

Diversidad e historia natural de una comunidad de *Lithothamnion muelleri* y *Sargassum horridum* en el Golfo de California

Diversity and natural history of a *Lithothamnion muelleri*-*Sargassum horridum* community in the Gulf of California

MS Foster^{1*}, LM McConnico¹, L Lundsten¹, T Wadsworth¹, T Kimball¹, LB Brooks¹, M Medina-López², R Riosmena-Rodríguez², G Hernández-Carmona³, RM Vásquez-Elizondo², S Johnson¹, DL Steller¹

¹ Moss Landing Marine Laboratories, Moss Landing, CA 95039, USA. * E-mail: foster@mlml.calstate.edu

² Universidad Autónoma de Baja California Sur, Carretera al Sur km 5.5, La Paz, BCS, México.

³ Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Apartado postal 592, La Paz, BCS, México.

Resumen

Se cuantificó la contribución relativa de la forma rodolítica de *Lithothamnion muelleri*, una especie fundamentales, a la diversidad de macroorganismos en una comunidad también habitada por la macroalga feofita *Sargassum horridum*, cerca de Cabo Los Machos, en la boca de Bahía Concepción, Baja California Sur, México. La composición y abundancia de algas marinas, invertebrados epibénticos y peces se estimó en marzo y octubre de 2003, mientras que los invertebrados endobiontes de los rodolitos (criptofauna) fueron cuantificados en marzo de 2003. De todos los organismos, los rodolitos y *S. horridum* tuvieron las mayores coberturas en los 0.5 km² de fondos de cantos rodados y arena estudiados, de 2 a 8 m de profundidad. Se muestreó un total de 29 especies de algas, 40 taxones de invertebrados bénticos y 33 especies de peces. Como resultado de la pérdida y el reemplazo de taxones, las diversidades de microalgas y peces fueron similares en ambos muestreos, mientras que la de invertebrados disminuyó sin ocurrir reemplazo de marzo a octubre. La cobertura de rodolitos fue similar en ambos muestreos. La cobertura y densidad de *S. horridum* fue altamente estacional, y la flora no rodolítica varió de abundancia de *S. horridum* (35% de cobertura) en marzo a abundantes tapetes de algas rojas en octubre (22% de cobertura). Los invertebrados epibénticos más abundantes en marzo fueron el erizo *Arbacia incisa*, los tunicados y los poliquetos; sin embargo, para octubre, el primero ya no estaba presente. *Haemulon maculicauda* y *Calamus brachysomus* fueron los peces más abundantes en ambos muestreos, pero se observaron grandes variaciones temporales especialmente en especies de peces que forman cardúmenes. La densidad de rodolitos en marzo fue de 24 ind m⁻², con numerosos individuos >8 cm de diámetro. Quince rodolitos de varias clases de talla contuvieron 114 taxones criptofaunales, con un promedio de 40 taxones/individuo para los rodolitos más grandes. Estos resultados muestran la importancia de los hábitats de rodolitos para la diversidad, las grandes variaciones temporales en algunas comunidades y la excepcional diversidad de esta comunidad subtropical.

Palabras clave: comunidad, *Lithothamnion*, rodolito, *Sargassum*, especie fundamental, diversidad.

Abstract

We quantitatively assessed the relative contribution of the rhodolith form of *Lithothamnion muelleri*, a likely foundation species, to macroorganism diversity in a community also inhabited by the large fucalean *Sargassum horridum* at a site near Cabo Los Machos at the mouth of Bahía Concepción, Baja California Sur, Mexico. The composition and abundance of seaweeds, epibenthic invertebrates, and fish were estimated in March and October 2003, and invertebrates within rhodoliths (cryptofauna) in March 2003. Rhodoliths and *Sargassum horridum* had the highest cover of all organisms within the 0.5-km², 2–8-m-deep cobble-sand site. A total of 29 species of seaweeds, 40 taxa of benthic invertebrates, and 33 species of fish were sampled in transects and quadrats. Macroalgal and fish diversity were similar between sampling times as a result of loss and replacement of taxa, but benthic invertebrate diversity declined without replacement from March to October. Rhodolith cover was similar at both sampling times. The cover and density of *S. horridum* were highly seasonal, and the non-rhodolith flora changed from abundant *S. horridum* (35% cover) in March to abundant red algal turf in October (22% cover). The sea urchin *Arbacia incisa*, tunicates, and polychaetes were the most abundant epibenthic invertebrates in March, but declined by October, the former to zero. Grunts (*Haemulon maculicauda*) and porgies (*Calamus brachysomus*) were the most abundant fish at both sampling times, but there were large temporal changes in some other species, especially schooling fishes. Rhodolith density in March was 24 ind m⁻², with numerous individuals >8 cm diameter. Fifteen rhodoliths from a range of size classes contained 114 cryptofaunal taxa with an average of 40 taxa/individual in the largest rhodoliths. These results show the importance of rhodolith habitat to diversity, the large temporal changes in some assemblages, and the exceptionally high diversity of this subtropical community.

Key words: community, *Lithothamnion*, rhodolith, *Sargassum*, foundation species, diversity.

Introducción

Durante mucho tiempo se ha reconocido que el número de especies (de aquí en adelante referido como la diversidad) incrementa con la complejidad del hábitat. Las plantas marinas, especialmente las especies grandes de vida larga y morfología compleja, pueden ser la fuente de esta complejidad. Tales plantas (y animales) han sido llamadas especies fundamentales por el gran efecto que tienen en la estructura de la comunidad debido a su presencia, no a su actividad (Dayton 1972, modificado por Bruno y Bertness 2001). Las funciones de las especies fundamentales son similares a las de los “ingenieros del ecosistema”, y Crain y Bertness (2006) han sugerido que las especies fundamentales son “ingenieros dominantes”. Según Bruno y Bertness (2001) los hábitats marinos bentónicos son principalmente formados por la presencia de especies fundamentales. Esta tendencia, contraria al énfasis en efectos tróficos, ha propiciado una más amplia consideración de los procesos importantes para la conservación de la diversidad (Boogert *et al.* 2006).

Los rodolitos, los morfotipos de vida libre de varios géneros de algas coralinas no geniculadas, fueron reconocidos por primera vez como especies fundamentales por Weber-Van Bosse y Foslie (1904), quienes indicaron que ellos dan refugio a un gran número de animales distintos. Trabajos subsecuentes sobre la epifauna y epiflora de los rodolitos, así como sobre su criptofauna (fauna que vive dentro de ellos), han verificado consistentemente la importancia de los rodolitos para las especies asociadas (revisión en Steller *et al.* 2003). Aunque individualmente son pequeños (2–10 cm de diámetro), los rodolitos comúnmente se agregan en grandes mantos alrededor del mundo (Bosence 1983, Foster 2001). La diversidad de organismos que vive sobre los rodolitos probablemente sea resultado de que proporcionan superficies duras para la fijación en lo que de otra forma sería un fondo suave. La diversidad de la criptofauna de los rodolitos se relaciona con el tamaño del talo, la complejidad y posiblemente la dureza de sus formas ramificadas, mientras que la diversidad en los sedimentos circundantes probablemente esté relacionada con la complejidad estructural de las densas agregaciones de rodolitos y fragmentos de rodolitos (Kamenos *et al.* 2003, Steller *et al.* 2003). La diversidad entre las formas rodolíticas más “sólidas”, como *Lithothamnion muelleri*, también puede estar asociada con el tamaño del talo así como con la longevidad.

La comunidad submareal de Cabo Los Machos en el Golfo de California nos brindó la oportunidad de examinar la contribución relativa de los rodolitos de *L. muelleri* a la diversidad de una comunidad que incluye también hábitats rocosos y de sedimento grueso, así como el hábitat proporcionado por el follaje de la macroalga feofita *Sargassum horridum*. Esta última muy probablemente pueda ser considerada también una especie fundamental ya que alberga una epifauna muy diversa (e.g., Edgar y Klumpp 2003). Se han realizado estudios previos de especies asociadas con rodolitos en mantos de rodolitos donde éstos y sus sedimentos derivados son los únicos hábitats

Introduction

It has long been recognized that the number of species (hereafter referred to as diversity) increases with increasing habitat complexity. Marine plants, especially large, long-lived species with complex morphologies, can provide much of this complexity. Such plants (and animals) have been called foundation species because they have a large effect on community structure through their presence, not their actions (Dayton 1972, as modified by Bruno and Bertness 2001). The functions of foundation species are similar to those of “ecosystem engineers”, and Crain and Bertness (2006) suggest that foundation species are “dominant engineers”. Bruno and Bertness (2001) argue that “benthic marine habitats are largely formed by the presence of foundation species”. This refreshing shift backward, away from an emphasis on trophic effects, has led to a broader consideration of processes important to the conservation of diversity (Boogert *et al.* 2006).

Rhodoliths, the free-living morphological forms of a number of nongeniculate coralline algal genera, were first recognized as foundation species by Weber-Van Bosse and Foslie (1904), who noted that they “give shelter as a rule to a great number of quite different animals”. Subsequent reports of rhodolith epifauna and epiflora, and cryptofauna (fauna living within a rhodolith) have consistently verified the importance of rhodoliths to associated species (review in Steller *et al.* 2003, Amado-Filho *et al.* 2007, Figueiredo *et al.* 2007). While individually small (2–10 cm diameter), rhodoliths are commonly aggregated into large beds that occur world-wide (Bosence 1983, Foster 2001). The diversity of organisms living on rhodoliths most likely results from the provision of hard attachment surfaces on what would otherwise generally be a soft bottom. The diversity of the rhodolith cryptofauna is related to thallus size, complexity and perhaps hardness in branched forms, and the diversity within the surrounding sediments is probably related to the structural complexity provided by dense aggregations of rhodoliths and rhodolith fragments (Kamenos *et al.* 2003, Steller *et al.* 2003). The diversity within more “solid” forms like *Lithothamnion muelleri* may also be related to thallus size but also longevity.

The subtidal community at Cabo Los Machos in the Gulf of California provided us with the opportunity to examine the relative contribution of the rhodolith form of *L. muelleri* to the diversity of a community that also included coarse sediment and rock habitats, as well as habitat provided by the large, canopy-forming fucalean *Sargassum horridum*. The latter is also a likely foundation species given that it can harbor a diverse epifauna (e.g., Edgar and Klumpp 2003). Prior assessments of species associated with rhodoliths have been done in rhodolith beds where rhodoliths and largely rhodolith-derived sediments are the only habitats available (Foster 2001). Our sampling and natural history observations also provided insights into the abiotic environment and life history features of *L. muelleri* and *S. horridum* that may contribute to the

disponibles (Foster 2001). Nuestros muestreos y observaciones en el medio natural también proporcionaron información del ambiente abiótico y aspectos de la historia de vida de *L. muelleri* y *S. horridum* que pueden contribuir a la persistencia de la comunidad en un ambiente estacionalmente variable con perturbaciones físicas grandes y episódicas. Hasta donde sabemos, éste es el primer estudio taxonómico amplio sobre macroorganismos en una comunidad de roca y arena cerca de la costa en el Golfo de California. Los resultados proporcionan una base para estudios futuros diseñados para entender mejor la extensión espacial de esta comunidad, además de cómo funciona y contribuye a la diversidad de la región.

Sitio de estudio y métodos

El sitio de estudio fue observado por primera vez en junio de 2000. Se realizaron observaciones cualitativas en abril de 2001, junio de 2002, marzo de 2004, octubre de 2004 y octubre de 2006, y muestreos cuantitativos del 19 al 27 de marzo de 2003 (en lo sucesivo marzo) y del 26 al 30 de octubre de 2003 (en lo sucesivo octubre), usando botes inflables y equipo de buceo autónomo (Scuba). El sitio se localiza al final de un arroyo al occidente de la boca de Bahía Concepción, ~0.5 km al sureste de Cabo Los Machos (fig. 1). Su fondo consiste de una mezcla de roca (cantos rodados) y arena (mezcla de fragmentos de rodolitos, arena silicoclástica y rocas pequeñas) desde la zona intermareal hasta ~8 m de profundidad, y se extiende ~0.6 km mar adentro y ~1 km a lo largo de la costa. Las especies *L. muelleri* y *S. horridum* se encuentran en todo el sitio, la primera en parches de arena gruesa entre las rocas y la segunda fijada a rocas y ocasionalmente a rodolitos grandes (como lo indican Kendrick y Brearley [1997] para *Sargassum* spp. en Australia occidental). A profundidades mayores que 8–9 m, más allá del borde oceánico del sustrato rocoso, se observó una rápida disminución de *L. muelleri* y *S. horridum*, y un aumento en la abundancia de los rodolitos de *Lithophyllum margaritae* así como de sedimento fino.

