



Revista de Biología Tropical

ISSN: 0034-7744

rbt@cariari.ucr.ac.cr

Universidad de Costa Rica

Costa Rica

Armando Fuentes, Sergio; Gallegos, Margarita E.; Mandujano, María C.
Demografía de *Caulerpa paspaloides* var. *wudermannii* (Bryopsidales: Caulerpaceae) en la zona
costera de Campeche, México
Revista de Biología Tropical, vol. 62, núm. 2, junio-, 2014, pp. 729-741
Universidad de Costa Rica
San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=44931383027>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica
Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

Demografía de *Caulerpa paspaloides* var. *wudermannii* (Bryopsidales: Caulerpáceae) en la zona costera de Campeche, México

Sergio Armando Fuentes^{1,2}, Margarita E. Gallegos² & María C. Mandujano¹

1. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM, Código postal 70-275, 04510 Coyoacán, D.F., México; kamalh2004@gmail.com, mcmandujano@gmail.com
2. Departamento de Hidrobiología, Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa San Rafael Atlixco 186, Colonia Vicentina, Código postal 09340 Iztapalapa, D.F., México; kamalh2004@hotmail.com, gmm@xanum.uam.mx

Recibido 18-VI-2013. Corregido 19-XII-2013. Aceptado 28-I-2014.

Abstract: Demography of *Caulerpa paspaloides* var. *wudermanni* (Bryopsidales: Caulerpáceae) in the coastal zone of Campeche, México. The subaquatic vegetation of Los Petenes, Campeche, Mexico, stands out due to its considerable floristic diversity, composed of a great variety of sea grasses and several species of the genus *Caulerpa* sp. This is a genus of ecological relevance, with the invasive species in the Mediterranean, with negative impact on several native sub-aquatic plants; nevertheless, little is known about the demography and population dynamics of *Caulerpa* species and their contribution to food webs. Thus the main objective of this study was to describe the demographics of *Caulerpa paspaloides* var. *wudermanni*, using the number of stolons, complete and incomplete fronds, the diameter of the stolons and the biomass. The information was used to determine the growth rate (λ) of this species. The study was conducted in the Biosphere Reserve of Los Petenes, which is located in the Northwest of the state of Campeche. The submerged aquatic vegetation (SAV) in the Petenes Biosphere consists of monospecific and mixed populations of seagrass species (*Thalassia testudinum*, *Halodule wrightii* and *Syringodium filiforme*). Although chlorophytes, brown algae and red algae, are fundamental elements in the specific composition of the SAV in Petenes, several species of *Caulerpa* are prominent because of their coverage and abundance. In May and June of 2010, significant differences in the quantity of stolons, their diameter, incomplete and complete fronds, and the size of the stolons and rhizomes, were observed. In 2010, the finite population growth rate (λ) was 2.38 ± 0.1571 for individuals and 1.20 ± 0.1356 for the population, and in 2011 the values of λ were 1.80 ± 0.3608 and 1.35 ± 0.1571 , respectively. From these results it can be concluded that the population is growing; however, growth is controlled by biotic and abiotic factors. Despite there was no apparent threat, we suggest continuing the demographic studies of *C. paspaloides* var. *wudermanni*, as well as of other species of the same genus, not only to detect invasion or explosive growth, but also their presence indicated low oxygen levels and high sulphates. Rev. Biol. Trop. 62 (2): 729-741. Epub 2014 June 01.

Key words: population ecology, chlorophytes, *Caulerpa paspaloides* var. *wudermanni*, Petenes, finite rate of population growth.

El género *Caulerpa* J. V. Lamouroux, se desarrolla en la zona pantropical, tiene como peculiaridad una gran plasticidad morfológica externa y simplicidad estructural interna. El inventario de las especies que se desarrollan en ambas costas de México ha venido realizándose durante las últimas décadas, y destacan los estudios efectuados por Pedroche, Silva, Aguilar-Rosas, Dreckmann & Aguilar-Rosas (2005) quienes estudiaron el género *Caulerpa*

en el Pacífico y Ortega, Godínez-Ortega, & Garduño (2001) en el Caribe, en Isla Alacranes y en Isla Mujeres. Garduño-Solórzano, M., Godínez, J. L., & Ortega, M. M. (2005) ubican a este género como el segundo en mayor riqueza específica en las costas mexicanas del Golfo de México y el Caribe.

El género ha cobrado relevancia sobre todo por la especie *Caulerpa taxifolia*, la cual se ha considerado especie invasora en zonas

templadas como el mar Mediterráneo (Phillips & Price 2002), el sur de Australia (Wright 2005) y en EUA, California (Williams & Grosholz 2002), y cuyo crecimiento ha llevado a la disminución o desaparición de la vegetación acuática sumergida nativa, fundamentalmente la de pastos marinos.

La Vegetación Acuática Sumergida (VAS) en Los Petenes, Campeche, México, está constituida por poblaciones tanto mono específicas como mixtas de las especies de pastos marinos *Thalassia testudinum* (Banks ex König), *Halodule wrightii* (Ascherson) y *Syringodium filiforme* (Kütz.) (Gallegos 2010). De las especies de algas clorófitas, feófitas y rodófitas, destacan por su cobertura y abundancia las especies de *Caulerpa*, son un elemento fundamental en la composición específica de la VAS en Los Petenes (Gallegos, 2010). Para la Bahía de Campeche, Pacheco et al. (2009) registraron la presencia de las especies *Caulerpa ashmeadii* Harvey, *Caulerpa cupressoides* (Vahl) C. Agardh var. *flabellata* Børgesen, *Caulerpa mexicana* Sonder ex Kütz., *Caulerpa paspaloides* (Bory de Saint-Vincent) Greville, *Caulerpa prolifera* (Forsskål) J.V. Lamouroux, *Caulerpa racemosa* (Forsskål) J. Agardh.

Dreckmann (1998) registró que también están presentes en la costa de Campeche, *Caulerpa cupressoides* var. *mamillosa* (Montagne) Weber-van Bosse, *Caulerpa fastigiata* var. *confervoides* P. et H. Crouan ex Weber-van Bosse, *Caulerpa mexicana*, *Caulerpa peltata* Lamouroux, *Caulerpa prolifera*, *Caulerpa prolifera* var. *obovata* J. Agardh, *Caulerpa prolifera* var. *zosterifolia* Børgesen, *Caulerpa racemosa* var. *occidentalis* (J. Agardh) Børgesen, *Caulerpa sertularioides* var. *brevipes* (J. Agardh) Svedelius, y *Caulerpa sertularioides* var. *corymbosa* W. R. Taylor.

Esta enorme riqueza florística le confiere a la zona de Los Petenes un gran valor ecológico, en donde es importante entender la dinámica poblacional de las especies presentes y el aporte de éstas a las cadenas tróficas. Recientemente, se ha empezado a reconocer el valor de los servicios ecológicos que los pastos marinos proporcionan al ecosistema (Costanza et al.

