



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE
BAJA CALIFORNIA

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
POSGRADO EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

Análisis taxonómico y sucesional en películas de
diatomeas bentónicas utilizadas como alimento
de poslarvas de abulón (*Haliotis* spp.) en cultivo.

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener
el grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** presenta

DAVID ALFARO SIQUEIROS BELTRONES

Ensenada, B.C., México.

Febrero de 1999.



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE
BAJA CALIFORNIA

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS

POSGRADO EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

Análisis taxonómico y sucesional en películas de
diatomeas bentónicas utilizadas como alimento
de poslarvas de abulón (*Haliotis* spp.) en cultivo.

TESIS QUE PRESENTA

DAVID ALFARO SIQUEIROS BELTRONES

APROBADA POR:

Dr. José Antonio Zertuche González
Presidente del Jurado

Dr. Domenico Voltolina Lobina
Sinodal propietario

Dr. Jesús Paniagua Michel
Sinodal propietario

Dr. Guillermo Villarreal Chávez
Sinodal propietario

Dr. Steven N. Murray
Sinodal propietario

de asociaciones epipélicas. Bajo distintas irradiancias, la estructura de las asociaciones fue similar y el proceso sucesional varió solamente en rapidez.

Las poslarvas de *H. rufescens* mostraron una aparente preferencia por ingerir formas pequeñas, específicamente *Navicula incerta*, durante los dos primeros muestreos, así como por *Pinnularia biceps* v. *minor*, en el tercero y cuarto muestreos. A partir de entonces se identificaron fragmentos de formas grandes fuertemente silicificadas y de fuerte adherencia, que habían sido ingeridas por las poslarvas. En todos los muestreos se identificaron formas medianas, o grandes poco silicificadas. Así, se determinó que existen varias especies potencialmente útiles para la alimentación de poslarvas de abulón, pero que no necesariamente constituyen las formas más abundantes o fáciles de ingerir, y que las poslarvas son capaces de seleccionar entre las asociaciones complejas de diatomeas.

La estructura de las asociaciones de diatomeas que conforman las películas sobre las que se alimentan las poslarvas indica que, para el inóculo de los recipientes de cultivo, deberá considerarse la utilización de inóculos de diatomeas bentónicas derivadas de una fuente rocosa, que semeje más fielmente el alimento disponible de poslarvas y juveniles de *Haliotis* spp. en condiciones naturales. Asimismo, se recomienda tomar en cuenta las condiciones de irradiancia en el hábitat natural de los abulones para el mantenimiento de la película microalgal, para lograr un balance entre el crecimiento de la película microalgal y la actividad de pastoreo de las poslarvas de abulones.

CONTENIDO

RESUMEN	
AGRADECIMIENTOS	
LISTA DE TABLAS	
LISTA DE FIGURAS	
	Página
INTRODUCCION.....	1
Diatomeas bentónicas como alimento de los abulones.....	3
Taxonomía y estructura de asociaciones de diatomeas bentónicas.....	4
Sucesión.....	5
Irradiancias.....	7
Selectividad de pastureo.....	8
Algunas interrogantes sobre sobre los estudios previos.....	10
Propósito y objetivos.....	13
METODOS.....	14
Análisis preliminares.....	14
Diseño experimental.....	14
Primer experimento; composición específica taxonomía).....	17
Experimento de sucesión.....	18
Experimento con diferentes irradiancias.....	18
Selectividad de pastureo.....	19
Procesamiento de muestras.....	20
<i>Análisis taxonómico.....</i>	<i>20</i>
<i>Sucesión; MEB.....</i>	<i>22</i>
<i>Sucesión; análisis de la estructura de las asociaciones.....</i>	<i>22</i>
<i>Experimento con irradiancias distintas.....</i>	<i>24</i>
<i>Observaciones preliminares sobre selectividad de pastureo.....</i>	<i>24</i>
RESULTADOS.....	26
Observaciones preliminares.....	26
Composición de especies.....	26
Sucesión; MEB.....	31
Sucesión; estructura de las asociaciones.....	38
Similitud entre asociaciones.....	41
Irradiancias; MEB.....	43
Irradiancias; estructura de las asociaciones.....	47
Selectividad de pastureo.....	53
Flora asociada (circundante).....	57
<i>Análisis de similitud entre las muestras.....</i>	<i>58</i>

DISCUSION.....	60
Sucesión.....	62
Estructura de asociaciones (valores de diversidad y SIMI).....	65
Irradiancias.....	67
Selectividad de pastoreo.....	70
Consideraciones finales.....	75
LITERATURA CITADA.....	77
APENDICE	
Tabla I.....	83
Tabla II.....	84
Tabla III.....	89
Tabla IV.....	91
Tabla VII.....	92

AGRADECIMIENTOS

Agradezco el apoyo y asesorías sobre cultivo de abulones a Ricardo Searcy Bernal del I.I.O., así como la colaboración de Daniel Soto y Cassandra Anguiano. También, agradezco a Roberto Flores de la empresa Abulones Cultivados (Eréndira) y al personal de The Abalone Farm en Cayucos, California las facilidades otorgadas.

Agradezco al Dr. Leonel Cota y al Ing. Israel Gradilla, del Instituto de Física de la UNAM, su imprescindible apoyo en la toma de microfotografías mediante MEB. Asimismo, agradezco al el Dr. David Salazar del Dpto. De Películas Delgadas (CICESE) su ayuda en el procesamiento de las muestras para MEB.

Agradezco a la Biol. Mar. Verónica García Hernández y a Juanita Silva Aviléz de la Dirección General de Planeación Universitaria de la U.A.B.C.S., quienes me ayudaron con el procesamiento del documento y la impresión de imágenes.

Además de sus consejos a lo largo de esta investigación, las meticulosas revisiones al manuscrito por parte de mis directores (Dr. Domenico Voltolina y Dr. José Zertuche) ayudaron a mejorarlo sustancialmente. Igualmente, el Dr. Steven Murray, el Dr. Jesús Paniagua y el Dr. Guillermo Villarreal hicieron valiosas sugerencias durante este período.

Esta investigación fue posible gracias al apoyo otorgado por la Universidad Autónoma de Baja California Sur (incluyendo una beca PROMEP en la fase final), así como del CONACyT mediante una beca completa para realizar el doctorado.

LISTA DE TABLAS

	Página
<p>Tabla I.- Especies de diatomeas bentónicas encontradas en tanques para cultivo de poslarvas y juveniles de <i>Haliotis</i> spp. en granjas abuloneras de Cayucos, California, E.U.A. y Eréndira, B.C., México.</p>	83
<p>Tabla II.- Especies de diatomeas bentónicas (185) colectadas en cubetas para cultivo de poslarvas de <i>Haliotis</i> spp., frecuencia con que se observaron y tamaños de referencia;*nuevos registros (51).</p>	84
<p>Tabla III.- Valores de diversidad y dominancia y % <i>Ni. laevis</i> para las asociaciones de diatomeas desarrolladas en las cubetas de cultivo. 1-8) 1o. muestreo; 9-24) 2o. muestreo; 25-42) 3o. muestreo; 43-54) 4o. muestreo. Re = muestra de recolonización; N = tamaño de muestra; S = número de especies; H' = diversidad de Shannon-Wiener; REDI = redundancia (dominancia); 1 - λ = diversidad de Simpson; f = en fondo; p = en pared.</p>	89
<p>Tabla IV.- Valores promedio de similitud entre las muestras de diatomeas bentónicas de los cuatro muestreos (21 días), en cubetas de cultivo de poslarvas de abulón. M=muestreo; m=muestra; I-IV=cubeta; Re=recolonización; f = fondo; p = pared. Ceros y espacios (celdas) en blanco son valores >0.90.</p>	91
<p>Tabla V.- Valores de diversidad y dominancia en asociaciones de diatomeas bentónicas en cubetas de cultivo de poslarvas de <i>Haliotis</i> spp., bajo irradiancias distintas (7 y 15$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). M = muestreo; N = tamaño de muestra; S = riqueza de especies; H' = diversidad (Shannon-Wiener); REDI = dominancia; 1-λ = diversidad (Simpson).</p>	52
<p>Tabla VI.- Tamaño (en μm) de poslarvas de <i>H. rufescens</i> analizadas para observar selectividad de pastoreo a 7, 9, 11 y 12 días (poslarvas remanentes) de edad de la película microalgal. Tamaño inicial $\approx 350\mu\text{m}$. f = fondo; p = pared; n = especímenes medidos.</p>	54
<p>Tabla VII.- Especies de diatomeas bentónicas (64) consumidas por poslarvas de <i>Haliotis</i> spp. en cultivo, a 7, 9, 11 y 12 días de desarrollo de la película algal; abundancias relativas. N=células cuantificadas; N.N.I.= naviculoides no identificadas.</p>	92

LISTA DE FIGURAS

	Página
Fig.1.- A) Sistema utilizado para desarrollar los cuatro experimentos; B) aspecto de la película microalgal y colectores de aluminio en el fondo y pared de las cubetas.	15
Fig. 2.- A) Medición de la irradiancia en el fondo de las cubetas. B) Poslarva de <i>Haliotis rufescens</i> de 18 días de edad, utilizada en los experimentos de selectividad.	16
Fig. 3.- Especies (comunes y abundantes) de diatomeas bentónicas representativas de asociaciones tempranas y clímax en cubetas de cultivo de poslarvas de <i>Haliotis</i> spp. A) <i>Ni. hybrida</i> ; B) <i>Ni. laevis</i> en grumos; C) <i>Ni. laevis</i> ; D) <i>Ni. longissima</i> v. <i>parva</i> ; E) <i>B. paxyllifer</i> ; F) <i>Ni. commutata</i>	28
Fig. 4.- Especies (comunes) de diatomeas bentónicas representativas de asociaciones tempranas y clímax en cubetas de cultivo de poslarvas de <i>Haliotis</i> spp. A) <i>C. sublittoralis</i> ; B) <i>A. brevipes</i> v. <i>intermedia</i> ; C) <i>D. didyma</i> ; D) <i>C. dirupta</i>	30
Fig. 5.- Sucesión de diatomeas bentónicas al séptimo día en las cubetas de cultivo. Fondo: A) Grumo de <i>A. pediculus</i> v. <i>minor</i> ; B) <i>B. paxyllifer</i> ; C) Especímenes aislados de <i>A. pediculus</i> . Pared: D) Especimen aislado de <i>Pl. formosum</i> ; E) Especimen aislado de <i>A. pediculus</i> ; F) Proliferación de <i>Cocconeis</i> cf. <i>diminuta</i>	32
Fig. 6.- Sucesión al día once (2o. muestreo). Pared: A) mancha de <i>Ni. laevis</i> ; B) <i>B. paxyllifer</i> ; C) <i>Ni. hybrida</i> sobre el margen del colector; D) cadenas de C) formas naviculoides; cadenas de E) <i>M. pulchella</i> ; F) <i>O. aurita</i> .	33
Fig. 7.- Sucesión al día once en fondo: A) <i>A. pediculus</i> v. <i>exilis</i> ; B) <i>Ni. longissima</i> v. <i>parva</i> ; C) <i>C. sublittoralis</i> ; D) <i>B. paxyllifer</i> sobre película <i>Ni. laevis</i> .	34
Fig. 8.- Sucesión al día 16 en el fondo de las cubetas. A) proliferación monoespecífica de <i>Ni. laevis</i> ; B) <i>Ni. laevis</i> y <i>Ni. longissima</i> v. <i>parva</i> ; C, D) película mucilaginoso de <i>Ni. commutata</i> y <i>Ni. longissima</i> v. <i>parva</i> ; E) hilillo de goma con colonización densa; F) vista panorámica de la película microalgal	36
Fig. 9.- Sucesión al día veintiuno (4o. muestreo) en pared . A) proliferación de <i>Ni. dissipata</i> ; B) <i>L. communis</i> ; C) Cadena de <i>Gr. marina</i> v. <i>communis</i> ; D) <i>C. dirupta</i> sobre película mucilaginoso; E) <i>Cocconeis</i> sp.; F) proliferación densa de varias especies de diatomeas.	37

- Fig. 10.-** Variación sucesional en valores (promedio): **A)** de diversidad ($1 - \lambda$) y dominancia (REDI); **B)** diversidad (H'); **C)** riqueza de especies (S) y porcentaje de *Ni. laevis*, en las muestras de diatomeas bentónicas desarrolladas en fondo y pared de cubetas de cultivo para poslarvas de abulón, a 7, 11, 16 y 21 días (4 muestreos). 39
- Fig. 11.-** Colonización bajo $15 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a siete días. **Pared:** A) grumo de *Ni. laevis*. **Fondo:** B y C) proliferaciones de formas nitzschioides cf. *Ni. dissipata*. 44
- Fig. 12.-** Colonización bajo $15 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 11 días. **Pared:** A, B, D) formas naviculoides aisladas; C) *Ni. longissima* v. parva. **Fondo:** E, F) *Ni. commutata* y *B. paxyllifer*. 45
- Fig. 13.-** Colonización al día once bajo $7 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en el fondo. A, B) *Ni. laevis* alrededor de *Ni. hybrida*. 46
- Fig. 14.-** Colonización al día 16, a $15 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. **Pared:** A, B, C) proliferación aislada de *Nitzschia* spp. **Fondo:** D, E, F) especímenes de varias especies sobre la película mucilaginosa. 48
- Fig. 15.-** Colonización al día 16, a $7 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. **Pared:** A) especímenes aislados de *Nitzschia* sp. **Fondo:** B) *Ni. hybrida*, *Ni. commutata* y *Cocconeis* sp.; C) película microalgal con varias especies; D, E) proliferación de *Ni. longissima* v. parva y *Ni. commutata*. 49
- Fig. 16.-** Colonización al día 21 (cuarto muestreo) a $15 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. **Pared:** A) proliferación de *Ni. commutata*; B, C, D) proliferación densa de especies de *Nitzschia*. 50
- Fig. 17.-** Colonización al día 21 a $7 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. **Pared:** A, B) especímenes aislados de *Nitzschia* sp. y diatomeas no identificadas. **Fondo:** C, D, E, F) *Amphora* sp., *Nitzschia* spp. y otras especies entre la película microalgal. 51
- Fig. 18.-** A) Vista ventral de una poslarva mostrando diatomeas consumidas; B) acercamiento mostrando diatomeas pequeñas no determinadas. 55
- Fig. 19.-** Dendrograma de similitud entre las muestras de selectividad, con base en los valores del índice de Morisita. 1-4, muestras de contenidos estomacales de poslarvas; 5-12, muestras del preinóculo y muestras (réplicas) correspondientes de la flora asociada (circundante). Eje Y, valores máximo y mínimo de similitud. 59

INTRODUCCION

En los sistemas bentónicos de las zonas intermareal y submareal las diatomeas son las microalgas dominantes; ahí, las formas de sustratos rocosos (epilíticas) son ingeridas directamente por diversos moluscos, incluyendo a los abulones (*Haliotis* spp.). La importante pesquería en torno al abulón en el país y en el mundo, ha caído en una severa crisis desde hace más de dos décadas (Searcy Bernal y Salas Garza, 1990; Salas Garza y Searcy Bernal, 1990).

Las diatomeas bentónicas llegan a constituir la dieta primordial en abulones de distintas edades, principalmente en las etapas más tempranas de su desarrollo. Esto es particularmente importante durante el período de su primera alimentación, el cual es considerado parte de una etapa crítica en la producción de abulón (Searcy-Bernal *et al.*, 1992a). Sin embargo y a pesar de la importancia económica del recurso abulón, no existe aún ningún estudio que contemple globalmente los análisis taxonómicos y estructurales de las asociaciones de diatomeas que son consumidas por los abulones durante sus distintas etapas de vida, ya sea *in situ* o en cultivo.

Dentro de los proyectos acuaculturales de producción o de investigación en torno al abulón, es necesario incluir estudios básicos que sirvan de apoyo para conocer la interacción entre este recurso y las diatomeas bentónicas que conforman su pastura primaria, sobre todo durante las etapas tempranas de su vida, ya que se requieren precisar los posibles patrones de selectividad en sus hábitos alimenticios. Primeramente, se necesita de una base taxonómica confiable; ésta resulta imprescindible para comprender el comportamiento de las asociaciones de diatomeas bentónicas, en particular, para entender las interacciones de éstas con sus consumidores inmediatos.

En estudios sobre los contenidos del tracto digestivo de moluscos filtradores, se observó que hasta cuarenta especies de diatomeas bentónicas conformaban parte

sustancial de sus dietas *in situ* (Hendey, 1964). Smith *et al.* (1985) compararon la ingestión de diatomeas bentónicas y detritus macroalgal por 26 especies de gasterópodos del submareal y concluyeron que aunque el detritus macroalgal puede formar parte importante de la dieta de los gasterópodos, las mejores evidencias indican que, incluso en adultos, las diatomeas conforman la dieta preferida. De la misma manera, más de cincuenta especies de diatomeas epilíticas, las cuales son pasturadas intensivamente en el intermareal, han sido registradas como parte importante del alimento de litorinas (*Littorina scutulata*, *L. saxatilis*, *L. nigrolineata*) y de lapas (*Acmaea* sp.), llegando a constituir hasta el 90% de su dieta (Castenholz, 1961; Sacchi *et al.*, 1977 a; 1977b).

No obstante, son muy escasos los estudios de este tipo. Aunque existen importantes trabajos taxonómicos sobre diatomeas bentónicas, que pudieran servir de referencia, ya que por su cobertura y su meticulosidad son aparentemente exhaustivos, oportunamente se ha advertido sobre lo contrario (Admiraal, 1984). Los estudios realizados hasta la fecha abarcan solamente una pequeña parte de la gran diversidad de ambientes litorales. Investigaciones recientes muestran que éstos albergan ricas asociaciones de diatomeas bentónicas y de manera constante se aportan nuevas especies o extensiones en su distribución geográfica. En particular, resalta lo mucho que falta por ser inventariado en las costas de México, incluso en la península de Baja California, en donde se han hecho los únicos estudios *ex-profeso* (Siqueiros Beltrones, 1994a; Siqueiros Beltrones y Sánchez Castrejón, en prensa).

En general, la mayor parte de los estudios sobre diatomeas bentónicas tratan aspectos relacionados con la composición taxonómica, la estructura (diversidad, dominancia, etc.) y la distribución de las asociaciones que conforman. A la fecha, se ha hecho poca investigación entorno a patrones ecológicos en películas microalgales,

incluyendo diatomeas (Anderson, 1995). Es necesario analizar la interrelaciones herbívoro-productor primario, en general, una vez entendidos dichos patrones ecológicos.

Diatomeas bentónicas como pastura de abulones en cultivo

Todas las observaciones recientes en sistemas de cultivo indican que durante sus etapas tempranas de vida los abulones (*Haliotis* spp.) dependen mayoritariamente del consumo de diatomeas bentónicas para su desarrollo (Hahn, 1989). Específicamente, las formas pequeñas son consideradas imprescindibles para la fase de poslarva.

En la actualidad, los proyectos de cultivo de abulón han adoptado varias ideas sobre producción (cultivo) y suministro manipulado de diatomeas bentónicas como pastura de diversas especies de *Haliotis*. Dentro de los métodos empleados se incluyen: técnicas de selección por filtrado para la obtención de diatomeas pequeñas (< 10 µm); colecta y proliferación de las formas seleccionadas sobre placas corrugadas, mangueras, cubetas o tanques de PVC o de fibra de vidrio; tratamiento para el desprendimiento de las formas fijadas débilmente y mantenimiento de un balance entre la pastura microalgal y los juveniles de abulón (Ebert y Houk, 1984; Hahn, 1989; Searcy Bernal *et al.*, 1992 a y b; Mazón Suástegui *et al.*, 1992; Voltolina Lobina, 1994).

Los distintos sistemas observados y documentados practican de manera empírica la regulación de la irradiancia sobre las películas microalgales mediante sombreado con mallas, con el fin de inhibir el desarrollo de formas algales filamentosas, que son inadecuadas para la cría de poslarvas y pequeños juveniles de abulón. A la vez, se pretende favorecer el desarrollo de formas cuyo consumo sea más fácil y redituable. De acuerdo con esto, el éxito logrado mediante una u otra técnica sugiere que los requerimientos alimenticios de poslarvas y juveniles de *Haliotis* spp. puede ser satisfecho en mayor o menor medida según las especies de diatomeas suministradas como alimento.

Taxonomía y estructura de asociaciones de diatomeas bentónicas

En el desarrollo de proyectos acuaculturales no se ha tomado en cuenta, de manera adecuada, la composición de especies de diatomeas bentónicas que son consumidas *in situ* por moluscos de importancia comercial, sobre todo en México. A la fecha, no se han hecho inventarios formales de las especies de diatomeas bentónicas que son consumidas por moluscos de importancia comercial en cultivo, como el abulón. Consecuentemente, no se conocen las especies que se desarrollan en los tanques de cultivo de abulones, a pesar de que algunas formas son, aparentemente, imprescindibles para el desarrollo de sus poslarvas y juveniles (Ebert y Houk, 1984; Norman Boudreau *et al.*, 1986; Kawamura *et al.*, 1995; Mathews y Cook, 1995).