Se realizó un mapa batimétrico con un sonar portátil para determinar la profundidad en transectos a lo largo del sitio, registrando simultáneamente la localización mediante GPS en el registro sonar. El mapa fue utilizado para localizar ocho subsitios verticales aleatorios para eliminar sesgos de selección pero asegurar la representación de todas las profundidades (fig. 1). Se colocaron sensores de temperatura 30 cm por arriba del fondo en los subsitios 2 y 5, y la temperatura se registró cada 8 h entre marzo de 2003 y marzo de 2004.

Los métodos de muestreo, los subsitios estudiados y la frecuencia del muestreo variaron según lo que se estaba estudiando y las limitaciones logísticas. En marzo se recolectaron todos los rodolitos >0.5 cm de diámetro que se encontraron en un solo cuadrante de 3.14 m² (1 m de radio) de los ocho subsitios, y su diámetro mayor se midió al 1 mm más cercano. En ambos periodos de muestreo se contó el número de órganos de fijación de *S. horridum* en cinco cuadrantes de 0.25 m² localizados aleatoriamente a lo largo de una línea de 20 m en los

persistencia of the community in a seasonally variable environment with large, episodic physical disturbances. To our knowledge this is the first comprehensive taxonomic survey of macroorganisms in a nearshore rock-sand community in the Gulf of California. The results provide a basis for future studies designed to better understand the spatial extent of this community, how it functions, and its contribution to diversity in the region.

Study site and methods

The study site was first observed in June 2000. Qualitative observations were made in April 2001, June 2002, March 2004, October 2004, and October 2006, and quantitative surveys were done on 19–27 March 2003 (hereafter March) and 26–30 October 2003 (hereafter October) using inflatable boats and Scuba. The site is at the terminus of an arroyo on the western side of the mouth of Bahía Concepción, ~0.5 km southeast of Cabo Los Machos (fig. 1). It has a mixed rock (cobbles and boulders) and sand (a mixture of rhodolith fragments, coarse siliclastic sand, and small rocks) bottom from the intertidal zone to ~8 m deep, extending offshore ~0.6 km and alongshore ~1 km. *Lithothamnion muelleri* rhodoliths and *S. horridum* occurred throughout the site, the former in patches of coarse sand between rocks and the latter attached to the rocks and occasionally large rhodoliths (as also reported by Kendrick and Brearley [1997] for *Sargassum* spp. in western Australia). At depths below 8–9 m beyond the seaward edge of the site rock substrate, *L. muelleri* and *S. horridum* declined rapidly, fine sediment increased, and *Lithophyllum margaritae* rhodoliths became abundant.

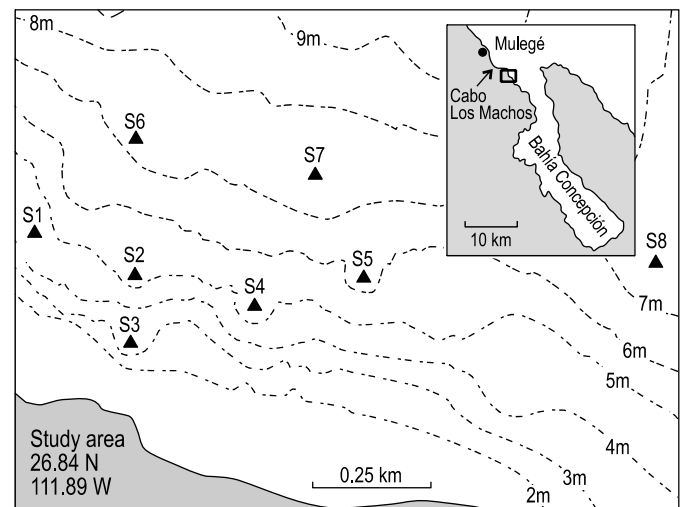


Figura 1. Sitio y subsitios (S1–8) de estudio en Cabo Los Machos (Bahía Concepción, Baja California Sur, México). Contornos de profundidad en metros.

Figure 1. Study site and subsites (S1–8) at Cabo Los Machos (Bahía Concepción, Baja California Sur, Mexico). Depth contours in meters.

subsitios 1, 2, 3, 5 y 6. Se utilizó la densidad media en los cinco cuadrantes de cada sitio y para cada periodo como medida de abundancia de cada subsitio. En octubre de 2004 se anotaron las nuevas plantas (reclutas) de *S. horridum* que crecían sobre un marcador de concreto colocado en el subsitio 2 en octubre de 2003. Su morfología era marcadamente diferente a la de las plantas regeneradas de años anteriores (fig. 2). Para comenzar a evaluar la contribución relativa de estas dos fuentes a las densidades de adultos maduros, se contó el número de cada uno a lo largo de un solo transecto en los subsitios 1 y 2 en octubre de 2004 hasta que se habían contado ~50 individuos en total. Las plantas nuevas (reclutas) son pequeñas y con frecuencia sólo pudieron ser reconocidas después de eliminar el sedimento que las cubría y las algas filamentosas que, aunque débilmente, estaban fijadas a ellas.

La cobertura de macroalgas, invertebrados sésiles, roca y arena fue estimada en cinco cuadrantes de puntos distribuidos al azar sobre una línea de 20 m en los subsitios 1, 2, 3, 5 y 6 en marzo y octubre. El cuadrante de puntos se formó con una barra de 1 m de largo a la cual se fijó una cuerda de 120 cm de largo, como una cuerda floja en un arco. Se utilizaron cinco nudos en la cuerda como puntos y los organismos o sustratos en ambos lados de la barra fueron muestreados dando 10 puntos por cuadrante (detalles en Foster 1975). El promedio porcentual de cobertura de cada taxón y sustrato en contacto con un punto fue determinado por subsitio y estación, dividiendo el número de puntos de contacto entre 50 y multiplicando por 100. La cobertura total podía exceder el 100% si debajo de un punto existían varias capas.

Se estimó la densidad de invertebrados epibénticos mediante conteos visuales en dos franjas de 2×5 m en los subsitios 1, 2, 3, 4, 6 y 7 en marzo y octubre. Se combinaron las dos franjas censadas en cada subsitio por fecha de muestreo para obtener el número de organismos en 20 m^2 .

En marzo y octubre se estimaron visualmente (visibilidad de 4 a 9 m) la composición y la abundancia de peces en dos franjas de 5×20 m separadas al menos 20 m entre sí, en los subsitios 1, 2, 3, 4, 6 y 7. Cada franja se muestreó dos veces, la primera vez nadando 1–1.5 m por encima del fondo a una velocidad constante y la segunda nadando más cerca del fondo y registrando los peces alojados debajo de rocas o en parches de algas que no fueron observados la primera vez. Se registraron los organismos pequeños y crípticos de las familias Gobiidae y Labrisomidae, pero no se contaron. Se combinaron los datos de las dos franjas para cada fecha de muestreo, como en el caso de los invertebrados bénticos, para obtener el número de individuos de cada taxón en 200 m^2 de cada subsitio.

Se evaluó la criptofauna dentro de los rodolitos mediante la recolección aleatoria de cinco ejemplares de *L. muelleri* en cada una de tres clases de talla (<5 , $5\text{--}8.5$ y >8.5 cm de diámetro) dentro de un círculo con 20 cm de radio entre los subsitios 4 y 7, en marzo. Cada rodolito fue quebrado cuidadosamente y todos los animales >1 mm fueron retirados, preservados en formol, almacenados en alcohol e identificados al menor taxón posible. Los especímenes de algas e invertebrados

A bathymetric map of the site was made using portable sonar to determine depth along transects through the site while simultaneously recording GPS locations on the sonar record. The map was used to locate eight depth-stratified random subsites for sampling to eliminate selection bias but insure all depths were represented (fig. 1). Recording temperature sensors were placed 30 cm above the bottom at subsites 2 and 5, and recorded the temperature every 8 h between March 2003 and March 2004.

The sampling methods, subsites sampled, and the frequency of sampling varied depending on what was being sampled and logistical constraints. All rhodoliths >0.5 cm diameter were collected within a single 3.14 m^2 (1 m radius) quadrat at all eight subsites in March, and their largest diameter measured to the nearest 1 mm. The number of *S. horridum* holdfasts was counted in five 0.25-m^2 quadrats randomly located along a 20-m line at each of subsites 1, 2, 3, 5 and 6 at both sampling times. The mean density in the five quadrats at each site and time was used as the measure of subsite abundance. New *S. horridum* recruits were noted in October 2004 growing on a concrete marker that was placed at subsite 2 in October 2003. Their morphology was distinctly different from plants regenerating from previous years (fig. 2). To begin to assess the relative contribution of these two sources to adult densities in the mature stand, the number of each was counted along single transects at subsites 1 and 2 in October 2004 until ~50 total individuals were counted. New recruits are small, and

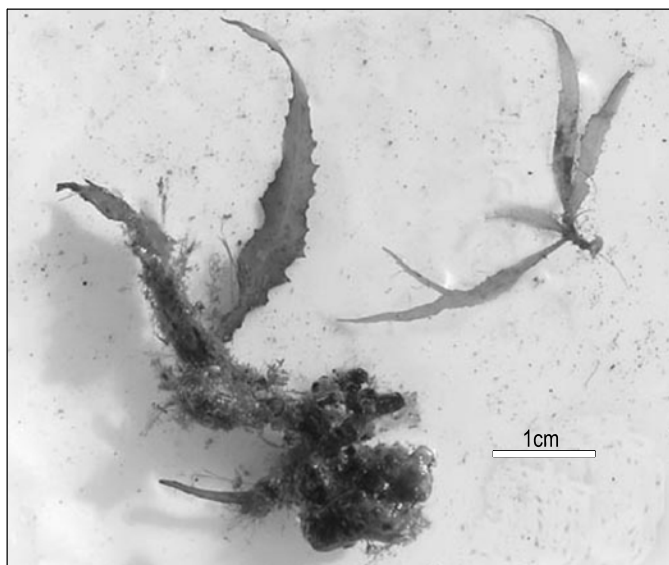


Figura 2. *Sargassum horridum*: planta regenerada (izquierda) y planta nueva (derecha). Las plantas nuevas (reclutas) presentaron órganos de fijación claros y redondeados, los estipes más cortos y de menor diámetro con pocos epifitos, y hojas más delgadas, estrechas y menos pigmentadas.

Figure 2. *Sargassum horridum*: a regenerating plant (left) and new recruit (right). New recruits had distinct and rounded holdfasts, shorter and much smaller diameter stipes with few epiphytes, and thinner, narrower and less pigmented blades.

representativos fueron archivados en el Laboratorio Marino de Moss Landing.

Los métodos estadísticos se presentan con los resultados. El error mostrado corresponde a un error estándar (EE), a menos de que se indique lo contrario.

Resultados

Ambiente abiótico

La temperatura varió de 21°C a 32°C entre marzo y octubre de 2003. El registro anual indicó que el muestreo de marzo (21°C) se realizó durante el inicio de un cambio oceanográfico regional de agua fría a cálida en el Golfo de California (revisión en Alvarez-Borrego 1983), y el de octubre (27°C) durante el inicio de un cambio de agua cálida a fría. Una característica interesante de los datos de temperatura consistió en grandes variaciones de hasta 6°C, aproximadamente diarias, entre mayo y octubre. Esta periodicidad sugiere que tales variaciones fueron resultado del movimiento inducido por la marea de agua más fría del golfo hacia la bahía y de agua más cálida de la bahía hacia el golfo.

Las observaciones cualitativas mostraron que el sitio estaba compuesto de ~40% de arena (tabla 1). El resto del sustrato estaba formado por roca, pero la cantidad de roca expuesta y no ocupada varió considerablemente entre los dos periodos de muestreo debido a cambios en la cobertura macroalgal, de ~100% en marzo a ~48% en octubre (tabla 1 pero excluyendo *L. muelleri* que se encuentra sobre arena).