1997), pero la demografía de las especies de algas que forman parte de las comunidades de pastos marinos, ha sido poco estudiada y se ha enfocado a las especies consideradas invasoras. Wright (2005) identificó diferencias entre las poblaciones nativas e invasoras de *Caulerpa taxifolia*, Scrosati (2001) observó que la población de *Caulerpa sertularioides* disminuyó en cobertura y densidad un mes antes de que ocurrieran los fenómenos del Niño y La Niña, y sugiere que el conocer la dinámica poblacional de *C. sertularioides*, ayudaría a entender mejor fenómenos naturales que afectan las zonas costeras, en este caso de Baja California.

El objetivo de este estudio es describir la demografía de *Caulerpa paspaloides* var. *wudermannii* en Campeche, México, durante dos años e identificar las temporadas de establecimiento y reproducción, y explorar el potencial invasivo de la especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio se localiza en la Reserva de la Biosfera de Los Petenes, en el noroeste del estado de Campeche, (19°58'19"N - 90°29'40"W), tiene un clima cálido seco, con temperatura promedio de 26°C y precipitación anual de 819mm (CONABIO 2009). Se puede observar que el promedio anual de temperatura se incrementó casi medio grado del 2006 al 2011 y la precipitación disminuyó ligeramente (Fig. 1).

Esta zona se distingue por la presencia de islas de vegetación arbolada conocida como Petenes, las cuales se desarrollan alrededor de cuerpos de agua, comúnmente formados por el manto freático que drena hacia el Golfo de México (Villalobos, Z. G., 2004), así como de selva baja caducifolia y manglar. En la zona costera, bordeada por el manglar, crecen extensas comunidades de pastos marinos de las especies *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme* y *Halodule wrightii*, y numerosas especies de algas feófitas, rodófitas, clorófitas, y dentro de estas últimas, el género *Caulerpa* según los registros de Francois & Correa (2000) y Pacheco, Pacheco-Ruiz, Ramos,

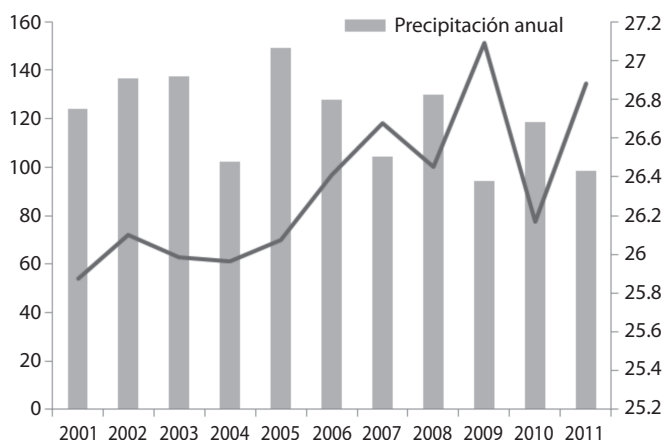


Fig. 1. Precipitación promedio anual (mm) y temperatura promedio anual (°C) entre 2001-2011 (CONAGUA, 2012).
Fig. 1. Average annual precipitation (mm) and mean annual temperatures in the years 2001-2011 (CONAGUA, 2012).

Cetz-Navarro & Soto (2009) está representado por numerosas especies.

Debido a la presencia de lluvias marcadamente estacionales en la región, se puede distinguir con claridad una época seca, de diciembre a mayo y una época lluviosa de junio a noviembre (CONABIO 2009). El rango de oscilación de la temperatura en 2010 y 2011 fue de 21° a 30°C, siendo mayo el mes más cálido; en cuanto a la precipitación, los niveles fueron mayores de junio a septiembre 2010.

En abril 2009, se realizó una campaña de trabajo de campo a la localidad denominada Río Verde en la Reserva de la Biosfera Los Petenes, en donde se recolectaron diversas especies de *Caulerpa* para ser identificadas. Se encontraron siete especies las cuales fueron herborizadas e identificadas. Se eligió como objeto de estudio a *C. paspaloides* var. *wudermanni* (Weber-van Bosse) ya que es la especie de la que se registró una mayor cobertura con respecto a las otras algas y una distribución más amplia en la zona de Río Verde. *C. paspaloides* var. *wudermanni* posee un talo compuesto con un estolón anclado por rizoides transparentes, un eje erecto con varias frondas compuestas, con rúmulas compuestas en cada fronda; llegan a medir de cinco a 10cm y se desarrolla en aguas tropicales del Golfo de México y del Caribe y en zonas de manglar.

En el sitio de muestreo seleccionado, se registraron las coordenadas de localización geográfica, profundidad y con una sonda multiparamétrica YSI, se registraron en el agua los valores de temperatura, salinidad, pH, Oxígeno disuelto (O_2) y en el laboratorio se determinaron los nutrientes amonio (NH_4), fósforo reactivo soluble (FRS). Se recolectaron muestras de sedimento para determinar nutrientes en agua intersticial, porcentaje de materia y carbono orgánico a tres diferentes estratos de profundidad, y se efectuó un análisis granulométrico para caracterizar el tipo de suelo.

Para el análisis demográfico se realizaron las siguientes actividades en mayo y junio de los años 2010 y 2011: para estimar la cobertura de *C. paspaloides* var. *wudermanni* se trazó un transecto permanente de 10m, paralelo a la costa. Se evaluó el porcentaje de la cobertura cada 50cm a ambos lados del transecto en un cuadro delimitado por un marco armado de tubo de pvc comercial (policloruro de vinilo) de 50cm² (Fig. 2-A). En 10 puntos al azar fuera del transecto se recolectó toda la biomasa de *C. paspaloides* var. *wudermanni* en una área de 50cm² (Fig. 2-B). El material recolectado fue empacado en bolsas de plástico y se transportó al laboratorio.

Fuera del transecto se marcaron (Fig. 2-C) las frondas de *C. paspaloides* var. *wudermanni*

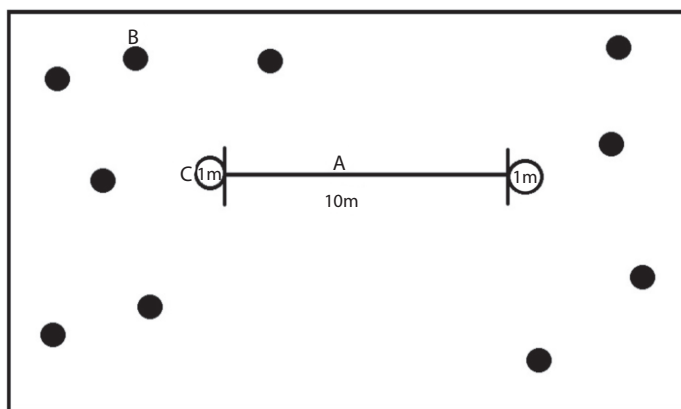


Fig. 2. (A) El transecto que se hizo a 5 km de la costa, donde se registraron las coberturas, (B) los puntos donde se extrajo *C. paspaloides* var. *wudermanni* (fuera del transecto) y (C) donde se marcaron las frondas.

Fig. 2. (A) The transect, which was 5 km from the coast, where the coverage was registered, (B) points where *C. paspaloides* var. *wudermanni* was extracted (outside of the transect) and (C) where the fronds were labeled.

con alambres rojos brillosos en el eje erecto que las une al estolón (Fig. 3-F); 25 frondas en el 2010 y 50 en el 2011. Dos meses después se hizo un análisis de las frondas marcadas con los alambres y un registro de las que persistían en el sitio de estudio; posteriormente,

las frondas marcadas fueron recolectadas en bolsas de plástico y se trasladaron al laboratorio para evaluar su crecimiento a partir de la marca (Fig. 3).

