

Variaciones en la Estructura de Asociaciones de Diatomeas Epifitas de Macroalgas en una Zona Subtropical

Variations in the Structure of Epiphytic Diatom Assemblages in Subtropical Macroalgae

Oscar Ubisha Hernández Almeida
y David Alfaro Siqueiros Beltrones

Dpto. Plancton y Ecología Marina, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas,
Instituto Politécnico Nacional. A. P. 592, La Paz, B.C.S., México. 23000.
e-mail: ubisha78@hotmail.com

Hernández-Almeida, O. U. y D. A. Siqueiros-Beltrones. 2008. Variaciones en la estructura de asociaciones de diatomeas epifitas de macroalgas de una zona subtropical. *Hidrobiológica* 18(1): 51-61.

RESUMEN

Se analizaron muestras de diatomeas epifitas de distintos taxa de macroalgas recolectadas en una zona subtropical, con el objetivo de determinar si conformaban una misma asociación y si ésta variaba temporalmente. Para ello se examinó su estructura en términos de abundancias relativas, valor biológico (IVB) de los taxa, diversidad, dominancia y equidad. Las macroalgas se recolectaron en un manchón de la playa El Caimancito, B. C. S. en junio y diciembre de 2001, y abril, mayo y julio del 2002. Específicamente talos de 5 especies: *Laurencia pacifica*, *L. johnstonii*, *Padina mexicana*, *P. caulescens* e *Hydroclathrus clathratus*. Sobre estos hospederos se identificaron 211 taxa (especies y variedades) de diatomeas; las más abundantes fueron *Cocconeis disculus* y *C. dirupta*. Sin embargo, según el IVB *Navicula incerta*, *Nitzschia frustulum*, *C. disculus* y *N. frustulum* var. *perminuta*, determinaron la estructura de las asociaciones. El valor máximo de diversidad ($H' = 5$) se registró en *P. mexicana*; el mínimo ($H' = 1.48$) en *Laurencia pacifica*. De acuerdo con lo anterior, se discriminaron varias asociaciones de diatomeas epifitas según el género de la macroalga hospedera. La riqueza y diversidad de especies promedio del manchón de macroalgas están entre los más altos medidos para asociaciones de diatomeas epifitas. Los cambios temporales de todo el manchón coincidieron con el cambio estacional propuesto para la bahía en otros estudios, según su temperatura.

Palabras clave: diatomeas epifitas, macroalgas, subtropical, diversidad.

ABSTRACT

Epiphytic diatom samples of various macroalgae from a subtropical bed taxa were analyzed in order to determine if they belonged to a single assemblage, and whether they exhibited time variations. The analysis was based on community structure, *i.e.* relative abundances, biological value (BVI), species diversity, dominance, and equitability. The macroalgae hosts were collected from a bed located in a beach known as El Caimancito, B. C. S. Specifically five macroalgae

taxa were chosen: *Laurencia pacifica*, *L. johnstonii*, *Padina mexicana*, *P. caulescens* and *Hydroclathrus clathratus*. The most abundant diatom taxa, out of 211 species and varieties were *Cocconeis disculus* and *C. dirupta*. However, according to the BVI the taxa determining the assemblage structure were *Navicula incerta*, *Nitzschia frustulum*, *C. disculus* and *N. frustulum* var. *perminuta*. Diversity (H') values of the epiphytic diatom assemblages varied according to macroalgae host genus. The highest diversity value was for *P. mexicana* ($H' = 5$), whilst the lowest value ($H' = 1.48$) was for *L. pacifica*. The estimated species diversity and richness are among the highest measured for epiphytic diatom assemblages. Time variations in the diatom assemblages of the whole macroalgae bed followed the seasonal variation proposed for Bahía de La Paz based on temperature.

Key words: diatoms, epiphytes, macroalgae, subtropical, diversity.

INTRODUCCIÓN

Las diatomeas son uno los componentes más conspicuos y abundantes en las comunidades epifitas de las macroalgas marinas. Contribuyen significativamente en la productividad de las comunidades bentónicas litorales (Booth, 1981) y sin embargo, se han examinado poco los atributos de las asociaciones que conforman (Main & McIntire, 1974). Las diatomeas epifitas muestran una distribución agregada, debido a su naturaleza oportunista y a las variaciones del medio (Siqueiros-Beltrones, 2002a). Así, su distribución se ha interpretado como un mosaico de asociaciones más o menos discreto y bien definido, o que se traslanan a través de un gradiente de factores físicos y químicos (McIntire & Moore, 1977), pero se sabe poco sobre los factores que determinan la estructura de dichas asociaciones (Booth, 1981). Según comparaciones gruesas entre *Zostera marina* Linnaeus, *Fucus evanescens* C. Agardh, *Enteromorpha* sp., *Polysiphonia* sp. y *Ulva* sp., la estructura de asociaciones de diatomeas epifitas puede diferir, tanto en hospederos de la misma especie, como de distintas especies y a través del tiempo. Así, se ha propuesto que el único papel de las macroalgas es de aumentar la superficie de colonización (Main & McIntire, 1974). Sin embargo, Tanaka *et al.* (1984) encontraron que la riqueza y abundancia de diatomeas epifitas en *Sargassum piliferum* (Turner) C. Agardh era mayor que en pasto artificial, por lo que el sustrato vivo estaría influyendo más allá que como mera superficie de fijación.

Lo anterior sugiere que existen interacciones de distintos tipos (físicos, químicos o biológicos) entre las macroalgas y sus diatomeas epifitas, quizás del tipo observado por Lee *et al.* (1975), quienes proponen que la variación en la estructura de las asociaciones de diatomeas epifitas puede deberse a que existe algún tipo de relación bioquímica entre el hospedero y las diatomeas.

Para la Península de Baja California se cuenta con algunos estudios sobre diatomeas epifitas de macroalgas: Siqueiros-Beltrones y Valenzuela-Romero (2004) registraron 236 taxa de diatomeas epifitas para varias especies de macroalgas: *Padina durvillaei* Bory Saint-Vincent, *Cryptopleura crispata* Kylin, *Dasya sini-*

cola (Setchell & N.L. Gardner) E.Y. Dawson, *Amphiroa vanbosseae* M. Lemoine, *Acrosorium venulosum* (Zanardini) Kylin, *Pterocladiella* y *Dyctiota*, observándose que la diversidad (H') fue mínima en *Dyctiota* sp. (0.99) y máxima sobre *Dasya sinicola* (2.81). En *Macrocystis pyrifera* (Linnaeus) C. Agardh, de la región media de la Península de Baja California, se registraron abundancias elevadas de diatomeas epifitas, mientras que en especímenes de *Egregia menziesii* (Turner) J.E. Areschoug y *Eisenia arborea* J.E. Areschoug no se observaron diatomeas (Siqueiros-Beltrones *et al.*, 2002); otras observaciones sobre *M. pyrifera* en la región norte de la península confirmaron la constancia de los taxa dominantes y que, tanto la riqueza como la diversidad de especies, son elevadas sobre este sustrato (Siqueiros-Beltrones & Argumedo-Hernández, 2005; Argumedo-Hernández & Siqueiros-Beltrones, 2007).

Aunado a lo anterior, en estudios realizados al sur de la península (Siqueiros-Beltrones & López-Fuerte, 2006) se registraron elevadas riqueza y diversidad de especies de diatomeas epifitas de raíces de mangle y macroalgas, con valores de H' de 5.2 (máximo) y 4.35 (mínimo); estos trabajos muestran que la diversidad en las asociaciones de diatomeas epifitas en la región es alta, lo cual se puede atribuir en parte a que las distintas especies de macroalgas que cohabitan en un manchón podrían albergar distintas asociaciones de diatomeas.