Macroalgas

Se registró un total de 29 taxones macroalgales, con diversidad similar en marzo y octubre. Se observaron grandes cambios en la abundancia entre los periodos de muestreo, especialmente una reducción considerable de *S. horridum*, de algas coralinas no geniculadas incrustantes y de *Helminthocladia australis* (usualmente encontrada creciendo sobre *S. horridum*), así como un incremento de tapetes de algas rojas. La gran reducción de la cobertura de *S. horridum* se vio reflejada en los cambios en densidad estimados de los conteos en los cuadrantes: 11.5 (1.5) plantas 0.25 m⁻² en marzo contra 5.8 (1.9) plantas 0.25 m⁻² en octubre. En marzo las plantas eran grandes, con numerosas frondas de 1–2 m de largo, mientras que en octubre normalmente estaban compuestas de unos cuantos estipes erosionados de 2–3 cm de largo, cubiertos con epifitas y con 2–3 hojas nuevas (fig. 2). Los conteos de plantas regeneradas y nuevas (reclutas) en octubre de 2004 indicaron 52 plantas en una zona (45 regeneradas y 7 reclutas) y 49 plantas en otra zona (45 regeneradas y 4 reclutas).

La cobertura de *L. muelleri* fue similar entre los dos periodos de muestreo (tabla 1), lo que junto con las observaciones cualitativas de su densidad en octubre indicó poca variación temporal en su abundancia. El muestreo de los cuadrantes en

often could only be recognized after overlying sediment and loosely attached filamentous algae were swept away.

The cover of macroalgae, sessile invertebrates, rock, and sand was estimated in five randomly located point quadrats along a 20-m line at subsites 1, 2, 3, 5, and 6 in March and October. The point quadrat was a 1-m-long bar with a 120-cm-long string attached like a loose string on a bow. Five knots on the string were used as points and the organisms or substrate on both sides of the bar were sampled giving 10 points/quadrat (details in Foster 1975). The average percent cover of each taxon and substratum contacted by a point was determined per subsite and season by dividing the number of points contacted by 50 and multiplying by 100. Total cover could exceed 100% if multiple layers occurred under a single point.

The density of epibenthic invertebrates was estimated from visual counts in two, 2 × 5 m swaths at each of subsites 1, 2, 3, 4, 6, and 7 in March and October. The two swaths at each subsite and sampling date were combined to give number/20 m².

Fish species composition and abundance were estimated visually (visibility was 4–9 m) in two, 5 × 20 m swaths separated by at least 20 m at each of subsites 1, 2, 3, 4, 6, and 7 in March and October. Each swath was sampled twice, the first time while swimming 1–1.5 m above the bottom at a constant speed and the second swimming closer to the bottom, noting fish sheltering under rocks or in patches of algae that were not sampled the first time. Small, cryptic Gobiidae and Labrisomidae were noted but not counted. Data from the two swaths for a particular sampling date were combined as for benthic invertebrates to give number of individuals of each taxon per 200 m² at each subsite.

The cryptofauna within rhodoliths was assessed by randomly collecting five *L. muelleri* in each of three size classes (<5, 5–8.5, and >8.5 cm diameter) from within a 20-m radius circle between subsites 4 and 7 in March. Each rhodolith was gently broken, and all animals >1 mm were removed, preserved in formalin, stored in alcohol and identified to the lowest taxon possible. Representative algal and invertebrate specimens were archived at Moss Landing Marine Laboratories.

Statistical methods are given with results. Error is given as one standard error (SE) unless otherwise noted.

Results

Abiotic environment

Temperature varied from 21°C to 32°C between March and October 2003, and the year-long record indicated that the March sampling (21°C) occurred during the early portion of the regional oceanographic change in the Gulf of California (review in Alvarez-Borrego 1983) from cold to warm water, and the October sampling (27°C) during the early portion of the change from warm to cold. An interesting feature of the temperature data was large, approximately daily changes in

Tabla 1. Composición de las especies y la cobertura de macroalgas, invertebrados sésiles, arena y roca en los muestreos de marzo y octubre en Cabo Los Machos. Los datos indican el promedio porcentual de cobertura (EE); $n = 5$. Se listan los taxones de algas en orden descendente con base en el promedio de la cobertura combinada de los dos periodos de muestreo. Grupo: B, alga parda; G, alga verde; R, alga roja.

Table 1. Macroalgal species composition, and macroalgal, sessile invertebrate, sand, and rock cover from March and October sampling at Cabo Los Machos. Data are mean percent cover (SE); $n = 5$. Algal taxa listed in descending order based on average of combined cover from the two sampling times. Group: B, brown alga; G, green alga; R, red alga.

Taxon/Group	March	October	Taxon/Group	March	October
<i>Sargassum horridum</i> B	68.0 (11.3)	6.4 (5.0)	<i>Botryocladia neushulii</i> R	0.4 (0.4)	0
<i>Lithothamnion muelleri</i> R	15.2 (3.9)	10.8 (2.2)	<i>Halymenia</i> sp. R	0.4 (0.4)	0
Mixed red algal turf* R	0	21.6 (4.5)	<i>Laurencia pacifica</i> R	0.4 (0.4)	0
Nongeniculate coralline R	16.8 (4.8)	4.0 (1.1)	<i>Ceramium horridum</i> R	0.4 (0.4)	0
<i>Helminthocladia australis</i> R	6.4 (3.4)	0	<i>Colpomenia</i> sp. B	0.4 (0.4)	0
<i>Ahnfeltia plicata</i> R	0	4.0 (0.9)	<i>Codium simulans</i> G	0.4 (0.4)	0
<i>Hypnea cervicornis</i> R	3.6 (1.7)	2.0 (1.3)	<i>Cladophora microcladioides</i> G	0	0.4 (0.4)
<i>Amphiroa vambosa</i> R	3.2 (3.2)	0	<i>Ralfsia hancockii</i> B	0	0.4 (0.4)
<i>Caulerpa sertularioides</i> G	0	3.2 (0.8)	<i>Ulva crenulata</i> G	0	0.4 (0.4)
<i>Dictyota crenulata</i> B	0	2.4 (1.9)	<i>Acanthophora</i> sp. R	0	0.4 (0.4)
<i>Padina conrescens</i> B	2.0 (0.9)	0	Sand	42.0 (10.3)	40.0 (7.3)
<i>Peysonnelia</i> sp. R	1.6 (1.6)	0.4 (0.4)	Rock	5.6 (1.5)	28.0 (3.8)
<i>Gracilaria veleroae</i> R	1.2 (1.2)	0.4 (0.4)	Sessile invertebrates	2.2 (1.0)	0
<i>Veleroa subulata</i> R	1.2 (0.8)	0			
<i>Polysiphonia simplex</i> R	1.2 (0.8)	0	Total macroalgal taxa: 29		
<i>Lithophyllum margaritae</i> R	0	0.8 (0.8)	Total macroalgal taxa/time	17	18
<i>Champia parvula</i> R	0	0.8 (0.8)	Total macroalgal cover/time	122.0	58.4

* A mixture of 1–3-cm-long filamentous red algae that could not be sampled separately. Mixture composed of three species in October: *Antithamnion* sp., *Herposiphonia tenella*, and *Polysiphonia simplex*.

marzo mostró una densidad media de 23.9 (5.6) ind m^{-2} , con las tallas más abundantes entre 1.5 y 4 cm de diámetro (fig. 3). El individuo más grande que se encontró tuvo 15 cm de diámetro. Los individuos mayores fueron más abundantes en aguas someras, y la regresión mostró una relación negativa significativa entre la profundidad y el diámetro medio de los rodolitos entre los ocho subsitios muestreados (fig. 4).

Invertebrados epibénticos y peces

Se muestrearon 40 taxones de invertebrados epibénticos, registrándose más taxones y muchos más individuos en marzo (tabla 2). La variación temporal de estos invertebrados se caracterizó por la reducción en taxones entre marzo y octubre, y no por el cambio de una comunidad a otra con diversidad similar como en el caso de las macroalgas. El erizo de mar *Arbacia incisa* fue el taxón más abundante en marzo, pero no se encontró en octubre. La abundancia de otros taxones comunes (e.g., tunicados solitarios, la anémona *Phialoba steinbecki*, el serpulido *Spirobranchus gigantea*) también decreció durante el mismo periodo (tabla 2). Aunque por su tamaño pequeño no se contó, otra anémona (probablemente *Aiptasia californica*) fue también muy abundante en marzo (en particular sobre

temperature of up to 6°C between May and October. The timing suggests these changes result from tidally driven movement of cooler gulf water into the bay and warmer bay water into the gulf.

As indicated by qualitative observations, sampling showed that the site was ~40% sand (table 1). Rock comprised the rest of the substrate, but the amount of exposed, unoccupied rock varied greatly between the two sampling times due to changes in macroalgal cover from ~100% in March to ~48% in October (table 1 but excluding *L. muelleri* that occurs on sand).

Macroalgae

A total of 29 macroalgal taxa were recorded, with similar diversity in March and October. There were some large changes in abundance between sampling times, especially a large decline in *S. horridum*, encrusting nongeniculate coralline algae and *Helminthocladia australis* (usually found growing on *S. horridum*), and an increase in “mixed red algal turf”. The large decline in *S. horridum* cover was reflected in changes in density estimated from the counts in quadrat: 11.5 (1.5) plants $0.25 m^{-2}$ in March versus 5.8 (1.9) plants $0.25 m^{-2}$ in October. Plants in March were large, with

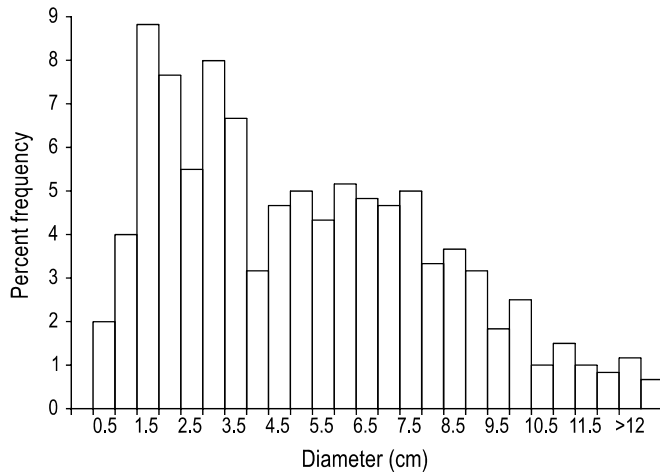


Figura 3. Distribución de la frecuencia de tallas de los rodolitos de *Lithothamnion muelleri*, estudiados en marzo de 2003. Se combinaron los individuos de todos los sitios; $n = 601$.

Figure 3. Size-frequency distribution of *Lithothamnion muelleri* rhodoliths sampled in March 2003. Individuals from all sites combined; $n = 601$.

Sargassum horridum) pero no se observó en octubre. El decápodo excavador *Neaxius vivesi* se encontró en parches de arena; no es totalmente “epibéntico”, pero se le observó saliendo parcialmente de sus madrigueras de 1–2 cm de diámetro para alimentarse de detritos. A diferencia de otros invertebrados comunes observados, su abundancia resultó muy similar en los dos periodos de muestreo.

La diversidad total de la comunidad de peces, incluyendo dos rayas, fue de 33 especies (tabla 3). Como con las macroalgas, la diversidad de peces fue similar en marzo y octubre, pero las especies cambiaron y sólo 15 fueron comunes para ambos periodos. A diferencia tanto de las macroalgas como de los invertebrados bénticos, la abundancia media por sitio fue mayor en octubre, principalmente debido a un incremento en los juveniles. Las especies más abundantes (>4 individuos en 200 m²) en marzo fueron la barracuda agujona *Sphyræna lucasana*, el ronco soldadito *Haemulon maculicauda*, la petaca chopá *Abudefduf troschelii* y el pez pluma *Calamus brachysomus*. En octubre las especies más abundantes fueron el chivo amarillo *Mulloidichthys dentatus*, *H. maculicauda* y *C. brachysomus* (tabla 3). Las mayores abundancias en octubre reflejan el incremento de varias especies, en particular de *H. maculicauda* y *M. dentatus*. Algunas especies muy abundantes en marzo (e.g., *S. lucasana*, *A. troschelii*) estuvieron completamente ausentes en octubre.