Durante el cultivo de los abulones, el suministro de un forraje adecuado es de vital importancia para el desarrollo de poslarvas y juveniles (Ebert y Houk, 1984; Searcy Bernal *et al.*, 1992a, 1992b). Sin embargo, al no existir un elenco taxonómico formal, ni análisis de las asociaciones de diatomeas que se desarrollan adheridas a fondo y paredes (o placas) de tanques de cultivo de abulones, se soslaya la base científica (ficológica, ecológica y taxonómica) para su cultivo.

Se han reportado algunos inventarios discretos en otras partes del mundo. Éstos, en su mayoría, se han dirigido hacia encontrar las mejores especies para la dieta de los abulones en sus etapas tempranas (Uki y Kikuchi, 1979; Norman Boudreau *et al.*, 1986; McBride, 1990; Kawamura *et al.*, 1995; Mathews y Cook, 1995). Los inventarios taxonómicos resultantes son pocos, en varios casos imprecisos y de poca utilidad para conocer con precisión el potencial de la flora diatomológica que pudiera utilizarse en México para el mantenimiento del abulón en su fase de poslarva.

Se han elaborado elencos taxonómicos que muestran una riqueza importante de diatomeas bentónicas en la región abulonera de México (Siqueiros Beltrones e Ibarra

Obando, 1985; Siqueiros Beltrones *et al.*, 1991), que podrían conformar parte sustancial de la dieta de los abulones en sus etapas tempranas de desarrollo. Esta información debiera complementarse con estudios sobre la composición de especies de diatomeas se desarrollan mejor en recipientes de cultivo de poslarvas de abulón y cuales representan una mejor opción para su alimentación, que serviría de base para ulteriores estudios sobre la estructura de las asociaciones naturales de diatomeas bentónicas y su relación con las poslarvas que las consumen .

Estudios previos sobre este tópico se refieren a la estructura de las películas microalgales de acuerdo con las formas de crecimiento y con la estratificación que resulta de la sucesión de las especies que eventualmente conforman una comunidad clímax o madura (Seki, 1980; Korte y Blinn, 1983; Hudon y Bourget, 1981; McLulich, 1986; Hudon y Legendre, 1987; Suzuki *et al.*, 1987; Anderson, 1995); solamente en un caso se emplearon indicadores ecológicos para describir la complejidad y diversidad de especies de las comunidades estudiadas (Korte y Blinn, 1983).

La descripción de asociaciones de diatomeas mediante análisis de parámetros clásicos, como riqueza y diversidad de especies, dominancia, y similitud, podrían ayudar a definir patrones ecológicos en el desarrollo de estas taxocenosis y a compararlos con los típicos que se encuentran en el ambiente natural (Siqueiros Beltrones, 1990a, 1990b; Siqueiros Beltrones, 1994a; 1994b). Ésto eventualmente ayudaría a comprender las interacciones entre poslarvas de abulón y las películas de diatomeas que constituyen su sustrato de pastureo.

Sucesión

Las observaciones sobre sucesión de diatomeas bentónicas *in situ* muestran que la variación estacional de luz y temperatura determinan las características de las

asociaciones (Admiraal y Peletier, 1980; Admiraal, 1984). Para sustratos rocosos, las sucesiones de asociaciones epilíticas pueden ser similares a las observadas en tanques de cultivo de abulones, yendo de *Pinnularia* spp., *Nitzschia* spp. y *Licmophora* spp., hacia *Coscinodiscus* spp., *Cocconeis* spp., *Achnanthes* spp. y *Navicula* spp., o especies de forma similar (Castenholz, 1961; McLulich, 1986). Sin embargo, dichas sucesiones resultan inversas a aquellas descritas también *in situ* para otras asociaciones epilíticas, epífitas, o sustrato artificial, en las que las especies pioneras son formas postradas, como *Cocconeis scutellum*, *C. dirupta* y *C. scutellum parva* (Sieburth y Thomas, 1973; Hudon y Bourget, 1981; Korte y Blinn, 1983; Siqueiros Beltrones e Ibarra Obando, 1985).

También se han hecho intentos para describir procesos sucesionales de diatomeas bentónicas bajo condiciones de cultivo. Así, se ha observado que las diatomeas que colonizan las placas en los tanques de cultivo responden marcadamente a variaciones de luz y temperatura, pero dichas aproximaciones han adolecido de imprecisiones taxonómicas. Así, se ha descrito que el desarrollo primario bajo condiciones de cultivo en recipientes para abulones consiste en una "comunidad" de formas filamentosas (colonias), principalmente especies de *Navicula* y *Nitzschia* (Seki, 1980; Suzuki *et al.*, 1987), las cuales presumiblemente crecen dentro de tubos mucilaginosos; ésta es seguida de una comunidad secundaria definida por formas postradas, como *Cocconeis* spp. (que generalmente constituyen la fracción pionera *in situ*) que favorecen el establecimiento de las formas anteriores. Sin embargo, dichas descripciones corresponden a películas sujetas a presión de pastoreo previo por juveniles de abulón.

Bajo otras condiciones de cultivo, las formas encontradas con mayor frecuencia por Norman-Boudreau *et al.* (1986) correspondieron a especies de *Navicula* y *Cocconeis*. Aunque se detectó cierta selectividad, ya que la riqueza de especies en las placas de pastoreo fue cinco veces mayor que en el tracto digestivo de las poslarvas, al igual que en

estudios afines no se llevó a cabo la determinación de la especies presentes, ni se precisaron sus proporciones o concentraciones relativas; ésto impide hacer inferencias sobre la complejidad de las taxocenosis de diatomeas pastureadas, para lo cual es necesario contar con una sólida base taxonómica que permitiría hacer una descripción más completa de las asociaciones de diatomeas y de sus variaciones espacio-temporales.

Irradiancias

Existe la práctica común de sombrear los tanques de cultivo de abulones para regular el crecimiento de las películas algales y evitar el desarrollo de formas filamentosas (multicelulares, y principalmente colonias tubulares de diatomeas) que impiden el pastoreo de las poslarvas de diversas maneras. Además de ser demasiado grandes para ser ingeridas, pueden representar un impedimento físico, alterar el ambiente fisicoquímico de la capa límite, u opacar el crecimiento de aquellas formas preferidas por las poslarvas de abulón.

Bajo regímenes de irradiancia distintos son de esperarse diferentes estructuras de taxocenosis de diatomeas bentónicas, ya que existen especies adaptadas a irradiancias menores que $5 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, (Cahoon *et al.*, 1993) y muchas formas que toleran las altas irradiancias del intermareal (Sundbäck y Granéli, 1988). En ambos casos, las poblaciones desarrollan importantes proliferaciones que influyen significativamente sobre la producción primaria de los ambientes naturales. Otras especies son adaptables a variaciones fuertes en la irradiancia (Admiraal, 1984).

También se ha considerado la influencia de distintas irradiancias sobre la actividad de pastoreo de las poslarvas, al igual que sobre su alimento *in vitro*. De acuerdo con Grant (1981), la aplicación de intensidades luminosas de 150 a 200 lux toma en cuenta las condiciones que existen a las profundidades en las cuales habitan los abulones,

que equivalen a irradiancias de 3 y 4 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, es decir $51 \text{ lux} \approx 1 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ con luz natural (Lüning, 1981). Por otra parte, McBride (1990) observó un mejor desarrollo poslarval en *H. rufescens* al aplicar elevadas irradiancias a sus recipientes de cultivo, lo cual aparentemente propició un mejor crecimiento de las diatomeas inoculadas y así una mayor disponibilidad de alimento. Sin embargo, al alternar fotoperíodos de 12 horas de luz relativamente intensa y de oscuridad, los niveles de saturación de oxígeno en las capas límite variarían entre 0 y 200% (Searcy Bernal, 1994); a la postre, estas adversidades ocasionan altas mortalidades de las poslarvas.

De acuerdo con lo anterior, se requiere determinar el efecto de diferentes irradiancias sobre la composición y desarrollo de las películas de diatomeas sobre las que pasturean las poslarvas, así como su eventual efecto sobre éstas. Diferentes condiciones de irradiancia deberían propiciar el crecimiento de distintas especies, las cuales es conveniente ubicar taxonómicamente.

Selectividad de pastoreo

En investigaciones anteriores se ha hecho especial énfasis sobre aquellas especies que podrían constituir la mejor dieta para el crecimiento de poslarvas y juveniles de abulones. Así, con el propósito de optimizar la alimentación de juveniles de *H. discus hannai* (8 a 10 mm), se ha comparado la efectividad de dietas específicas, observándose que las tasas de crecimiento varían significativamente según la especie de diatomea suministrada como alimento (Uki y Kikuchi, 1979; McBride, 1990).

Otros estudios han sugerido la existencia de selectividad en el pastoreo de poslarvas de abulones por algunas especies de diatomeas bentónicas, principalmente formas postradas (Norman Boudreau *et al.*, 1986). Igualmente, Mathews y Cook (1995) reportaron selectividad en el pastoreo *in vitro* de poslarvas de *H. midae* en Sudáfrica,

haciendo la determinación taxonómica de su dieta, tanto preferencial como opcional; dicho estudio redujo un elenco de solamente seis especies. El bajo número de los taxa determinados es reflejo de la técnica de microscopía utilizada (MEB). Sin embargo, con base en lo anterior, estos autores reportaron el comportamiento sucesional de la taxocenosis bajo presión de pastoreo alternado por poslarvas y juveniles.

Por otra parte, Uki *et al.* (1981) observaron que juveniles de *H. discus hannai* no se desarrollaban adecuadamente con una dieta a base únicamente de una sola especie, e.g. *Tabularia (Synedra) tabulata*. Asimismo, placas colonizadas monoespecíficamente con diatomeas bentónicas no son aceptadas por ciertas poslarvas para su alimentación, ya que no las consumen y se desprenden rápidamente, como es el caso de *H. kamtschatkana* (Voltolina Lobina, 1994). Este aparente rechazo al alimento monoespecífico es indicativo de que los supuestos patrones selectivos de alimentación en poslarvas de abulón son complejos, por lo cual es necesario considerar la importancia de conocer el potencial taxonómico de su alimento; ésto puede ser determinante dentro de la etapa de su primera alimentación en cultivo, ya que es durante esta etapa crítica cuando ocurre la mayor mortalidad. La etapa crítica en el desarrollo temprano de los abulones comprende la fase de metamorfosis y asentamiento de las larvas, y los siguientes dos meses, cuando se registran mortalidades mayores al 90% de poslarvas (Searcy-Bernal *et al.*, 1992a).

Respecto al tamaño adecuado de las diatomeas que son suministradas a poslarvas para su consumo, ya existen prácticas bien establecidas, que están basadas en una supuesta preferencia por formas pequeñas. Estas son seleccionadas mediante filtrados de agua de mar con tamices de 1 y 5 μm . De esta manera, supuestamente se asegura que las formas sean menores a 10 μm , que ha sido establecido como un tamaño muy apropiado para la alimentación de las poslarvas y de juveniles pequeños (hasta 5 mm). Las diatomeas que no pasan el tamizado son suministradas a juveniles mayores; una vez que

rebasan los 5 mm su dieta puede ser, supuestamente, a base de macroalgas, como en el caso de *H. rufescens* (Ebert y Houk, 1984), o mixta, como se practica con *H. fulgens* y *H. corrugata*, en cuyo caso el filtrado es con con luz de malla de 10 μm (Mazón Suástegui *et al.*, 1992). Algunos estudios que toman en cuenta el tamaño de las diatomeas suministradas a poslarvas, muestran algunas incongruencias respecto a los taxa específicos que se reportan (McBride, 1990; Kawamura *et al.*, 1995) y las tallas registradas en la literatura especializada, lo cual genera algunas dudas sobre la precisión de la identificación taxonómica de ciertas especies reportadas en estos trabajos. De acuerdo con lo anterior, se hace necesario precisar el potencial taxonómico de las películas microalgales, así como los cambios sucesionales que experimentan en la estructura las asociaciones de diatomeas bentónicas que crecen en los recipientes para desarrollo de poslarvas de abulones que se cultivan en el Noroeste de México.

Algunas interrogantes sobre los estudios previos

Considerando que el crecimiento microalgal puede afectar de manera positiva o negativa el desarrollo de abulones, principalmente durante la etapa crítica, conviene precisar que tipo de eventos sucesionales de microalgas caracterizan un cultivo para cierta zona geográfica o ambiente en particular. En las investigaciones sobre calidad del alimento (diatomeas) del abulón, la imprecisión taxonómica ha propiciado un alto grado de especulación. Consecuentemente, de la descripción sucesional sugerida por Seki (1980), Suzuki *et al.* (1987) y Mathews y Cook (1995), así como de los elencos taxonómicos proporcionados en la literatura y del efecto real del tamaño de las diatomeas con las cuales se alimentan las poslarvas de abulones, se derivan varias observaciones e interrogantes que fundamentan el propósito y los objetivos de esta investigación.

Primeramente, las especies silvestres colonizadoras o pioneras registradas son monorráfidas, principalmente especies de *Cocconeis*, formas aplanadas o postradas cuyo desarrollo puede ser inhibido por las formas erectas que constituyen un dozel. Así, las taxocenosis primarias descritas por Suzuki *et al.* (1987) bajo condiciones de cultivo, más bien pueden ser consideradas "clímax", ya que fueron descritas para películas microalgales con 14 y 18 días de edad, sin considerar su desarrollo previo. Durante éste, presumiblemente se dieron etapas sucesionales discernibles; posiblemente los mismos cambios irregulares observados posteriormente, manteniéndose una estructura básica en la cual los taxa de la segunda fase son escasos.

Segundo, según estos autores las diatomeas de la primera fase "desaparecen" por presión de pastoreo sin que se dé ninguna explicación del porque no se recuperan las especies de esta fase. Posiblemente ésto se deba al pastoreo, que no afecta de la misma manera a la taxocenosis de la segunda fase (postrada) que supuestamente prolifera copiosamente después de que el pastoreo propició su establecimiento y continúa a pesar de éste. Quizá estas especies son la dieta fundamental de los juveniles y poslarvas, o porque son complementarias de los taxa de segunda fase, o finalmente porque se manifiesta algún tipo de pastoreo selectivo o preferencial.

De acuerdo con Seki (1980, en Suzuki *et al.*, 1987) el establecimiento de diatomeas de la segunda fase, como *Cocconeis*, resulta muy favorable para los juveniles tempranos (poslarvas) de abulón, ya que son un alimento adecuado; sin embargo, sólo se especula que su establecimiento haya sido ocasionado por el pastoreo. Ahora, si estas especies que son una dieta adecuada no son mermadas por presión de pastoreo, quizá ésto se debe a que el pastoreo de los juveniles es selectivo, dirigido hacia las formas erectas, que son más grandes que las postradas, mientras que éstas son alimento opcional. Al respecto, el estudio de Mathews y Cook (1995) permite analizar las anteriores

interrogantes, ya que deslinda la participación de pastreadores juveniles y de poslarvas. Por otra parte, el crecimiento de las formas postradas pudiera ser incrementado por alguna interacción con los consumidores, lo que a su vez inhibiría el desarrollo de las formas erectas. Una inhibición por las formas postradas únicamente es improbable, ya que ello contraindica el desarrollo natural de las taxocenosis y el carácter oportunista de las formas erectas que se establecen una vez que las formas postradas (pioneras) han colonizado el sustrato.

Finalmente, la manera en que se desarrollan las asociaciones de diatomeas bentónicas en estado libre y sus variaciones en general, sugieren la existencia de interacciones entre las especies (Lee *et al.*, 1975), algunas de las cuales han sido demostradas en cultivos mixtos (Voltolina *et al.*, en prensa). Es de esperarse también, que el complejo taxonómico resultante presente características nutricionales distintas (como alimento) a una taxocenosis manipulada por filtración, que pudiera quedar reducida a una o a pocas especies. Por ello, se deben precisar las condiciones de desarrollo de una taxocenosis dada, ya sea simulando la naturaleza o favoreciendo algunas especies según lo que requiera el sistema y la especie de abulón que se está cultivando, ya que los abulones de distintas edades en su medio natural podrían mostrar selectividad en su alimentación por ciertos parches de diatomeas que se requiere revisar cuidadosamente, para determinar las especies y si algunas son consumidas preferencialmente.

Propósito y objetivos

Este estudio intenta hacer una descripción detallada de las asociaciones de diatomeas bentónicas sobre las que se alimentan las especies de *Haliotis* spp. durante sus etapas tempranas de desarrollo. Esto se hace mediante una determinación taxonómica precisa y el análisis de estructura de las asociaciones en función del tiempo (sucesión) bajo condiciones de cultivo. También, se analiza la utilidad potencial de ciertas especies, de acuerdo con la supuesta selectividad en el pastoreo de las poslarvas, revisando las especies mayormente consumidas.

El propósito de esta investigación es de continuar construyendo el elenco taxonómico de diatomeas bentónicas para los litorales mexicanos, pero enfocando el estudio de las asociaciones hacia su eventual aplicación científica y tecnológica dentro de la acuicultura. Con ello, se reforzará la investigación referente al cultivo de abulones, la cual se lleva a cabo como alternativa al notable decremento de sus poblaciones naturales (Salas Garza y Searcy Bernal, 1992). Con esto se pretende contribuir en un enfoque global, que permita entender ecológicamente los sistemas de cultivo empleados y que pueda brindar mejores opciones para la eficientización de dichos cultivos sobre una base científica (Siqueiros Beltrones, 1994b, 1996).

Así, los **objetivos** planteados son: **a)** Determinar la composición de diatomeas bentónicas que sirven de alimento a poslarvas y juveniles de los abulones (*Haliotis* spp.) en cultivo; **b)** Analizar la estructura de las asociaciones de diatomeas y definir sus cambios sucesionales; **c)** Analizar el efecto de distintas irradiancias sobre la estructura de las taxocenosis; **d)** Detectar preferencias alimenticias en poslarvas de abulón sobre las diatomeas en cultivo.

MÉTODOS

Análisis preliminares

Con el fin de hacer una primera revisión taxonómica de las asociaciones de diatomeas bentónicas que se desarrollan en recipientes de cultivo de abulones, inicialmente se analizaron muestras de películas algales colectadas en tanques de cultivo de varias granjas abuloneras. Se hizo énfasis sobre muestras colectadas en las granjas Abulones Cultivados del Ejido Eréndira, B.C. y de The Abalone Farm en Cayucos, California. De la primera, las muestras se tomaron de las paredes y fondos de tanques de cultivo, mientras que en la segunda las muestras fueron tomadas también de las mangueras que suministran los inóculos a los tanques.

Diseño experimental

Se montaron cuatro experimentos con un mismo esquema básico. Con base en éstos se hicieron análisis de composición específica, sucesión, efecto de distintas irradiancias, y observaciones preliminares sobre preferencias alimenticias (selectividad) de poslarvas de *Haliotis rufescens*. Así, en cuatro cubetas vinílicas de ocho litros se delimitaron cuatro áreas o cuartos (Figura 1 a y b), tanto del fondo como de las paredes, que fueron colonizadas inicialmente durante cinco a seis días, según Suzuki *et al.* (1987) por diatomeas provenientes de una fuente natural. Se utilizó un flujo continuo y lento de agua de mar, filtrada para eliminar sedimentos y partículas gruesas. El agua fue bombeada desde la Bahía de Todos Santos. La temperatura se mantuvo generalmente entre 18 y 20°C.