El análisis anterior sugiere que las asociaciones de diatomeas epifitas de macroalgas podrían variar de acuerdo con diferencias en los hospederos de un cierto nivel taxonómico. Por otra parte, la riqueza específica macroalgal podría incidir directamente en la riqueza de las diatomeas epifitas.

En el área de estudio, la composición macroalgal de afinidad subtropical es resultado de la mezcla entre especies tropicales y templadas, así como de especies endémicas (Jackelman *et al.*, 1991; Rodríguez-Morales & Siqueiros-Beltrones, 1999). Esta gran riqueza y variabilidad de macroalgas proporcionan a su vez gran cantidad de hábitats y superficies de adhesión. Esto explicaría porqué la riqueza de especies de diatomeas epifitas de 12 especies de macroalgas de la zona alcanzó los 270 taxa (Siqueiros-Beltrones & Hernández-Almeida, 2006).

De acuerdo con lo anterior, se pretende contrastar la hipótesis nula de que las asociaciones de diatomeas epifitas no exhiben variaciones entre un hospedero y otro, ya sea de diferente o del mismo taxón, ni a través el tiempo, sino que existe una sola asociación que aprovecha el sustrato que proveen las macroalgas, sin preferencia o variación temporal.

Para contrastar la hipótesis, el objetivo planteado fue determinar si la estructura espacial y temporal de la asociación de diatomeas epifitas, variaba o se mantenía constante, en las especies de macroalgas más frecuentes de un manto subtropical, durante temporadas distintas. Como objetivos particulares se planteó: a) describir la estructura de las asociaciones de diatomeas epifitas en taxa de macroalgas representativos del área de estudio, con base en parámetros de las asociaciones (diversidad, dominancia y equidad); b) determinar si dicha estructura variaba significativamente entre hospederos de distintos taxa; y c) determinar si la estructura de diatomeas epifitas variaba según la temporada de muestreo.

ÁREA DE ESTUDIO

El manchón estudiado se ubica en el submareal de la playa El Caimancito. (Punta Roca Caimancito), dentro de la Bahía de La Paz y se localiza en los 24° 12' 22" N; 110° 18' 02" O (Fig. 1). El régimen de marea es tipo semidiurno y las salinidades oscilan entre 34 y 36, dependiendo de la época del año (Jiménez-Illescas *et al.*, 1997). De acuerdo con los regímenes pluviométricos y las temperaturas superficiales del agua de mar (Salinas *et al.*, 1990) en el área de estudio se pueden distinguir tres épocas: de marzo a junio (I), de julio a octubre (II) y de noviembre a febrero (III); las dos últimas son temporada de lluvia, pero la III es además fría. En la boca de la Ensenada de La Paz se han registrado temperaturas promedio de 23.5°C para primavera (abril - junio), de 30.25°C para verano (julio -

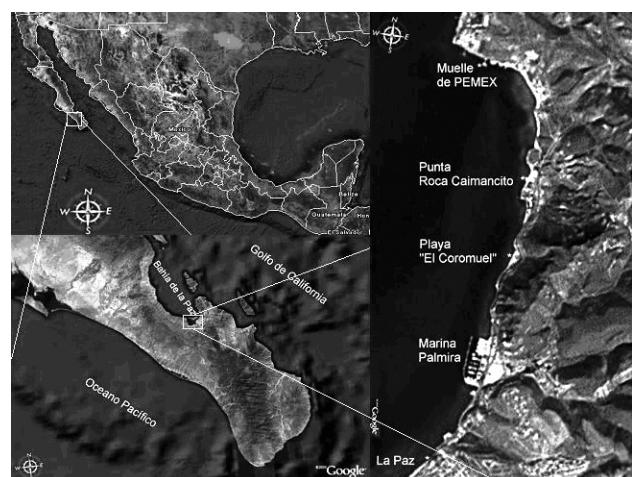


Figura 1. Ubicación del área de estudio, El Caimancito, Bahía de La Paz, B. C. S.

septiembre) y de 22.75 en invierno (octubre - febrero), sin embargo, esto puede variar con la presencia de fenómenos de mesoescala (Cervantes-Duarte *et al.*, 2001, Martínez-Flores *et al.*, 2006).

MÉTODO

Los muestreos se hicieron durante junio y diciembre del 2001 y abril, mayo y julio del 2002. Con esta táctica se pretendió abarcar las tres temporadas identificadas en el área de estudio, compaginando los períodos de recolecta con los momentos en que el manchón de macroalgas se presentara con la mayor riqueza de especies (Rodríguez-Morales & Siqueiros-Beltrones, 1999). Las especies más frecuentes de macroalgas y por ende que pueden considerarse las más representativas correspondieron a los géneros *Hydroclathrus*, *Padina* (ambas *Phaeophyta*) y *Laurencia* (*Rhodophyta*). Aunque solamente este último taxón estuvo presente en junio y diciembre del 2001.

Los muestreos se hicieron manualmente, localizando las especies más frecuentes mediante buceo libre entre los 0 y 5 m de profundidad. Las muestras se guardaron en bolsas de plástico negro y se fijaron en alcohol al 70%. La identificación de las macroalgas se hizo según: Abbott (1972), Wynne y Norris (1976), Abbot y Hollenberg (1976), Hollenberg y Norris (1977).

Procesamiento de muestras e identificación de diatomeas.

Para obtener las diatomeas epifitas, en el interior de una caja de petri, los talos de *Padina* se rasparon con un portaobjetos y los talos de *Hydroclathrus* y *Laurencia* se picaron con un bisturí. El material obtenido fue puesto en un tubo de ensaye y oxidado con una mezcla 1:3:5 de muestra, etanol y ácido nítrico para eliminar la materia orgánica (Siqueiros-Beltrones, 2002). El remanente fue lavado con agua destilada hasta alcanzar un pH ≥ 6 . De cada macroalga se montaron 5 preparaciones permanentes con Pleurax. Para la identificación de diatomeas se utilizaron las obras de: Schmidt *et al.* (1874-1959), Peragallo y Peragallo (1897-1908), Hendey (1964), Hustedt (1955), Hustedt (1961-66), Navarro (1982), Foged (1975, 1984), Witkowski *et al.* (2000) y Siqueiros-Beltrones (2002). La lista florística y un registro iconográfico se presentan en Siqueiros-Beltrones y Hernández-Almeida (2006).

Estructura de las asociaciones. De acuerdo con la elevada riqueza observada, para calcular los parámetros que describen la estructura de las asociaciones se utilizó un tamaño de muestra de 1000 valvas (Siqueiros-Beltrones, 2002). La distribución agregada de las diatomeas se compensó usando dos laminillas en los conteos (original y repetición) de cada especie de macroalga examinada. Los taxa de las diatomeas identificadas se clasificaron según sus abundancias relativas en: muy abundantes (taxa con 200 o más frústulas); abundantes ($200 > X \geq 100$); comunes ($100 > X \geq 20$); y, raras ($20 > X \geq 1$).

Como medidas de diversidad se utilizaron los índices H' de Shannon, el inverso del índice de dominancia de Simpson ($1 - \lambda$)

y el de equidad (J') de Pielou; como medidas de la dominancia se usaron los índices de Simpson (λ) (Magurran, 1988 y Brower & Zar, 1984) y el valor biológico (IVB) de Sanders (1968). La similitud entre las asociaciones se midió con el índice de Bray-Curtis (Brower & Zar, 1984) y con base en las similitudes calculadas se agruparon las muestras (dendrogramas) mediante algoritmos de unión completa (De La Cruz Agüero, 1994).