El material recolectado de *C. paspaloides* var. *wudermanni* en el transecto se colocó en

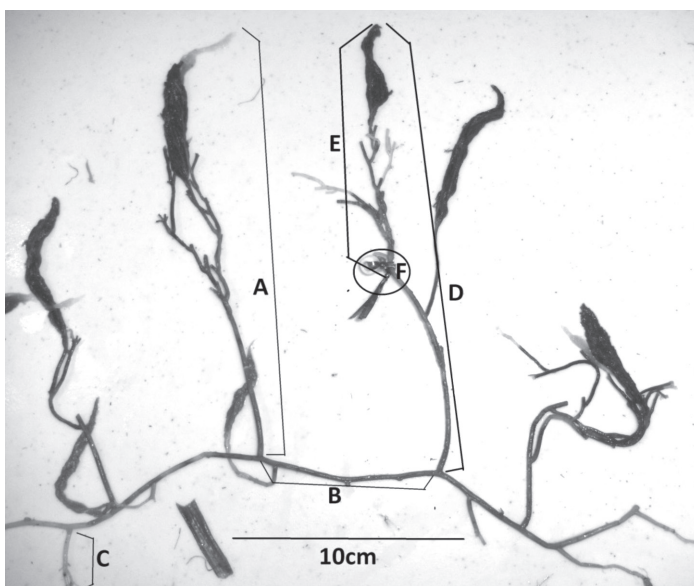


Fig. 3. Mediciones que se realizaron a *C. paspaloides* var. *wudermanni* (A) longitud del Eje erecto (cm), (B) longitud del estolón (cm), (C) longitud del rizoide (cm), (F) indica la marca que fue colocada, y las variables (D) tamaño al tiempo $t+1$ y (E) el tamaño al tiempo t .

Fig. 3. Measurements performed to *C. paspaloides* var. *wudermanni*: (A) The erect shaft length (cm), (B) stolon length (cm), (C) rhizoid length (cm), (F) the tag is shown, and the variables, (D) size at time $t+1$, and (E) size at time t .

tinis de plástico y se contó el número de estolones, número de frondas completas, número de frondas incompletas, se midió el diámetro de cada estolón o de 50 estolones, y registró la biomasa en peso seco. Los estolones son las estructuras que crecen entre dos frondas. Las frondas están unidas a los estolones por ejes erectos. Las frondas completas son las que se formaron recientemente y las incompletas representan la fase terminal de su crecimiento (Fig. 3).

A las frondas de *C. paspaloides* var. *wudermannii* marcadas con alambres rojos brillantes en el eje erecto que las une al estolón que fueron recuperadas se les midió el tamaño antes de la marca y cuánto crecieron desde la marca (Fig. 3, variables E, D). Se contó el número de nuevas ramificaciones a partir de la marca así como el de frondas completas e incompletas (Fig. 3-F); 25 frondas en el 2010 y 50 en el 2011. Para la medición exacta, las altas de cada punto de colecta se acomodaron y pegaron en una cartulina, se fotografiaron y se analizaron las fotos con el programa Launch VisionWorksLS (Fig. 3); se midió por medio de una escala en cm, el largo de los ejes erectos (Fig. 3-A), estolones (Fig. 3-B) y rizoides (Fig. 3-C). Esta metodología se adaptó a la utilizada por Duarte et al. (1994) para calcular el Intervalo de Plastocrono, y de Mandujano et al. (2001) para el marcado de módulos y evaluación de la tasa de crecimiento.

A partir de la información recabada durante los censos realizados en la población de *C. paspaloides* var. *wudermannii* durante los meses de mayo y junio de 2010 y 2011, se comparó el registro del cambio que tuvo la población en el transcurso del año por medio de las coberturas (áreas de 50cm²) y las diferencias observadas en la arquitectura del alga en cada temporada (las algas marcadas con alambre). Los datos de biomasa en peso seco, número de estolones, frondas completas e incompletas, crecimiento en las frondas recolectadas y los diámetros de estolones y los datos obtenidos en la arquitectura fueron analizados por medio de un análisis de varianza (ANOVA, Sokal & Rohlf 1995), teniendo como factor las fechas de muestreo.

Con base en las diferencias significativas entre grupos, obtenidas con las ANOVA (Tukey), se caracterizaron las temporadas de crecimiento y reproducción.

La tasa de crecimiento de la población se estimó de dos formas: primero se calculó una tasa finita de crecimiento, λ , $\lambda = n_{t+1}/n_t$ considerando el tamaño de la planta (en cm), medido de todo el eje erecto marcado ($t+1$) (Fig. 3-D) y antes de la marca (t) (Fig. 3-E). Donde n_t es el tamaño de la fronda en el tiempo t y n_{t+1} es el tamaño de la fronda en el tiempo $t+1$. Esta λ de la fronda se promedió para toda la población censada. La segunda estimación de la tasa finita de crecimiento se hizo utilizando la información de la biomasa observada en los puntos muestreados aleatoriamente. La fórmula usada es la misma ($\lambda = n_{t+1}/n_t$) pero en este caso n_t corresponde a la biomasa producida en el punto de muestreo en el tiempo t (mayo) y n_{t+1} es la biomasa del alga observada en el tiempo $t+1$ (junio). Igualmente, esta λ por biomasa producida se promedió para todos los puntos muestreados en la población.

RESULTADOS

Durante 2010 y 2011 se encontraron diferencias significativas entre las medias del número de estolones contados, 56.5±9.06 (mayo-2010), 31.7±2.79 (junio-2010), 37.6±3.45 (mayo-2011) y 43.7±3.82 (junio-2011) (ANOVA, $g=3$, $p=0.02$) (Fig. 4-A). La prueba de Tukey indica que hay dos grupos, uno compuesto de mayo-2010, mayo-2011 y junio-2011 y el otro grupo de junio-2010, mayo-2011 y junio 2011 (Tukey, $p<0.01$) (Fig. 4-A).

En los promedios del número de frondas incompletas también se observaron diferencias en los diferentes muestreos y años de estudio, 87.5±16.40 (mayo-2010), 141.5±15.25 (junio-2010), 128.3±14.82 (mayo-2011) y 168.6±13.04 (junio-2011) (ANOVA, $g=3$, $p>0.1$) (Fig. 4-B). Los contrastes independientes indicaron que hay dos grupos, uno compuesto de mayo-2010, junio-2010 y mayo-2011 (Tukey, $p<0.05$) y el otro de junio-2010, mayo-2011 y junio 2011 (Tukey, $p<0.05$) (Fig. 4-A).