Se utilizó iluminación continua con focos fluorescentes de luz blanca fría de 36 W. Las irradiancias se midieron con un Irradiómetro Biospherical Instruments QSL-100 (Fig. 2a) y se mantuvieron, según el problema, entre 7 y 32 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. La utilización de

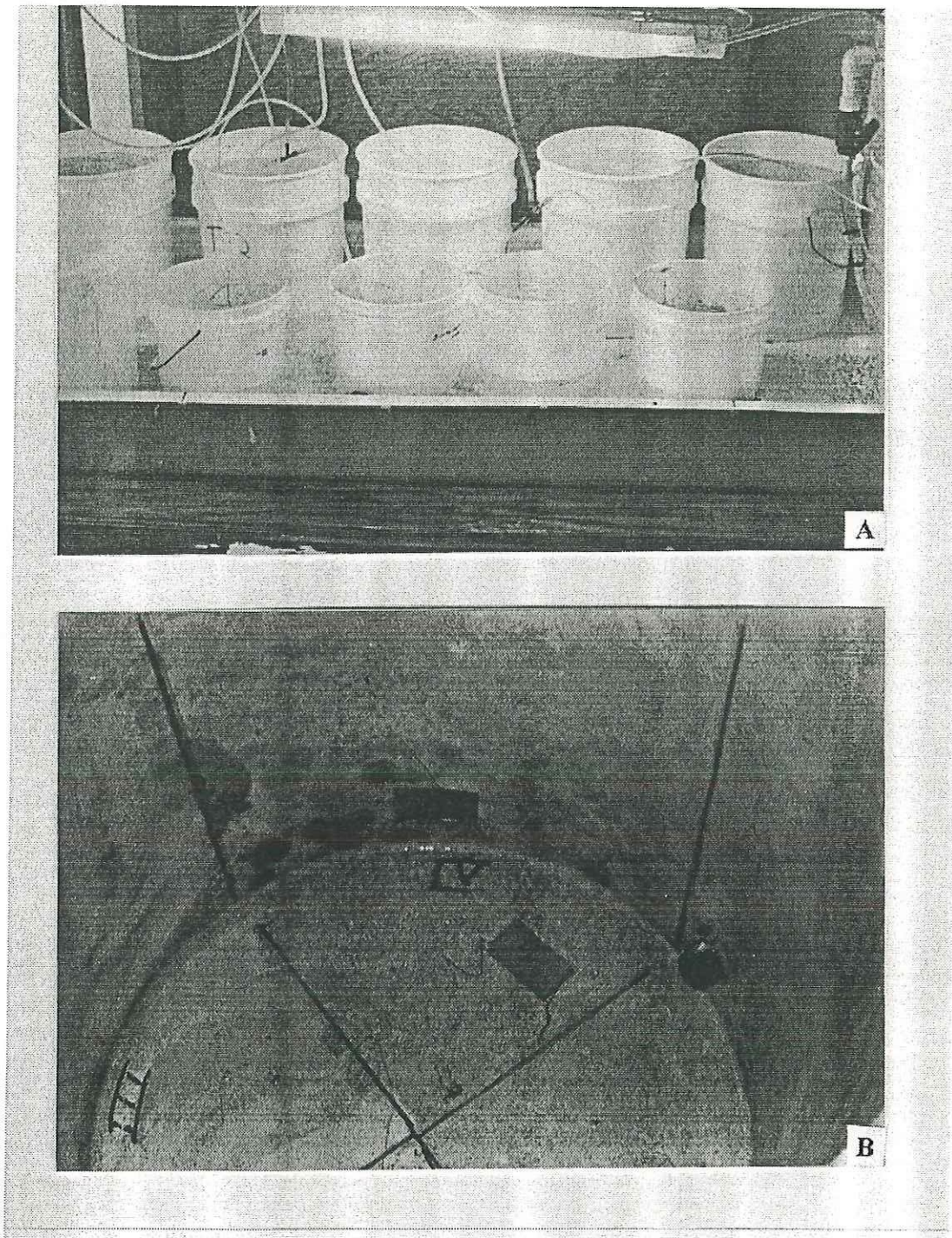


Figura 1.- A) Sistema utilizado para desarrollar los cuatro experimentos; B) aspecto de la película microalgal y colectores de aluminio en el fondo y pared de las cubetas.

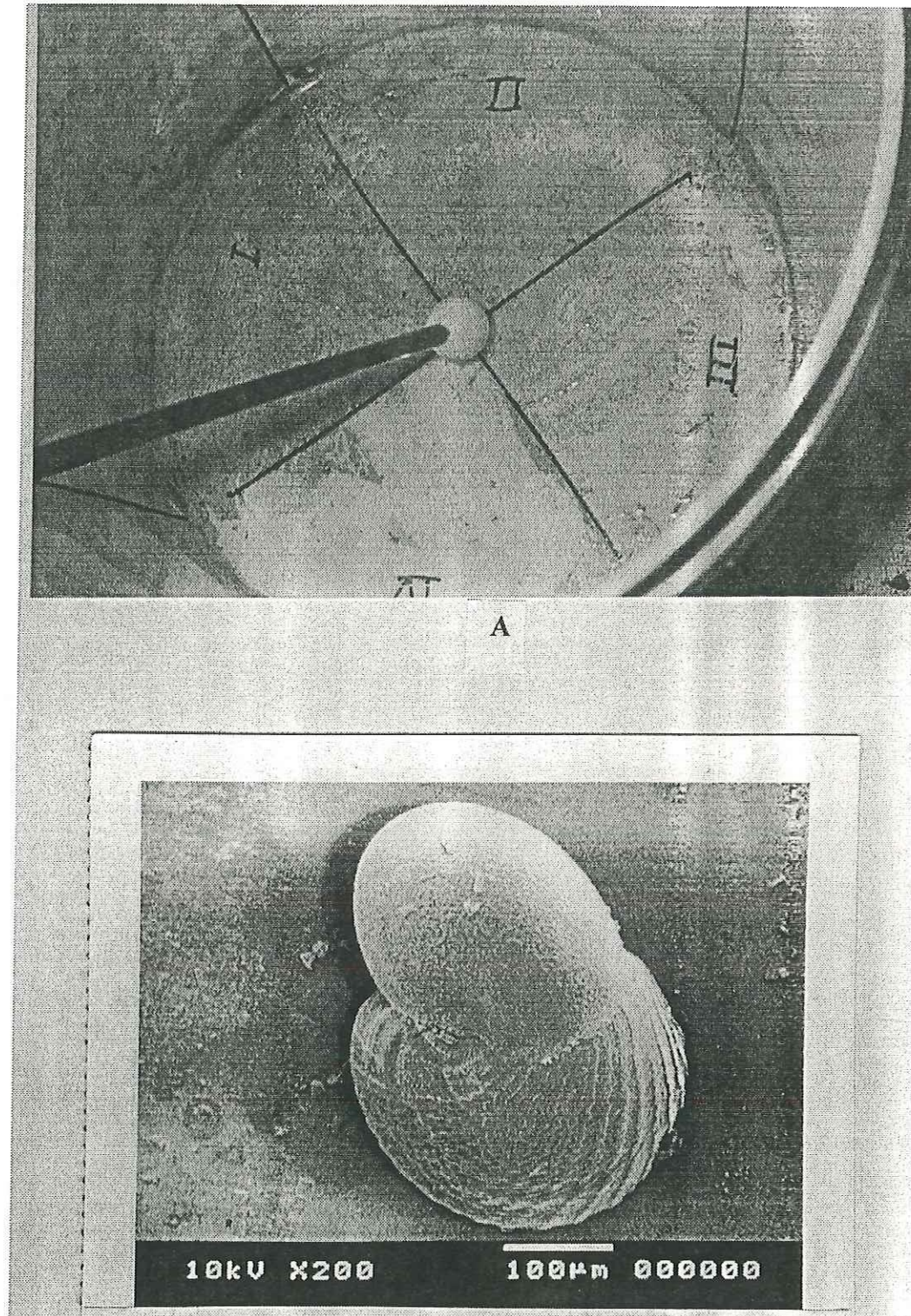


Figura 2.- A) medición de la irradiancia en el fondo de las cubetas. B) Poslarva de *Haliotis rufescens* de 18 días de edad, utilizada en el experimento de selectividad.

bajas irradiancias se fundamentó en las observaciones de Grant (1981), Admiraal (1984), Sundbäck y Granéli (1988), McBride (1990), Cahoon y Cooke (1992) y Cahoon *et al.* (1993), para limitar el crecimiento de cianofitas y macroalgas filamentosas no deseadas, pero sin inhibir el crecimiento de las diatomeas.

Las cubetas se rotaron cada 24 horas, lo que implicó cambios en su ubicación y en su orientación. La película algal se desarrolló sobre fondo y paredes de las cubetas, así como sobre colectores de papel aluminio (2 x 2cm) y cubreobjetos, adheridos al fondo y sobre las paredes (Fig. 1b) con una pistola de goma. Se realizaron cuatro muestreos cada cuatro días, después del quinto o sexto día, eligiendo un cuadrante al azar de cada cubeta. Se utilizó un cepillo dental para raspar la superficie de las cubetas, lavándolo luego dentro de un tubo de ensaye al que se le agregó alcohol. Asimismo, se retiraron los cubreobjetos y colectores de papel aluminio, que fueron lavados con agua destilada, fijados con alcohol y secados; posteriormente, los cubreobjetos fueron examinados bajo microscopía de luz y los colectores de aluminio mediante microscopía electrónica de barrido (MEB).

Primer experimento; composición específica (taxonomía)

El primer experimento se desarrolló por 17 días durante junio de 1995 (primavera), a 18-19°C, bajo irradiancias de 25 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, con agua pasada por un filtro de 5 μm . Los colectores de aluminio y cubreobjetos de las paredes se colocaron a 7 cm del fondo. Las muestras se procesaron para hacer observaciones sobre la composición florística de las películas microalgales junto con los muestreos preliminares en granjas. También se observó el desarrollo de las películas de diatomeas en los colectores, tanto de aluminio como de vidrio.

Las observaciones con este primer sistema experimental sirvieron para definir las condiciones de los experimentos subsecuentes y se utilizaron también como referencia para precisar los períodos de desarrollo y los tiempos de muestreo de las películas algales, según su apariencia, para aplicarlos en los experimentos subsecuentes, así como para decidir sobre la colocación más adecuada de los colectores en las paredes.

Experimento de sucesión

Este experimento de 21 días de duración se llevó a cabo entre julio y agosto (verano) de 1995; se aplicaron irradiancias de $32 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ a una temperatura ambiente de 18-19°C, con agua pasada por un filtro de 5 μm . En el piso de las cuatro cubetas (un tratamiento y tres repeticiones o réplicas) se adhirieron colectores de aluminio para MEB; los de pared se colocaron a tres centímetros del fondo, ya que se observó que la colonización era marcadamente mayor de abajo hacia arriba.

Los raspados de fondo y pared se hicieron cada cuatro (el segundo) y cinco días, comenzando el séptimo día de colonización. Las muestras se procesaron para su montaje y análisis con microscopía de luz, con el fin de identificar las etapas sucesionales mediante la composición taxonómica en las muestras analizadas. Los colectores de aluminio se prepararon para su revisión bajo MEB, con el fin de observar el desarrollo *in situ* de los asentamientos y crecimiento de las poblaciones de diatomeas. Se lavaron con agua destilada utilizando una pizeta y chorro suave; luego se fijaron directamente con alcohol comercial.

Experimento con diferentes irradiancias

Con base en las observaciones preliminares y los resultados de composición de especies y sucesión, se mantuvieron las condiciones de cultivo utilizadas previamente

para analizar el desarrollo de películas de diatomeas pero bajo dos distintas irradiancias. Así, en invierno de 1995-96, en las cuatro cubetas se permitió el crecimiento de películas bajo 7 y 15 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (dos tratamientos y sus repeticiones). Las irradiancias se lograron colocando dos cubetas al centro y dos en los extremos, mediante el uso de un exposímetro (Lux meter) Lx-101 (Lutron) para la ubicación expédita de las cubetas, utilizando una equivalencia de 78 lux por cada $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ con luz fluorescente (Lüning, 1981); éstas eran intercambiadas (rotadas y giradas) cada 24 horas. El agua se pasó por un filtro de 50 μm de retención de partículas, y la temperatura ambiente se mantuvo por debajo de los 21°C. Los colectores de aluminio se colocaron a tres centímetros del fondo. Las muestras de raspado y colectores se tomaron al séptimo día (primer muestreo) y en los días once (segundo), dieciseis y veintiuno después del inicio de la colonización.

Selectividad de pastoreo

Con este experimento se pretendió hacer determinaciones preliminares sobre posibles preferencias alimenticias de las poslarvas sobre ciertos taxa de diatomeas. Para realizar las observaciones sobre pastoreo, se utilizaron ca. 200 especímenes de 14 a 18 días de edad ($\approx 350\mu\text{m}$) de *H. rufescens* (Fig. 2b) producidos en verano de 1996 en el laboratorio "Abulones Cultivados" del Ejido Eréndira. Las poslarvas fueron depositadas sobre el fondo y las paredes de cuatro cubetas, con una película algal de cinco días y se mantuvieron con una irradiancia continua de 32 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y a una temperatura de 19-20°C. Las poslarvas se colectaron los días 7, 9 y 11, pero debido a la dificultad para localizar las poslarvas, al final se recolectaron los especímenes remanentes al día 12, que se evidenciaron durante la limpieza de las cubetas.

Previo a la depositación de las poslarvas en las cubetas, se hicieron raspados de las películas algales para determinar la composición de las asociaciones iniciales de

diatomeas. Para su colecta, las poslarvas fueron localizadas en las zonas clareadas por su actividad de pastoreo (4-6 mm²). En un mismo cuadrante se colectaron entre 10 y 15 especímenes por cubeta cada 48 horas, utilizando un pincel blando; se depositaron en tubos de ensaye con alcohol al 70%; algunas se colocaron sobre papel aluminio para su análisis en MEB. Después de ser colectadas las poslarvas, nuevamente se hicieron raspados de la película algal del cuadrante correspondiente para su análisis taxonómico con microscopía óptica.

Procesamiento de muestras

Análisis taxonómico.-

La determinación taxonómica se realizó en su mayor parte mediante microscopía de contraste de fases, complementada con óptica planapocromática. Para ello se requirió la elaboración de preparaciones permanentes montadas con un medio de montaje de un adecuado índice de refracción, así como la limpieza de las frústulas de diatomeas mediante oxidación (digestión) de la materia orgánica dentro y fuera de las frústulas, que permitiera la observación precisa de las características morfológicas con valor taxonómico (Patrick y Reimer, 1966).

La técnica de limpieza de frústulas debió adecuarse a lo requerimientos propios de este estudio de acuerdo con los análisis preliminares, los cuales indicaron que las diatomeas bentónicas que se suministran como forraje a poslarvas y juveniles de abulón incluyen muchas formas débilmente silicificadas, con tamaño y abundancias apropiadas para su consumo. Las técnicas usuales de limpieza de frústulas de diatomeas bentónicas son consideradas drásticas para estas formas debido a la aplicación simultánea de ácidos minerales y de calor. Tal procedimiento elimina los taxa mencionados, con lo que se pudiera menospreciar su importancia dentro de la taxocenosis y como alimento potencial,

por lo cual fue necesario definir una técnica *ad hoc* en aras de lograr un análisis taxonómico preciso.

Entre las varias técnicas utilizadas: digestión con ácido nítrico y calor, ácido sulfúrico, dicromato y permanganato de potasio, y agua oxigenada, se optó inicialmente por eliminar la introducción de calor. Asimismo, se escogió una combinación de reactivos en secuencia, desde agua oxigenada hasta mezcla crómica, como digestores apropiados de materia orgánica en frústulas de diatomeas débilmente silicificadas. Se aplicaron tiempos de exposición de 24 h. Particularmente útil fue la oxidación con ácido nítrico de muestras en alcohol al 70% a una proporción final aproximada de 5 (ac. Nítrico), 3 (muestra en agua), 7 (alcohol); lo que produjo una reacción exotérmica leve. En todos los casos este tratamiento fue seguido por un lavado con agua destilada, para neutralizar la acidez de la muestra que impide su inclusión en el medio de montaje, a la vez que diluye la salinidad del agua de mar.

El medio de montaje seleccionado fue el Cumar R-9 (Holmes *et al.*, 1980). Dado el enfoque taxonómico del estudio, y con fines estadísticos, se elaboraron preparaciones por triplicado sobre las que se hicieron los análisis florísticos y cuantitativos. Las preparaciones se resguardaron en la colección de diatomeas (Diatomario) de la Universidad Autónoma de Baja California Sur.

Para las determinaciones taxonómicas se utilizaron las claves y los trabajos clásicos usuales (Cleve-Euler, 1968; Hendey, 1964; Hustedt, 1930; Hustedt, 1955; Hustedt, 1959; Patrick y Reimer, 1966; Peragallo, 1891; Peragallo y Peragallo, 1908; Schmidt *et al.*, 1874-1959; van Heurck, 1896), así como literatura más reciente (Round *et al.*, 1990; Sánchez Castrejón, 1994; Simonsen, 1987; Siqueiros Beltrones e Ibarra Obando, 1985; Siqueiros Beltrones *et al.*, 1991; Siqueiros Beltrones, 1994a; Siqueiros Beltrones y Sánchez Castrejón, en prensa). Como parte del análisis taxonómico se

incluyeron el registro esquemático (tarjetas) y microfotografías (MEB) de algunos especímenes, que formarán parte de los registros curatoriales para las laminillas permanentes resguardadas en el diatomario. Las tarjetas incluyen referencia bibliográfica, datos de localización (coordenadas), datos merísticos y morfométricos, así como características de la muestra.

Sucesión; MEB.-

El ulterior seguimiento sucesional mediante las variaciones en la estructura de las asociaciones entre muestreos, se complementó mediante el análisis directo del desarrollo de las asociaciones *in situ* sobre los colectores de papel aluminio mediante MEB, según las observaciones de Korte y Blinn (1983) y Paterson y Crawford (1986). Se utilizó un microscopio (MEB) JEOL (JSM5300) a mediano y alto voltaje. Las preparaciones se montaron sin tratamiento, solamente lavadas con agua destilada usando una pizeta. La mayoría se trataron con vaporizaciones de aluminio y otras con oro, para lograr un recubrimiento de aproximadamente 40-50 nm de espesor.

Sucesión; análisis de la estructura de las asociaciones.-

Una vez determinados y/o identificados los taxa que constituyen las asociaciones de diatomeas bentónicas en los sistemas de cultivo de abulones, se hicieron cuantificaciones para definir las abundancias relativas de los taxa. Se contaron un total de 26, 618 diatomeas (células), con un promedio de 550 individuos por preparación, las cuales se utilizaron para describir la estructura de las asociaciones, utilizándose las abundancias relativas de las especies para el cálculo de los diversos índices a los cuales se confiere significancia ecológica y que miden ciertos atributos de las comunidades, como riqueza (S) y diversidad de especies. Entre éstos, los índices de diversidad de

Shannon-Wiener (H') y de Simpson ($1-\lambda$), y de redundancia o dominancia (REDI), fueron utilizados para estimar dichos parámetros en la comparación de asociaciones. Se seleccionaron estos índices ya que combinados proporcionan una descripción completa del parámetro de diversidad de acuerdo con sus componentes, como número de especies, importancia numérica de éstas, y homogeneidad en la distribución de las abundancias entre los taxa. Por otra parte, son ampliamente utilizados y permiten hacer comparaciones con estudios afines (Siqueiros Beltrones *et al.*, 1985, 1991; Siqueiros Beltrones, 1990a y b, 1994a).

Con base en los estudios citados, también se determinó el tamaño de muestra para cuantificar los taxa; así, de acuerdo con las observaciones preliminares se estableció un número de diatomeas a contar de 500 frústulas. Dada la alta riqueza observada, tamaños de muestra menores omiten la inclusión de varios taxa, lo que afecta principalmente los valores de H' , ocasionando valores menores de diversidad y mayor redundancia, mientras que un tamaño mayor implica un exceso de esfuerzo sin un aumento importante de información (Siqueiros Beltrones, 1994a).

Las comparaciones entre las distintas asociaciones (muestras) por etapa sucesional, de fondo y pared, y por cubeta (repetición), se llevaron a cabo empleando el índice de similitud (SIMI) de Stander (1970), de acuerdo con los estudios citados. Éste considera la presencia y ausencia de especies, además de la importancia numérica de los taxa que comparten entre si las muestras, lo que permite obtener un panorama más completo de la semejanza o de la disimilitud entre las asociaciones; sus valores varían entre 0 = similitud nula, a 1 = máxima similitud.

Estas comparaciones, así como el seguimiento de taxa específicos y el registro fotográfico de las imágenes obtenidas en papel térmico con MEB, permitieron llevar a cabo los análisis de sucesión.

Experimento con irradiancias distintas.-

Tomando como referencia el experimento anterior, el desarrollo de las asociaciones se siguió básicamente en los colectores de aluminio mediante MEB, aplicando el mismo tratamiento y recubriendo con vaporizaciones de oro. Para conocer los taxa participantes en las distintas etapas sucesionales se utilizaron algunas preparaciones permanentes; en éstas se hicieron también cuantificaciones relativas y se computaron los valores de diversidad y dominancia de las asociaciones en cada fecha.

Observaciones preliminares sobre selectividad.-

Para realizar observaciones sobre preferencias alimenticias de poslarvas de *H. rufescens*, los especímenes colectados en la pared y fondo en cada fecha ($n > 30$) fueron medidos y descalcificados con EDTA. Posteriormente, para aislar las frústulas de diatomeas ingeridas (contenido estomacales) se oxidó la materia orgánica con hipoclorito de sodio (cloro comercial) (Norman-Boudreau *et al.*, 1986) y las alícuotas secadas en cubreobjetos se lavaron con agua destilada; en otros casos se utilizó ácido nítrico y los especímenes semidigeridos se enjuagaron con agua destilada hasta lograr un $\text{pH} > 6$. Con las primeras se elaboraron preparaciones permanentes utilizando Melmount (IR=1.7); las otras fueron desmenuzadas con agujas de disección y se montaron en "squash" sellando con cytoseal, para identificar bajo microscopía óptica las especies ingeridas.