Los análisis de las asociaciones de diatomeas epifitas se condujeron en tres niveles de comparación entre hospederos: variación espacial, a nivel especie y de género de macroalga; variación temporal a nivel de género; y variación temporal a nivel de todo el manto de macroalgas.

RESULTADOS

Los taxa más frecuentes de macroalgas fueron los siguientes: las rodofitas *Laurencia johnstonii* Setchell et Gardner (10 talos), *Laurencia pacifica* Kylin (7) y las feofitas *Padina caulescens* Thivy (3), *Padina mexicana* Dawson (2), *Hydroclathrus clathratus* (C. Ag.) Howe (3). La estructura de las asociaciones de diatomeas epifitas se examinó solamente en estos taxa.

Se contaron 26,950 valvas que incluyeron 211 taxa identificados (especies y variedades) de diatomeas. De acuerdo con las abundancias relativas, 21 taxa fueron muy abundantes, 11 abundantes, 47 comunes y 132 raros. Los taxa más importantes, de acuerdo con el IVB, fueron *Navicula incerta* Grunow (IVB = 343), *Nitzschia frustulum* (Kützing) Grunow (327), *Cocconeis disculus* (Schumann) Cleve (314) y *Nitzschia frustulum* var. *perminuta* Grunow (311), las cuales presentaron abundancias constantes, espacial y temporalmente; estos taxa fueron los principales responsables de la identidad de la estructura de la asociación, pues mantuvieron sus abundancias a pesar de los florecimientos de otras especies más numerosas, e.g., *Cocconeis dirupta* Gregory (201), la cual, aunque fue muy abundante, tuvo variaciones marcadas de un sustrato a otro en todos los meses. Igualmente, especies abundantes como, *Opephora pacifica* (Grunow) Petit (260), *Navicula agnita* Hustedt (194), *Rhopalodia musculus* Kützing (158), *Gomphoseptatum aestuarii* (Cleve) Medlin (132) y *Psammodyction constrictum* (Gregory) Grunow (51) fueron irregulares, por lo que presentaron valores menores de IVB.

Comparación entre especies de macroalgas. Los valores calculados de los parámetros de las asociaciones de diatomeas epifitas en las distintas especies de macroalgas fueron similares (tabla 1) y muy cercanos al promedio; con excepción de la riqueza los demás parámetros variaron de manera similar. En general, las algas pardas tuvieron menor riqueza, quizás influida por el tamaño de muestra, pero su elevada equidad explica los valores altos de diversidad observados.

En la figura 2 se observa la formación de dos grupos, el primero incluye a las dos especies de *Laurencia* (al 77 %) y está

Tabla 1. Valores calculados de los parámetros de las asociaciones de diatomeas epifitas encontradas en las diferentes especies de microalgas examinadas.

Sustrato	N	S	H'	H' máx	J'	1 - J'	λ	1 - λ
<i>L. johnstonii</i>	10212	142	4.58	7.15	0.64	0.36	0.09	0.91
<i>L. pacifica</i>	7969	123	4.14	6.94	0.60	0.40	0.12	0.88
<i>P. caulescens</i>	3367	118	4.42	6.88	0.64	0.36	0.12	0.88
<i>P. mexicana</i>	2149	96	4.95	6.59	0.75	0.25	0.06	0.94
<i>H. clathratus</i>	3255	121	4.80	6.92	0.69	0.31	0.07	0.93
Promedio	-----	120	4.58	6.90	0.66	0.34	0.09	0.91

Riqueza de específica (S), Diversidad (H'), Dominancia de Simpson (λ), Diversidad de Simpson (1 - λ), Equidad de Pielou (J'), Redundancia (1 - J').

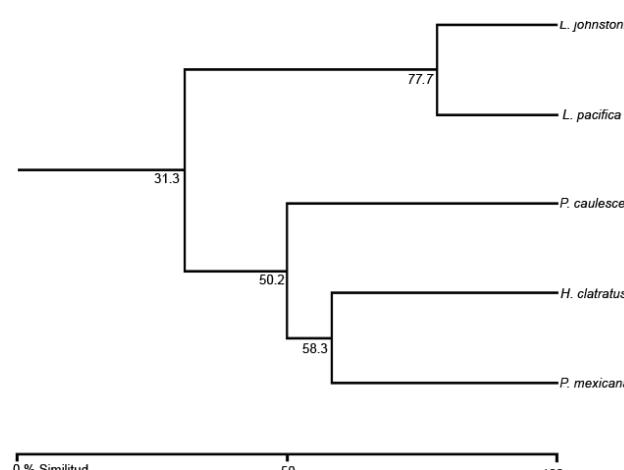


Figura 2. Similitud de Bray-Curtis para asociaciones de diatomeas epifitas en distintas especies de macroalgas.

caracterizado por una proporción similar de las especies muy abundantes *Cocconeis disculus* y *Cocconeis dirupta*, seguidas por *Navicula incerta*, *Nitzschia frustulum* y *Nitzschia frustulum* var. *perminuta*, *Opephora pacifica* y *Rhopalodia musculus*. En el grupo formado por *Padina mexicana* e *Hydroclathrus clathratus* (58.3%), las abundancias relativas de las especies muy abundantes se comportaron de manera inversa que en *Laurencia*, es decir, el grupo estuvo caracterizado por *Opephora pacifica* y *N. frustulum* como las especies más abundantes, seguidas de *N. frustulum* var. *perminuta*, *R. musculus*, *N. incerta*, *C. dirupta* y *C. disculus*. Mientras que *Padina caulescens*, ubicada entre los dos grupos, compartió la especie más abundante del primero, debido a que un espécimen presentó un florecimiento de *C. disculus*. Sin embargo, las abundancias relativas de las especies responsables de la estructura fueron similares a las de *P. mexicana*.

Recapitulando, no existen diferencias entre especies del mismo género. Los resultados de los parámetros de las asocia-

ciones y de similitud sugieren que *Laurencia johnstonii* y *Laurencia pacifica* se comportan como un único sustrato. Una prueba de independencia a las abundancias relativas ($\chi^2 = 6.32$ y g.l. 14), indicó que no había independencia entre las abundancias relativas de uno y otro sustrato, corroborando que las diatomeas epifitas de las dos especies de *Laurencia* son parte de una misma asociación.

En el caso de las dos especies de *Padina* se rechazó la prueba de independencia, pero el comportamiento de las especies responsables de la estructura sugiere que se podría encontrar lo mismo que en *Laurencia*. De hecho, la composición específica de diatomeas en *Padina* es muy similar (Siqueiros-Beltrones & Hernández-Almeida, 2006), lo que indica que las asociaciones podrían distinguirse a nivel de género del hospedero.

Comparación a nivel género del hospedero. La diversidad (H') entre géneros varió de 4.87 (*Padina*) a 4.44 (*Laurencia*); los demás parámetros siguieron el mismo patrón, excepto la riqueza; lo que pudo deberse a la diferencia en el tamaño de muestra (Tabla 2). Los valores de los parámetros fueron parecidos entre *Hydroclathrus* y *Padina*, lo que sugiere que dichos sustratos ofrecen algo en común a las diatomeas, a pesar de que tales macroalgas presentan morfología y ciclo de vida distintos.

Para *Laurencia*, la diversidad fue ligeramente menor que el promedio y que los otros dos sustratos; los demás parámetros variaron de la misma manera. En este sustrato hubo dos especies muy abundantes; en primer lugar se encontró a *Cocconeis disculus* y en menor proporción a *Cocconeis dirupta*; otras especies también influyeron en la identidad de la estructura, a saber: *Navicula incerta*, *Nitzschia frustulum*, *Nitzschia frustulum* var. *perminuta*, *Opephora pacifica* y *Rhopalodia musculus*.