Criptofauna rodolítica

En general, los talos de los rodolitos estuvieron compuestos por ramas muy compactas y algunas veces fusionadas, con distribución y número de espacios variables, de tamaño irregular de hasta 1 cm (dimensión más larga) entre grupos de ramas. Además de estos espacios creados por los mismos rodolitos, los talos de carbonato de calcio y las ramas individuales

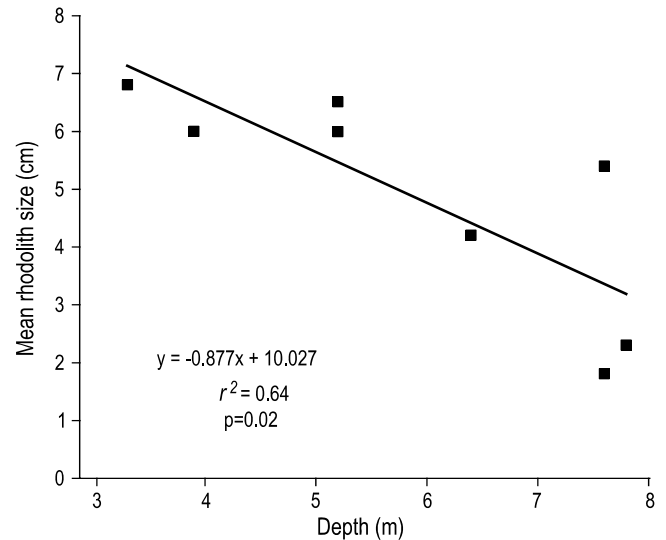


Figura 4. Relación entre la talla media de los rodolitos (diámetro) y la profundidad de los subsitios.

Figure 4. Relationship between mean rhodolith size (diameter) versus subsite depth.

numerous 1–2-m-long fronds, while those in October were usually composed of a few eroded 2–3-cm-long stipes, covered with epiphytes and with 2–3 new blades growing from them (fig. 2). The counts of regenerating plants and new recruits in October 2004 found 52 plants in one area, with 45 regenerating and 7 new recruits, and 49 plants in the other area, with 45 regenerating and 4 new recruits.

Lithothamnion muelleri cover was similar between the two sampling times (table 1), and this and qualitative observations of their density in October indicated little temporal variation in abundance. Quadrat sampling in March estimated an average density of 23.9 (5.6) ind m⁻². The most abundant sizes were 1.5–4 cm diameter (fig. 3). The largest individual found was 15 cm diameter. Larger individuals were more abundant in shallower water, and regression showed a significant negative relationship between depth and mean rhodolith diameter among the eight subsites sampled (fig. 4).

Epibenthic invertebrates and fish

Forty total epibenthic invertebrate taxa were sampled, with more taxa and many more individuals in March (table 2). Temporal variation in these invertebrates was characterized by reduction in taxa between March and October, not change from one assemblage to another with similar diversity as observed for macroalgae. The sea urchin *Arbacia incisa* was the most abundant taxon in March, but was not found in October. The abundance of other common taxa (e.g., solitary tunicates, the anemone *Phialoba steinbecki*, the serpulid *Spirobranchus gigantea*) also declined during the same period (table 2). While not counted because of its small size, another anemone (probably *Aiptasia californica*) was also very abundant in March (especially on *Sargassum horridum*) but absent in

Tabla 2. Composición y abundancia de los taxones de invertebrados epibénticos (ordenados como en la tabla 1) de los muestreos de marzo y octubre en Cabo Los Machos. Los datos indican el promedio/20 m² (EE); *n* = 6. Grupo: A, anélido; CN, cnidario; CR, crustáceo; E, equinodermo; M, molusco; P, platelminto; U, urocordado.

Table 2. Epibenthic invertebrate taxa composition and abundance from March and October sampling at Cabo Los Machos. Data are mean number/20 m² (SE); *n* = 6. Rank order as in table 1. Group: A, annelid; CN, cnidarian; CR, crustacean; E, echinoderm; M, mollusc; P, platyhelminth; U, urochordate.

Species/Group	Spring	Fall	Species/Group	Spring	Fall
<i>Arabacia incisa</i> E	242.5 (76.2)	0	<i>Chama mexicana</i> M	0	1.3 (0.8)
<i>Neaxius vivesi</i> CR	49.0 (8.4)	48.5 (8.9)	<i>Pentacaster cumingi</i> E	0.7 (0.5)	0.5 (0.3)
Purple solitary tunicate U	24.0 (5.9)	6.0 (1.6)	<i>Centrostephanus coronatus</i> E	0.8 (0.4)	0
<i>Phialoba steinbecki</i> CN	14.5 (4.4)	7.5 (3.0)	<i>Bunodosoma californica</i> CN	0.8 (0.5)	0
<i>Spirobranchus gigantea</i> A	9.8 (2.3)	2.8 (1.4)	<i>Tridachiella diomedea</i> M	0.8 (0.5)	0
<i>Bispira rugosa monterea</i> A	5.5 (2.6)	5.5 (3.8)	<i>Pinctada mazatlantica</i> M	0.8 (0.5)	0
Ophiurans E	6.0 (2.6)	1.2 (0.8)	<i>Anthopleura dowii</i> CN	0.3 (0.3)	0.3 (0.3)
<i>Echinaster tenuispina</i> E	3.8 (0.9)	2.8 (1.5)	<i>Lyropecten subnodosus</i> M	0.3 (0.3)	0.3 (0.3)
<i>Conus brunneus</i> M	5.0 (4.1)	0.5 (0.3)	<i>Palaemon ritteri</i> CR	0.7 (0.7)	0
<i>Muricea californica</i> CN	3.5 (1.6)	1.8 (0.9)	<i>Bunodactis mexicana</i> CN	0.5 (0.5)	0
<i>Chione californiensis</i> M	1.8 (0.7)	2.2 (1.3)	<i>Pacifigorgia</i> sp. CN	0.3 (0.3)	0.2 (0.2)
<i>Modiolus capax</i> M	1.0 (0.7)	3.0 (0.9)	<i>Holothuria impatiens</i> E	0.2 (0.2)	0.2 (0.2)
<i>Eugorgia aurantica</i> CN	1.8 (0.9)	1.3 (0.9)	<i>Megapitaria squalida</i> M	0.3 (0.2)	0
<i>Phataria unifascialis</i> E	2.2 (0.8)	0.7 (0.2)	<i>Cypraea annettae</i> M	0	0.3 (0.3)
<i>Cucumaria californica</i> E	2.8 (1.3)	0	<i>Pseudoceros bajae</i> P	0.2 (0.2)	0.2 (0.2)
<i>Porites panamensis</i> CN	1.8 (0.4)	0.8 (0.4)	<i>Pharia pyramidata</i> E	0.2 (0.2)	0
<i>Stenorhynchus debilis</i> CR	2.5 (0.8)	0	<i>Jenneria pustulata</i> M	0.2 (0.2)	0
<i>Eucidaris thouarsii</i> E	2.2 (0.7)	0	<i>Gnathophyllum panamense</i> CR	0.2 (0.2)	0
<i>Spondylus calcifer</i> M	0.8 (0.5)	1.3 (0.8)	<i>Panulirus inflatus</i> CR	0.2 (0.2)	0
<i>Phyllactis bradleyi</i> CN	2.0 (0.8)	0	Total taxa: 40	38	24
<i>Toxopneustes roseus</i> E	1.3 (1.0)	0.2 (0.2)	Total mean abundance	391.5	89.5

estaban repletas de huecos y cavidades, algunos con más de 1 cm de diámetro, hechos por los invertebrados criptofaunales que viven dentro de ellos. La diversidad, especialmente dentro de los rodolitos grandes, fue mucho mayor a la encontrada en los otros grupos muestreados: un total de 114 taxones de invertebrados con un promedio de 40 taxones/individuo para los rodolitos grandes (tabla 4). Los poliquetos (52 taxones) y crustáceos (29 taxones) fueron los principales grupos presentes, seguidos por los moluscos (14 taxones) y equinodermos (10 taxones). Las madrigueras más grandes estaban ocupadas por el estomatópodo *Gonodactylus zachae* y los camarones fantasmas *Upogebia rugosa* y *U. cocosia* (tabla 4); éste es el primer registro de esta última especie en México.

La diversidad y abundancia totales de la criptofauna incrementaron junto con la talla de los rodolitos. Usando los datos de cada uno de los 15 rodolitos y comprobando la relación entre el número de individuos y el número de taxones *versus* el diámetro del rodolito, las regresiones presentaron valores altos de *r*² (0.73 y 0.90, respectivamente) y pendientes positivas altamente significativas (*P* < 0.01). Muchas de las especies más abundantes (e.g., *Ophiactis savignyi*, *Pentamera chierchia*,

October. The burrowing decapod *Neaxius vivesi* occurred in sand patches. It is not entirely “epibenthic”, but we observed it to partly emerge from its burrows of 1–2 cm diameter to feed on detritus. In contrast to the other common invertebrates sampled, its abundance was very similar at both sampling times.

The total diversity of the fish assemblage, including two rays, was 33 species (table 3). Like macroalgae, diversity was similar in March and October, but the species changed, with 15 species common to both times. In contrast to both macroalgae and benthic invertebrates, the average abundance/site was highest in October, largely due to an increase in juveniles. The most abundant species (>4 individuals/200 m²) in March were the Mexican barracuda (*Sphyræna lucasana*), spottail grunt (*Haemulon maculicauda*), Panamic sargent major (*Abudefduf troschelii*), and Pacific porgy (*Calamus brachysomus*). The spottail grunt, Mexican goatfish (*Mulloidichthys dentatus*), and Pacific porgy were most abundant in October (table 3). The greater abundances in October reflected increases in several species, notably *H. maculicauda* and *M. dentatus*. Some species plentiful in March (e.g., *S. lucasana*, *A. troschelii*) were completely absent in October.

Tabla 3. Composición y abundancia de las especies de peces (ordenadas como en la tabla 1) en los muestreos de marzo y octubre en Cabo Los Machos. Los datos indican el número promedio en 200 m² (EE); $n = 6$. Las especies registradas como presentes (P) o ausentes (A) fueron demasiado pequeñas o crípticas para contar en uno o ambos periodos de muestreo, y de estar presentes fueron incluidas dentro de "especies totales". Las especies no registradas en estudios previos en Bahía Concepción (ver discusión) se indican con un asterisco.

Table 3. Fish species composition and abundance from March and October sampling at Cabo Los Machos. Data are mean number/200 m² (SE); $n = 6$. Rank order as in table 1. Species recorded as present (P) or absent (A) were too small or cryptic to count at one or both sampling times. They were included in "total species" if present. Species not recorded from previous sampling in Bahía Concepción (see discussion) indicated by an asterisk.

Species	March	October	Species	March	October
<i>Haemulon maculicauda</i>	5.7 (2.6)	17.0 (8.6)	<i>Caranx caballus</i>	0.3 (0.3)	0
<i>Calamus brachysomus</i>	4.8 (1.8)	7.0 (2.0)	<i>Nicholsina denticula</i>	0.3 (0.3)	0
<i>Mulloidichthys dentatus</i>	0	7.5 (5.5)	<i>Diodon holocanthus</i>	0	0.3 (0.2)
<i>Sphyræna lucasana</i> *	6.2 (6.2)	0.3 (0.2)	<i>Sphoeroides lobatus</i>	0.2 (0.2)	0.2 (0.2)
<i>Abudefduf troschelii</i>	5.7 (3.9)	0	<i>Malacoctenus hubbsi</i> *	A	P
<i>Halichoeres dispilus</i> *	3.7 (2.3)	0.8 (0.8)	<i>Haemulon flaviguttatum</i>	0	0.2 (0.2)
<i>Scarus ghobban</i>	0	3.2 (2.5)	<i>Haemulon sexfasciatum</i>	0.2 (0.2)	0
<i>Serranus psittacinus</i>	0.2 (0.2)	3.0 (0.8)	<i>Pomacanthus zonipectus</i>	0.2 (0.2)	0
<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>	1.8 (0.7)	0.2 (0.2)	<i>Chaetodon humeralis</i> *	0	0.2(0.2)
<i>Coryphopterus urospilus</i> *	P	P	<i>Scarus compressus</i>	0.2 (0.2)	0
<i>Halichoeres nicholsi</i> *	0.7 (0.2)	0.5 (0.2)	<i>Alphestes immaculatus</i> *	0.2 (0.2)	0
<i>Hoplopagrus guntheri</i>	0.3 (0.3)	0.7 (0.2)	<i>Scorpaenodes xyris</i> *	0.2 (0.2)	0
<i>Urobatis concentricus</i> *	0.3 (0.2)	0.5 (0.2)	<i>Synodus lacertinus</i> *	0.2 (0.2)	0
<i>Lutjanus guttatus</i>	0.2 (0.2)	0.7 (0.3)	<i>Apogon retrosella</i> *	0	0.2 (0.2)
<i>Chaenopsis alepidota</i> *	0.2 (0.2)	0.5 (0.5)	<i>Paraclinus sini</i>	P	P
<i>Gerres cinereus</i>	0	0.5 (0.3)			
<i>Urobatis halleri</i>	0.3 (0.2)	0	Total species: 33	25	23
<i>Myrichthys maculosus</i> *	0.2 (0.2)	0.2 (0.2)	Total mean abundance	32.2	43.5

Marphysa sp., *Ampelisca* sp.) fueron las más abundantes en cada clase de talla.