También se hicieron preparaciones permanentes con las muestras de flora asociada (circundante). Las abundancias relativas de éstas y de los contenidos estomacales se compararon mediante los índices de similitud de Jaccard y de Morisita; el primero utiliza solamente presencia o ausencia de especies y el segundo considera además las abundancias relativas (importancia) de los taxa (Magurran, 1988). Los valores calculados con el segundo se utilizaron para llevar a cabo un análisis de agrupamientos

(dendrogramas), para medir la afinidad entre las muestras, principalmente entre las diatomeas ingeridas y la flora circundante al momento. La técnica de clasificación utilizada fue un procedimiento aglomerativo, con datos originales de similitud, en modo Q y por unión de media no ponderada (De la Cruz Agüero, 1993).

RESULTADOS

Observaciones preliminares

El análisis de muestras colectadas en sistemas de cultivo de granjas abuloneras indica que poslarvas y juveniles de *Haliotis* spp. se alimentan exitosamente sobre asociaciones distintas de diatomeas bentónicas. Aunque en dichas asociaciones dominan especies diferentes, están estructuradas de manera similar, aunque se desconoce cuales son las especies que pudieran ser consumidas preferentemente. En las muestras analizadas, sólo algunas especies fueron dominantes, pero éstas marcan las diferencias en la composición de especies de las películas microalgales analizadas (Tabla I, Apéndice).

Entre las especies más abundantes sobresalen formas pequeñas (*Amphora pediculus* v. *minor*, *Berkeleya rutilans*, *Navicula parva*, *Nitzschia laevis*) y medianas (*Staurophora decipiens*, *Tabularia investiens*). Tanto estas especies, como otras formas pequeñas (<15µm) que se registraron como comunes (*Navicula incerta*, *Cocconeis costata*, *C. diminuta*, *Hyalosynedra striatula*), presentan diferentes grados de silicificación. Todos estos taxa forman parte de asociaciones clímax (más de dos semanas), más o menos densas, manipuladas según los requerimientos de cada granja, en las que se controlan las películas microalgales con irradiancias bajas (< 15 µmol m⁻²s⁻¹) y de las que se alimentaban los juveniles pequeños.

Composición de especies

El análisis taxonómico se fundamentó en la microscopía óptica. Aunque la MEB fue muy útil en el análisis de sucesión, las muestras no fueron tratadas para hacer determinaciones taxonómicas. De los análisis de preparaciones permanentes que representaban los cuatro muestreos, se determinaron 185 taxa (entre especies y variedades) de diatomeas, destacando los géneros *Nitzschia* con 29 especies, *Cocconeis*

con 21, *Amphora* con 14 y *Navicula* con 13 (Tabla II, apéndice). De éstas, 51 constituyen nuevos registros para el elenco general de la región. Los taxa que conformaron las asociaciones se distribuyeron arbitrariamente en cinco categorías básicas, de acuerdo con el tamaño de muestra de 500: abundante (>100 especímenes por laminilla), muy común (de 50 a 90 especímenes por conteo), común (de 20 a 50), poco común (<20), rara (≥ 2).

Las especies más comunes y que también aparecieron más tempranamente en las paredes fueron formas móviles que mostraron desarrollos rápidos (oportunistas) como: *Ni. hybrida*, *Ni. longissima* v. *parva*, *Ni. laevis*, *Ni. commutata* y *Bacillaria paxyllifer*. Al menos las cuatro primeras presentan poca silicificación de sus frústulas (Figs. 3 a - f).

Grandes extensiones de fondo y pared fueron cubiertas por *Ni. laevis*, una forma pequeña ($<15\mu\text{m}$) que forma agregados. *Ni. longissima* v. *parva* es una especie con formas alargadas ($>90\mu\text{m}$) pero frágiles, que a menudo aparecieron deformadas al preparar las muestras para MEB. Esta especie se observó *in vivo* directamente, apreciándose su disposición a manera de redes que cubrían el resto de la película algal. Su tendencia era a disgregarse con desplazamientos individuales; de hecho, eso facilitó su identificación.

Aparentemente, las manchas más conspicuas estuvieron conformadas por *Ni. hybrida*, especie de tamaño grande ($>90\mu\text{m}$), pero de apariencia delicada, denotándose poca silicificación. Los especímenes observados no mostraban agrupamientos estrechos como *Ni. laevis*, sino tendencia a dispersarse. Al contrario, *B. paxyllifer* ($>90\mu\text{m}$), se observó *in vivo* formando colonias en empalizada que se desplazaban rápidamente sobre la película algal; su silicificación es aparentemente mayor que en los otros taxa.

Las especies abundantes y muy comunes apenas representaron menos del 5% del inventario taxonómico total, mientras que especies raras y poco comunes sumaron un 75%; el resto fueron clasificadas como formas comunes (20%). Con la salvedad del

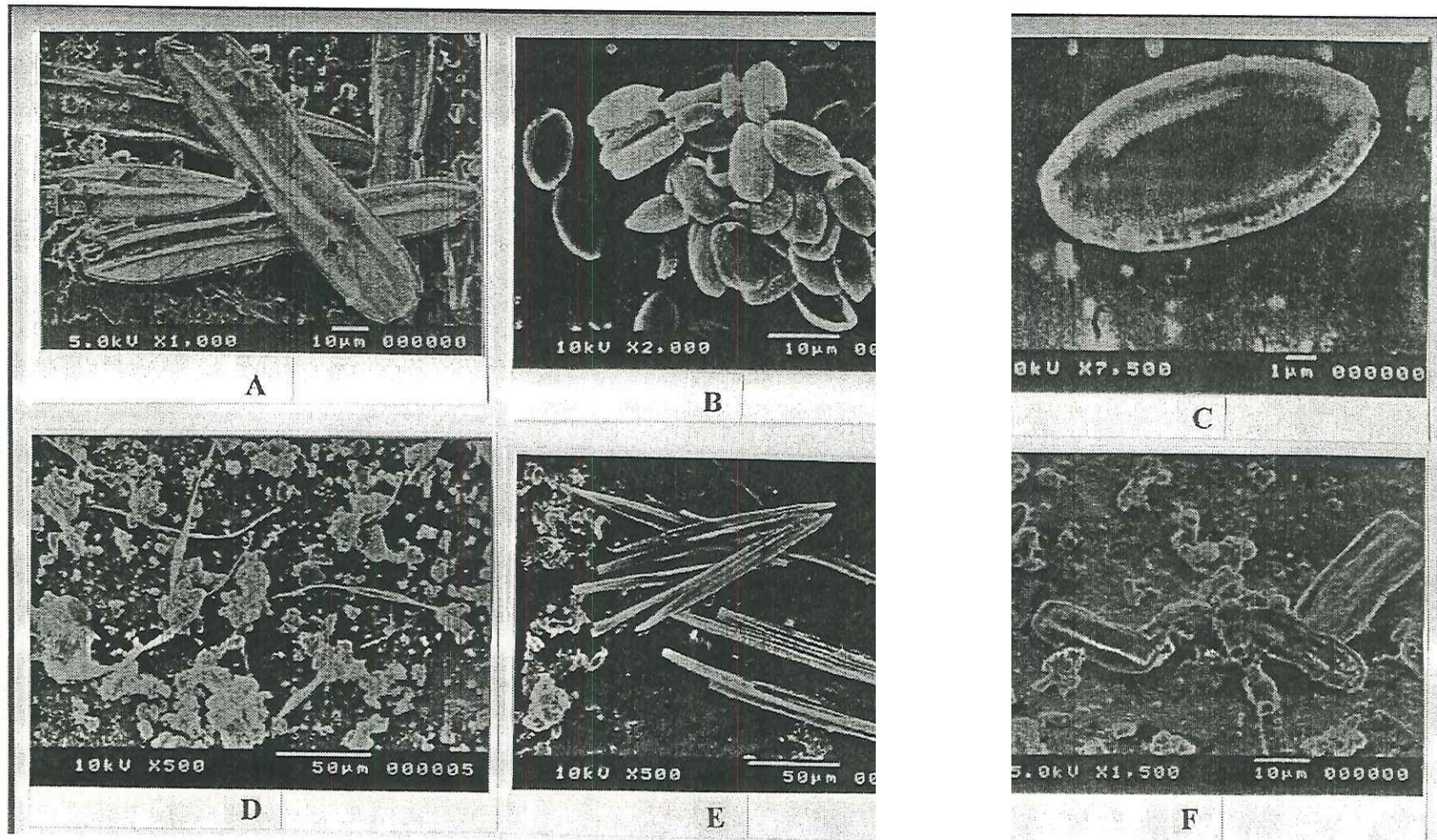


Figura 3.- Especies (comunes y abundantes) de diatomeas bentónicas representadas en cubetas de cultivo de poslarvas de *Haliotis* spp. A) *Ni. hybrida*, B) *Ni. laevis*, C) *Ni. laevis*, D) *Ni. longissima* v. *parva*, E) *B. paxyllifer*, F) *Ni. commutata*.

sociaciones tempranas y clímax en C) *Ni. laevis*, D) *Ni. longissima* v.

menor número de las especies de *Navicula* en comparación con las de *Nitzschia* y del hecho que *Navicula* no fue el género numéricamente más importante, la distribución de estas frecuencias es representativa de las asociaciones silvestres de diatomeas bentónicas.

En relación a la utilización potencial de las distintas especies como alimento para poslarvas de *Haliotis* spp., el aparente bajo grado de silicificación de las especies más abundantes las hace también más accesibles. Por otra parte, la mayoría de las formas observadas, incluyendo todas las especies de *Cocconeis*, muestran mayor silicificación, de acuerdo con la definición de los rasgos (ornamentaciones) de sus valvas; igualmente varias de las especies que se clasificaron como comunes, por ejemplo de los géneros *Achnanthes*, *Diploneis* (Fig. 4 b, c), así como *Tabularia* y *Grammatophora*, son fuertemente ornamentadas y presumiblemente silicificadas.

Varios taxa se caracterizan por la formación de cadenas, como las especies de *Melosira*, *Grammatophora*, *Odontella*, *Achnanthes* y *B. paxyllifer*, las cuales eventualmente proliferan y representarían mayor dificultad para su consumo y para la actividad de las poslarvas, además de presentar un grado importante de silicificación.

Los principales componentes del elenco son formas móviles, adaptadas a vivir sobre (epipélicas) y entre sedimentos (endopélicas y endosámicas), como *Nitzschia* spp., *Amphora* spp. y *B. paxyllifer*, mismas que son desprendidas con mayor frecuencia que las formas epilíticas v.gr. *Cocconeis* spp., *Achnanthes* spp., *Grammatophora* spp.

Tanto *Ni. hybrida* como *Ni. hybridaeiformis*, semejan morfológicamente y en longitud a *Ni. bilobata*, de la cual sólo se observaron unos cuantos especímenes. No obstante, las dos primeras son más angostas y más difíciles de discriminar entre sí que de la tercera, que en apariencia es un poco más silicificada y con ornamentaciones más claras. Asimismo, se identificaron muchas formas comunes débilmente silicificadas,

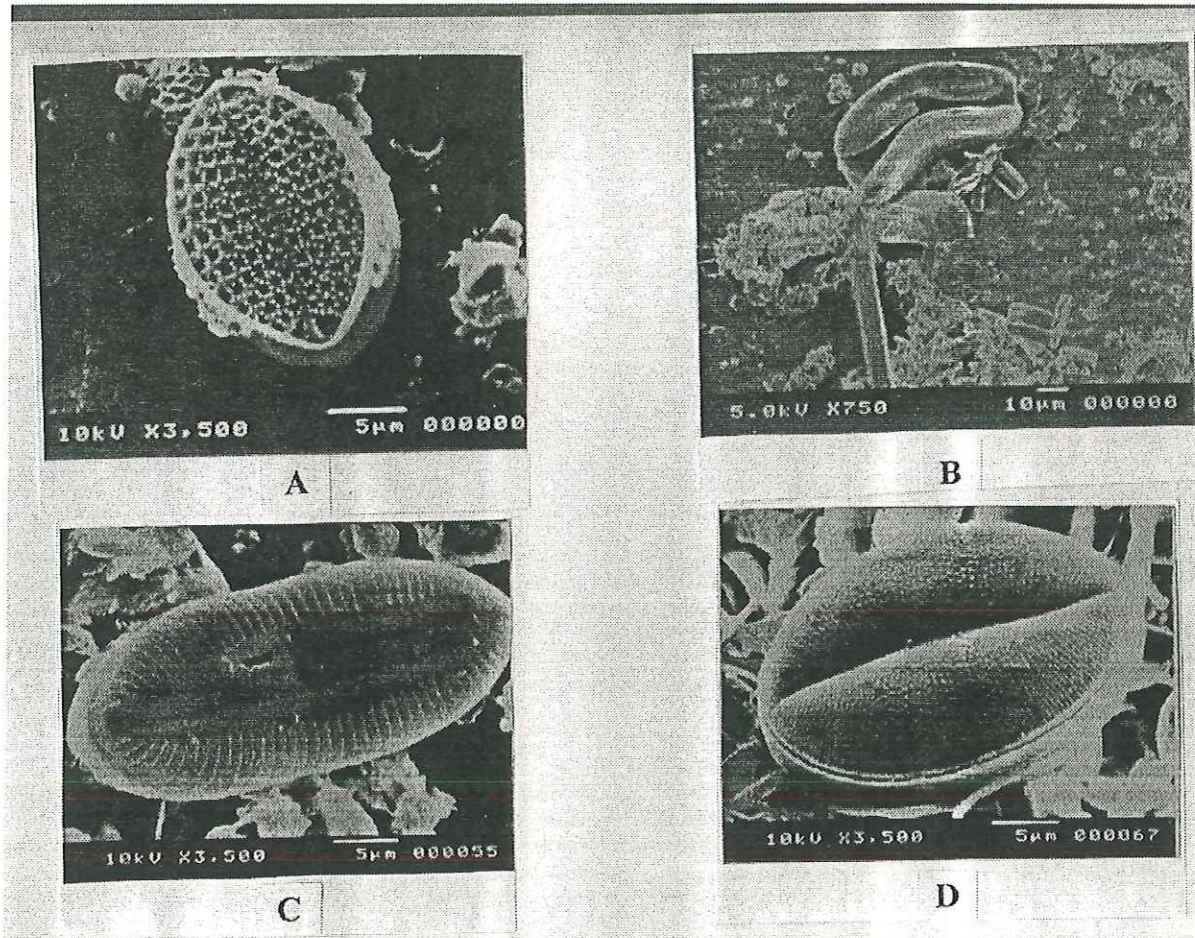


Figura 4.- Especies (comunes) de diatomeas bentónicas representativas de asociaciones tempranas y clímax en cubetas de cultivo de poslarvas de *Haliotis* spp. A) *C. sublittoralis*, B) *A. brevipes* v. *intermedia*, C) *D. didyma*, D) *C. dirupta*.

como *Ni. longissima* v. *parva*, *Ni. laevis*, *Ni. closterium*, *Tabellaria flocculosa*, *Entomoneis* spp., *Amphora hyalina* y *Berkeleya* spp., principalmente

Sucesión; MEB

Los desarrollos microalgales se evidenciaron lentamente durante los primeros cinco días; las películas delgadas parduzcas comenzaron a notarse apenas el tercero o cuarto día en el fondo de las cubetas. La colonización sobre las paredes mostró un progreso muy similar al del fondo; sin embargo, ésta fue más lenta y se manifestó del fondo hacia arriba.

Después del quinto día hubo un crecimiento más rápido de las películas, mostrando una apariencia mucilaginosa con mucho detritus en el fondo. Desde el sexto día, en el fondo la película fue más discernible, distinguiéndose puntos cafés, en los cuales dominaban sobre todo formas móviles y oportunistas.

El séptimo día se observaron principalmente conglomerados de *Ni. laevis* y *B. paxyllifer* (Fig. 3 b, e; 5 b). También se establecieron otras especies, por ejemplo *Amphora pediculus* v. *minor* (Fig. 5 c), aunque no en la misma proporción que las anteriores. En las paredes, la colonización aún era incipiente, con especímenes aislados de especies distintas en los colectores (Fig. 5 d, e). Aunque en los colectores de aluminio la colonización fue menos marcada, en algunos hilillos de la goma que se empleó para adherirlos, se observó una colonización intensa por *Cocconeis* cf. *fluviatilis* (Fig. 5 f); otros no habían sido colonizados.

Al onceavo día, los puntos se habían desarrollado en los colectores del fondo definiendo manchas e indicando proliferaciones de las dos primeras especies y de *Ni. hybrida* (6 a, b, c). A la vez, también se establecieron o proliferaron otros taxa, por ejemplo: *Amphora pediculus* v. *exilis* y *Ni. longissima* v. *parva* (7 a, b) que se hicieron

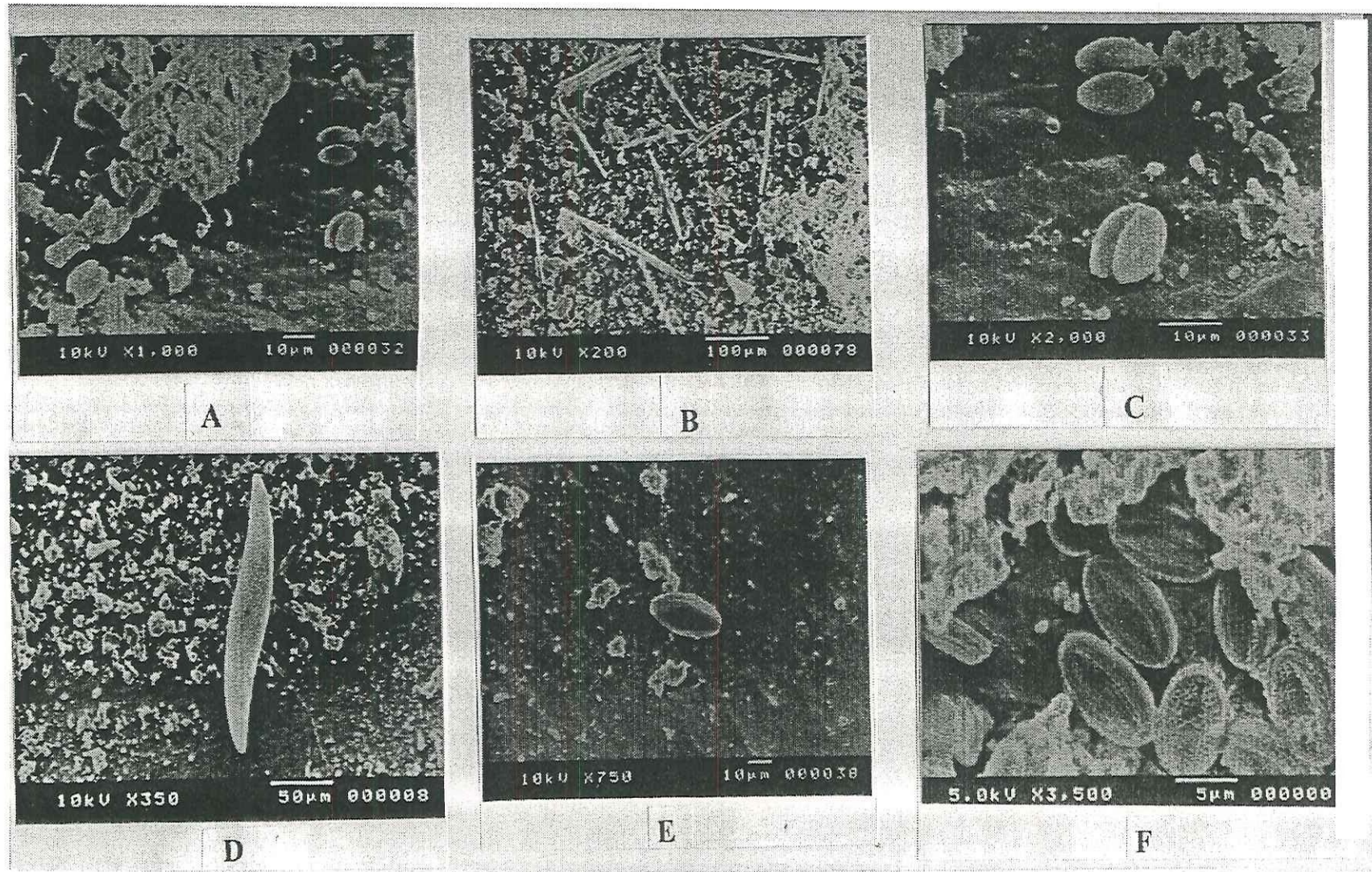


Figura 5.- Sucesión de diatomeas bentónicas al séptimo día en las cubetas de cultivo. **Fondo:** A) Grumo de *A. pediculus*; B) *B. paxyllifer*; C) Especimen aislado de *A. pediculus*. **Pared:** D) Especimen aislado de *Pl. formosum*; E) Especimen aislado de *A. pediculus*; F) Proliferación de *Cocconeis cf. diminuta*.