El índice de Bray-Curtis agrupó los dos géneros de algas pardas (60.6); mientras que *Laurencia* (29) quedó completamente

Tabla 2. Valores calculados de los parámetros de las asociaciones de diatomeas epifitas por género de macroalga.

Sustrato	N	S	H'	H' máx	J'	1 - J'	λ	1 - λ
Laurencia spp.	18181	163	4.44	7.35	0.60	0.40	0.10	0.90
Padina spp.	5516	143	4.87	7.20	0.68	0.32	0.07	0.93
Hydroclathrus spp.	3255	121	4.80	6.92	0.69	0.31	0.07	0.93
Promedios	-----	143	4.70	7.16	0.66	0.34	0.08	0.92

Riqueza de específica (S), Diversidad (H'), Dominancia de Simpson (λ), Diversidad de Simpson ($1 - \lambda$), Equidad de Pielou (J'), Redundancia ($1 - J'$).

separada del grupo anterior (Fig. 3). Esto aun cuando los dos géneros de feofíceas difirieron en la diatomea más abundante. En *Padina* fue *C. disculus* y las otras especies determinantes en la estructura fueron *N. frustulum* var. *perminuta*, *N. incerta*, *N. frustulum*, *O. pacifica*, *N. agnita* y *Gomphoseptatum aestuarii*. Mientras que en *Hydroclathrus* sobresalió *O. pacifica* y las demás especies determinantes fueron *N. frustulum* var. *perminuta*, *N. frustulum*, *R. musculus*, *N. agnita*, *N. incerta* y *Psammodyction constrictum*. La dominancia de *C. disculus* en *Padina* ocurrió en un solo espécimen, por lo que, si se pondera con los demás especímenes, la especie dominante sería *N. frustulum*, con abundancias similares a las que se encontraron en *Hydroclathrus*. Esto explica la unión de estos dos géneros y el porqué *Padina* no se agrupó con *Laurencia* a pesar de compartir la especie más abundante (*C. disculus*).

Una prueba de independencia entre las abundancias relativas de epífitas de *Hydroclathrus* y de *Padina* ($p = 0.05$, g.l. 17 y $\chi^2 = 26.32$) indicó que no hubo diferencias significativas entre las abundancias relativas de las diatomeas para estos dos sustratos, por lo que podría tratarse de una sola asociación; en donde, cada uno de los géneros de macroalgas funcionaría como parche dentro del manto, aun cuando las características de cada género son distintas, sin embargo, funcionan de manera similar entre miembros de una misma división.

Así, la distribución de las diatomeas epifitas parece estar influida por la identidad del hospedero: 1) Quizá a nivel de división, como se observa en la figura 3, en donde el valor de similitud más alto se obtuvo para los géneros de feofíceas, lo cual corresponde con los parámetros de la asociación que son similares en ambos sustratos (tabla 2); esto sugiere que la estructura de la asociación de diatomeas es la misma. 2) A nivel de género; lo evidencia el hecho de que la diatomea epífita más importante en cada género hospedero es diferente. Máxime porque dichos géneros se hallan, a su vez, en sustratos distintos, con lo que la proporción en las abundancias de las especies de diatomeas podría variar, ya sean sedimentos (*Hydroclathrus*) o roca (*Laurencia* y *Padina*). Sin

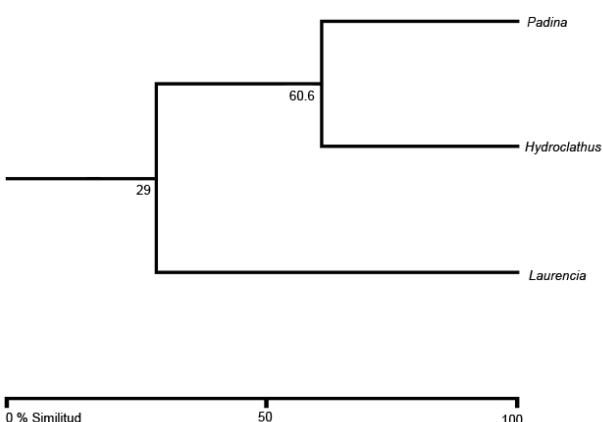


Figura 3. Similitud de Bray-Curtis para las asociaciones de diatomeas epifitas en los diferentes taxa de macroalgas.

embargo, la estructura de las asociaciones de diatomeas epifitas se mantiene estable en los distintos sustratos, de acuerdo con los valores de los parámetros (tabla 2).

Variación temporal según el género del hospedero.
Laurencia. Los valores de diversidad (H') en este sustrato variaron entre 4.63 (mayo 2002) y 1.48 (julio 2002), en correspondencia con los demás índices (tabla 3). En julio (2002), los valores de H' y J' se encontraron por debajo del promedio, diferenciándose del resto de los valores, que fueron similares. Sin embargo, el valor de diversidad ($H' = 4.61$) de diciembre (2001) se encontró entre los más altos para este sustrato, a pesar de tener la riqueza más baja; ello se explica por el alto valor de J' asociado, lo cual indica que la distribución de las abundancias influye más sobre el valor de diversidad que la riqueza específica.

La evaluación de los parámetros en conjunto (tabla 3) muestra que abril y mayo (2002) y junio (2001) forman un grupo con valores semejantes, sugiriendo una estructura semejante. Aunque diciembre presentó un valor de diversidad similar, su riqueza y equidad difieren con las observadas por el grupo anterior. Los valores de julio (2002), lo hacen completamente distinto a los demás, lo que puede reflejar una estructura completamente distinta. Este comportamiento es congruente con las fases de principio y final de una sucesión, en donde las variaciones en la comunidad son muy altas con respecto de los valores promedio de los parámetros durante las fases intermedias.

Tabla 3. Valores calculados para los parámetros de las asociaciones mensuales de diatomeas epifitas de *Laurencia*.

Año	Mes	N	S	H'	H' máx.	J'	$1 - J'$	λ	$1 - \lambda$
	Junio	4798	103	3.7	6.69	0.55	0.45	0.15	0.85
2001	Diciembre	1096	70	4.61	6.13	0.75	0.25	0.07	0.93
	Abril	5517	106	4.15	6.73	0.62	0.38	0.14	0.89
	Mayo	5425	119	4.63	6.9	0.67	0.33	0.08	0.92
2002	Julio	1343	29	1.48	4.86	0.30	0.70	0.62	0.39
	Promedio	-----	103	3.71	6.26	0.58	0.42	0.21	0.80

Riqueza de específica (S), Diversidad (H'), Dominancia de Simpson (λ), Diversidad de Simpson ($1 - \lambda$), Equidad de Pielou (J'), Redundancia ($1 - J'$).

Con base en los valores de similitud de Bray-Curtis (fig. 4) las muestras de abril y mayo (2002) y junio (2001) se agrupan; diciembre (2001) y julio (2002) quedan separados. En particular, la similitud entre mayo (2002) y junio (2001) resulta alta, considerando que son de años diferentes; este grupo comparte a *Cocconeis disculus* como el taxón más importante, además de: *Navicula incerta*, *Nitzschia frustulum*, *Nitzschia. frustulum* var. *perminuta*, *Opephora. pacifica* y *Rhopalodia. musculus*. Mientras que julio (2002) y diciembre (2001) quedan separados del grupo y entre sí, evidenciando cambios temporales en la importancia de los taxa.