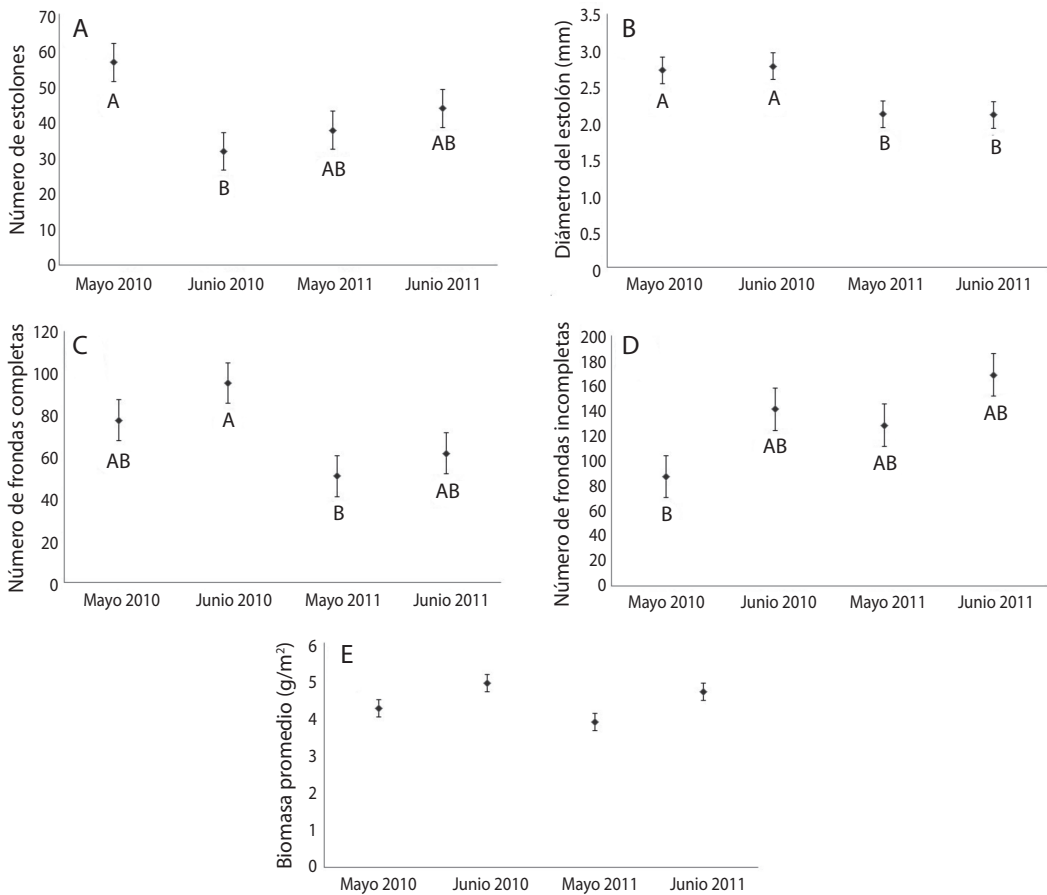


Fig. 4. (A) Número de estolones de *C. paspaloides* var. *wudermanni* en mayo y junio 2010 y 2011 mostrando los grupos A, B y AB, (B) Promedios del diámetro de estolones de *C. paspaloides* var. *wudermanni*, en mayo y junio 2010 y 2011 mostrando los grupos A y B, (C) Número de frondas completas de *C. paspaloides* var. *wudermanni*, en mayo y junio 2010 y 2011 mostrando los grupos A, B y AB, (D) Número de frondas incompletas de *C. paspaloides* var. *wudermanni*, en mayo y junio en el 2010 y 2011 mostrando los grupos A, B y AB y (E) Promedios de la biomasa (g/m²) de *C. paspaloides* var. *wudermanni*, en mayo y junio 2010 y 2011, en la Reserva de la Biosfera de Los Petenes, Campeche, México.

Fig. 4. (A) Number of stolons of *C. paspaloides* var. *wudermanni* measured in both May-June 2010 and May-June 2011 as well as the groups A, B and AB, (B) the average diameter of stolons of *C. paspaloides* var. *wudermanni* shown measured in both May-June 2010 and May-June 2011 along with the groups A and B, (C) the number of complete fronds of *C. paspaloides* var. *wudermanni* shown in both May-June 2010 and May-June 2011 as well as the groups A, B and AB, (D) This graphic shows the number of incomplete fronds of *C. paspaloides* var. *wudermanni* measured in both May-June 2010 and May-June 2011 along with the groups A, B and AB and (E) the average biomass (g/m²) of *C. paspaloides* var. *wudermanni* measured in both May-June 2010 and May-June 2011, in the Biosphere Reserve of Los Petenes, Campeche, Mexico.

Las medias del número de las frondas completas fue 77.5 ± 13.47 en mayo-2010, 95.3 ± 8.47 en junio-2010, 50.8 ± 19.93 en mayo-2011, y de 61.7 ± 12.83 en junio-2011 (ANOVA, $g/l=3$, $p>0.1$) (Fig. 4-C); en este caso los contrastes indicaron que hay dos grupos, uno que lo integran mayo-2010, junio-2010 y junio-2011

(Tukey, $p<0.05$) y el otro por mayo-2011, junio 2011 y mayo-2010 (Tukey, $p<0.05$) (Fig. 4-C).

Los promedios del diámetro de estolones (cm) fueron de 0.2721 ± 0.001250 en mayo-2010, de 0.27 ± 0.001 en junio-2010, de 0.21 ± 0.007 en mayo-2011, y para junio-2011 de 0.21 ± 0.004 (ANOVA, $g/l=3$, $p<0.001$) (Fig.

4-D). Se obtuvieron dos grupos, uno que lo integran los censos de 2010 (Tukey, $p<0.05$) y el otro los censos de 2011 (Tukey, $p<0.05$) (Fig. 4-D). Por el contrario no se encontraron diferencias significativas entre los promedios de biomasa durante los dos años (g/m^2) 4.24 ± 0.66 (ANOVA, $g/3$, $p=0.46$) (Fig. 4-E).

No se encontraron diferencias significativas entre los cuatro meses de muestreo en las medidas de la longitud de los rizoides (cm) (may-2010, jun-2010, may-2011 y jun-2011) (ANOVA, $g/3$, $p=.077$) (Fig. 5-A), teniendo un promedio de 4.96 ± 0.125 . Sin embargo, sí se encontraron diferencias significativas en las longitudes de los estolones (cm) (ANOVA, $g/3$, $p>0.1$) (Fig. 5-B). En la prueba de

Tukey se obtuvieron dos grupos para estolones, uno que lo integran mayo-2010 y junio-2010 (Tukey, $p<0.05$) (Año 2010, $3.47\text{cm}\pm0.15$) y el otro por mayo-2011 y junio 2011 (Año 2011, $4.28\text{cm}\pm0.17$) (Tukey, $p<0.05$) (Fig. 5-B). En las longitudes de los ejes erectos (cm) se observan diferencias (ANOVA, $g/3$, $p<0.01$) (Fig. 4.3). Para los ejes erectos la prueba de Tukey mostró dos grupos, el primero compuesto de los registros realizados en 2010 ($12.67\text{cm}\pm0.51$) (Tukey, $p<0.05$), y otro por los del 2011 ($10.69\text{cm}\pm0.52$) (Tukey, $p<0.05$) (Fig. 5-C).