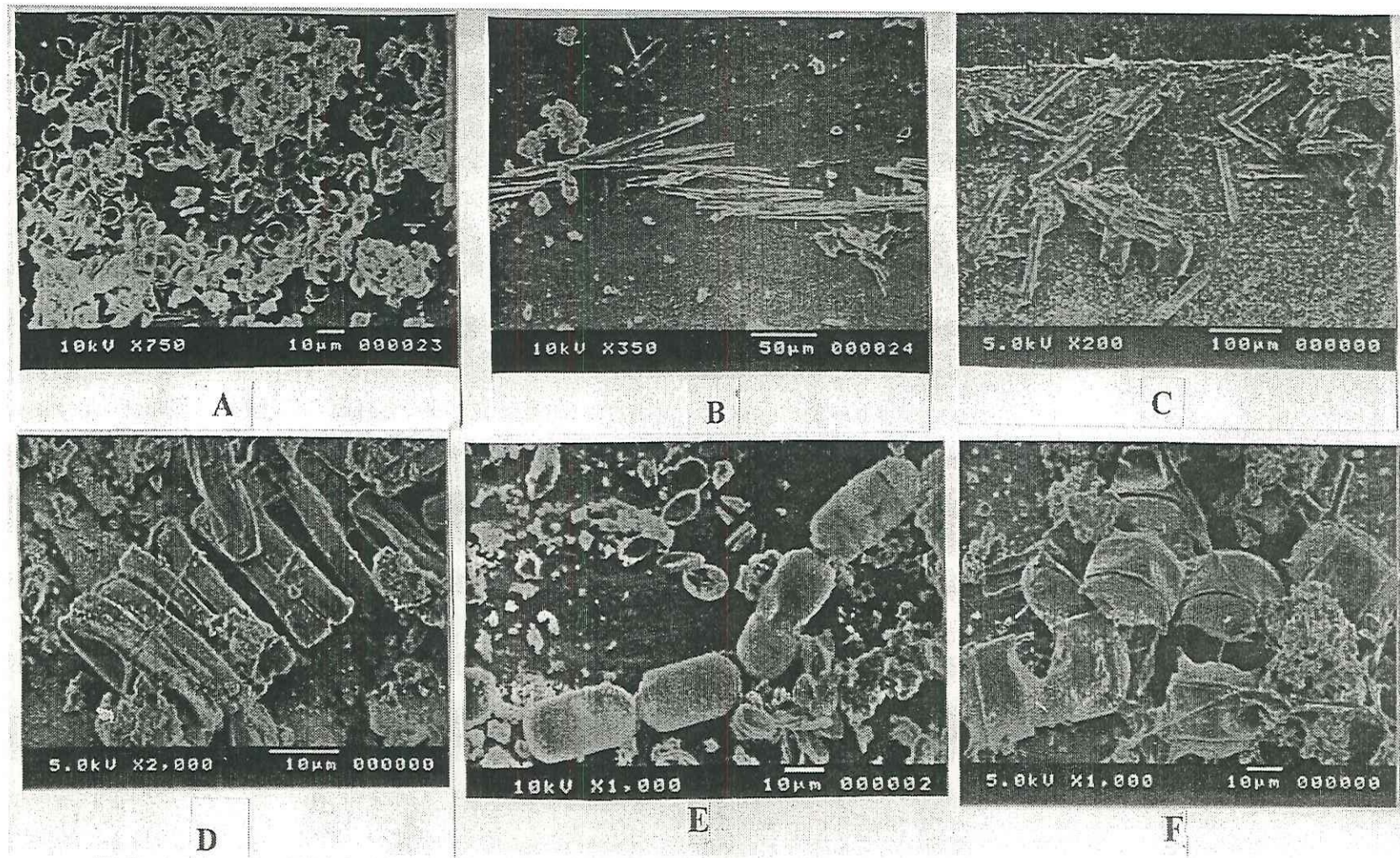


Figura 6.- Sucesión al día once (2o. muestreo). **Pared:** A) mancha de *N. laevis*; B) *B. paxyllifer*; C) *N. hybrida* sobre el margen del colector; D) cadenas de formas naviculoides; cadenas de E) *M. pulchella*; F) *O. aurita*.

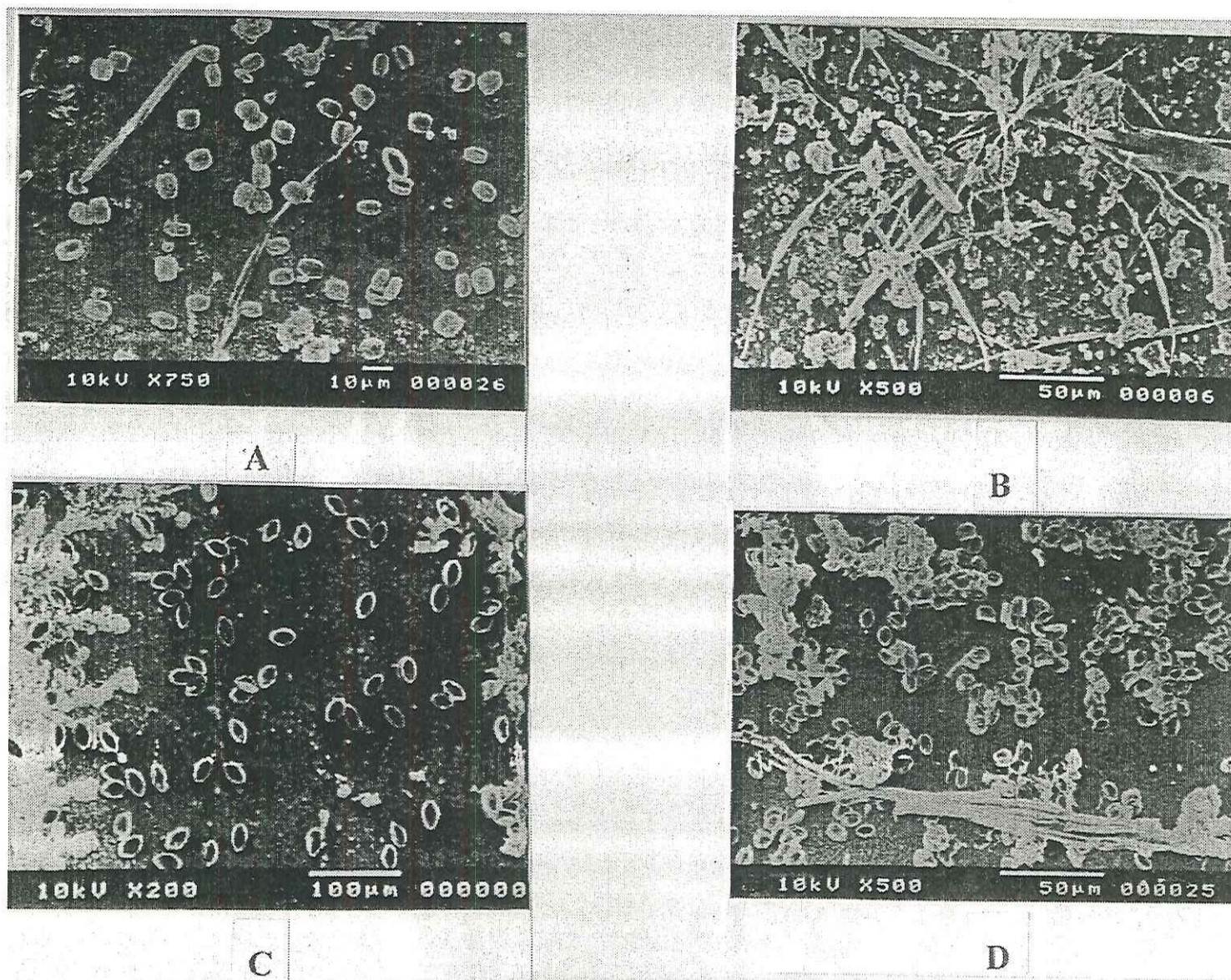


Figura 7.- Sucesión al día once en fondo: A) *A. pediculus* v. *exilis*; B) *Ni. longissima* v. *parva*; C) *C. sublittoralis*; D) *B. paxyllifer* sobre película de *Ni. laevis*.

evidentes como formas abundantes. Asimismo, aparecieron colonias filamentosas de *Melosira pulchella*, *Odontella aurita* (Fig. 6 e, f) y especies naviculoides, que son típicas de asociaciones clímax (Fig. 6 d). *Cocconeis sublittoralis* (Fig. 4 a), una especie normalmente pionera, se hizo común en los colectores de las paredes (Fig. 7 c), donde *Ni. laevis* y *B. paxyllifer* (Fig 7 d) caracterizaron las películas microalgales .

Al día dieciseis, las manchas se habían fusionado para definir una película café continua, tanto en las paredes como en el fondo. Los colectores mostraron una colonización muy homogénea, con proliferaciones densas de *Ni. laevis* y *Ni. longissima*, principalmente, junto con las cuales aparecieron numerosas formas pequeñas, entre una maraña de mucílago (Fig. 8 a, d); los márgenes y los hilillos de goma fueron los lugares en donde se notó la mayor proliferación (Fig. 8 e, f). En las paredes, *Ni. hybrida* fue abundante, junto con las anteriores, además de colonias filamentosas y formas móviles muy silicificadas.

El último muestreo (día 21), presentó películas microalgales muy similares al anterior, con grandes proliferaciones de especies medianas y pequeñas, entre las cuales se encontraron formas grandes y abundantes. Se notó una mezcla de especies típicas de asociaciones clímax, con cadenas (principalmente de *Grammatophora oceanica*) y formas erectas como *Licmophora communis* (9 a - c), junto con formas pioneras, como *Cocconeis dirupta* y *Cocconeis* sp., entre proliferaciones de otras especies (Fig. 9 d - f).

De acuerdo con lo anterior, la asociación clímax se estableció entre los días once y dieciseis, manteniéndose hasta el final de la tercera semana cuando finalizó el experimento. La apariencia en el último muestreo sugiere que las películas microalgales comenzaban a degenerar, notándose desprendimientos filamentosos de las películas en el fondo, así como acumulación de materia orgánica en general.

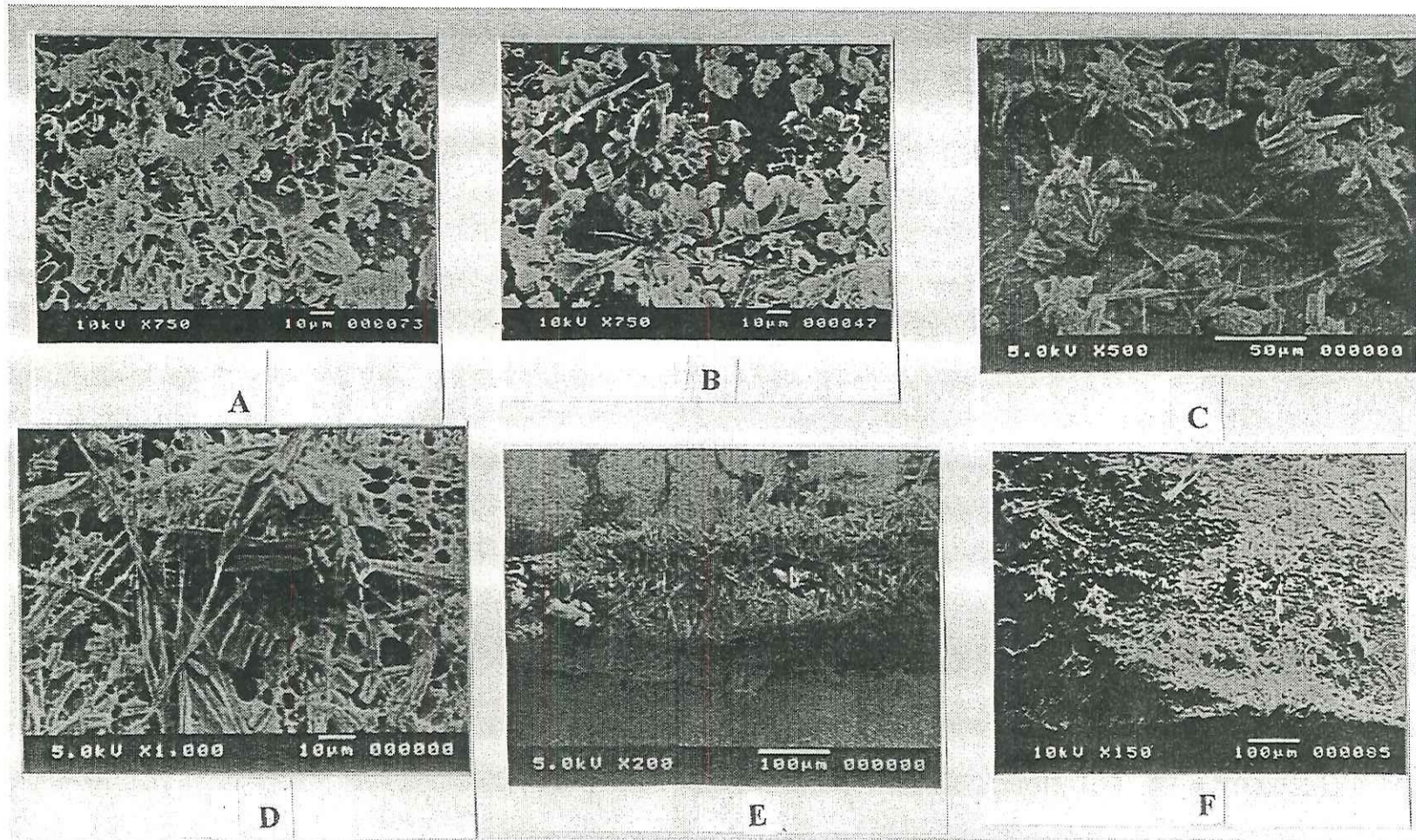


Figura 8.- Sucesión al día dieciseis en el fondo de las cubetas. A) proliferación monoespecífica de *Ni. laevis*; B) *Ni. laevis* y *Ni. longissima v. parva*; C, D) película mucilaginosa de *Ni. commutata* y *Ni. longissima v. parva*; E) hilillo de goma con colonización densa; F) vista panorámica de la película microalgal.

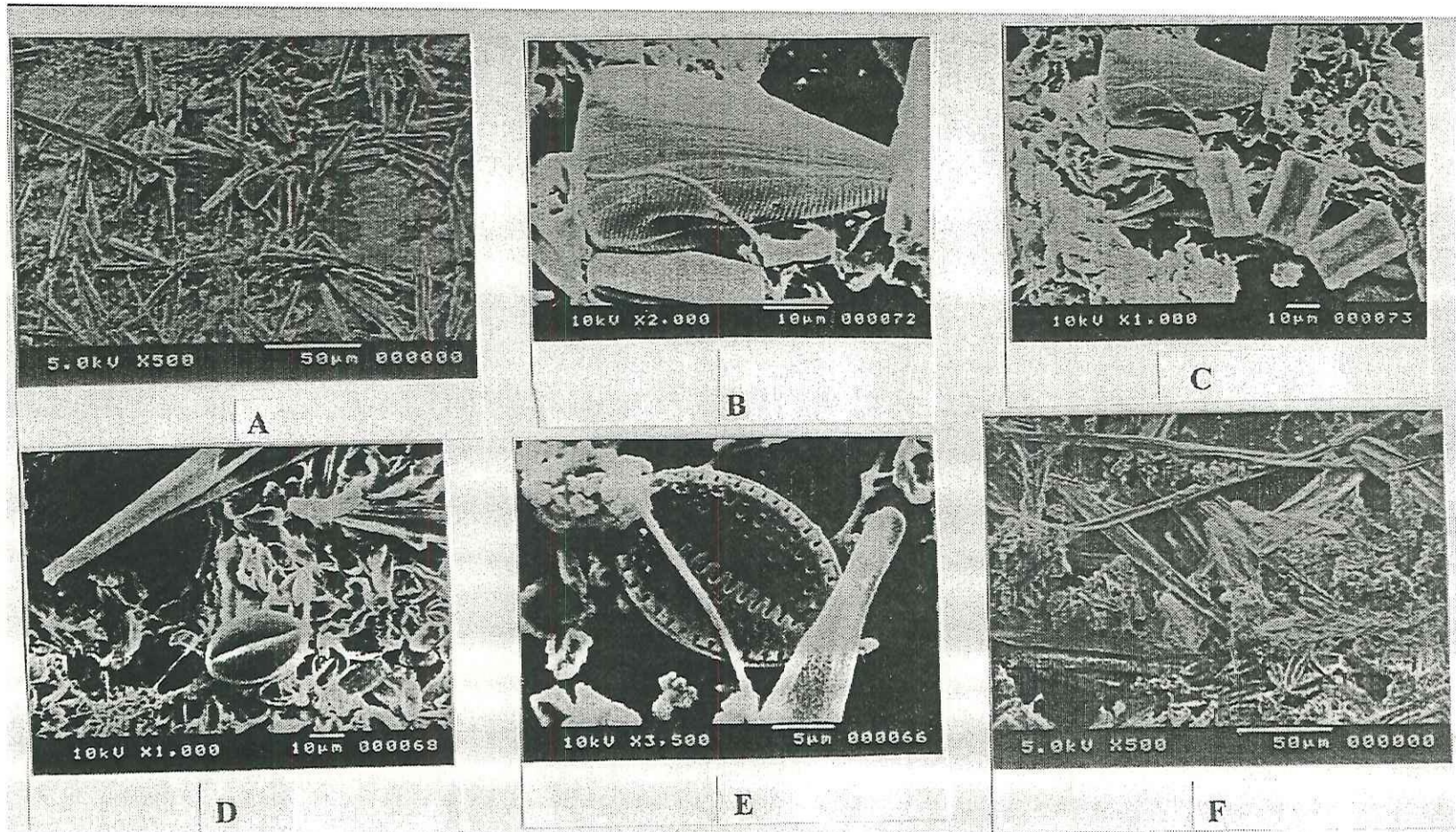


Figura 9.- Sucesión al día veintiuno (4o. muestreo) en pared: A) proliferación de *Ni. dissipata*; B) *L. communis*; C) cadena de *Gr. marina v. communis*; D) *C. dirupta* sobre película mucilaginosa; E) *Cocconeis* sp.; F) proliferación densa de varias especies de diatomeas.

Sucesión; estructura de las asociaciones

De acuerdo con las observaciones, la tendencia observada fue que a medida que progresa la sucesión, la especie dominante se manifiesta durante la primera semana, proliferando rápidamente los siguientes diez días, hasta que alcanza arriba del 90% de la abundancia relativa. Después de ésto, en la cuarta fecha (inicio de la cuarta semana), lo que se apreció como una degeneración de la película algal coincide con una reducción en la dominancia monoespecífica y un incremento en la riqueza, con formas filamentosas y variadas que caracterizan una asociación madura o clímax.

La diversidad de especies (H') inició con valores relativamente altos que bajaron en algunos casos y alcanzaron sus máximos valores en otros, para luego bajar notablemente hasta el inicio de la cuarta semana cuando los valores de H' volvieron a recuperarse, semejando a los de la primera fecha de muestreo. Estos correspondieron con los valores del índice de diversidad de Simpson y con valores inversamente proporcionales de dominancia y de abundancia de *Ni. laevis* (Fig. 10).

Las muestras colectadas en la primera fecha, a los seis días de colonización, presentaban proliferaciones importantes de otras formas algales no silicificadas, como prasinofíceas y dinoflagelados. Estos conformaban manchas como las descritas para las diatomeas, que en el caso de los dinoflagelados mostraban reproducción activa evidenciada por el proceso de ecdisis y la subsecuente liberación de los protoplastos, a lo que sucede la división celular; ésto se observó *in vivo* sobre los cubreojetos adheridos a las cubetas.

La mayoría de las muestras montadas en preparaciones permanentes evidencian una dominancia numérica extrema de *Ni. laevis* sobre las asociaciones de diatomeas bentónicas, lo cual influyó de manera significativa sobre los valores de diversidad que condensan la información sobre la estructura de las asociaciones.