La técnica de clasificación, junto con los parámetros comunitarios, sugieren que las asociaciones de diatomeas epifitas en las especies de *Laurencia* mantuvieron la misma estructura durante los meses de abril y mayo (2002) y junio (2001), los cuales forman parte de la época I (primavera). Julio (2002) podría representar un periodo de transición entre la época I y la II, o bien una asociación con características propias de la época II (verano). Por su parte, diciembre (2001) queda separado, como parte de la época III. Lo anterior evidencia que las diatomeas epifitas de *Laurencia* siguen el patrón de temporadas propuesto para Bahía de La Paz.

Padina. En este sustrato se obtuvieron los valores de diversidad más altos: $H' = 4$ en julio y $H' = 5$ en abril (2002) para todo el periodo de estudio, aún con la riqueza más baja. Sin embargo, la equidad tuvo también el valor más alto (0.80) y muestra que este parámetro determina mayor diversidad que el número de especies; en contraste en la asociación de julio (2002), hubo mayor riqueza pero menor diversidad. Por el contrario, la asociación de mayo (2002) mostró una equidad muy similar a la de abril (2002), por lo cual sus valores de diversidad son igualmente altos. Ello sugiere que en estas fechas la asociación es similar, mientras que en julio (2002) comienza a diferir. Asimismo, se reitera que durante abril y mayo de 2002 (época I, seca) se presentan diversidades altas que bajan en julio de 2002 (época II, lluvias; tabla 4).

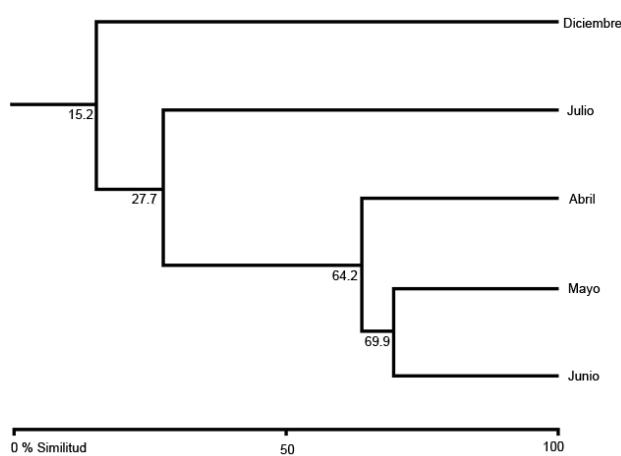
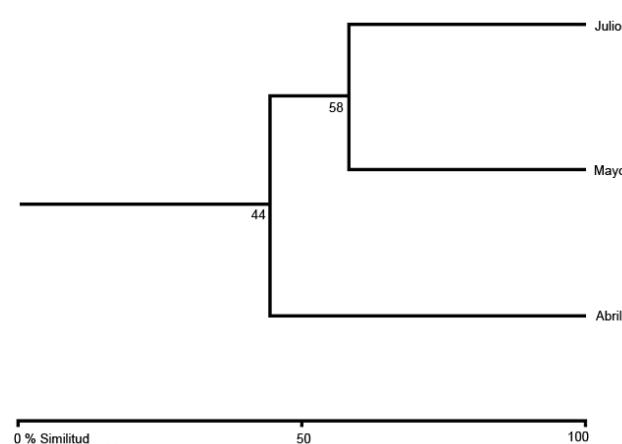


Figura 4. Grupos formados por el índice de similitud de Bray-Curtis para las asociaciones de diatomeas epifitas de *Laurencia*.

Tabla 4. Valores calculados de los parámetros de las asociaciones mensuales de diatomeas epifitas en *Padina*.

Mes	N	S	H'	H' máx.	J'	1 - J'	λ	1 - λ
Abril	1068	76	5	6.25	0.80	0.2	0.05	0.95
Mayo	2216	101	4.9	6.66	0.73	0.27	0.06	0.94
Julio	2232	90	4	6.49	0.61	0.39	0.14	0.86
Promedio	---	90	4.63	6.47	0.71	0.29	0.08	0.92

Riqueza de específica (S), Diversidad (H'), Dominancia de Simpson (λ), Diversidad de Simpson (1 - λ), Equidad de Pielou (J'), Redundancia (1 - J').

Figura 5. Similitud de Bray Curtis para las asociaciones mensuales de *Padina*.

Según los valores de similitud de Bray-Curtis (fig. 5) se agrupan las muestras de mayo y julio (58 % de similitud), esto se debe a que comparten el taxón *Cocconeis disculus*; aunque en julio su abundancia fue tres veces mayor, además de que en julio proliferó *Gomphoseptatum aestuarii*, lo que contribuyó a la baja similitud entre estos dos meses. Por su parte, la segregación de abril puede atribuirse a que el taxón más importante fue *Opephora pacifica*.

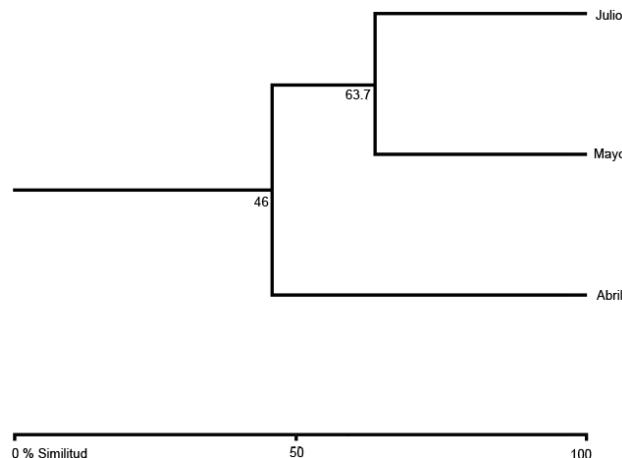
Hydroclathrus. En este hospedero ninguna de las especies más abundantes perteneció al género *Cocconeis*, el cual sólo aparece entre especies comunes y raras.

Los valores calculados de los parámetros en este sustrato fueron similares (tabla 5). Ocurrió poca variación en S entre julio (71) y abril (79); y presentó valores altos de H' entre 4.5 (abril) y 4.4 (mayo). El máximo de equidad se observó en julio (0.73) y el mínimo en mayo (0.69); la dominancia tuvo su máximo en abril (0.12). De acuerdo con esto, la constancia de los valores de los parámetros de la asociación a través del tiempo podría indicar que este sustrato es favorable y confiere estabilidad a las asociaciones de diatomeas. Con excepción de la riqueza, las asocia-

Tabla 5. Valores calculados de los parámetros en las asociaciones de diatomeas epifitas en *Hydroclathrus*.

Mes	N	S	H'	H' máx	J'	1 - J'	λ	1 - λ
Abril	1070	79	4.50	6.30	0.70	0.30	0.12	0.88
Mayo	1107	73	4.40	6.19	0.69	0.31	0.08	0.92
Julio	1078	71	4.47	6.15	0.73	0.27	0.08	0.92
Promedio	-----	73	4.46	6.21	0.71	0.29	0.09	0.91

Riqueza de específica (S), Diversidad (H'), Dominancia de Simpson (λ), Diversidad de Simpson (1 - λ), Equidad de Pielou (J'), Redundancia (1 - J').

Figura 6. Similitud de Bray Curtis para asociaciones mensuales de diatomeas epifitas en *Hydroclathrus*.

ciones fueron muy similares a las de *Padina*, lo que sugiere que las algas pardas son un sustrato favorable para el desarrollo de diatomeas epifitas.

