R. Ist. Veneto Sc. Lett. Arti* 3: 186-188.