En el año 2010 se recolectaron las frondas a los 39 días y en el 2011 se recolectaron a los 35 días. Se estimó la tasa finita de crecimiento

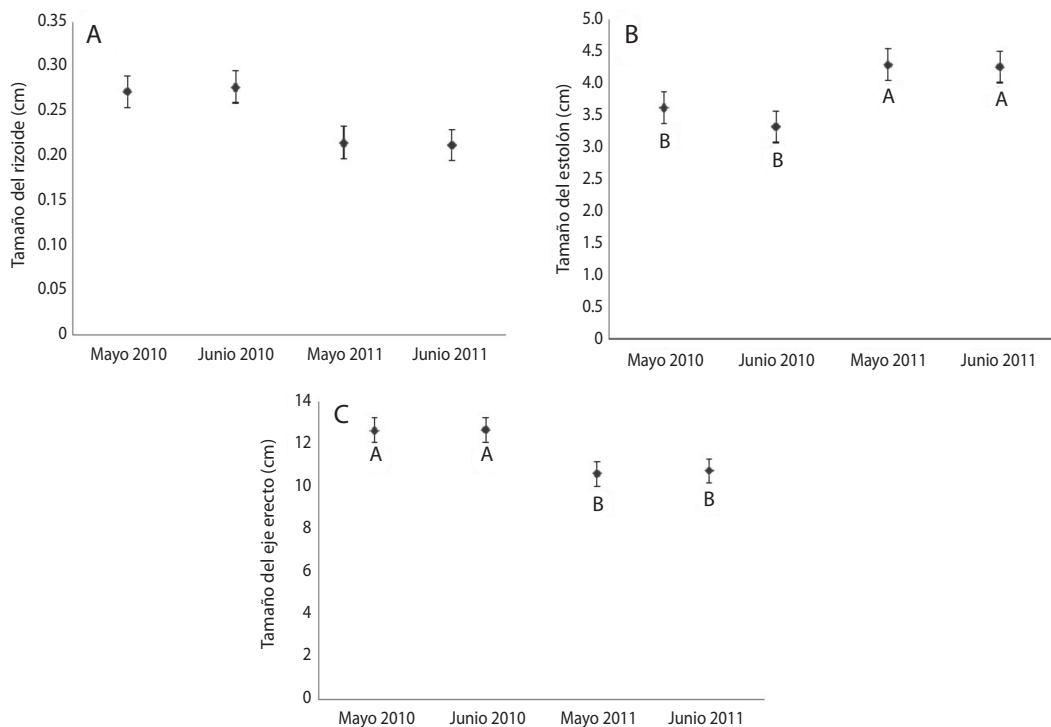


Fig. 5. Longitudes promedio (cm) de (A) rizoides que se registraron en mayo -junio 2010 y mayo-junio 2011 para *C. paspaloides* var. *wudermanni* (B) estolones que se registraron en mayo -junio 2010 y mayo-junio 2011 para *C. paspaloides* var. *wudermanni* mostrando los grupos A y B y (C) ejes erectos que se registraron en mayo -junio del 2010 y mayo-junio del 2011 para *C. paspaloides* var. *wudermanni* mostrando los grupos A y B, en La Reserva de la Biosfera de Los Petenes, Campeche, México.

Fig. 5. The average lengths (cm) (A) of rhizoids recorded in both May-June 2010 and May-June 2011 to *C. paspaloides* var. *wudermanni* (B) of stolons which were recorded in both May-June 2010 and May-June 2011 to *C. paspaloides* var. *wudermanni* showing groups A and B. and (C) of erect axes were recorded in both May-June 2010 and May-June 2011 to *C. paspaloides* var. showing *wudermanni* groups A and B, in the Biosphere Reserve of Los Petenes, Campeche, Mexico.

CUADRO 1

Promedio de FRS y Amonio (NH₄), CO y materia orgánica del agua y los sedimentos en tres diferentes estratos en la Reserva de la Biosfera de Los Petenes, Campeche, México

TABLE 1

Average of FRS and ammonium (NH₄), CO and the organic matter of the water and the sediments which came from three different strata in the Biosphere Reserve of Los Petenes, Campeche, Mexico

	FRS(μM)	NH ₄ (μM)	% CO	% MO
Sedimentos Estrato superior	0.818	944.273	8.09	14.08
Sedimentos Estrato inferior	4.665	909.058	4.23	7.36
Sedimentos Estrato medio	-	-	5.69	9.91
Nutrientes en agua	0.631	18.485	-	-

(λ) con las frondas marcadas de 2.38±0.15 en 2010 y de 1.80±0.36 en 2011. Para la segunda estimación con los datos de biomasa se obtuvo una λ para la población de 1.20±0.13 en el 2010 y de 1.35±0.15 en el 2011. Se estimó una supervivencia de 0.2 en el 2010 y 0.36 en el 2011. En el 2010 se registró un promedio de 21 frondas incompletas y 12.5 ramificaciones por fronda, y en el 2011 un promedio de 1 fronda incompleta y 1.25 ramificaciones por fronda.

Los valores registrados de O₂ disuelto en la columna de agua son altos, y cuando se revisa el porcentaje de saturación éste es mayor del 100%, el cual no es atribuible a variables físico-químicas sino a la actividad fotosintética de los pastos y algas. La salinidad y temperatura varían a lo largo del año alcanzándose valores de salinidad hasta de 43ups y la temperatura aumenta hasta un promedio de 26.5°C durante la época de secas, con 8mg/L de O₂ y pH de 7.5. Podemos apreciar que es una zona rica en materia orgánica y carbono orgánico en el sedimento, el cual está constituido por limos (56%), arcillas (37%) y arenas (6%) fundamentalmente (Cuadro 1). El amonio en agua se encuentra en los rangos reportados como normales para zonas de pastos marinos tropicales (Duarte, 1990), al igual que los valores de fósforo los cuales son bajos. En el caso del agua intersticial de los sedimentos, los valores de amonio son muy altos y los de fósforo también se incrementan, pero de acuerdo con la literatura, ambos están dentro de los valores reportados para sedimentos en zonas tropicales (Duarte, 1990).

DISCUSIÓN

En este estudio se encontró que la población de *C. paspaloides* var. *wudermannii* creció con una λ=2.35 para los individuos y λ=1.16 para la población en el 2010, y en el 2011 de λ=1.62 y λ=1.21, respectivamente. Para otras especies de *Caulerpa* se ha reportado crecimiento (6.17mm por día) y reclutamientos mayores en condiciones controladas, con valores de λ entre 2.5 y 2.9 (Ruesink & Collado-Vides 2006), por lo que los valores calculados de λ para *C. paspaloides* var. *wudermannii* en condiciones naturales, podemos considerarlos altos, pero menores a los reportados para otras especies de *Caulerpa* spp.

Al comparar el crecimiento de *C. paspaloides* var. *wudermannii* con especies con las que comparte el hábitat en la costa de Los Petenes, como es el pasto marino *T. testudinum*, se reporta que en el Caribe los haces verticales de *T. testudinum* tienen una expectativa de vida de seis a nueve años, y bajas tasas de mortalidad de 0.75 unidades logarítmicas por año (Gallegos, 1995). En este estudio podemos apreciar que las frondas de *C. paspaloides* var. *wudermannii* tienen una tasa de crecimiento mayor y una longevidad menor, y una supervivencia de 0.2 en el 2010 y 0.36 en el 2011, coincidiendo con lo reportado para otras especies de *Caulerpa* por (Ruesink & Collado-Vides 2006). De acuerdo con Gallegos et al. (1995) las poblaciones de *T. testudinum* en el Caribe tienen una tasa de crecimiento y fragmentación menores, y mayor cobertura y longevidad.