De acuerdo con el índice de Bray-Curtis (Fig. 6) la técnica de unión completa agrupó mayo y julio (2002) (63.7), aunque no compartieron la especie más importante; en mayo fue *Nitzschia frustulum* var. *perminuta* y en julio *Rhopalodia musculus*. Sin embargo, el comportamiento de las especies que en conjunto determinaron la estructura (*N. frustulum* var. *perminuta*, *Nitzschia frustulum*, *Navicula agnita* y *Navicula incerta*) fueron similares, lo cual contribuyó a la similitud de este grupo. Por su parte, en abril (2002) dominó *Opephora pacifica*, y disminuyeron *N. frustulum* var. *perminuta*, *N. frustulum*, *N. agnita* y *N. incerta*, lo que separó a la asociación de este grupo. Esto muestra que la estructura de las asociaciones en este hospedero varió de un mes a otro, sin embargo, el grupo formado es el mismo que en *Padina*. La variación en estos sustratos fue diferente al de *Laurencia*, lo que sugiere que el grupo algal al que pertenece el hospedero (rodofita o feofita) podría influir en las variaciones temporales de la estructura de las asociaciones de diatomeas epifitas.

Variación temporal a nivel del manto macroalgal. Según sus abundancias relativas, en junio (2001) se presentaron 7 taxa muy abundantes, 2 abundantes, 8 comunes y 86 raros, en diciembre (2001) 1 : 1 : 14 : 54, en abril (2002) 9 : 6 : 26 : 91, en mayo (2002) 10 : 5 : 30 : 105, y en julio (2002) 8 : 1 : 17 : 86. Los valores de diversidad fueron en general altos: entre $H' = 4.87$ en mayo (2002) y 3.70 en junio (2001). Diciembre y abril fueron iguales (4.61), aun cuando la riqueza específica fue más baja en diciembre, ya que la asociación presentó la equidad más alta (J') alcanzando 0.75 (Tabla 6).

Pero, aun cuando equidad, redundancia y dominancia parecen separar dos grupos, los valores de diversidad no presentan diferencias marcadas, salvo en junio. El valor máximo se obtuvo en mayo (primavera), y luego disminuyó, lo que sugiere que la estabilidad en la estructura de las asociaciones podría ir disminuyendo, hacia el verano (época II).

La técnica de unión basada en los valores de Bray-Curtis (Fig. 7) separó diciembre (2001), y un grupo con el resto de las asociaciones (55.2), el cual presenta dos subgrupos con diferentes similitudes; el primero de ellos incluye a abril y mayo (2002) (69), y el segundo a junio de 2001 y julio de 2002 (61.1). El primero comparte a *Cocconeis disculus*; mientras que en el segundo grupo *Nitzschia frustulum*, *Nitzschia frustulum* var. *perminuta*, *Navicula incerta*, *Navicula agnita*, *Opephora pacifica* y *Rhopalodia musculus*, son los taxa que lo identifican. En diciembre la especie más importante fue *N. frustulum*, mientras que *C. disculus* y *Cocconeis dirupta* fueron poco comunes.

Una prueba de independencia de las abundancias relativas de los meses, indicó que no existe independencia en las abundancias relativas entre abril y mayo (2002) ($\alpha = 0.05$, g.l. 18); mientras que para el grupo de junio (2001) y julio (2002) sí ($\alpha = 0.05$, g.l. 18). Estos resultados destacan la importancia de *Navicula incerta*, *Navicula agnita*, *Nitzschia frustulum*, *Nitzschia frustulum* var. *perminuta*, *Opephora pacifica* y *Rhopalodia musculus*, ya que

Tabla 6. Valores de los parámetros de las asociaciones mensuales de diatomeas epifitas en el manchón de macroalgas.

Año	Mes	N	S	H'	J'	1 - J'	λ	1 - λ
2001	Junio	4798	103	3.70	0.55	0.45	0.15	0.85
	Diciembre	1096	70	4.61	0.75	0.25	0.07	0.93
2002	Abril	7695	132	4.61	0.66	0.35	0.09	0.91
	Mayo	8748	150	4.87	0.67	0.33	0.07	0.93
	Julio	4653	111	4.16	0.61	0.39	0.11	0.89
	Promedio	-----	114	4.39	0.65	0.35	0.10	0.90

Riqueza específica (S), Diversidad (H'), Dominancia de Simpson (D), Diversidad de Simpson (1 - λ), Equidad de Pielou (J'), Redundancia (1 - J').

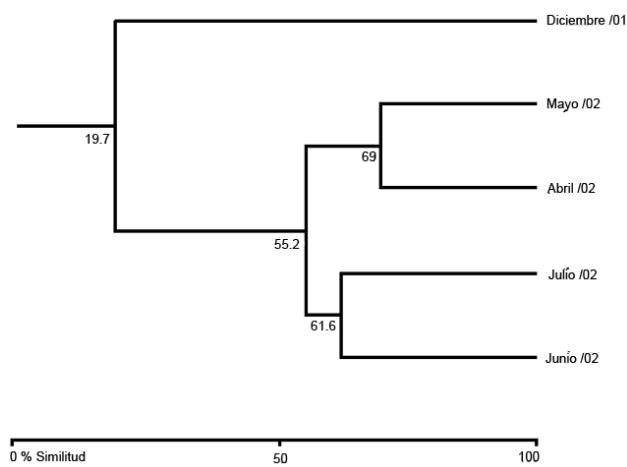


Figura 7. Grupos formados por el índice de similitud de Bray-Curtis para las muestras mensuales de diatomeas epifitas en las macroalgas examinadas.

mantuvieron la identidad y la similitud de ambos grupos, aun al cambiar la especie dominante. En junio (2001) y julio (2002), además, ocurrió un cambio de la época I a la II, lo que se nota en una menor similitud debido al cambio de la especie dominante (Fig. 7). Esto indica que los meses no necesariamente corresponden con los cambios estacionales que exhiben las asociaciones de diatomeas epifitas o sus hospederos.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los valores de diversidad y riqueza de las asociaciones de diatomeas epifitas de *Laurencia johnstonii*, *Laurencia pacifica*, *Padina caulescens*, *Padina mexicana* e *Hydroclathrus clathratus* en El Caimancito son en general mayores que en otros sustratos vivos. En aguas templadas del norte de la Península de Baja California Siqueiros-Beltrones et al. (1985) estimaron $H' = 3.71$ y $S = 235$ para diatomeas epifitas de *Zostera marina* en el intermareal; mientras que los calculados por Siqueiros-Beltrones y Valenzuela-Romero (2004) sobre macroalgas fueron mucho más bajos ($H' = 2$ y $S = 60$), aunque las condiciones de su sitio de muestreo fueron distintas (más frío y profundo). Asimismo, los valores registrados por Main y McIntire (1974) sobre macroalgas, son también más bajos ($H' = 3.37$ y REDI = 0.392); en este caso, ello podría atribuirse más a diferencias latitudinales de la diversidad, ya que, en cambio, los valores son similares a los registrados por López-Fuerte y Siqueiros-Beltrones (2006) en raíces (y macroalgas epifitas) de *Rhizophora mangle* Linné ($H' = 4.85$ y $S = 174$), en el intermareal, también en Bahía Magdalena, ubicada en la misma región subtropical. En general los sustratos vivos (pastos marinos, manglares y macroalgas) presentan una equidad alta, lo cual confirma que sus superficies tienen algún efecto sobre la distribución de las abundancias de las diatomeas. Esto es, las macroalgas en el subtrópico presentan un alto epifitismo por diatomeas, lo que

aunado a la diversidad de especies de macroalgas repercute sobre la diversidad de especies de diatomeas en los manchones de macroalgas característicos de la zona, que además exhiben variaciones anuales y estacionales aparentemente irregulares (Rocha-Ramírez & Siqueiros-Beltrones, 1991; Rodríguez-Morales & Siqueiros-Beltrones, 1999).