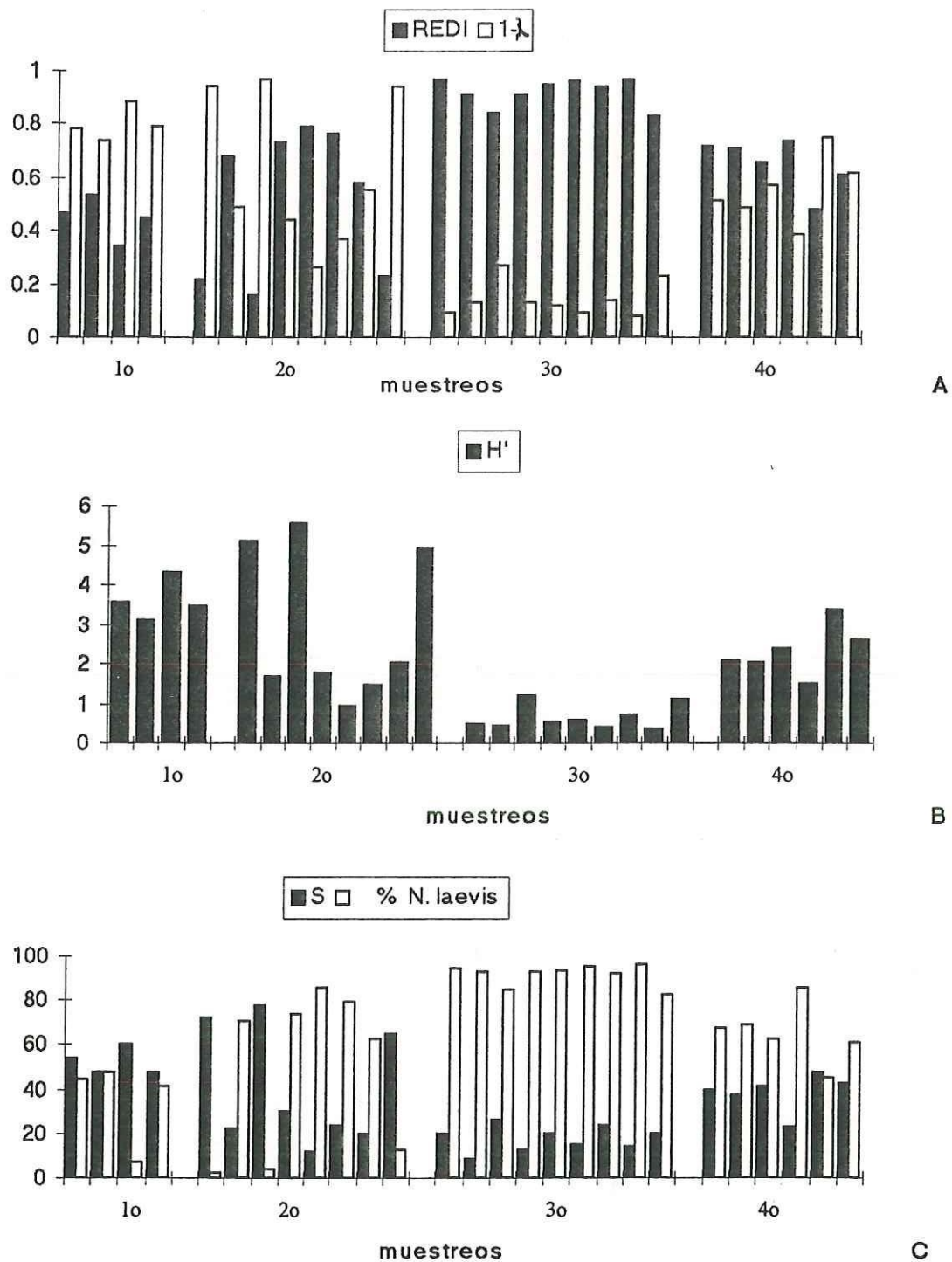


Figura 10.- Variación sucesional en valores (promedio): **A)** de diversidad ($1 - \lambda$) y dominancia (REDI); **B)** diversidad (H'); **C)** riqueza de especies (S) y porcentaje de *Ni. laevis*, en las muestras de diatomeas bentónicas desarrolladas en el fondo y pared de cubetas de cultivo para poslarvas de abulón, a 7, 11, 16 y 21 días (4 muestreos).

En el primer muestreo la diversidad (H') y riqueza de especies (S), como reflejo de la estructura de las asociaciones de diatomeas, varió entre 3.45 ($S=54$) y 4.33 ($S=60$) en la película del fondo y entre 2.9 ($S=44$) y 3.74 ($S=53$) en las paredes. Esto representa una colonización primaria relativamente diversa, que se manifestó con una tenue película parduzca (Tabla III, Apéndice).

Para el segundo muestreo, en 10 de las 16 repeticiones las proporciones de dominancia numérica de *Ni. laevis* variaron entre 56 y 86%; con 23 y 12 taxa, respectivamente. Esta etapa sucesional se notó por un engrosamiento de la película algal, matizada por puntos y manchas, que fue un reflejo de las proliferaciones monoespecíficas (*Ni. laevis*). Estas proliferaciones monoespecíficas no fueron, aparentemente, completamente extensivas y ocurrieron igualmente en el fondo como en la pared de las cubetas. Así, el resto de las repeticiones mostraron dominancias muy bajas; entre 2.6 y 15%, con 81 y 75 taxa, respectivamente.

Los valores de H' para la asociación del fondo se elevaron en algunos casos, pero para las muestras de pared disminuyeron hasta 0.9, con una proporción de *Ni. laevis* del 86%; el número de taxa varió entre 11 y 81 por repetición (preparación). En la mayoría de las repeticiones, las elevadas abundancias de *Ni. laevis* prohibieron la inclusión de más taxa en los conteos, reflejándose en valores bajos de S y de H' . Los valores altos de H' para el fondo fueron inversamente proporcionales a los porcentajes de *Ni. laevis* (hasta $H' = 5.5$ vs. 2.6%) y coincidente con la presencia de otras especies dominantes, de las que *B. paxyllifer* fue la más conspicua. No obstante, los incrementos en la proporción de esta última no influyeron de manera tan aparente sobre los valores de H' .

En las muestras de la tercera fecha (16 días), el número de taxa varió entre 9 y 29. Se observó que hasta 19 taxa podrían encontrarse en el primer caso (elenco potencial). En 14 de las 16 preparaciones la dominancia de *Ni. laevis* rebasó el 90 %, en el resto

superó el 80% (29 taxa). En comparación con el muestreo anterior, la proliferación de esta especie puede considerarse completamente extensiva. Así, la H' máxima calculada fue de 1.4, pero en la mayoría de los casos fue menor que 0.7 (Tabla III, Apéndice). La dominancia, calculada mediante el índice de redundancia (REDI) fue alta en todas las repeticiones.

En el cuarto muestreo aún se apreció una dominancia importante de *Ni. laevis*. Sin embargo, ésta fue notablemente menor, variando entre 39 y 77%, con 52 y 23 taxa, respectivamente. En general, hubo incrementos claros en el número de taxa por repetición, así como de la abundancia relativa de varias especies, principalmente *B. paxyllifer* y *Ni. commutata*. Consecuentemente los valores de H' se recuperaron, hasta 3.59 y por arriba de 2 en la mayoría de las repeticiones.

La presencia de algunas especies como *Ni. hybrida*, *Ni. hybridaeiformis* y *Ni. longissima v. parva*, no fue tan numerosa como se esperaba al considerar las imágenes en las placas de MEB y las observaciones *in vivo*. Igualmente, especies como *C. sublittoralis*, *A. pediculus v. exilis* y *A. pediculus v. minor* y otras, tuvieron abundancias bajas respecto a las esperadas.

Similitud entre asociaciones

Durante la primera fecha, de acuerdo con los valores de similitud de Stander (SIMI), se observó que las asociaciones asentadas en el fondo de las dos únicas cubetas muestreadas, fueron muy distintas entre sí (SIMI= 0.26-0.48). El número de taxa fue elevado en ambas asociaciones, pero se diferenciaron primordialmente por la clara dominancia de *Ni. laevis* en una, mientras que en la otra la dominante fue *B. paxyllifer*, aunque en menor proporción. En ésta, sin embargo, la asociación de la pared difiere de manera importante (SIMI=0.32-0.65), que se debe a una menor dominancia de *B.*

paxyllifer, además de la codominancia de *Ni. commutata* y *N. frustulum* v. *perminuta* sobre las paredes. A su vez, esta asociación se semeja más a la primera (SIMI>0.90) donde dichos taxa son comunes (Tabla IV, Apéndice).

En la segunda fecha, se observó que en una de las cubetas la poca similitud debida a las especies que iniciaron la colonización aumentó (SIMI=0.75); el dominio de *Ni. laevis* disminuyó de un 46 % a menos del 6% y el número de taxa aumentó a 54 - 81. No obstante, las asociaciones en general fueron distintas (SIMI<0.4), salvo cuando se compararon con las cubetas muestreadas por vez primera (Tabla IV, Apéndice). En algunas dominó *B. paxyllifer* y se presentó un mayor número de taxa (60-69).

En la tercera etapa sucesional, para un caso se observó que las asociaciones que eran caracterizadas por *B. paxyllifer* y una alta riqueza de especies, habían evolucionado, debido a la dominancia de *Ni. laevis* y a la poca riqueza específica (S=23) para ser más disímiles entre si (SIMI=0.4 - 0.63). En el otro caso, las asociaciones de fondo sucesivas ya son completamente diferentes (SIMI<0.2).

Así, se manifestó una dominancia progresiva de *Ni. laevis*, ya sea desde el principio de la colonización, o sustituyendo a otras especies codominantes que caracterizaron las colonizaciones iniciales de algunas asociaciones. No obstante, para la cuarta fecha hubo incrementos en la diversidad de especies, acompañada por mayor número de taxa. Esto se reflejó en un incremento de los valores de SIMI por arriba de 0.48, tras haber descendido por debajo de 0.2. Esto se atribuye más al incremento de S en la mayoría de las muestras que a la recuperación numérica de especies codominantes, así como por el descenso numérico de *Ni. laevis*. Por ello, los valores de similitud se mantuvieron bajos, aún cuando la dominancia bajó y aumentó el número de taxa.

Irradiancias; MEB

El proceso de colonización con irradiancias distintas, de 7 y de 15 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, fue similar al observado bajo la irradiancia de 32 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, utilizada en el experimento de sucesión; en particular la semejanza fue mayor entre las dos irradiancias mayores, aunque fue más rápido en la más alta. Bajo la menor irradiancia (7 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) se evidenció un retraso, sobre todo en el crecimiento sobre las paredes. No obstante, el establecimiento fue también de especies oportunistas y móviles, incluyendo *Ni. laevis*, *Ni. longissima* y *Ni. dissipata*, principalmente.

En el primer muestreo la película microalgal era poco aparente en el fondo y todavía menos en la pared, bajo las dos irradiancias. Los colectores de aluminio estaban aún menos colonizados. Se notaron asentamientos aislados y discretos de *Ni. laevis* en paredes (Fig. 11 a), que eran más extendidos en el fondo, junto con especies más grandes (Fig. 11 b, c), pero solo bajo 20 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Algunos hilillos de goma mostraban una colonización intensa, como en la figura 9f.

Para el segundo muestreo (día 11) a 15 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, la película ya se había evidenciado en la pared; donde se pudo apreciar el asentamiento de nuevas especies pequeñas y medianas (Fig. 12 a, b), mientras que en el fondo la película microalgal estaba bien desarrollada; aparecieron formas grandes y medianas extensamente distribuidas, como *Ni. longissima*, *Ni. commutata* y *Ni. dissipata* (Fig. 12 c, f). Bajo irradiancia menor, la colonización es aún aparentemente pobre y en los colectores solamente se observaron conglomerados aislados de especies oportunistas grandes (*Ni. hybrida*) y pequeñas (*Ni. laevis*) en el fondo (Fig. 13 a, b), así como *Ni. longissima*, mientras que los colectores de la pared aún no había sido colonizados.

El día dieciseis bajo irradiancia de 15 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ la película algal en la pared se hizo más evidente. En los colectores se asentaron formas grandes (*B. paxillifer*) y

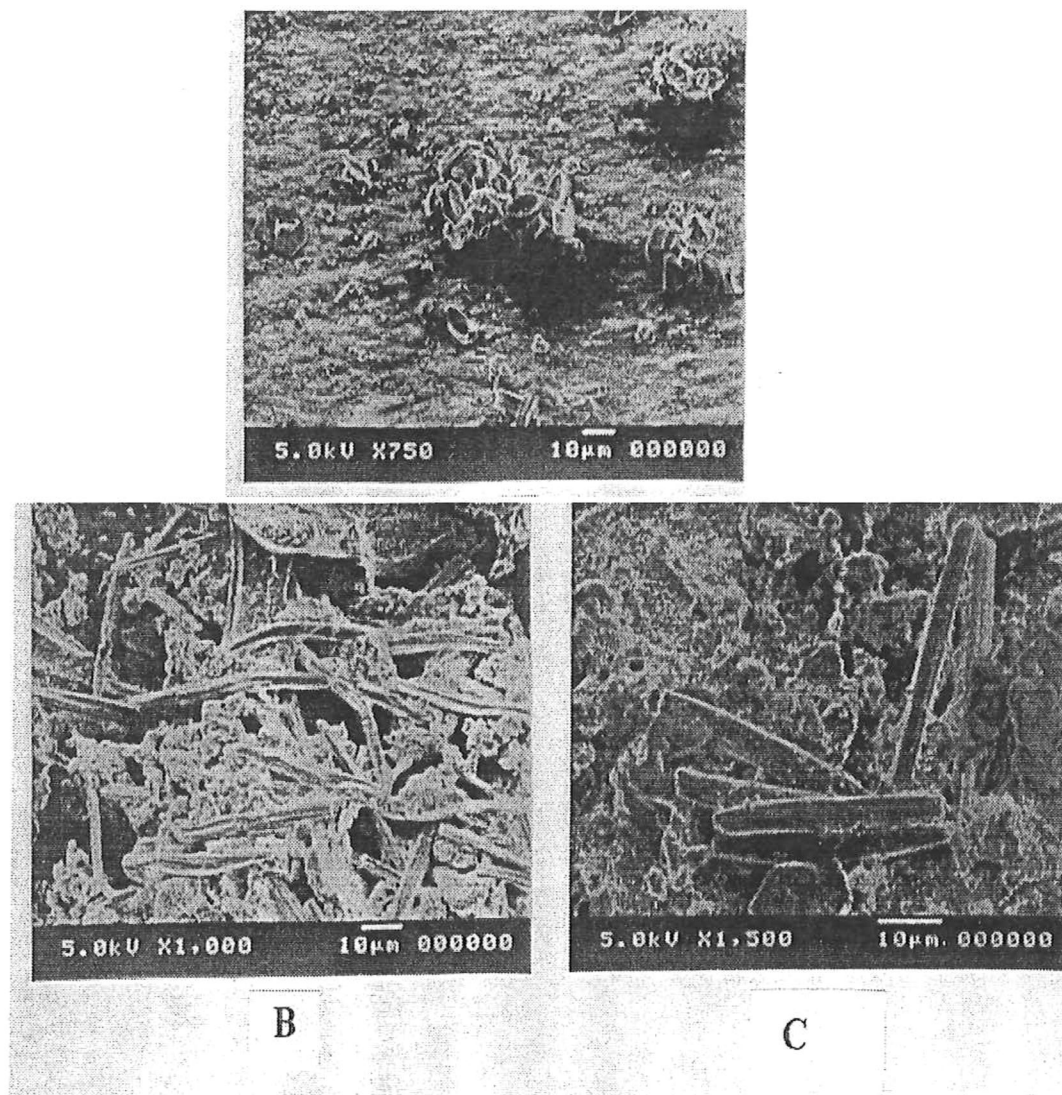


Figura 11.- Colonización bajo irradiancia de $15 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ a siete días. **Pared:** A) grupo de *Ni. laevis*. **Fondo:** B y C) proliferaciones de formas nitzschioides cf. *Ni. dissipata*.

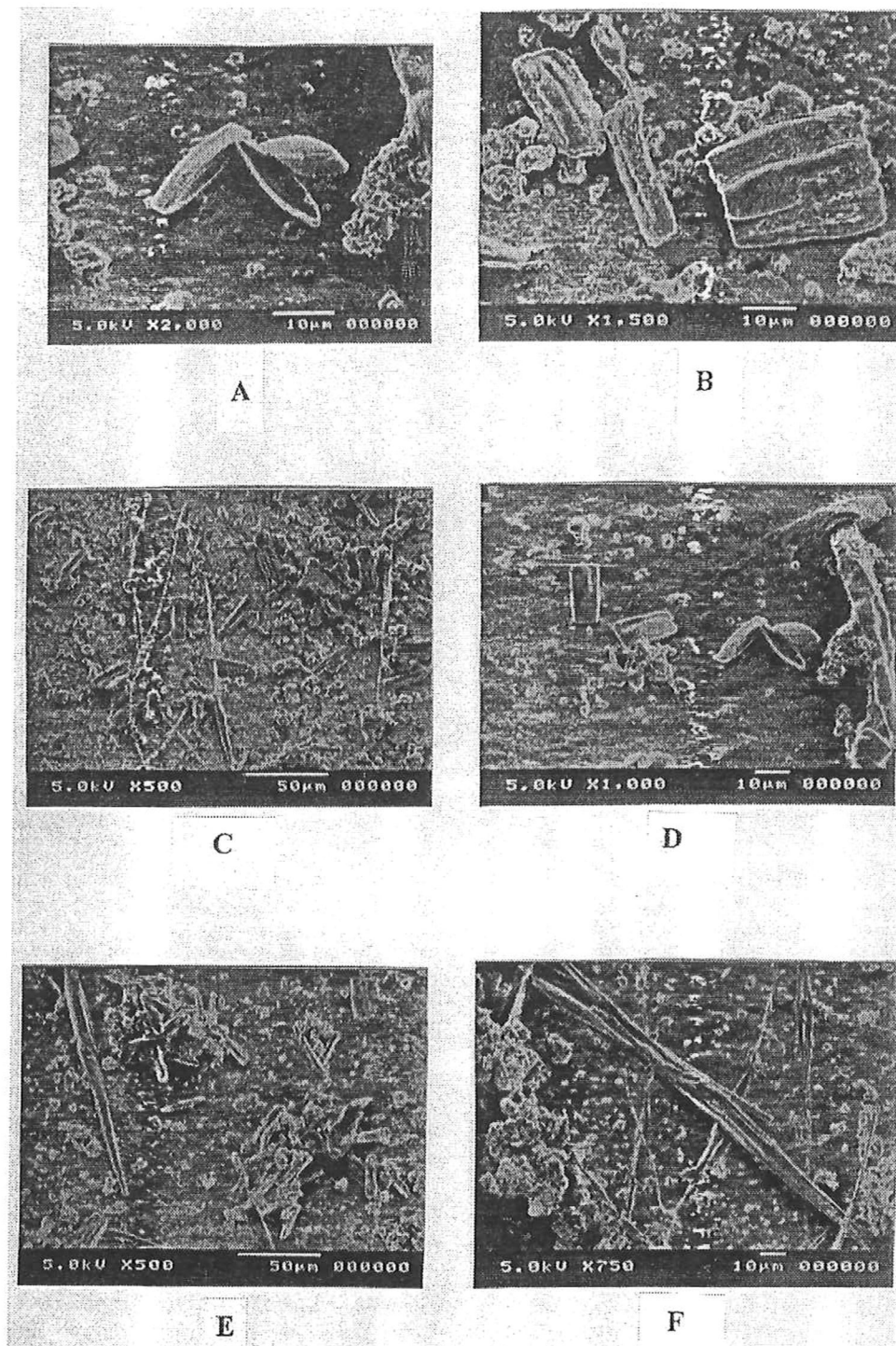


Figura 12.- Colonización bajo $15 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ a 11 días. **Pared:** A, B, D) formas naviculoides aisladas; C) *Ni. longissima* v. *parva*. **Fondo:** E, F) *Ni. commutata* y *B. paxyllifer*.