El no encontrar diferencias significativas en la biomasa *C. paspaloides* var. *wudermannii*, podría indicar que no existe un aumento o dominancia de la población en el área de estudio, como se ha visto empíricamente. En las investigaciones de Wraith (2005), Scrosati (2001), Ruesink & Collado-Vides (2006), encontraron una correlación positiva con el aumento en la biomasa de las poblaciones de *Caulerpa* y el aumento del número y tamaño de sus estructuras. Esto puede indicarnos que las respuestas en el desarrollo de *C. paspaloides* var. *wudermannii* se dan de una forma diferente en la zona de Los Petenes, Campeche que en el Mediterráneo.

Ceccherelli & Cinelli (2002), en un estudio de largo plazo, no encontraron diferencias significativas entre la densidad del pasto marino *Cymodocea nodosa* y *C. taxifolia* en la costa sur de la isla de Elba, en Italia, y propusieron que ambas especies alcanzaron un equilibrio. Este hecho puede ser comparable en la relación que se presenta entre las poblaciones de *C. paspaloides* var. *wudermannii* y los pastos marinos de la zona de Campeche, los cuales son regulados por factores abióticos como las temporadas anuales de Nortes y huracanes, que afectan la cobertura de la vegetación acuática sumergida en el área.

Salazar-Vallejo (2002) señala que los huracanes afectan la cobertura de la vegetación acuática sumergida, principalmente la de las algas, ocasionando su disminución o desaparición, aunque en dos meses pueden recuperar hasta el 90% de la cobertura original, siendo las algas clorofitas las primeras en restablecerse; en contraste con las poblaciones de pastos marinos, los cuales no son afectados de la misma forma por los huracanes. Esto se debe a que las poblaciones de *T. testudinum* responden a la dinámica sedimentaria, variando la tasa de crecimiento de los haces verticales, lo que refleja, por un lado, la estacionalidad de los pastos marinos y su capacidad de respuesta a perturbaciones producidas por huracanes y tormentas tropicales (Gallegos et al. 1995). Los pastos marinos tienen la capacidad de colonizar las zonas en donde disminuye o

desaparecen las poblaciones de *Caulerpa taxifolia*, tal como observó Thomas (2003) en la Bahía Moreton, Australia.

Los factores bióticos como la herbívora, también puede jugar un papel importante en el control de la invasión y crecimiento explosivo de *C. paspaloides* var. *wudermannii*. Sin embargo, las algas han desarrollado diferentes adaptaciones para contrarrestarla, como son la formación de carbonato de calcio o la producción de sustancias tóxicas como la caulerpina (Doty 1966). Sin embargo, muchos herbívoros también han desarrollado mecanismos para superar las defensas del alga, y consumirla sin ningún problema (Padilla 1989). Aunque aún no hay suficiente evidencia de las propiedades benéficas o dañinas de la caulerpina (Cengiz, Cavas, Yurdakoc, & Pohnert 2011), se puede sugerir que las especies de la fauna marina en la zona costera de Campeche, poseen estos mecanismos y son capaces de consumir *C. paspaloides* var. *wudermannii*. En el Mediterráneo de acuerdo a Boudouresque, Lemée, Mari, & Meinesz (1996), la especie *Paracentrotus lividus* es capaz de detectar las toxinas de las algas, y prefiere morir de inanición que alimentarse de *C. taxifolia*.

Otro factor biótico que podría afectar a *C. paspaloides* var. *wudermannii* es la competencia con otras especies de algas y con los pastos marinos, en este caso *T. testudinum*, tal y como reportan Martínez-Daranas, Cano, Mallo & Clero (2009) y Williams (2007). Ceccherelli & Cinelli (1997) confirman este tipo de interacción negativa sobre la cobertura de *C. nodosa* por parte de *C. taxifolia*, en lo que se refiere a la obtención exitosa de los nutrientes y a su administración efectiva cuando hay carencia o disminución de los mismos, como sería durante la temporada de invierno en que *C. taxifolia* es más eficiente que *C. nodosa*. Holmer, Marbá, Lamote, & Duarte (2009) confirman la misma interacción negativa entre *Caulerpa* sp. y *Posidonia oceanica*, ya que observaron que los sedimentos se deterioraron debido al desarrollo de *Caulerpa* sp. que afectó negativamente la colonización y cobertura posterior de *P. oceanica*.

Los factores abióticos que permiten el establecimiento y abundancia del género *Caulerpa*, son la presencia de sedimentos suspendidos en el agua, déficit de oxígeno y altas temperaturas (Thomas 2003). En este caso, la zona de estudio tiene temperaturas cálidas (promedio de 26°C), importantes aportes de sedimentos suspendidos que son arrastrados por los ríos y escurrimientos, indicándonos que son condiciones en las cuales *C. paspaloides* var. *wudermannii* se desarrolla. En este estudio, el no presentar un aumento de cobertura de un año para otro y no presentar grandes biomásas como las reportadas por Wright (2005), nos indican que las poblaciones de *C. paspaloides* var. *wudermannii* se mantienen estables. Esto es de esperarse ya que Pacheco et al. (2009) indican que las zonas de manglar en Los Petenes, Campeche, presentan menor perturbación antropogénica, en comparación con las localizadas en la zona de muelle y en la termoeléctrica cercanas al Puerto de Campeche. Dumay, Fernandez & Pergent (2002), sugieren que el incremento en la contaminación generada por las actividades antropogénicas, ocasiona la reducción de los pastos marinos como *P. oceanica* y el aumento de las especies de *C. taxifolia* y *Caulerpa racemosa*.

Encontramos grandes cantidades de amonio en la zona de estudio, que consideramos es producido por la degradación natural de los organismos, ya que el amonio que es consecuencia de la contaminación humana tiene sulfatos disueltos. También Holmer et al. (2009) registraron la misma condición en la zona del mar Mediterráneo que está muy influida por la acción del hombre y produce la disminución de las praderas de *P. oceanica* y el surgimiento de nuevas especies invasoras de *Caulerpa*. Con respecto a los nutrientes, sugerimos que las poblaciones de *T. testudinum* y *C. paspaloides* var. *wudermannii* se encuentran en equilibrio y que los cambios anuales en el crecimiento de la especie están regulados principalmente por las condiciones climáticas prevalecientes en la zona de estudio, como son los Nortes y huracanes. Además hay que considerar que en Los Petenes se reportan condiciones de

poca perturbación antropogénica como indican Pacheco et al. (2009). Sería interesante realizar la demografía de *C. paspaloides* var. *wudermannii* en lugares con gran perturbación antropogénica. Glardon, Walters, Olsen, Stam & Quintana-Ascencio (2005) proponen que las zonas con mayor población humana, con latitudes bajas y con influencia a la costa, son más susceptibles a tener invasiones de *Caulerpa*.