En consecuencia, los valores de riqueza y diversidad promedio ($H' = 4.76$) en este estudio se encuentran entre los más altos que se han obtenido en estudios sobre diatomeas epifitas, e incluso de la región. Ello obliga a examinar una combinación de factores; además de la región biogeográfica transicional en donde convergen aguas templadas y tropicales y la riqueza del sustrato, debe considerarse la dinámica del área de estudio, *i.e.*, características del submareal somero y aguas de la bahía, y la cercanía del manglar, así como la eventual formación de microhabitats (Pöhn *et al.*, 2001).

Por otra parte, aunque se ha mencionado que la estructura de las asociaciones de diatomeas epifitas llega a diferir entre hospederos de la misma especie (Main & McIntire, 1974), nuestros resultados muestran que la estructura de las asociaciones y la composición son diferentes para cada género de macroalga. Ello refuerza la hipótesis de que existen interacciones de distintos tipos (físicos, químicos o biológicos) entre macroalgas y sus diatomeas epifitas (Lee *et al.*, 1975).

También se debe tomar en cuenta la posible influencia del sustrato que ocupa el hospedero, ya sean sedimentos (*Hydroclathrus*), o roca (*Laurencia* y *Padina*), ya que las especies dominantes encontradas sobre *Laurencia* y *Padina* (*Cocconeis disculus* y *Cocconeis dirupta*) tienen también hábitos epilíticos, mientras que en *Hydroclathrus* la especie dominante fue *Opephora pacifica*, una diatomea forma preferentemente epipsámica. Lo que coincide con lo encontrado por Siqueiros-Beltrones y Sánchez-Castrejón (1999) y López-Fuerte y Siqueiros-Beltrones (2006) en los sedimentos de manglar, donde *Opephora mutabilis* (Grun.) Sabbe & Vyverman y *Opephora krumbeinii* (Wittk.) Witak & Stachura, (episamicas) fueron las más abundantes.

En este estudio, las diatomeas epifitas comunes en todos los sustratos y responsables de la estructura, fueron formas registradas como epipélicas (*Navicula incerta*, *Nitzschia frustulum* y *Nitzschia frustulum* var. *perminuta*). Tales taxa son muy móviles y, al no encontrarse sujetas firmemente al sustrato, son susceptibles de ser suspendidas por las corrientes, lo que les confiere una mayor capacidad de colonización (Hudon & Lengendre, 1987), lo cual junto con las corrientes de marea, podrían explicar parte de su constancia y el porqué tuvieron los IVB más altos, ya que en todos los casos mantuvieron la equidad y fueron las responsables de la estructura.

Los análisis de clasificación y abundancias relativas, permitieron corroborar que las asociaciones de diatomeas siguen un patrón temporal, mismo que se vislumbró al examinar los paráme-

tos de sus asociaciones. De acuerdo con esto, las muestras de abril y mayo representarían mayor estabilidad, y las de junio y julio menor estabilidad. Esto coincide con lo que sería una sucesión teórica, en donde los cambios están dirigidos hacia una comunidad estable. Por lo tanto, es plausible suponer que los valores calculados de los parámetros para abril y mayo representen la fase de mayor estabilidad de la época I. Por otro lado, en junio y julio se podría observar una disminución en la estabilidad asociada al cambio de primavera a verano (época I a la II), lo cual corresponde con los florecimientos de *Cocconeis disculus* y *Cocconeis dirupta*; mientras que en diciembre se muestra una asociación totalmente distinta que representaría a la época III (fría).

Así, el patrón de variación temporal de las asociaciones de diatomeas epifitas inferido para el manto macroalgal, se ajustó a las épocas climáticas propuestas para la Bahía de La Paz, definidas por la temperatura, por lo que podría considerarse que esta variable es la que determina el cambio temporal. Así, dentro de cada época ocurrieron variaciones en las asociaciones de diatomeas epifitas en respuesta a cambios a través de sus hospederos. De hecho, se ha observado que la sucesión anual de macroalgas en Bahía de La Paz puede variar, apareciendo comunidades distintas de macroalgas en una misma localidad y de un año a otro (Rocha-Ramírez & Siqueiros-Beltrones, 1991); por lo que los cambios ambientales afectarán la estructura de las asociaciones de diatomeas epifitas, al cambiar el sustrato.

De acuerdo con lo anterior, se confirma que las macroalgas en las zonas subtropicales son sustratos propicios para el desarrollo de asociaciones de diatomeas. Tanto el sustrato vivo (macroalgas), como la combinación de factores tropical y templado (zona de transición) amplían el espectro taxonómico de las diatomeas que conforman las asociaciones en esta zona. Ello explica porqué los valores de riqueza y diversidad promedio observados para estas asociaciones se encuentran entre los más altos obtenidos en estudios sobre diatomeas epifitas.

Asimismo, se refuta nuestra hipótesis (H_0) de que no existen variaciones, temporales o por hospedero en la estructura de las asociaciones de diatomeas epifitas de macroalgas del manchón estudiado. En síntesis, dichas variaciones definen asociaciones para cada género de macroalga, mismas que varían temporalmente. Asimismo, las asociaciones varían según las temporadas propuestas para la Bahía de La Paz a nivel de comunidad de macroalgas.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado en parte por los proyectos CGPI-2003-211 y 20040024 (IPN), y CONACYT-40778. Alejandra Mazariegos y Elisa Serviere Zaragoza llevaron a cabo la identificación de las macroalgas. La aplicada revisión de los árbitros ayudó a mejorar sustancialmente la elocuencia de este manuscrito.