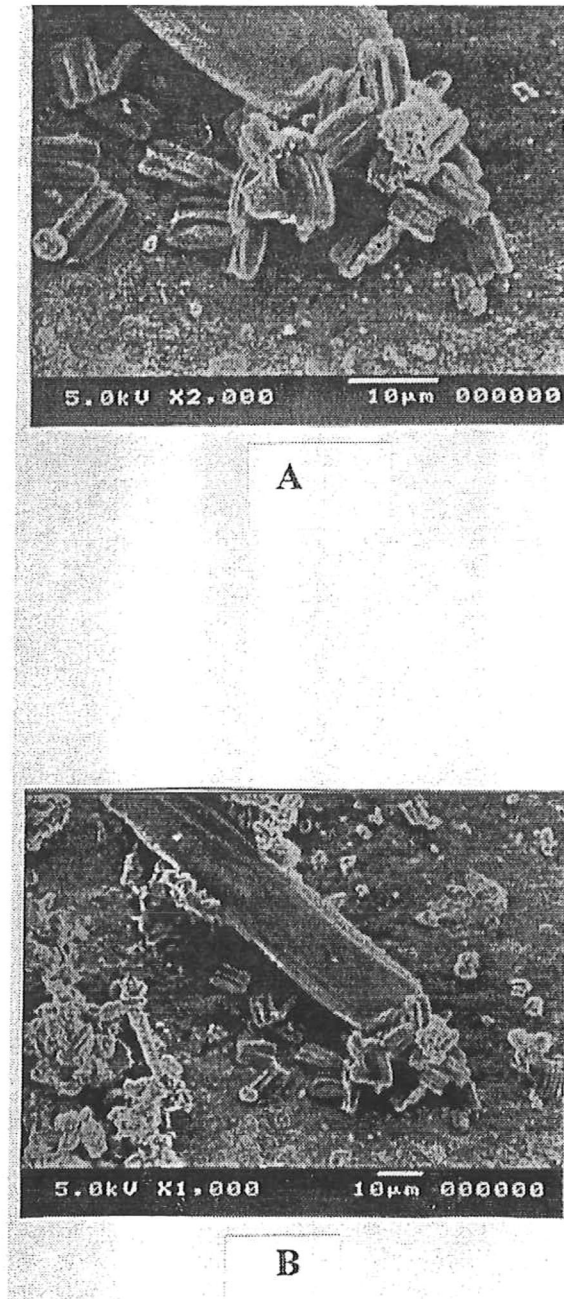


Figura 13.- Colonización al día once bajo $7 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en el fondo. A, B) *Ni. laevis* alrededor de *Ni. hybrida*.

medianas (*Ni. commutata*), que se extendieron (Fig. 14 a - c). En el fondo la película había engrosado, debido a la fusión de las manchas, para formar una capa continua que impidió la identificación de formas en los colectores revisados (fig. 14 d - f). Con la irradiancia menor las paredes continuaron pobremente pobladas (Fig. 15 a), mientras que en el fondo ya era evidente una película gruesa con las mismas formas observadas en el experimento anterior (*Ni. hybrida*, *Ni. longissima*); en ésta se identificaron también formas pequeñas y medianas, que ya conformaban una asociación clímax (Fig. 15 b - e).

El último día de muestreo (21), los recipientes con $15 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, mostraron una pared bien colonizada, incluso en los colectores (Fig. 16 a, b, d), mostrando proliferaciones casi monoespecíficas y compactas de formas medianas, entre las que se observaron diatomeas grandes. La colonización en el fondo aumentó, evidenciándose lo que parecen ser colonias tubulares (filamentosas) de diatomeas naviculoides (Fig. 16 c). Con irradiancia menor, la colonización en las paredes (colectores) se manifestó con formas poco comunes (Fig. 17 a - b). En el fondo la asociación clímax estuvo conformada por formas diversas de *Amphora*, *Amphiprora*, *Achnanthes* y las especies abundantes de *Nitzschia* (Fig. 17 c - f).

Irradiancias; estructura de las asociaciones.

Algunas de las preparaciones observadas mostraban escasos especímenes, por lo que no se alcanzó el tamaño mínimo de muestra. Los primeros dos muestreos fueron más problemáticos dada la escasez de frústulas de diatomeas en las preparaciones. No obstante, se determinaron las proporciones de los taxa y los índices respectivos, que pueden ser considerados indicativos, ya que los valores máximos de H' calculados corresponden a tamaños de muestra disímiles entre sí.

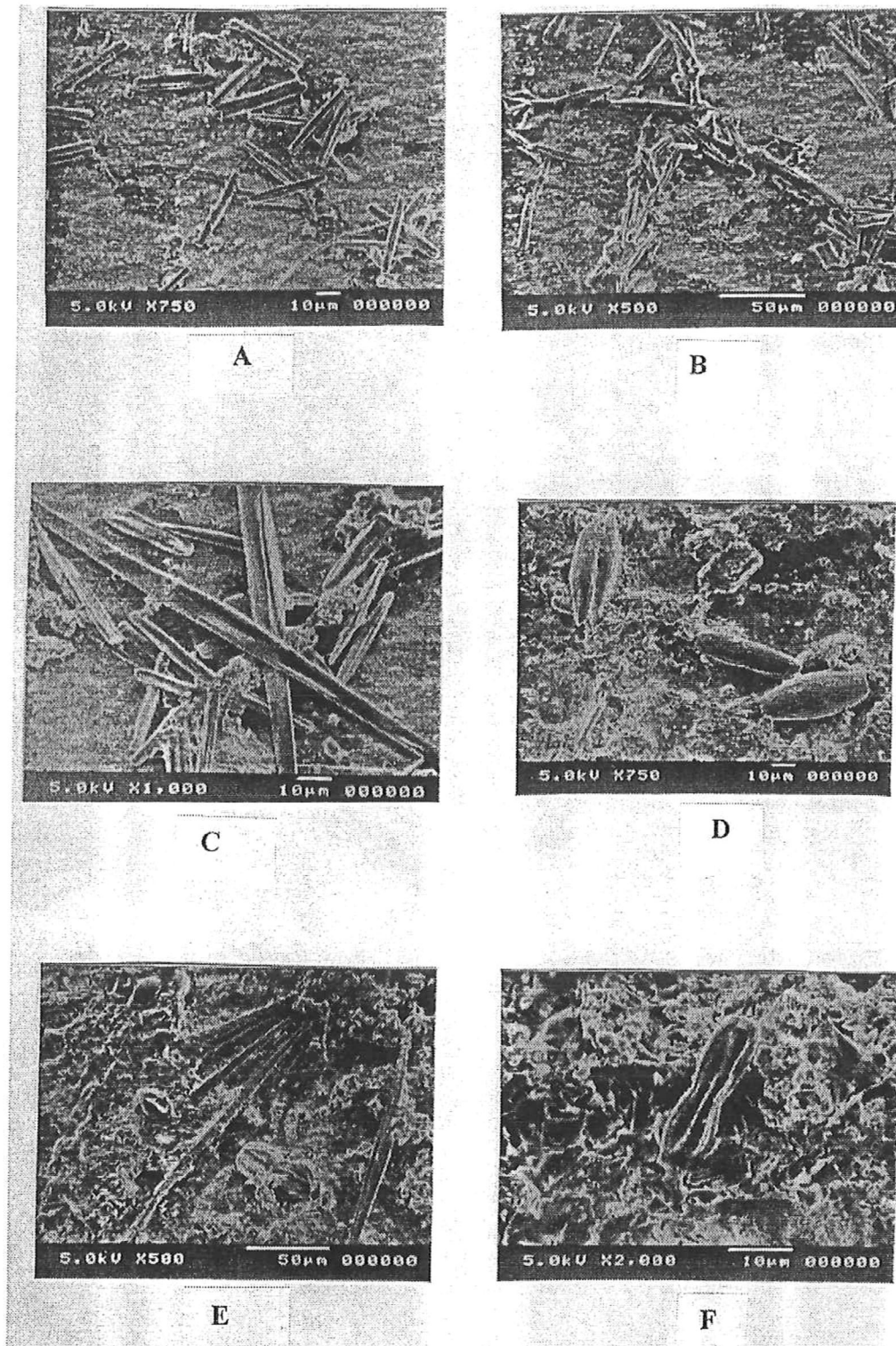


Figura 14.- Colonización al día 16, a $15 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. **Pared:** A, B, C) proliferación aislada de *Nitzschia* spp. **Fondo:** D, E, F) especímenes de varias especies sobre la película mucilaginosa.

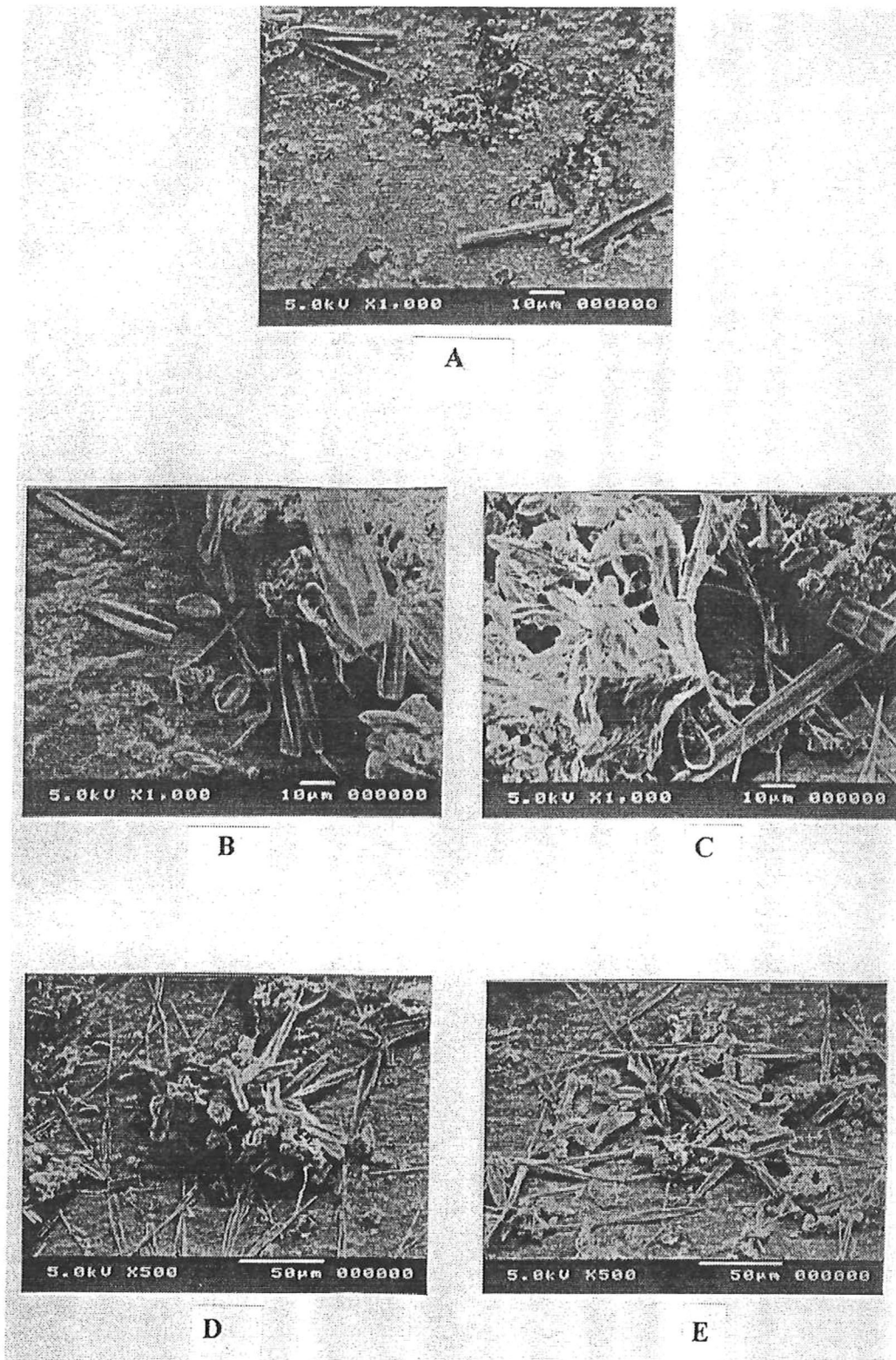


Figura 15.- Colonización al día 16 a $7 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. **Pared:** A) especímenes aislados de *Nitzschia* sp. **Fondo:** B) *Ni. hybrida*, *Ni. commutata* y *Cocconeis* sp.; C) película microalgal con varias especies; D, E) proliferación de *Ni. longissima* v. *parva* y *Ni. commutata*.

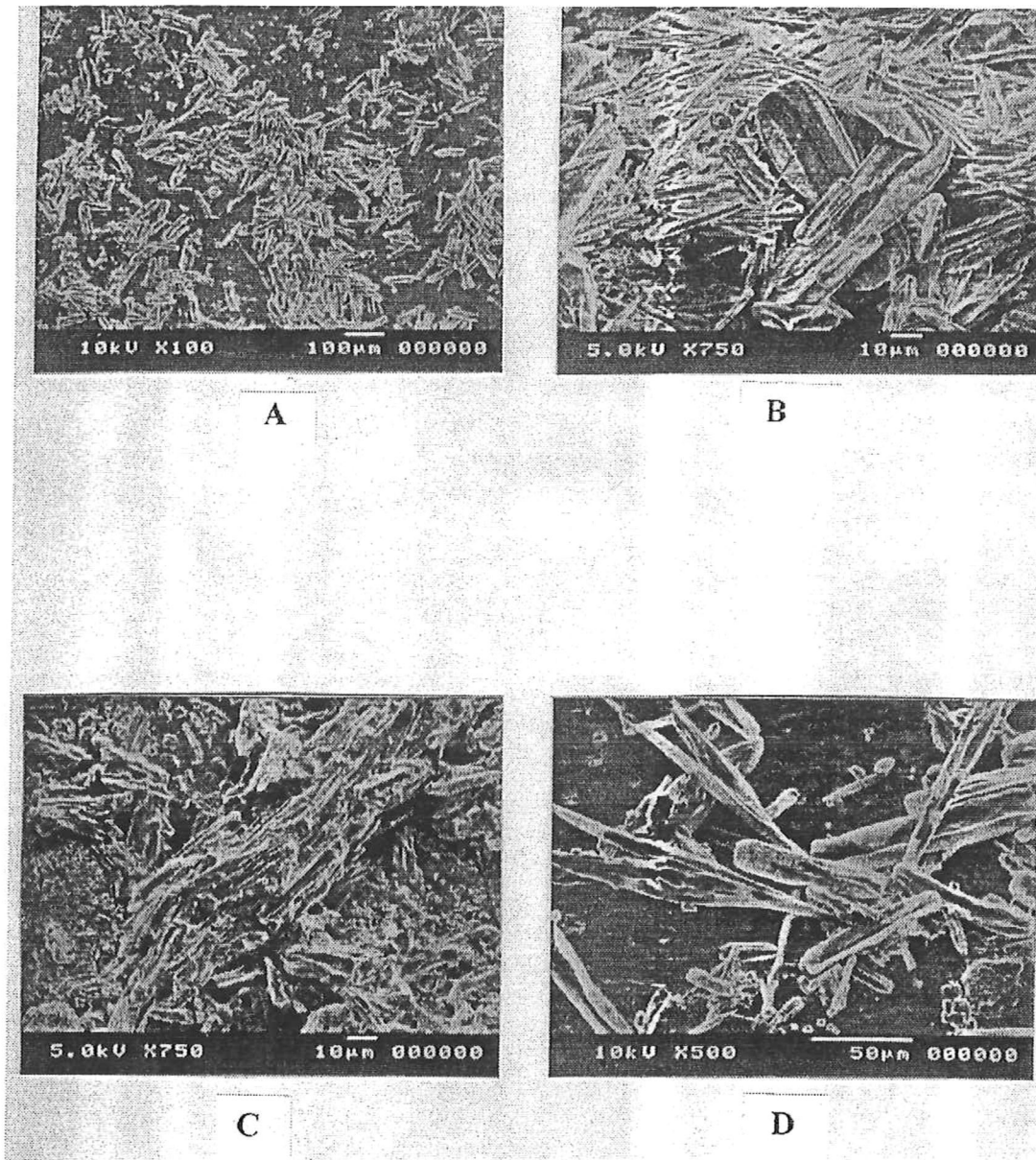


Figura 16.- Colonización al día 21 (cuarto muestreo) a $15 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Pared: A) proliferación de *Ni. commutata*; B, C, D) proliferación densa de varias especies de *Nitzschia*.

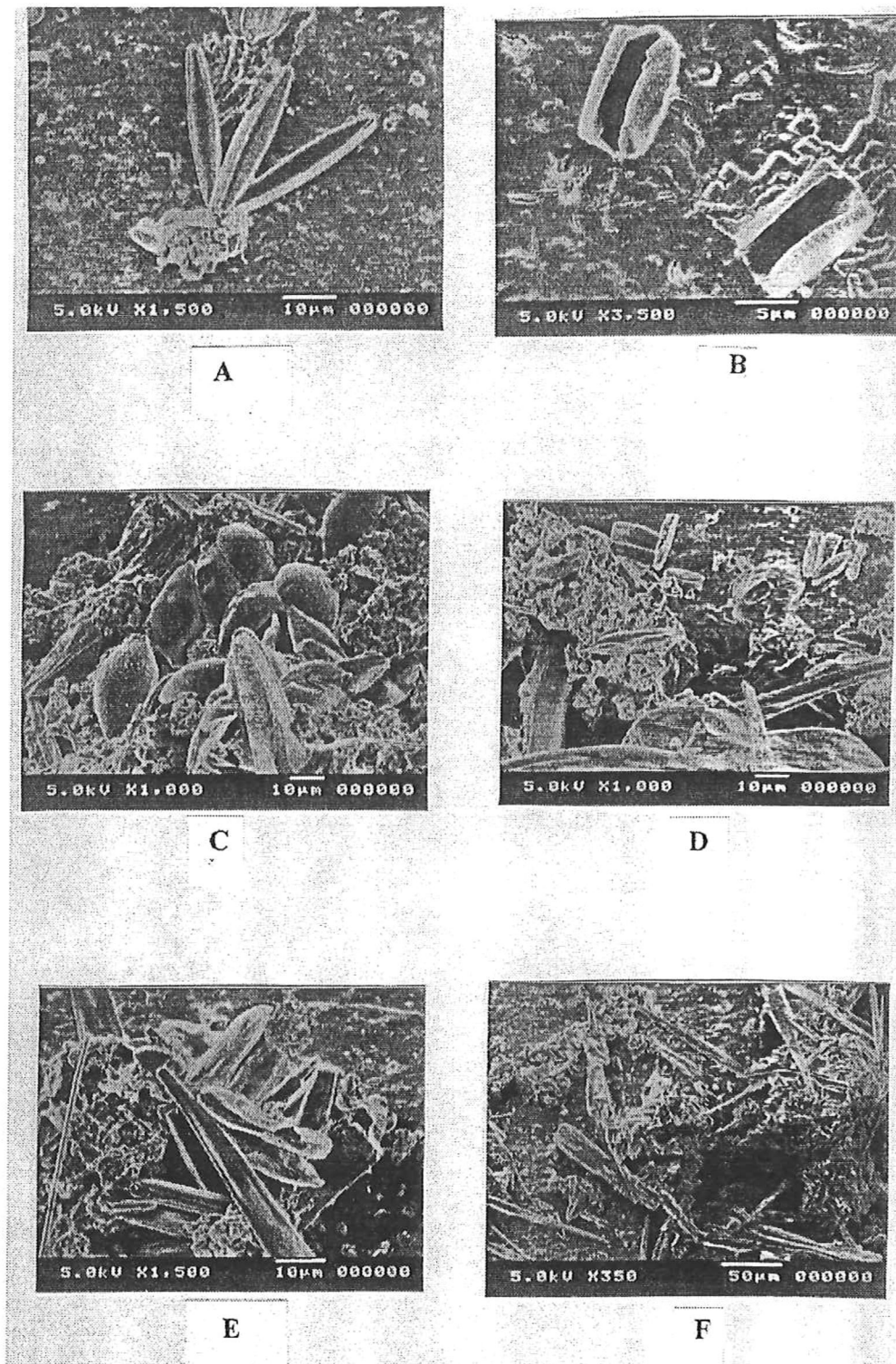


Figura 17.- Colonización al día 21 a $7 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. **Pared:** A, B) especímenes aislados de *Nitzschia* sp. y diatomeas no identificadas. **Fondo:** C, D, E, F) *Amphora* sp., *Nitzschia* spp. y otras especies entre la película microalgal.

No obstante lo anterior, el análisis bajo microscopía óptica reveló que las especies dominantes en alguna o en varias etapas de la sucesión fueron nueve (Tabla V), independientemente de la irradiancia; éstas son básicamente las mismas detectadas mediante MEB. Los porcentajes de dominancia de *Ni. laevis* coincidieron con las variaciones en diversidad (H'), mientras que la presencia de *Ni. longissima* en proporciones relativamente elevadas no mermó los valores de H' . Sin embargo, las proliferaciones de otros taxa (*Ni. dissipata* y *C. diminuta*) causaron valores bajos de H' .

Tabla V.- Valores de diversidad y dominancia en asociaciones de diatomeas bentónicas en cubetas de cultivo de poslarvas de *Haliotis* spp., bajo irradiancias distintas (9 y 15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). M = muestreo; N = tamaño de muestra; S = riqueza de especies; H' = diversidad (Shannon-Wiener); REDI = dominancia; $1-\lambda$ = diversidad (Simpson).

M	Sustrato	Irrad.	N	S	%A*	%B*	%C*	%otro*	H'	REDI	$1-\lambda$
I	Fondo	Alta	135	48	3	16	2	5D	4.97	0.23	0.95
II	Fondo	Baja	342	68	1	33	2	5E	4.45	0.39	0.85
III	Fondo	Alta	555	68	5	27	4	7E,F	4.65	0.29	0.91
III	Fondo	Alta	519	51	1	16	2	49G	3.2	.53	0.73
III	Fondo	Baja	176	48	2	33	0	8F	4.29	0.39	0.87
IV	Fondo	Alta	566	37	33	22	14	12F	3.11	0.46	0.61
IV	Fondo	Alta	582	29	48	2	15	6F	2.68	0.51	0.73
IV	Fondo	Baja	539	59	7	34	12	6D,E,F	3.99	0.39	0.86
III	Pared	Alta	526	31	9	3	38	17H	3.43	0.36	0.79
IV	Pared	Alta	517	20	26	2	58	5F	1.92	0.61	0.59
IV	Pared	Baja	567	14	58	4	21	9I	1.93	0.53	0.59

A) *Ni. laevis*; B) *Ni. longissima*; C) *Ni. dissipata*; D) *T. apiculata*;
 E) *Ni. hybrida*; F) *Ni. commutata*; G) *C. diminuta*; H) *C. sublittoralis*;
 I) *B. rutilans*. Muestreos: I = 7 días; II = 11 días; III = 16 días; IV = 21 días.