Discusión

Diversidad del hábitat

En los rodolitos de *Lithothamnion muelleri* las macroalgas bénticas, la epifauna béntica, la fauna íctica y la criptofauna contribuyeron 29, 40, 33 y 114 taxones, respectivamente, a la diversidad de la comunidad en Cabo Los Machos. Si se eliminan los conteos dobles de las especies comunes a la epifauna béntica y la criptofauna, se muestrearon un total de 216 taxones. No se muestreó la diversidad epifaunal sobre *Sargassum horridum* en el sitio de estudio; sin embargo, si se supone similar a la asociada con el género en otras regiones (40–176 taxones; Edgar y Klumpp 2003, Fujita *et al.* 2003, Buschbaum y Chapman 2006) y cerca de La Paz en el Golfo de California (112 taxones; Medina-López en prep.), los rodolitos y el hábitat de *S. horridum* probablemente contribuyen de forma similar a la diversidad de la comunidad en Cabo Los Machos durante la primavera y principios del verano, cuando las frondas algales están presentes (discutido abajo). El hábitat

Rhodolith cryptofauna

Rhodolith thalli were generally composed of densely packed, sometimes fused branches with varying numbers and distribution of irregular sized spaces of up to 1 cm (longest dimension) between clumps of branches. In addition to these spaces produced by the rhodoliths themselves, the calcium carbonate thalli and individual branches were riddled with cavities and burrows, some exceeding 1 cm diameter, made by crypto-faunal invertebrates living within them. Diversity, especially within large rhodoliths, greatly exceeded that found in the other groups sampled: 114 total invertebrate taxa with an average of 40 taxa/individual large rhodolith (table 4). Polychaetes (52 taxa) and crustaceans (29 taxa) were the primary contributors, followed by molluscs (14 taxa) and echinoderms (10 taxa). The largest burrows were occupied by the stomatopod *Gonodactylus zachae* and ghost shrimp *Upogebia rugosa* and *U. cocosia* (table 4); the latter is the first record for the species in Mexico.

Total abundance and diversity of the cryptofauna increased with increasing rhodolith size. Regressions using the data for each of the 15 rhodoliths and testing the relationship between

Tabla 4. Composición y abundancia de la criptofauna en los muestreos de marzo en Cabo Los Machos. Los datos indican la media (EE); $n = 15$ para todas las clases combinadas y $n = 5$ para cada clase de talla (diámetro). A, anélido; C, crustáceo; E, equinodermo; Eh, equiuro; M, molusco; N, nemerteo; Nm, nemátodo; P, poliqueto; Ph, platelminto; Py, pycnogonido; S, sipuncúlido.

Table 4. Cryptofaunal composition and abundance from March sampling at Cabo Los Machos. Data are mean (SE); $n = 15$ for all classes combined and $n = 5$ for each size class (diameter). A, annelid; C, crustacean; E, echinoderm; Eh, echiuran; M, mollusc; N, nemertean; Nm, nematode; P, polychaete; Ph, platyhelminth; Py, pycnogonid; S, sipunculid.

Species/Taxon	All classes	<5 cm	5–8.5 cm	>8.5 cm
<i>Ophiactis savignyi</i> E	10.0 (4.0)	0.6 (0.4)	6.6 (2.2)	22.8 (10.0)
<i>Pentamera chierchia</i> E	7.3 (2.5)	0.4 (0.2)	5.0 (1.6)	16.4 (5.4)
<i>Marphysa</i> spp.* P	6.1 (1.4)	1.2 (0.5)	6.0 (1.5)	11.0 (2.4)
<i>Ampelisca</i> sp.* C	2.8 (1.4)	0	2.6 (1.2)	5.8 (3.9)
<i>Eurythoe complanata</i> P	2.3 (0.7)	0	3.2 (1.0)	3.8 (1.4)
<i>Lumbrinereis zonata</i> P	1.8 (0.6)	0	1.2 (0.6)	4.2 (1.0)
<i>Mesanthura</i> sp. C	1.7 (1.3)	0.6 (0.2)	0.4 (0.2)	4.2 (3.7)
<i>Ophicatis simplex</i> E	1.5 (0.8)	0	0.4 (0.4)	4.0 (2.1)
<i>Tellina ochracea</i> M	1.3 (0.4)	0.2 (0.2)	1.4 (0.5)	2.2 (1.0)
<i>Nereis</i> sp.* P	1.2 (0.5)	0	0.4 (0.2)	3.2 (1.0)
<i>Podarke</i> sp.* P	1.2 (0.5)	0.2 (0.2)	2.4 (1.2)	1.0 (0.5)
<i>Ophiodromus</i> sp. P	1.1 (1.1)	0	0	3.4 (3.4)
<i>Ophionereis annulata</i> E	0.9 (0.4)	0	0.8 (0.6)	2.0 (0.7)
<i>Micropanope nitida</i> C	0.8 (0.3)	0.2 (0.2)	0.2 (0.2)	2.0 (0.5)
<i>Barbatia reevana</i> M	0.7 (0.5)	0	0	2.0 (1.3)
Aoridae C	0.8 (0.3)	0.8 (0.8)	0.8 (0.2)	0.6 (0.2)
Isaidae C	0.7 (0.3)	0.8 (0.6)	0.6 (0.4)	0.6 (0.4)
<i>Branchiomma cingulata</i> P	0.7 (0.3)	0	0.6 (0.4)	1.4 (0.7)
<i>Lithophaga aristata</i> M	0.6 (0.3)	0	0.2 (0.2)	1.6 (0.8)
<i>Stylochoplana longipenis</i> Ph	0.6 (0.2)	0	0.6 (0.2)	1.2 (0.4)
<i>Amaena</i> sp. P	0.6 (0.2)	0.2 (0.2)	0.8 (0.4)	0.8 (0.6)
<i>Genetyllis castanea</i> P	0.6 (0.4)	0.2 (0.2)	0.4 (0.2)	1.2 (1.2)
<i>Paraeurythoe californica</i> P	0.6 (0.6)	0	0	1.8 (1.8)
Unknown polychaete sp. 1 P	0.6 (0.3)	0.2 (0.2)	0.6 (0.6)	1.0 (0.8)
<i>Eurytium affine</i> C	0.5 (0.3)	0	0.4 (0.4)	1.2 (0.7)
<i>Eunice</i> (Necidium) <i>cariboea</i> P	0.5 (0.2)	0	0.6 (0.4)	1.0 (0.5)
<i>Odontosyllis undecimdonga</i> P	0.5 (0.2)	0.2 (0.2)	1.0 (0.4)	0.4 (0.2)
<i>Gonodactylus zacae</i> C	0.5 (0.3)	0	0.2 (0.2)	1.2 (0.7)
<i>Erichthonius</i> sp. C	0.5 (0.3)	0	1.2 (0.7)	0.2 (0.2)
Unknown polychaete sp. 2 P	0.5 (0.4)	0	0	1.4 (1.2)
Unknown polychaete sp. 3 P	0.5 (0.2)	0.4 (0.4)	0.2 (0.2)	0.8 (0.4)
<i>Paguristes anahuacus</i> C	0.4 (0.2)	0.6 (0.6)	0	0.6 (0.4)
<i>Arabella iricolor</i> P	0.4 (0.2)	0	0.4 (0.2)	0.8 (0.4)
<i>Lumbrinereis japonica</i> P	0.4 (0.2)	0.2 (0.2)	0.8 (0.4)	0.2 (0.2)
Unknown polychaete sp. 6 P	0.4 (0.2)	0	0.2 (0.2)	1.0 (0.6)
<i>Isostichopus fuscus</i> E	0.3 (0.2)	0	0	1.0 (0.4)

(Continued)

Species/Taxon	All classes	<5 cm	5–8.5 cm	>8.5 cm
<i>Diplodonta</i> sp. M	0.3 (0.1)	0	0.6 (0.2)	0.4 (0.2)
<i>Bhawania goodei</i> P	0.3 (0.2)	0	0	1.0 (0.4)
<i>Eulalia bileneata</i> P	0.3 (0.2)	0	0.2 (0.2)	0.8 (0.5)
<i>Holoturia lubrica</i> E	0.3 (0.3)	0	0	0.8 (0.8)
<i>Ischnochiton rhodolithophilus</i> M	0.3 (0.2)	0.2 (0.2)	0.4 (0.4)	0.2 (0.2)
<i>Microphrys platysoma</i> C	0.3 (0.1)	0	0.2 (0.2)	0.6 (0.2)
<i>Amphidentopus oculus</i> C	0.3 (0.2)	0	0.6 (0.6)	0.2 (0.2)
<i>Photis</i> sp. C	0.3 (0.1)	0	0.4 (0.2)	0.4 (0.2)
<i>Phascolosoma rickettsi</i> S	0.3 (0.2)	0	0	0.8 (0.6)
<i>Ceratonereis cingularis</i> P	0.3 (0.1)	0	0.2 (0.2)	0.6 (0.2)
Unknown polychaete sp. 8 P	0.3 (0.2)	0	0	0.8 (0.5)
<i>Arabacia incisa</i> E	0.2 (0.1)	0	0	0.6 (0.2)
<i>Diodora inaequalis</i> M	0.2 (0.2)	0	0	0.6 (0.6)
<i>Upogebia rugosa</i> C	0.2 (0.1)	0	0	0.6 (0.2)
<i>Thalassema steinbecki</i> Eh	0.2 (0.1)	0.2 (0.2)	0	0.4 (0.4)
<i>Dasybranchus glabrus</i> P	0.2 (0.1)	0	0.2 (0.2)	0.4 (0.4)
<i>Diplodonta</i> sp. P	0.2 (0.1)	0	0.2 (0.2)	0.4 (0.2)
<i>Dorvillea moniloceras</i> P	0.2 (0.2)	0	0.6 (0.6)	0
<i>Eunice antennata</i> P	0.2 (0.2)	0	0	0.6 (0.6)
<i>Eunice criboea</i> ssp. <i>nicidium</i> P	0.2 (0.1)	0.2 (0.2)	0.2 (0.2)	0.2 (0.2)
<i>Halolepida</i> sp. P	0.2 (0.1)	0	0	0.6 (0.4)
<i>Halosidna</i> sp. P	0.2 (0.1)	0	0	0.6 (0.4)
<i>Amphipholis squamata</i> E	0.1 (0.1)	0	0.2 (0.2)	0.2 (0.2)
<i>Ophiocoma alexandri</i> E	0.1 (0.1)	0	0	0.4 (0.4)
<i>Ophiotrix spiculata</i> E	0.1 (0.1)	0	0	0.4 (0.2)
<i>Tellina</i> sp. M	0.1 (0.1)	0	0	0.4 (0.2)
<i>Acanthochitona avicula</i> M	0.1 (0.1)	0	0.4 (0.4)	0
<i>Niso</i> sp. M	0.1 (0.1)	0	0.2 (0.2)	0.2 (0.2)
<i>Paracerceis sculpta</i> C	0.1 (0.1)	0	0	0.4 (0.2)
<i>Paracerceis cordata</i> C	0.1 (0.1)	0	0.2 (0.2)	0.2 (0.2)
<i>Metacirolana</i> sp. C	0.1 (0.1)	0	0.2 (0.2)	0.2 (0.2)
Ampithoidae C	0.1 (0.1)	0	0	0.4 (0.2)
<i>Elasmopus</i> sp. C	0.1 (0.1)	0	0.2 (0.2)	0.2 (0.2)
<i>Alpheus cylindricus</i> C	0.1 (0.1)	0	0	0.4 (0.4)
<i>Branchiocarpus biunguiculatus</i> C	0.1 (0.1)	0	0	0.4 (0.2)
<i>Upogebia cocosia</i> C	0.1 (0.1)	0	0	0.4 (0.4)
Nematode N	0.1 (0.1)	0	0	0.4 (0.2)
Unknown polychaete sp. 9 P	0.1 (0.1)	0	0	0.4 (0.4)
<i>Eulalia</i> sp. P	0.1 (0.1)	0	0	0.4 (0.4)
<i>Fabrisabella</i> sp.* P	0.1 (0.1)	0.2 (0.2)	0.2 (0.2)	0