REFERENCIAS

- ABBOTT, I. A. 1972. Taxonomic and nomenclatural notes on north Pacific Marine algae. *Phycologia* 11: 259-265.
- ABBOTT, I. A. & G. HOLLENBERG. 1976. *Marine algae of California*. Standford University Press, California. 827 p.
- ARGUMEDO-HERNÁNDEZ, U. & D. A. SIQUEIROS-BELTRONES. 2007. Cambios en la estructura de las asociaciones de diatomeas epifitas en láminas apicales de *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Ag. *Acta Botánica Mexicana* 82: 43-66.
- BOOTH, W. E. 1981. A method for removal of some epiphytic diatoms. *Botanica Marina* 24: 603-609.
- BROWER, J. E. & J. H. ZAR. 1984. *Field and laboratory methods for general ecology*. Wm. C. Brown. Co. Publ. Dubuque. Iowa. 226 p.
- CERVANTES-DUARTE, R., F. AGUIRRE-BAHENA, A. REYES-SALINAS & J. E. VALDEZ-OLGUÍN. 2001. Caracterización hidrológica de una laguna costera de Baja California Sur, México. *Oceánides* 16 (2): 93-107.
- DE LA CRUZ AGÜERO, G. 1994. Sistema de Análisis de Comunidades. Versión 3.0. Dpto. Pesquerías y Biología Marina, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN, La Paz, BCS, México. 99 p.
- FOGED, N. 1975. *Some littoral diatoms from the coast of Tanzania*. Bibliotheca Phycologica 16. Cramer. Vaduz. 127 p.
- FOGED, N. 1984. *Freshwater and littoral diatoms from Cuba*. Bibliotheca Diatomologica 5. Cramer. Vaduz. 243 p.
- HENDEY, N. I. 1964. *An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part V: Bacillariophyceae (Diatoms)*. Fisheries Investigation Series. IV: HMSO. London. 317 p.
- HOLLENBERG, G. J. & J. N. NORRIS. 1977. The red algae *Polysiphonia* (Rhodomelaceae) in the northern Gulf of California. *Smithsonian Contributions to Marine Science*. 29 p.
- HUDON, C. & P. LEGENDRE, 1987. The ecological implications of growth forms in epibenthic diatoms. *Journal of Phycology* 23: 434-441.
- HUSTEDT, F. 1955. Marine littoral diatoms of Beaufort North Carolina. *Duke University Marine Station Bulletin* 6: 1-67.
- HUSTEDT, F. 1959. Die Kieselalgen Deutschland, Österreichs un der Schweiz. In: Rabenhorst (Ed.), *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz*, VII Band, II Teil. Koeltz Scientific Book (Reimp. 1991), Leipzig. pp. 1 - 845.
- HUSTEDT, F. 1961-66. Die Kieselalgen Deutschland, Österreichs und der Schweiz. In: Rabenhorst (Ed.), *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz*, VII Band, III Teil. Koeltz Scientific Books (Reimp. 1991). Leipzig. pp. 1 - 916.
- JACKELMAN, J. J., H. STEGENGA & J. J. BOLTON. 1991. The marine benthic flora of the Cape Hanklip area and its phytogeographical affinities. *South Africa Journal of Botany* 57: 295-304.
- JIMÉNEZ-ILLESCAS, A. R., M. OBESO-NIEBLAS & D. SALAS-DE LEÓN. 1997. Oceanografía física de La Bahía de La Paz. In: Urbán Ramírez, J. & M. Ramírez Rodríguez. (Eds.). 1997. *La Bahía de La Paz, investigación y conservación*. Universidad Autónoma de Baja California Sur-Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas/IPN-SCRIPPS. México. pp. 31- 41.
- LEE, J. J., M. E. MCENERY, E. M. KENNEDY & H. RUBIN. 1975. A nutritional analysis of a sublittoral diatom assemblage epiphytic on *Enteromorpha* from a Long Island Salt Marsh. *Journal of Phycology* 2: 14-49.
- LÓPEZ-FUERTE, F. O. & D. A. SIQUEIROS-BELTRONES. 2006. Distribución y estructura de asociaciones de diatomeas en sedimentos de un sistema de manglar. *Hidrobiológica* 16 (1): 23-33.
- MAIN, S. P. & C. D. MCINTIRE. 1974. The distribution of epiphytic diatoms in Yaquina Estuary, Oregon (U.S.A.). *Botanica Marina* 17: 88-89.
- MCINTIRE, C. D. & W. W. MOORE. 1977. Marine littoral diatoms: Ecological considerations. In: Werner, D. (Ed.). *The biology of diatoms*. Botanical Monographs. University of California Press, Berkeley. pp. 333-371.
- MAGURRAN, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. New Jersey. 179 p.
- MARTÍNEZ-FLORES, G., R. CERVANTES-DUARTE & E. GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ. 2006. Caracterización de la temperatura superficial del mar y climatología de la Bahía de La Paz, B. C. S., México. *Oceanides* 21 (1, 2): 81-91.
- NAVARRO, J. N. 1982. *Marine diatoms associated with mangrove prop roots in the Indian River, Florida, U.S.A.* J. Cramer. Vaduz. Germany. 151 p.
- PERAGALLO, H. & M. PERAGALLO. 1897-1908. *Diatomées marines de France et districts maritimes voisins*. M. J. Tempere, Koenigstein. W-Germany. 491 p.
- PÖHN, M., K. VOPEL, E. GRÜNBERGER & J. OTT. 2001. Microclimate of the brown alga *Feldmannia caespitula interstitium* under zero-flow conditions. *Marine Ecology Progress Series* 210: 285-290.
- ROCHA-RAMÍREZ, V. & D. A. SIQUEIROS-BELTRONES. 1991. El Herbario ficológico de la U.A.B.C.S.: elenco florístico de macroalgas para Balandra en la Bahía de La Paz, B.C.S., México. *Revista de Investigación Científica, Serie Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Baja California Sur*, 2 (1): 13-23.
- RODRÍGUEZ-MORALES, E. O. & D. A. SIQUEIROS-BELTRONES. 1999. Time variations in subtropical macroalgal assemblages from the Mexican Pacific. *Oceanides* 13 (2): 11-24.
- SALINAS, Z. C., A. C. LEYVA, D. B. LLUCH & E. R. DÍAZ. 1990. Distribución geográfica y variabilidad climática de los regímenes pluviométricos en Baja California Sur, México. *Atmósfera* 3: 217-237.
- SCHMIDT, A., M. SCHMIDT, F. FRICKE, H. HEIDEN, O. MÜLLER & F. HUSTEDT. 1874-1959. *Atlas der diatomaceenkunde..* Reisland, Leipzig. Heft 1-120, Tafeln 1-1460.

- SIQUEIROS-BELTRONES, D. A. 2002. *Diatomeas Bentónicas de la Península de Baja California; Diversidad y Potencial Ecológico*. Instituto Politécnico Nacional-Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas – Universidad Autónoma de B.C.S., La Paz, México. 102 p., 43 láms.
- SIQUEIROS-BELTRONES, D. A. & U. ARGUMEDO-HERNÁNDEZ. 2005. Florística de diatomeas epifitas en láminas apicales de *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Ag. *Oceánides* 20 (1, 2): 37-63
- SIQUEIROS-BELTRONES, D. A. & O. U. HERNÁNDEZ-ALMEIDA. 2006. Florística de diatomeas epifitas en macroalgas de un manchón subtropical. *Oceánides* 21 (1): 11-61.
- SIQUEIROS-BELTRONES, D. A. & F. O. LÓPEZ-FUERTE. 2006. Benthic diatoms associated to red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) prop roots in Bahía Magdalena, B.C.S, México. *Biología Tropical* 54 (1): 287-297.
- SIQUEIROS-BELTRONES, D. A. & E. SÁNCHEZ-CASTREJÓN. 1999. Association structure of benthic diatoms from a mangrove environment in a Mexican subtropical lagoon. *Biotropica* 31 (1): 48-70.
- SIQUEIROS-BELTRONES, D. A. & G. VALENZUELA-ROMERO. 2004. Benthic diatom assemblages in an abalone (*Haliotis* spp.) habitat in the Baja Peninsula. *Pacific Science* 58 (3): 435-446.
- SIQUEIROS-BELTRONES, D. A., S. E. IBARRA-OBANDO & D. H. LOYA-SALINA. 1985. Una aproximación a la estructura florística de las diatomeas epifitas de *Zostera marina* y sus variaciones temporales en Bahía Falsa, San Quintín, B. C. *Ciencias Marinas* 11 (3): 69-88.
- SIQUEIROS-BELTRONES, D. A., E. SERVIERE-ZARAGOZA, & U. ARGUMEDO-HERNÁNDEZ. 2002. Epiphytic diatoms of *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Ag. from the Baja California Peninsula, México. *Oceánides* 17 (1): 1-9.
- TANAKA, N., K. OHWADA, M. SUGIYAMA, A. ASAKAWA & S. KITAMURA. 1984. Seasonal occurrences of epiphytic micro-algae on the natural seaweeds and artificial sea-grass in Ago Bay. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 50 (10): 1665-1669.
- WYNNE, M. J. & J. N. NORRIS. 1976. The genus *Colpomenia* Derbes Solier (Phaeophyta) in the Gulf of California. *Smithsonian Contributions to Marine Science* 35: 1-18.
- WITKOWSKI, A., H. LANGE-BERTALOT Y D. METZELTIN. 2000. Diatom flora of marine coasts. In: Lange-Bertalot, H. (ed.), *Iconographia Diatomologica*, Vol. 7. Koeltz Scientific Books. Königstein. pp. 1 - 925.

Recibido: 16 de enero de 2007

Aceptado: 1 de octubre de 2007