En el ciclo de vida de *Caulerpa paspaloides* var. *wudermannii*, la abundancia de frondas incompletas en mayo y junio indica, que los individuos se encuentran en estado reproductivo terminal (Phillips 2009). O'Neal & Prince (1982) reportan que en el caso de *C. paspaloides* en los meses de temperaturas bajas disminuye el crecimiento y aumenta la expansión y fragmentación, y en los meses de temperaturas altas disminuye la fragmentación y aumenta el crecimiento, tal y como también reportan Scrosati (2001) y Thomas (2003). Con respecto a la supervivencia de las frondas en *Caulerpa prolifera*, Terrados & Ross (1992) reportan que ésta es mayor en los meses cálidos (siete días) y menor durante los meses fríos (cuatro-séis días), lo cual encontraron que es similar a lo reportado en otros experimentos para diferentes especies de *Caulerpa*, en lo que respecta al crecimiento de las frondas y la tolerancia a la temperatura. Glardon et al. (2008), West & West (2007) y Glasby & Gibson (2007) reportan que las especies de *Caulerpa* pueden vivir a temperaturas no menores de 15°C y no mayores de 30°C, aunque para el caso particular de *C. taxifolia*, se ha registrado que sobreviven a temperaturas no menores de 10°C.

Otra de las partes importantes para el establecimiento y crecimiento de *Caulerpa* son los estolones, ya que son capaces de producir nuevas frondas y rizoides, aunque son difíciles de observar pues se encuentran enterrados en el sustrato. Los estolones que sobreviven en invierno tienden a establecerse y restaurar la colonia (Glardon et al. 2005). Además del estolón, los rizoides se consideran importantes ya que facilitan la colonización, incluso si es un fragmento pequeño del estolón (Khou et al. 2007).

En este estudio no se encontraron frondas enterradas, lo cual para Wrieth (2005) es evidencia de fragmentación y para Davis et al. (2009) aquellas frondas que no estén adheridas a un estolón, son evidencia de fragmentación. Puede considerarse un indicador de que la reproducción sexual es más frecuente en las poblaciones de *C. paspaloides* var. *wudermannii* en Los Petenes, Campeche, que en las poblaciones de *C. taxifolia* en el Mediterráneo y en Australia como lo confirma Wrieth (2005).

En la zona de estudio se aprecian dos etapas para *C. paspaloides* var. *wudermannii*; la reproductiva y la de crecimiento durante los meses de secas (diciembre y mayo), por medio del aumento de frondas incompletas en junio 2010 y 2011 (Fig. 4-C) y la de desarrollo y colonización (junio y noviembre), por medio del decaimiento de estolones en el adelanto de lluvias del 2010 (Fig. 4-A). La población de *C. paspaloides* var. *wudermannii* se encuentra creciendo y desarrollándose, a pesar de que la cobertura sugiere que es una población en equilibrio y que no se está expandiendo, esto puede sugerir que es controlada por factores abióticos (nortes, huracanes, lluvias, temperatura) y bióticos como es la dominancia de las especies de pastos marinos, con los cuales constituye una de las comunidades florísticas más importantes en la costa del Golfo de México.

Es importante continuar con este tipo de estudios, para detectar cambios en su crecimiento que indiquen una probable invasión, ya que muchos fenómenos naturales cada día se hacen más impredecibles por el calentamiento global, las perturbaciones en la zona costera son más frecuentes y el mar está en continuo cambio. Esto con el fin de conservar la biodiversidad florística que le confiere un gran valor en los servicios ecológicos que proporcionan al ecosistema, no solo en la Reserva de la Biosfera Los Petenes, Campeche, México, sino en otras Áreas Naturales del mundo.

AGRADECIMIENTOS

Al Departamento de Hidrobiología de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud

de la UAM Iztapalapa por el financiamiento para la realización del trabajo, en el marco de la Investigación de los Pastos Marinos del Golfo de México. A Carlos Federico Candelaria Silva por la identificación de las especies algales recolectadas y las sugerencias dadas para este trabajo. Al Instituto de Ecología, UNAM, por financiamiento de Presupuesto Operativo de MMS. A Joanne Peel por la revisión del inglés del texto.

RESUMEN

La vegetación subacuática de Los Petenes, Campeche, México, se destaca por su gran diversidad florística, compuesto por una gran variedad de pastos marinos y varias especies del género *Caulerpa* sp. *Caulerpa* es un género de relevancia ecológica, con especies como la *Caulerpa taxifolia*, que es invasiva en el Mediterráneo, con un impacto negativo en varias plantas sub-acuáticas nativas, pero poco se sabe acerca de la demografía y la dinámica poblacional de las especies de *Caulerpa* y su contribución a las redes alimenticias. El objetivo general es conocer la demografía de *Caulerpa* sp., por medio del número de estolones, frondas completas e incompletas, el diámetro de los estolones y la biomasa. El estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera de Los Petenes, en Campeche, México. La Vegetación Acuática Sumergida (VAS) en la Biosfera de los Petenes está constituida por poblaciones tanto mono-específicas como mixtas de las especies de pastos marinos *Thalassia testudinum*, *Halodule wrightii* y *Syringodium filiforme*. Aunque las especies de algas clorófitas, feofitas y rodófitas son elementos fundamentales de la VAS, destacan por su cobertura y abundancia las especies de *Caulerpa*. En mayo y junio del 2010, hubo diferencias significativas de la cantidad de estolones, su diámetro, frondas completas e incompletas y el tamaño de los estolones como el de los ejes erectos. En el 2010 el valor de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) fue de 2.38 ± 0.15 con el método de las marcas y con el de la biomasa 1.20 ± 0.13 y en el 2011 los valores fueron de 1.80 ± 0.36 con las marcas y de 1.35 ± 0.15 con la biomasa. Los resultados indican que la población está creciendo, pero es controlada por factores bióticos y abióticos. A pesar de que no se detecta la especie como una amenaza aparente, sugerimos que se continúen estos estudios demográficos sobre *C. paspaloides* var. *wudermannii* e incluso de otras especies del mismo género. No solo para detectar una invasión o un crecimiento explosivo, sino porque la presencia de estas especies no indican condiciones bajas en oxígeno y altas en sulfatos.

Palabras clave: ecología de poblaciones, clorófitas, *Caulerpa paspaloides* var. *wudermannii*, Petenes, tasa finita de crecimiento.