(Continued)

Species/Taxon	All classes	<5 cm	5–8.5 cm	>8.5 cm
<i>Lysidice</i> sp. P	0.1 (0.1)	0	0	0.4 (0.4)
<i>Neoamphrite</i> sp. P	0.1 (0.1)	0	0	0.4 (0.2)
<i>Opysthosyllis brunnea</i> P	0.1 (0.1)	0	0	0.4 (0.4)
Sabellidae* P	0.1 (0.1)	0	0	0.4 (0.2)
Unknown polychaete sp. 5 P	0.1 (0.1)	0	0	0.4 (0.4)
Unknown polychaete sp. 7 P	0.1 (0.1)	0	0.2 (0.2)	0.2 (0.2)
<i>Eucidaris thoarsii</i> M	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
<i>Mytella</i> sp. M	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
<i>Septifer</i> sp. M	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
<i>Mitrella densileneata</i> M	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
<i>Sabinella</i> sp. M	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
<i>Tanystylum intermedium</i> Py	0.1 (0.1)	0	0.2 (0.2)	0
<i>Epialtus minimus</i> C	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
<i>Parapinixia</i> sp. C	0.1 (0.1)	0	0.2 (0.2)	0
<i>Pilumus limosus</i> C	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
<i>Parapanixia</i> sp. C	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
Eusiridae C	0.1 (0.1)	0	0.2 (0.2)	0
<i>Podocerus cristatus</i> C	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
<i>Alpheus</i> sp. C	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
<i>Automate dolichognatha</i> C	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
<i>Baseodiscus mexicanus</i> N	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
<i>Baseodiscus punneti</i> N	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
<i>Phascologoma perlucens</i> S	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
<i>Anaitides</i> sp. P	0.1 (0.1)	0.2 (0.2)	0	0
<i>Boccardia</i> sp. P	0.1 (0.1)	0.2 (0.2)	0	0
<i>Branchiomma nigromaculata</i> P	0.1 (0.1)	0	0.2 (0.2)	0
<i>Branchiosyllis exilis</i> P	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
<i>Cirriformia tentaculata</i> P	0.1 (0.1)	0	0.2 (0.2)	0
<i>Lanicides</i> sp. P	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
<i>Lepidasthenia</i> sp. P	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
<i>Lycastopsis</i> sp. P	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
<i>Neanthes unifasciata</i> P	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
<i>Phyllodoce</i> sp. P	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
<i>Terebella</i> sp. P	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
<i>Terebella californica</i> P	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
Unknown polychaete sp 10 P	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
Unknown annelid A	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
Unknown polychaete sp. 4 P	0.1 (0.1)	0	0	0.2 (0.2)
Total taxa: 114		22	54	97
Mean # taxa/individual		6.0	20.0	40.0
Mean # individuals/rhodolith		8.2	46.8	132.2

creado por estas especies fundamentales alberga una gran parte de la diversidad de macroorganismos en la comunidad.

Estas especies fundamentales pueden influenciar indirectamente la diversidad íctica y béntica en esta y otras comunidades. *Sargassum horridum* pudo haber aumentado directamente la diversidad íctica en marzo mediante la estructura proporcionada por sus frondas, así como indirectamente mediante su epifauna que puede ser una fuente de alimento para algunos peces. Las plantas de *Sargassum* sueltas y flotantes pueden aumentar la diversidad aún más al continuar siendo hábitat para organismos en otras comunidades, capacidad que ha sido reconocida al designar al *Sargassum* flotante en la superficie como hábitat esencial para peces en EUA (Wells y Rooker 2004). Las plantas sueltas pero no flotantes son parte del flujo béntico (Foster obs. pers.), pero no se ha estudiado su uso por otras especies como hábitat. Las plantas fijas de *S. horridum* podrían afectar a *L. muelleri* por el efecto de su sombra, pero esto parece ser improbable en Cabo Los Machos ya que las tasas de crecimiento de *L. muelleri* (discutidas posteriormente) fueron similares a las de otro sitio donde *Sargassum* no era abundante.

En octubre no se muestrearon los rodolitos, pero las observaciones cualitativas en el campo realizadas al romper algunos ejemplares de diferentes tamaños mostraron una fauna diversa y abundante, lo que sugiere que la variación temporal de la criptofauna es baja. Aún se desconocen los posibles efectos de la criptofauna sobre el resto de la comunidad, particularmente los de predadores como los estomatópodos que pueden alejarse de los rodolitos para alimentarse.

Comparaciones con otros sitios

Nuestras estimaciones de diversidad serían mayores si se hubieran realizado más replicas en espacio y tiempo. En vista de que los cálculos dependen del diseño de muestreo, las comparaciones con la diversidad de otros sitios donde se emplearon otros diseños sólo deberían considerarse indicativas. La diversidad macroalgal en Cabo Los Machos ocurrió en la porción superior del intervalo/sitio encontrado por Paul-Chávez y Riosmena-Rodríguez (2000), quienes muestrearon (mediante buceo libre) siete veces en diez sitios alrededor de la Isla Espíritu Santo cerca de La Paz. También fue mayor que la flora asociada con mantos de *Sargassum* en la Bahía de La Paz (Riosmena-Rodríguez, datos no publicados). No tenemos conocimiento de ningún estudio cuantitativo y taxonómicamente amplio publicado sobre los macroinvertebrados en zonas someras y rocosas del Golfo de California. Holguín-Quíñones *et al.* (2000) realizaron un muestreo (recolecciones mediante buceo libre y conteos en dos zonas de 250 m² en cada sitio) de erizos, estrellas y pepinos de mar en 11 sitios de la Bahía de Loreto; el mayor número de especies encontrado en un sitio fue de 9 en comparación con los 10 de nuestro estudio (equinodermos en la tabla 2 menos los ofiuros). González-Medina *et al.* (2006) muestrearon moluscos y equinodermos cuatro veces en nueve sitios alrededor de la Isla Espíritu Santo

number of individuals and number of taxa versus rhodolith diameter had high r^2 values (0.73 and 0.90, respectively) and highly significant, positive slopes ($P < 0.01$). Many of the most abundant species (e.g., *Ophiactis savignyi*, *Pentamera chierchia*, *Marphysa* sp., *Ampelisca* sp.) were most abundant in every rhodolith size class.

Discussion

Habitat diversity

Benthic macroalgae, benthic epifauna, fish fauna, and cryptofauna in *Lithothamnion muelleri* rhodoliths contributed 29, 40, 33, and 114 taxa, respectively, to the diversity of the community at Cabo Los Machos. Eliminating double counts from species common to the benthic epifauna and cryptofauna, we sampled a total of 216 taxa. We did not sample epifaunal diversity on *Sargassum horridum* at the study site, but assuming it would have been similar to that associated with the genus in other regions (40–176 taxa; Edgar and Klumpp 2003, Fujita *et al.* 2003, Buschbaum and Chapman 2006) and near La Paz in the Gulf of California (112 taxa; Medina-López in prep.), rhodoliths and *S. horridum* habitat likely make similar contributions to community diversity at Cabo Los Machos in spring and early summer when fronds of the latter are present (discussed below). The habitat produced by these foundation species harbors the vast majority of macroorganism diversity in the community.

These foundation species may indirectly affect fish and benthic diversity in this and other communities. *Sargassum horridum* may have directly enhanced fish diversity in March via the structure provided by its fronds, and indirectly via its epifauna that may be a source of food for some fish. Detached, drift *Sargassum* can further enhance diversity by continuing to act as habitat for organisms in other communities, and this facilitation has been recognized by designating *Sargassum* drifting on the surface as essential fish habitat (EFH) in the USA (Wells and Rooker 2004). Detached, nonfloating plants occur as benthic drift (Foster pers. obs.), but the utilization of this drift habitat has not been studied. Attached *S. horridum* could also affect *L. muelleri* via shading, but this seems unlikely at Cabo Los Machos as *L. muelleri* growth rates (discussed below) were similar to those at another site where *Sargassum* was not abundant.

Rhodoliths were not sampled in October, but qualitative field observations made by breaking open a few rhodoliths of different sizes revealed a diverse and abundant fauna, suggesting that temporal variation in cryptofauna may be low. The possible effects of the cryptofauna on the rest of the community, particularly the effects of predators such as stomatopods that may leave the rhodoliths to feed, are presently unknown.

Comparisons with other sites

Our diversity estimates would be larger with more spatial and temporal replication. Because estimates are sample-design

y encontraron un promedio de 5 a 11 especies/sitio y un total de 32 especies en todos los sitios y muestreos combinados. Nuestro promedio para estos grupos (equinodermos más moluscos en la tabla 2) fue de 16.5 de dos periodos de muestreo y un total de 22 especies. En el presente estudio se encontró una diversidad similar de macroalgas así como una diversidad de macroinvertebrados similar o mayor con menor esfuerzo de muestreo que el empleado en estudios cerca de Loreto y La Paz, lo que indica que la diversidad total de estos grupos puede ser considerablemente mayor en Cabo Los Machos.

Se muestrearon 33 especies de peces, de las cuales 13 no habían sido registradas anteriormente para Bahía Concepción. Rodríguez-Romero *et al.* (1992) muestrearon peces en varios sitios de Bahía Concepción usando una variedad de métodos, y Rodríguez-Romero *et al.* (1994) emplearon redes agalleras en siete sitios de la bahía para muestrear peces costeros en cuatro ocasiones. En este último estudio se capturaron 30 especies en un sitio cerca de Cabo Los Machos, y este y otros dos sitios cerca de la boca de la bahía presentaron la mayor diversidad. En un estudio similar al nuestro, Aburto-Oropeza y Balart (2001) encontraron 37 especies en un sitio de cantos rodados cerca de La Paz. Estas otras evaluaciones de la diversidad íctica sugieren que la estimación para nuestro sitio es razonable para este tipo de comunidad.

La diversidad de la criptofauna de los rodolitos de *L. muelleri* resultó sorprendentemente alta y similar a la diversidad criptofaunal en otros órganos de fijación de macroalgas mucho más grandes en California (~150 taxones; Ghelardi 1971). Los 40 taxones/individuo en los especímenes mayores es el número más grande registrado para cualquier rodolito, y la diversidad total fue similar a la encontrada por Medina-López (1999) en 160 rodolitos de *Lithophyllum margaritae* en cuatro sitios del Golfo de California estudiados en dos estaciones del año (118 taxones), y por Hinojosa-Arango y Riosmena-Rodríguez (2004) en 120 rodolitos de *L. margaritae* y *Spongites* (como *Neogoniolithon*) *trichotomum* recolectados en Bahía Concepción e Isla Coronados (104 taxones). La ausencia de cambios considerables en la abundancia de los taxones criptofaunales comunes con el incremento en la talla de los rodolitos indica que el aumento en la abundancia y diversidad de la criptofauna con la talla rodolítica es resultado de una acumulación de criptofauna a medida que crece el rodolito, y no de una sucesión en la que los colonizadores tempranos alteran el hábitat rodolítico y, en consecuencia, mueren facilitando la llegada de nuevos colonos. En general, estos datos y los de otros hábitats en Cabo Los Machos sugieren que este sitio es muy rico en especies.

Cambio temporal

Es bien sabido que la flora y fauna costera del Golfo de California presenta grandes cambios estacionales relacionados con cambios en la temperatura del agua (e.g., Dawson 1944, Brusca 1980, Thomson *et al.* 2000). Se observó poca diferencia en la diversidad de macroalgas o peces entre marzo

dependiente, comparisons to diversity at other sites where different sampling designs were used should be considered only suggestive. The macroalgal diversity at Cabo Los Machos was at the high end of the range/site found by Paul-Chávez and Riosmena-Rodríguez (2000), who sampled (skin diving collections) seven times at each of ten sites around Isla Espíritu Santo near La Paz, and higher than the flora associated with *Sargassum* beds in La Paz Bay (Riosmena-Rodríguez unpublished data). We do not know of any published, quantitative, and taxonomically comprehensive surveys of macroinvertebrates at shallow, rocky sites in the Gulf of California. Holguín-Quiñones *et al.* (2000) sampled (skin-diving collections and counts in two 250-m² areas at each site) sea urchins, cucumbers and stars at 11 sites in Bahía de Loreto; the maximum number of species found at a site was 9 compared with our 10 (echinoderms in table 2 minus ophiurans). González-Medina *et al.* (2006) surveyed molluscs and echinoderms four times at each of nine sites around Isla Espíritu Santo and found an average of 5–11 species/site and a total of 32 species in all sites and surveys combined. Our average for these groups (echinoderms plus molluscs in table 2) was 16.5 from two sampling times and a total of 22 species. We found similar macroalgal and similar or higher macroinvertebrate diversity with much less sampling effort than used in the studies near Loreto and La Paz, indicating that the total diversity of these groups may be considerably higher at Cabo Los Machos.

We sampled 33 fish species, 13 of which were not previously reported from Bahía Concepción. Rodríguez-Romero *et al.* (1992) sampled fishes at a number of sites in Bahía Concepción using a variety of different methods, and Rodríguez-Romero *et al.* (1994) used gill nets to sample near-shore fishes four times at each of seven sites in the bay. The latter study captured 30 species at one site near Cabo Los Machos, and this and two other sites near the mouth of the bay had the highest diversity. Aburto-Oropeza and Balart (2001) in one survey using methods similar to ours found 37 species at their small boulder site near La Paz. These other fish diversity estimates suggest that the estimate for our site is reasonable for this type of community.

Cryptofauna diversity in *L. muelleri* rhodoliths was surprisingly high, and similar to the cryptofaunal diversity in much larger giant kelp holdfasts in California (~150 taxa; Ghelardi 1971). The 40 taxa/individual in the largest individuals is the highest reported for any rhodolith, and the total diversity was similar to that found by Medina-López (1999) in 160 *Lithophyllum margaritae* rhodoliths from four Gulf of California sites sampled in two seasons (118 taxa), and by Hinojosa-Arango and Riosmena-Rodríguez (2004) in 120 *L. margaritae* and *Spongites* (as *Neogoniolithon*) *trichotomum* rhodoliths collected in Bahía Concepción and Isla Coronados (104 taxa). The lack of large changes in the abundance of common cryptofaunal taxa with increasing rhodolith size suggests that increase in cryptofaunal abundance and diversity with rhodolith size results from an accumulation of cryptofauna as the rhodoliths grow, not from a succession during which early

y octubre, pero sí se encontró un cambio considerable en la composición de especies. Rodríguez-Romero *et al.* (1992, 1994, 1998) muestrearon peces en Bahía Concepción durante febrero, marzo, mayo, julio y septiembre, y encontraron un total de 55 especies, de las cuales sólo 9 se registraron en todos los muestreos. Se encontraron 18 especies a mediados de marzo y a finales de septiembre (temporadas del año similares a nuestro estudio), en comparación con las 15 especies que nosotros observamos ambas veces. Esto indica que la bahía sirve de hábitat para un grupo de especies “permanentes”, mientras que muchas otras probablemente entran y salen de la bahía de manera estacional.

A diferencia de macroalgas y peces, la diversidad de invertebrados epibénticos disminuyó entre marzo y octubre; sin embargo, sin réplicas temporales y más registros cuantitativos estacionales de la composición de especies en este y otros sitios, la consistencia de estos patrones temporales y sus causas seguirán sin conocerse bien. Bahía Concepción es una bahía somera con una entrada pequeña, que es notoria por la gran variación estacional de temperatura propiciada por las altas temperaturas de verano (36°C; Dawson 1944). La variación estacional de macroalgas, peces e invertebrados ha sido asociada con estos cambios de temperatura (Mateo-Cid *et al.* 1993, Rodríguez-Romero *et al.* 1994, Steller *et al.* 2003). La variación diaria de las temperaturas estivales, aparentemente generada por la marea en la boca de la bahía, y las corrientes asociadas que incrementan la mezcla, pueden moderar estos efectos estacionales en relación con los sitios más internos de la bahía.

Entre los organismos muestrados, el erizo de mar *Arbacia incisa* y el alga *S. horridum* fueron los que mostraron unas de las mayores variaciones: entre marzo y octubre el primero decreció de 242.5/20 m² a cero (tabla 2), y el número de plantas y la cobertura sobre el sustrato (tabla 1) de la segunda decrecieron considerablemente, perdiendo todas las frondas grandes. Dos de nosotros (Steller y Foster) observamos una disminución similar de *A. incisa* en un manto rodolítico de Isla El Requesón en 1990/91, y creemos que tales eventos pueden ser resultado de un gran reclutamiento periódico, seguido de mortandad por altas temperaturas. Las variaciones estacionales y anuales en la abundancia de las frondas de *S. horridum* son típicas para este género en el Golfo de California (McCourt 1984, Rivera y Scrosati 2006, obs. pers.); sin embargo, se desconoce si la persistencia de la población con esta variación se deba principalmente a que las plantas vuelven a crecer o al reclutamiento. Ambos procesos suelen presentarse en las feofitas, pero poco se sabe de su contribución relativa (Schiel y Foster 2006). Nuestros datos preliminares sugieren que en Cabo Los Machos ocurren ambos, pero durante nuestro muestreo el recrecimiento fue el proceso dominante. El hecho de que los nuevos reclutas fueran mucho más abundantes sobre sustratos artificiales recién colocados sugiere que las plantas que sobreviven de años anteriores pueden suprimir el reclutamiento de nuevas plantas. El entender mejor los procesos que afectan la supervivencia y el recrecimiento de las plantas

colonizadores altera el hábitat rodolítico llevando a su demise pero facilitando nuevos colonizadores. En general, estos datos y los de otros hábitats de Cabo Los Machos sugieren que este sitio es excepcionalmente rico en especies.

Temporal change

The nearshore flora and fauna of the Gulf of California have long been noted for their large seasonal changes related to changes in water temperature (e.g., Dawson 1944, Brusca 1980, Thomson *et al.* 2000). There was little difference in macroalgal or fish diversity between March and October, but considerable change in species composition. Rodríguez-Romero *et al.* (1992, 1994, 1998) sampled fishes in Bahía Concepción during February, March, May, July, and September. They found a total of 55 species, only 9 of which were found in all samplings. Eighteen species were present in both mid-March and late-September (times of the year similar to our samplings), while we sampled 15 species at both times. This indicates that the bay serves as habitat for a group of “permanent” species, while many others likely move in and out of the bay seasonally.

In contrast to macroalgae and fishes, epibenthic invertebrate diversity and abundance declined between the two sampling times. However, without temporal replication and more quantitative, seasonal records of species composition at this and other sites, the consistency of these temporal patterns and their causes are largely unknown. Bahía Concepción is a shallow bay with a small entrance, and is noted for its large, seasonal temperature variation driven by high summer temperatures (36°C; Dawson 1944). Seasonal variation in macroalgae, fishes and invertebrates has been associated with these temperature changes (Mateo-Cid *et al.* 1993, Rodríguez-Romero *et al.* 1994, Steller *et al.* 2003). The apparent tidally-driven, daily variation in summer temperatures at the mouth of the bay and associated currents that increase mixing, may moderate these seasonal effects relative to sites further inside the bay.

Some of the largest variation observed among the organisms sampled was in the sea urchin *Arbacia incisa* and the fuclean *S. horridum*; the former declined from 242.5/20 m² to zero between March and October (table 2), and the number of plants and cover on the substratum (table 1) greatly declined and all large fronds were lost in the latter. Two of us (Steller and Foster) observed a similar decline in *A. incisa* in a rhodolith bed at Isla El Requesón in 1990/91, and suspect that such events may result from periodic, large recruitment and then mortality from high temperatures. Seasonal and year-to-year variation in the abundance of *S. horridum* fronds is typical for this genus in the Gulf of California (McCourt 1984, Rivera and Scrosati 2006, pers. obs.); however, whether population persistence with this variation is driven largely by regrowth or recruitment is unknown. Both processes can occur in the Fucles, but their relative contribution to persistence is poorly known (Schiel and Foster 2006). Our preliminary data suggest that both occur at Cabo Los Machos but regrowth was the

existentes, así como el reclutamiento y crecimiento de nuevos individuos indudablemente ayudaría a explicar la variación anual en esta especie ecológicamente importante.

Historia natural de Lithothamnion muelleri

Los rodolitos de *L. muelleri* en el sitio de estudio probablemente constituyen un hábitat longevo y persistente. La tasa de crecimiento (aumento en radio/tiempo) de estos rodolitos ha sido estimada en 0.6 mm año^{-1} en un sitio cerca de La Paz (Frantz *et al.* 2000 [como *L. crassiusculum*], Rivera *et al.* 2003), y datos preliminares (McConnico en prep.) basados en tinción en vida sugieren que la tasa de crecimiento en Cabo Los Machos es similar. Esta tasa, en combinación con los datos de frecuencia de talla, muestra que la población en el sitio está formada por numerosas plantas jóvenes e individuos de >50 años de edad (individuos >6 cm de diámetro en fig. 3). La mortandad puede ser episódica, asociada con tormentas muy grandes. El hecho de que los individuos más grandes se encuentren en agua somera (fig. 4) sugiere que pueden ser trasladados con mayor facilidad por el oleaje (quizás porque la abundante criptofauna reduce su densidad). De ser así, y dado que las olas generadas por los vientos más fuertes en la región provienen del noreste (Merrifield *et al.* 1987), los individuos grandes eventualmente serían transportados hacia la costa y dentro de la zona intermareal donde morirían. De que esto sucede durante grandes tormentas fue evidente en las observaciones realizadas en octubre de 2003, un mes después del paso del Huracán Marty directamente sobre el sitio (http://en.wikipedia.org/wiki/2003_Pacific_hurricane_season). En la zona intermareal y las áreas inmediatamente arriba de ella se encontraron esparcidos talos de *L. muelleri* recién depositados (aún parcialmente pigmentados) y con numerosas estrellas de mar (*Pentaceraster cumingi*). La distribución de frecuencia de tallas de los rodolitos arrojados sobre la playa estuvo sesgada hacia las clases de talla mayores (McConnico en prep.). La ausencia de grandes cambios en la abundancia de estas especies entre marzo y octubre (tablas 1, 2) indica que la mortandad por una perturbación individual puede ser baja aun cuando ésta sea muy grande. La gran cantidad de fragmentos de rodolitos en las arenas submareales sugiere que el oleaje también causa mortandad debido a la fragmentación y el enterramiento. La abundancia de arena aluvial gruesa y rocas pequeñas en el sedimento probablemente refleja la entrada de sedimentos a través de la boca del gran arroyo que descarga en el sitio, además de suficiente oleaje para inhibir la acumulación de partículas chicas.

La comunidad marina costera de Cabo Los Machos parece excepcionalmente diversa, y esta diversidad se debe principalmente a la existencia de múltiples especies fundamentales. En nuestros limitados estudios en otras áreas del Golfo de California encontramos dos sitios similares de roca y arena con abundancia de *L. muelleri*, y uno de éstos, en Punta Galeras cerca de La Paz, también tiene abundancia de corales grandes. Indudablemente han de existir otros sitios similares en

dominant process at the time we sampled. That new recruits were much more abundant on recently placed artificial substrata suggests that plants surviving from previous years may suppress new recruitment. A better understanding of the processes that affect survivorship and regrowth of existing plants and recruitment and growth of new individuals would no doubt help explain variation between years in this ecologically important species.