REFERENCIAS

- Boudouresque, C. F., Lemée, R., Mari, X., & Meinesz, A. (1996). The invasive alga *Caulerpa taxifolia* is not a suitable diet for the sea-urchin *Paracentrotus lividus*. *Aquatic Botany*, 53, 245-250.
- Ceccherelli, G. & Cinelli, F. (1997). Short-term effects of nutrient enrichment of the sediment and interactions between the seagrass *Cymodocea nodosa* and the introduced green alga *Caulerpa taxifolia* in a Mediterranean bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 217, 165-177.
- Ceccherelli, G. & Sechi, N. (2002). Nutrient availability in the sediment and the reciprocal effects between the native seagrass *Cymodocea nodosa* and the introduced rhizophytic algae *Caulerpa taxifolia*. *Hydrobiologia*, 474, 57-66.
- Cengiz S., Cavas, L., Yurdakoc, K., & Pohnert, G. (2011). The sesquiterpene caulerpenyne from *Caulerpa* spp. is a lipoxygenase inhibitor. *Marine Biotechnology*, 13, 321-326.
- CONAGUA www.conagua.gob.mx Fecha de consulta 23/04/2012.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P., & van der Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253-260.
- Davis, A. R., Ferguson, A. M., & Wright, J. T. (2009). Structural complexity facilitates accumulation and retention of fragments of the invasive alga, *Caulerpa taxifolia*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 371, 163-169.
- Dreckmann, E. K. (1998). *Clasificación y nomenclatura de las macroalgas marinas bentónicas del Atlántico mexicano*. UAM, Iztapalapa, CONABIO.
- Doty, M. S. (1966). Caulerpicin, a toxic constituent of *Caulerpa*. *Nature*, 211, 990.
- Duarte, C. M. (1990). Seagrass nutrient content. *Marine Ecology Progress Series*, 67, 201-207.
- Duarte, C. M., Marbá, N., Agawin, N., Cebrián, J., Enriquez, S., Fortes, M. D., Gallegos, M. E., Merino, M., Olesen, B., Sand-Jensen, K., Uri, J., & Vermaat, J. (1994). Reconstruction of seagrass dynamics: age determinations and associated tools for the seagrass ecologist. *Marine Ecology Progress Series*, 107, 211-222.
- Dumay, O., Fernandez, C., & Pergent, G. (2002). Primary production and vegetative cycle in *Posidonia oceanica* when in competition with the green algae *Caulerpa taxifolia* and *Caulerpa racemosa*. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 82, 379-387.
- Francois, J. & Correa, J. S. (2000). Análisis de la fragmentación del paisaje en el área protegida "Los Petenes", Campeche, México. *Investigaciones Geográficas. Boletín del instituto de Geografía, UNAM*, 43, 42-59.
- Gallegos, M. (1995). *Dinámica de poblaciones y crecimiento de los pastos marinos caribeños Thalassia testudinum, Banks ex König, Syringodium filiforme Kütz. y Halodule wrightii* Ascherson. (Tesis inédita de Doctorado) Universidad Nacional Autónoma de México, Biblioteca Central de la UNAM.
- Gallegos, M. (2010). Pastos Marinos. In *La biodiversidad de Campeche* (pp. 204-209). Gobierno del Estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, El Colegio de la Frontera Sur. México: (CONABIO).
- Garduño-Solórzano, M., Godínez, J. L., & Ortega, M. M. (2005). Distribución geográfica y afinidad por el sustrato de las algas verdes (CHLOROPHYCEAE) bénticas de las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 76, 61-78.
- Glardon, C., Walters, L., Olsen, J., Stam, W., & Quintana-Ascencio, P. (2005). Predicting risks of invasion of *Caulerpa* species in Florida. *Biological Invasions*, 10, 1147-1157.
- Glasby, T. M. & Gibson, P. T. (2007) Limited evidence for increased cold-tolerance of invasive versus native *Caulerpa taxifolia*. *Marine Biology*, 152, 255-263.
- Holmer, M., Marbá, N., Lamote, M., & Duarte, C. M. (2009) Deterioration of sediment quality in seagrass meadows (*Posidonia oceanica*) invaded by macroalgae (*Caulerpa* sp.). *Estuaries and Coasts*, 32, 456-466.
- Khou, M., Paul, N. A., Wright, J. T., & Steinberg, P. D. (2007). Intrinsic factors influence the attachment of fragments of the green alga *Caulerpa filiformis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 352 (2), 331-342.
- Mandujano, M. C., Montaña, C., Franco, M., Golubov, J., & Flores-Martínez, A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology*, 82, 344-359.
- Martínez-Daranas, B., Cano Mallo, M., & Clero, L. (2009). Los pastos marinos de Cuba: estado de conservación y manejo. *Serie Oceanológica*, 5, 24-44.
- O'Neal, S. W., & Prince, J. S. (1982). Relationship between seasonal growth, photosynthetic production and apex mortality of *Caulerpa paspaloides* (Chlorophyceae). *Marine Biology*, 72, 61-67.
- Ortega, M., Godínez-Ortega, J., & Garduño, G. (2001). Catálogo de algas bénticas de las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe. Cuadernos del IBUNAM No. 34. UNAM, CONABIO.

- Padilla, K. D. 1989. Algal structural defenses: form and calcification in resistance to tropical limpets. *Ecology*, 70, 835-842.
- Pacheco, M. C., Pacheco-Ruiz, I., Ramos, J., Cetz-Navarro, N. P., & Soto, J. L. (2009). Presencia del género *Caulerpa* en Bahía de San Francisco de Campeche, Cam. *Hidrobiológica*, 19 (3), 57-69.
- Pedroche, F. F., Silva, P. C., Aguilar-Rosas, L. E., Dreckmann, K. M., & Aguilar-Rosas, R., (2005). *Catálogo de las algas marinas bentónicas del Pacífico de México. I. Chlorophycota*. México, D.F.: Universidad Autónoma Metropolitana/Universidad Autónoma de Baja California/University of California
- Phillips, J. A. & Price, I. R. (2002). How different is Mediterranean *Caulerpa taxifolia* (Caulerpales: Chlorophyta) to other populations of the species? *Marine Ecology Progress Series*, 238, 61-71.
- Phillips, J. A. (2009). Reproductive ecology of *Caulerpa taxifolia* (Caulerpaceae, Briopsidales) in subtropical eastern Australia. *European Journal of Phycology*, 44(1), 81-88.
- Ruesink, J. L. & Collado-Vides, L. (2006). Modeling the increase and control of *Caulerpa taxifolia*, an invasive marine macroalga. *Biological Invasions*, 8, 309-325.
- Salazar-Vallejo, I. (2002). Huracanes y biodiversidad costera tropical. *Revista de Biología Tropical*, 50(2), 415-428.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. (1995). *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. New York: W. H. Freeman and Co.
- Scrosati, R. (2001). Population dynamics of *Caulerpa sertularioides* (Chlorophyta, Bryopsidales) from Baja California, Mexico, during El Niño and La Niña years. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81, 721-726.
- Terrados, J. & Ros, J. D. (1992). The influence of temperature on seasonal variation of *Caulerpa prolifera* (Forsskal) Lamouroux photosynthesis and respiration. *Journal of Experimental Marine Biology Ecology*, 162, 199-212.
- Thomas, J. E. (2003). *Caulerpa taxifolia* in Moreton Bay-distribution and seagrass interactions. (Tesis de licenciatura). The University of Queensland, Australia.
- Villalobos, Z. G. (2004). "Reservas de la Biosfera Costeras: Los Petenes y Ría Celestún". In *El Manejo Costero en México* (pp. 397-412). Universidad Autónoma de Campeche: Centro EPOMEX, SEMARNAT.
- West, E. & West, R. (2007). Growth and survival of the invasive alga, *Caulerpa taxifolia*, in different salinities and temperatures: implications for coastal lake management. *Hydrobiologia*, 577, 87-94.
- Williams, S. L. (2007). Introduced species in seagrass ecosystems: Status and concerns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350, 89-110.
- Williams, S., & Groscholtz, E. D. (2002). Preliminary reports from the *Caulerpa taxifolia* invasion in southern California. *Marine Ecology Progress Series*, 233, 307-310.
- Wright, J. T. (2005). Differences between native and invasive *Caulerpa taxifolia*: a link between asexual fragmentation and abundance in invasive populations. *Marine Biology*, 147, 559-569.