Natural history of Lithothamnion muelleri rhodoliths

The *L. muelleri* rhodolith habitat at the study site is probably a long-lived and persistent one. The growth rate (increase in radius/time) of this rhodoliths has been estimated at 0.6 mm yr^{-1} at a site near La Paz (Frantz *et al.* 2000 [as *L. crassiusculum*], Rivera *et al.* 2003), and preliminary data (McConnico in prep.) based on vital staining suggests that the growth rate at Cabo Los Machos is similar. This rate, combined with the size-frequency data show that the population at the site is composed of abundant young plants as well as numerous individuals estimated to be >50 years old (individuals >6 cm diameter in fig. 3). Mortality may be episodic, associated with very large storms. That larger individuals are found in shallow water (fig. 4) suggests that they may be more easily moved by wave surge (perhaps because the abundant cryptofauna reduces their density?). If so, and since the waves produced by the strongest winds in the region come from the north/northeast (Merrifield *et al.* 1987), large individuals would be gradually transported towards shore and into the intertidal zone where they die. That this occurs during very large storms was clear from observations made in October 2003, one month after Hurricane Marty passed directly over the site (http://en.wikipedia.org/wiki/2003_Pacific_hurricane_season). The intertidal zone and areas immediately above it were littered with newly deposited (still partially pigmented) *L. muelleri* thalli, as well as numerous sea stars (*Pentaceraster cumingi*). The size-frequency distribution of the beach-cast rhodoliths was skewed towards larger size classes (McConnico in prep.). The lack of large changes in the abundance of these species between March and October 2003 (tables 1, 2) suggests that mortality from individual disturbance events may be low even if the disturbance is very large. The numerous rhodolith fragments in subtidal sands suggest that wave surge also causes mortality via fragmentation and burial. The abundant, coarse alluvial sand and small rocks in the sediment probably reflect sediment input from the mouth of the large arroyo that discharges at the site, plus sufficient wave action to inhibit accumulation of small particles.

The nearshore community at Cabo Los Machos appears to be exceptionally diverse, and the diversity is largely the result of having multiple foundation species. Our limited surveys in other areas of the Gulf of California have found two similar rock-sand sites with abundant *L. muelleri*, and one of these at Punta Galeras near La Paz also has abundant, large corals. No doubt other such sites occur in the region. Considerably more

la región. Se requiere de considerablemente más estudios y experimentos de campo para localizar tales comunidades, caracterizar mejor su diversidad y entender mejor la ecología poblacional de las especies fundamentales que en ellas existen. Sala *et al.* (2002) desarrollaron un modelo para el diseño de una red de áreas costeras protegidas en el Golfo de California basado principalmente en la diversidad de peces arrecifales, pero también usando los hábitats, incluidos entre ellos los mantos algales y bancos de rodolitos, como un indicador de la diversidad de plantas e invertebrados. Nuestros datos sugieren que la consideración de hábitats simples (compuestos por una sola comunidad) deberían ampliarse a comunidades con múltiples especies fundamentales (como lo son rodolitos y sargazos). Tales comunidades y sus especies fundamentales merecen una consideración especial en los esfuerzos de conservación de la diversidad.

Agradecimientos

Estamos endeudados con J Figurski y M Johnson por haber encontrado el sitio, y agradecemos a P Slattery su ayuda con la identificación de los invertebrados y a L McMasters la preparación de las figuras. El trabajo de campo fue parte de una clase en conjunto de la UABCS y MLML, desarrollado con apoyo de un Fulbright Alumni Initiative Award al primer autor. Se recibió apoyo adicional de MLML, UABCS, CICIMAR y BCSES.

Traducido al español por Christine Harris.

Referencias

- Aburto-Oropeza O, Balart EF. 2001. Community structure of reef fish in several habitats of a rocky reef in the Gulf of California. *PSZN: Mar. Ecol.* 22: 283–305.
- Alvarez-Borrego S. 1983. Gulf of California. In: Ketchum BH (ed.), *Ecosystems of the World. 26. Estuaries and Enclosed Seas*. Elsevier, Amsterdam, pp. 427–449.
- Amado-Filho GM, Maneveldt G, Manso RCC, Marins-Rosa BV, Pacheco MR, Guimarães SMPB. 2007. Structure of rhodolith beds from 4 to 55 meters deep along the southern coast of Espírito Santo State, Brazil. *Cienc. Mar.* 399–410.
- Boogert NJ, Paterson DM, Laland KN. 2006. The implications of niche construction and ecosystem engineering for conservation biology. *BioScience* 56: 570–578.
- Bosence DWJ. 1983. The occurrence and ecology of recent rhodoliths: A review. In: Peryt TM (ed.), *Coated Grains*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 225–242.
- Bruno JF, Bertness MD. 2001. Habitat modification and facilitation in benthic marine communities. In: Bertness MD, Gaines SD, Hay ME (eds.), *Marine Community Ecology*. Sinauer, Sunderland, Mass., pp. 201–218.
- Brusca RC. 1980. *Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California*. 2nd ed. Univ. Arizona Press, Tucson, 513 pp.
- Buschbaum C, Chapman AS. 2006. How an introduced seaweed can affect epibiota diversity in different coastal systems. *Mar. Biol.* 148: 743–754.
- Crain CM, Bertness MD. 2006. Ecosystem engineering across environmental gradients: Implication for conservation and management. *BioScience* 56: 211–218.
- Dayton PK. 1972. Toward an understanding of community resilience and the potential effects of enrichments to the benthos at McMurdo Sound, Antarctica. *Proc. Colloquium on Conservation Problems in Antarctica*, pp. 81–96.
- Dawson EY. 1944. The marine algae of the Gulf of California. *Allan Hancock Pac. Exp.* 3: 189–453.
- Edgar GJ, Klumpp DW. 2003. Consistencies over regional scales in assemblages of mobile epifauna associated with natural and artificial plants of different shape. *Aquat. Bot.* 75: 275–291.
- Figueiredo MA de O, Santos de Menezes K, Costa-Paiva EM, Paiva PC, Ventura CRR. 2007. Experimental evaluation of rhodoliths as living substrata for infauna at Abrolhos Bank, Brazil. *Cienc. Mar.* 33: 427–440.
- Foster MS. 1975. Algal succession in a *Macrocystis pyrifera* forest. *Mar. Biol.* 32: 313–329.
- Foster MS. 2001. Rhodoliths: Between rocks and soft places. *J. Phycol.* 37: 659–667.
- Frantz BR, Kashgarian M, Coale KH, Foster MS. 2000. Growth rate and potential climate record from a rhodolith using ^{14}C accelerator mass spectrometry. *Limnol. Oceanogr.* 45: 1773–1777.
- Fujita D, Ari S, Murase N, Tanaka J, Watanabe T, Shozen K, Matsumura W, Hasegawa K, Chimura T, Sasaki M, Matsui K. 2003. Vertical distribution, productive structure and epifauna of *Sargassum* forests in the vicinity of Abugashima Island, Himi, Toyama Bay. *Bull. Toyama Pref. Fish. Exp. Stn.* 14: 43–60 (abstract only).
- Ghelardi RJ. 1971. “Species” structure of the animal community that lives in *Macrocystis pyrifera* holdfasts. *Nova Hedwigia* 32: 381–420.
- González-Medina FJ, Holguín-Quinones OE, De la Cruz-Agüero G. 2006. Spatiotemporal variability of some shallow-bottom macroinvertebrates (Gastropoda, Bivalvia and Echinodermata) from Espíritu Santo Archipelago, Baja California Sur, Mexico. *Cienc. Mar.* 32: 33–44.
- Hinojosa-Arango G, Riosmena-Rodríguez R. 2004. Influence of rhodolith-forming species and growth-form on associated fauna of

Acknowledgements

We are indebted to J Figurski and M Johnson for finding the study site, and thank P Slattery for help with invertebrate identifications and L McMasters for preparing the figures. The field work was part of a joint UABCS/MLML class developed with support from a Fulbright Alumni Initiative Award to the first author. Additional support was provided by MLML, UABCS, CICIMAR and BCSES.

- rhodolith beds in the central-west Gulf of California, Mexico. PSZN: Mar. Ecol. 25: 109–127.
- Holguín-Quiñones O, Wright-López H, Solís-Marín F. 2000. Asteroidea, Echinoidea y Holothuroidea en fondos someros de la Bahía de Loreto, Baja California Sur, México. Rev. Biol. Trop. 48: 749–757.
- Kamenos NA, Moore PG, Hall-Spencer JM. 2003. Substratum heterogeneity of dredged vs un-dredged maerl grounds. J. Mar. Biol. Assoc. UK 83: 411–413.
- Kendrick GA, Brearley A. 1997. Influence of *Sargassum* spp. attached to rhodoliths on sampling effort and demographic analyses of *Sargassum* spp. (Sargassaceae, Phaeophyta) attached to a reef. Bot. Mar. 40: 517–521.
- Mateo-Cid LE, Sánchez-Rodríguez I, Rodríguez-Montesinos YE, Casas-Valdez MM. 1993. Floristic study on benthic marine algae of Bahía Concepción, BCS, Mexico. Cienc. Mar. 19: 41–60.
- McCourt RM. 1984. Seasonal patterns of abundance, distributions, and phenology in relation to growth strategies of three *Sargassum* species. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 74: 141–156.
- Medina-López, MA. 1999. Estructura de la criptofauna asociada a mantos de rodolitos en el suroeste del Golfo de California, México. Tesis, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México, 59 pp. + appendices.
- Merrifield MA, Badan-Dangon A, Winant CD. 1987. Temporal behavior of lower atmospheric variables over the Gulf of California. 1983–1985. A data report. Ref. Ser. #87-6, Scripps Inst. Oceanography, La Jolla, 192 pp.
- Paul-Chávez L, Riosmena-Rodríguez R. 2000. Floristic and biogeographical trends in seaweed assemblages from a subtropical insular island complex in the Gulf of California. Pac. Sci. 54: 137–147.
- Rivera MG, Scrosati R. 2006. Population dynamics of *Sargassum lapazeanum* (Fucales, Phaeophyta) from the Gulf of California, Mexico. Phycologia 45: 178–189.
- Rivera MG, Riosmena-Rodríguez R, Foster MS. 2003. Age and growth of *Lithothamnion muelleri* (Corallinales, Rhodophyta) in the southwestern Gulf of California, Mexico. Cienc. Mar. 30: 235–249.
- Rodríguez-Romero J, Abitia-Cárdenas LA, de la Cruz-Agüero J, Galván-Magaña F. 1992. Systematic list of marine fishes of Bahía Concepción, Baja California Sur, Mexico. Cienc. Mar. 18: 85–95.
- Rodríguez-Romero J, Abitia-Cárdenas LA, Galván-Magaña F, Chávez-Ramos H. 1994. Composition, abundance and specific richness of fishes from Concepción Bay, Baja California Sur, Mexico. Cienc. Mar. 20: 321–350.
- Rodríguez-Romero J, Abitia-Cárdenas LA, Galván-Magaña F, Gutiérrez-Sánchez FJ, Aguilar-Palomino B, Arvizu-Martínez J. 1998. Ecology of fish communities from the soft bottom of Bahía Concepción, Mexico. Arch. Fish. Res. 46: 61–76.
- Sala E, Aburto-Oropeza O, Paredes G, Parra I, Barrera JC, Dayton PK. 2002. A general model for designing networks of marine reserves. Science 298: 1991–1993.
- Schiel DR, Foster MS. 2006. The population biology of large brown algae: Ecological consequences of multiphase life histories in dynamic coastal environments. Ann. Rev. Evol. Ecol. Syst. 37: 343–372.
- Steller DL, Riosmena-Rodríguez R, Foster MS, Roberts CA. 2003. Rhodolith bed diversity in the Gulf of California: The importance of rhodolith structure and consequences of disturbance. Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst. 13: S5–S20.
- Thompson DA, Findley LT, Kerstitch AN. 2000. Reef Fishes of the Sea of Cortez. Univ. Texas Press, Austin, 353 pp.
- Weber-Van Bosse A, Foslie M. 1904. The Corallinaceae of the Siboga Expedition. Leiden Bull. Rep. 61: 1–110.
- Wells RJD, Rooker JR. 2004. Distribution, age, and growth of young-of-the-year greater amberjack (*Seriola dumerili*) associated with pelagic *Sargassum*. Fish. Bull. 102: 545–554.

Recibido en noviembre de 2006;
aceptado en julio de 2007.