La dominancia de *Ni. laevis* fue notable solamente a partir del cuarto muestreo, sustituyendo a *Ni. longissima*, aunque dicha sustitución no resultó muy evidente, ya que fue acompañada de proliferaciones de otros taxa como *C. diminuta* (Fig. 5 f), *C. sublittoralis* y *Ni. commutata*, que siempre se manifestaron en menor abundancia

(especies comunes) y sobre todo de *Ni. dissipata* que tuvo proporciones importantes y que corresponde probablemente a los especímenes no identificados bajo MEB (Figs. 11 b, c y 14 a, b, c).

La diversidad específica, según los distintos parámetros estimados, muestra que la estructura de las asociaciones es similar bajo ambas irradiancias, aunque con proliferaciones más abundantes de diatomeas a $15 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ que a menor irradiancia, lo que refleja, aparentemente, un retraso en el desarrollo de la segunda asociación. La diversidad muestra también una tendencia a disminuir conforme avanza la sucesión, al menos durante el período que comprende al cuarto muestreo, alrededor de las tres semanas. Asimismo, el número de taxa que iniciaron la colonización fue elevado ($S=60$); muchos de éstos siguieron apareciendo, siempre y cuando las abundancias de los taxa más prolíferos permitieran su cuantificación.

Selectividad de pastoreo

Las poslarvas depositadas en las paredes migraron hacia los bordes de las cubetas, de los cuales muchas fueron colectadas en el primer muestreo. En estas áreas las películas microalgales eran mucho más tenues que en la parte baja. Aquí y en el fondo se observó el pastoreo activo de las poslarvas, evidenciado por las pequeñas áreas clareadas (de 1 a 6 mm² aprox.) de cuyos márgenes fueron colectadas.

Las poslarvas analizadas en los cuatro muestreos variaron en tamaño (Tabla VI); los incrementos se registraron para cada 48 horas de pastoreo. Las microfotografías con MEB muestran que las formas de diatomeas ingeridas por poslarvas de $\approx 400 \mu\text{m}$ son

pequeñas, pero con éstas no se pudieron determinar los taxa. Aunque las diatomeas observadas semejan a *Navicula pupula* (Fig. 18 a, b), ésta no apareció en el análisis

Tabla VI.- Tamaño (en μm) de poslarvas de *H. rufescens* analizadas para observar selectividad de pastoreo a 7, 9, 11 y 12 días (poslarvas remanentes) de edad de la película microalgal. Tamaño inicial $\approx 350\mu\text{m}$. f = fondo; p = pared; n = especímenes medidos.

	1o. muestreo	2o. muestreo	3o. muestreo	4o. muestreo
Promedio	401 (f,p)	441 (f); 463 (p)	495 (f); 543 (p)	516.5 (f)
Intervalo	378-405	396-486/342-504	468-549/500-612	432-576
n	17	23/25	12/22	23

taxonómico, ni en las preparaciones semipermanentes, por lo cual se supone que podría tratarse de *Navicula incerta*, que si fue observada (aunque tampoco apareció en el estudio taxonómico); ésta, presenta variaciones morfológicas muy similares a las de los especímenes observados (figura 18).

Se pudieron identificar 64 taxa asociados a los tejidos de las poslarvas, o como remanentes después de haber digerido los tejidos (Tabla VII, Apéndice). Entre éstos, se observaron algunos taxa abundantes como *Navicula incerta* y *Pinnularia biceps* v. *minor* (ambas $< 25 \mu\text{m}$) y muchas especies identificadas como raras o poco comunes ($< 35 \mu\text{m}$). También, aparecieron muchas frústulas fragmentadas y formas naviculoides pequeñas no identificables a nivel de especie. Asimismo, se observaron muchos especímenes completos de especies grandes y angostas de diatomeas como *Ni. sigma* v. *rigida*, *B. paxyllifer* y *Ni. longissima*. Estas mismas se encontraron junto con las poslarvas antes de ser procesadas, lo que sugiere que podrían ser contaminantes mas no especímenes ingeridos; sin embargo, en muchos casos se observaron sus fragmentos grandes y

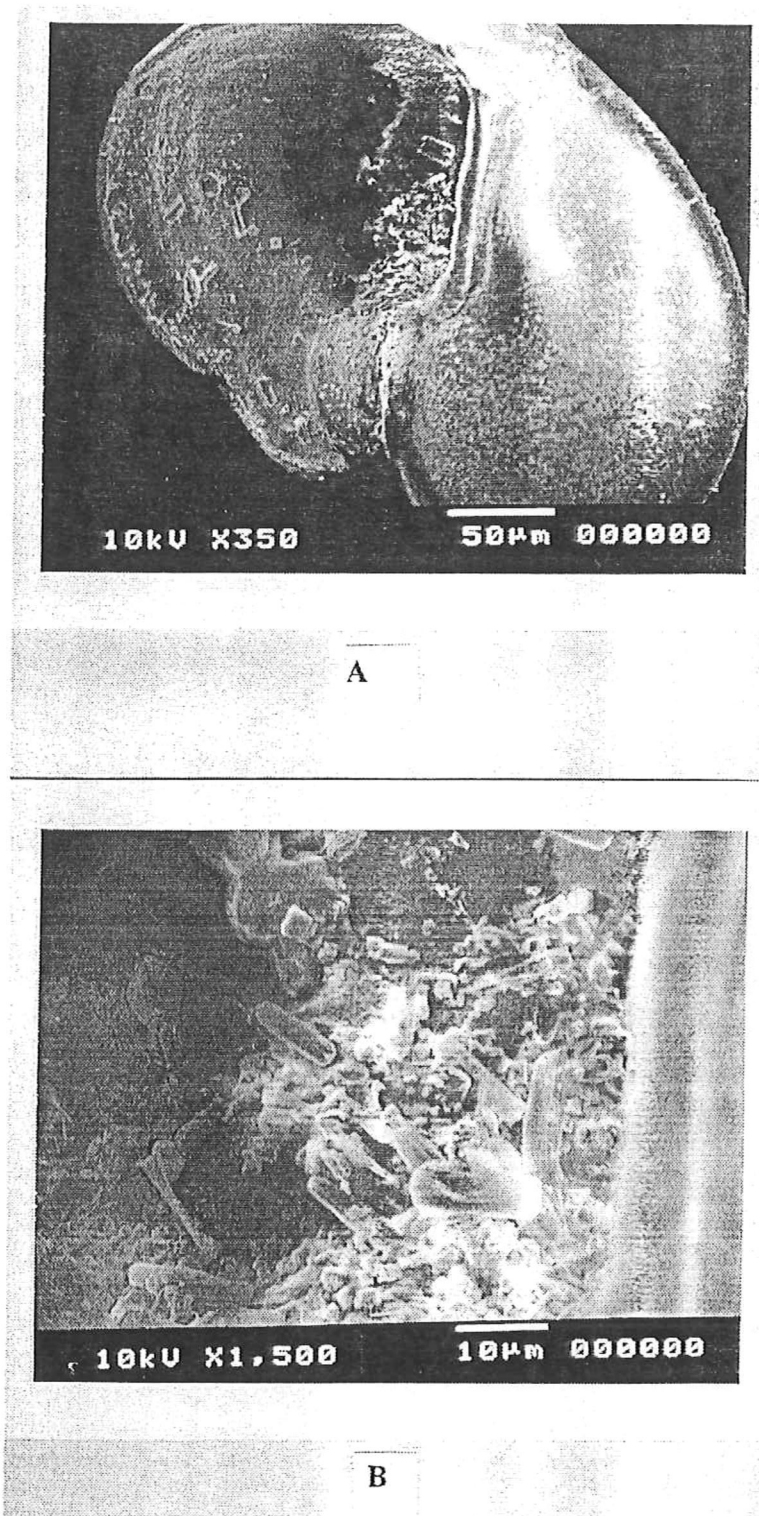


Figura 18.- A) Vista ventral de una poslarva mostrando diatomeas pastureadas.
B) Acercamiento mostrando diatomeas pequeñas no determinadas.

pequeños. Las formas poco silicificadas mostraban abrasión, mientras que en las más silicificadas no era aparente.

En los montajes del primer muestreo se separaron grumos de *N. incerta*, que fue la especie mejor representada (>27%; n=277) de entre 40 taxa identificados. Otros taxa bien representados fueron: *Ni. commutata*, *Ni. pumila*, *Pinnularia biceps* v. *minor*, *B. paxyllifer*, *Ni. frustulum* y *M. distans*; esta última (rara) apareció concentrada por el pastoreo (al igual que *N. incerta* y otras), pero no había sido incluida en el listado taxonómico inicial, ni se registró posteriormente con la flora circundante.

Para el segundo muestreo, se pudieron identificar un mayor número de diatomeas ingeridas (n=554). En este caso *N. incerta* significó el 70% (Tabla VII, Apéndice), la cual apareció frecuentemente en grumos. Se encontraron 21 taxa en total, incluyendo las formas grandes mencionadas, sobre todo *B. paxyllifer* (14%). También se notó *Ni. pumila*, aunque en número menos importante.

En el tercer muestreo analizado, esta vez mediante la técnica de squash, se identificaron 30 taxa. Nuevamente se cuantificaron pocos especímenes (225), entre los que sobresalieron *P. biceps* v. *minor* y *B. paxyllifer* con más del 10%, *Psammodyction panduriformis* v. *minor* (>8%), *Ach. pseudogroenlandica* v. *phineyii* f. *jaidei* (>5%) y *T. investiens* (>5%). Asimismo, se observaron fragmentos de *B. paxyllifer*, *Ach. yaquinensis* y *Ni. sigma* v. *rigida*, así como formas naviculoides pequeñas (>9%), germinados de esporas y tecas de dinoflagelados. Los especímenes se hallaban concentrados entre los tejidos de las poslarvas, alejados de la rádula. Los de taxa raros o poco comunes superaban su representación en el inventario taxonómico, e.g. *Amphora hyalina*, *A. binodis* v. *bigibba*, y *P. biceps* v. *minor*, que no había sido incluida en el listado taxonómico, siendo ahora la más representada.

En el cuarto muestreo se observaron 29 taxa entre los contenidos estomacales de las poslarvas (n=578). En este caso, *P. biceps* v. *minor* representó más del 70%, siendo por mucho la especie mejor representada. También fueron frecuentes especímenes de *Navicula britannica* (>5%) y *B. paxyllifer* (>3%), así como formas naviculoides menores que 25 μm (>5%) y múltiples fragmentos derivados de *B. paxyllifer*, *Ach. longipes*, *Ach. yaquinensis* y *Pleurosigma formosum*. También se observó *N. incerta*, pero escasamente representada.

Flora asociada (circundante)

En las muestras colectadas al momento de inocular las cubetas con las poslarvas, se encontraron representadas 56 taxa, de las cuales 40 se encontraron también en los contenidos estomacales de las poslarvas del primer muestreo. La flora circundante colectada en ese mismo momento incluyó 74 taxa, mientras que en las poslarvas del segundo muestreo, donde dominó *N. incerta* (70%), solamente se identificaron 21.

En el tercer muestreo de poslarvas, se registraron 73 taxa, por sólo 29 de los contenidos estomacales. Esto coincidió con una baja dominancia de las especies mejor representadas, pero con pocos especímenes cuantificados (Tabla VII, Apéndice).

Finalmente, de las asociaciones que sirvieron de alimento a las poslarvas del cuarto muestreo, se identificaron 52 taxa, por sólo 29 que fueron encontrados en los contenidos de las poslarvas. Este bajo número de taxa coincidió con una clara dominancia de *P. biceps* v. *minor* entre los contenidos estomacales. Sin embargo, dicho taxón no fue cuantificado entre la flora circundante, ni del segundo o tercer muestreos.

Análisis de similitud entre las muestras

Los valores calculados del índice de Jaccard muestran que la mayor semejanza se presentó entre réplicas y solamente entre muestras de flora circundante (>0.56). Entre las muestras de contenidos estomacales vs. la flora asociada, los valores fueron bajos (<0.35). Esto corresponde con la baja riqueza de especies en las muestras de los contenidos, así como por una composición de especies distinta entre los contenidos de una muestra de poslarvas y otra.

Por otra parte, los valores del índice de Morisita fueron, en general más altos, denotando mayor similitud que con el otro índice, lo cual se debe a la presencia en común de taxa numéricamente importantes en todas las muestras. De hecho, la similitud entre las muestras de contenidos varió entre 0.55 y 0.66, lo que resulta alto si se considera la presencia de taxa dominantes distintos, v. gr. *N. incerta* (muestreos 1 y 2) y *P. biceps* v. *minor* (muestreos 3 y 4). Sin embargo, los valores de similitud entre muestras de contenidos y de flora asociada fue menor que 0.25 (Fig. 19).

Lo anterior indica que las diatomeas ingeridas por las poslarvas de *H. rufescens* difieren taxonómicamente de lo que se identificó en las muestras de la pastura disponible (flora circundante); lo que se explica, principalmente, por la poca coincidencia entre las abundancias de los taxa comunes y abundantes de las muestras de contenidos y de las muestras de flora asociada. Dichas observaciones concuerdan con los valores calculados del índice de Jaccard, respecto a las especies compartidas.

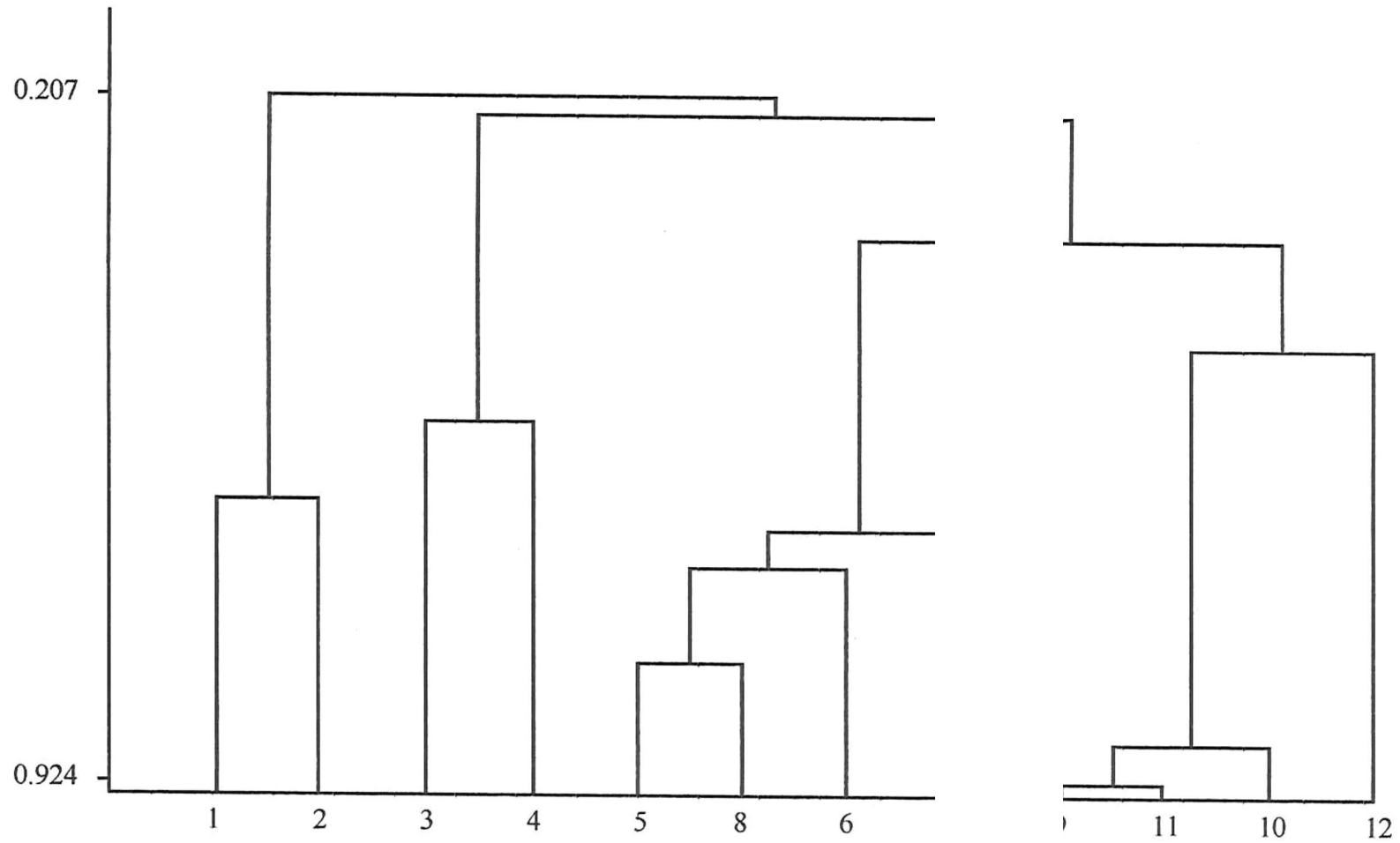


Figura 19.- Dendrograma de similitud entre las muestras de selectividad Morisita. 1-4, muestras de contenidos estomacales de poslarvas; 5-12, 1 (réplicas) correspondientes de la flora asociada (circundante). Eje Y, va

en los valores del índice
del preinóculo y muestras
mo y mínimo de similitud.

DISCUSIÓN

Tratar de entender los patrones ecológicos en términos de sucesión de las asociaciones de diatomeas bentónicas sin contar con una base taxonómica confiable, puede resultar confuso. Lo mismo debe decirse sobre la eventual utilización de determinados taxa, seleccionados como alimento para poslarvas de abulones.

El número de especies determinadas en este estudio, que constituyeron las películas microalgales es alto. Sin embargo, estudios previos en la región (Siqueiros Beltrones e Ibarra Obando, 1985; Siqueiros Beltrones *et al.*, 1991) muestran que las asociaciones de diatomeas bentónicas alcanzan entre 235 y 250 taxa. Aunque en éstos se incluyeron básicamente formas recolectadas sobre plantas (epífitas) y en sedimentos (epipélicas), muchos de los taxa son los mismos que se identificaron en las cubetas de cultivo. Al igual que en los ambientes naturales, las asociaciones estuvieron constituidas por pocas especies muy numerosas y muchas especies raras o poco comunes. Asimismo, dichas asociaciones estuvieron conformadas por taxa pioneros y de etapas clímax.

El listado florístico para las cubetas incluye 51 taxa no registrados en los trabajos citados. De éstos, 14 fueron comunes, o abundantes como *Amphora pediculus* v. *exilis*, *C. sublittoralis*, *Navicula* sp. 3, *N. comoides*, *Ni. commutata* v. *typica*, *Ni. hybrida*, *Ni. hybridaeiformis*, *Ni. sphaerophora* y *Ni. thermalis* v. *minor*. Se trata de formas pequeñas ($\leq 40\mu\text{m}$) o poco silicificadas, lo que las hace buenas candidatas como alimento para poslarvas de abulón. De esta manera, el potencial en cuanto a riqueza de especies que pudieran servir eventualmente para optimizar la alimentación y el desarrollo de poslarvas de abulón, es relativamente alto.

Por otra parte, la inclusión de numerosos nuevos registros muestra que la base taxonómica para la región y la Península de Baja California, en general, requiere de mayor atención y dista de ser completa. Además, aunque la tarea de levantar un

inventario actualizado pudiera considerarse satisfactoriamente adelantada, existen muchos ambientes en las provincias templada, subtropical y transicional del sur de la costa occidental de la península y en las distintas regiones del Golfo de California, que requieren la elaboración de los elencos taxónomicos de diatomeas bentónicas.

Las taxocenosis de las distintas granjas abulonerías y de nuestros cultivos experimentales, indican que algunas especies están ampliamente distribuidas, v.gr. *Nitzschia laevis* y *Tabularia (Synedra) investiens*. Asimismo, muchas de las especies numéricamente importantes no son típicas de ambientes rocosos, como los que habitan los abulones, sino que se trata de formas epipélicas. El agua bombeada desde la bahía muestra una evidente influencia de formas de los sedimentos costeros, mas no de los sustratos rocosos.

Esta abundancia de diatomeas epipélicas en la columna de agua (ticoplancton), es un reflejo de sus grandes proliferaciones en los sedimentos y su ulterior desprendimiento y transporte por corrientes (Admiraal *et al.*, 1982; Shaffer y Sullivan, 1988), lo cual culmina con su asentamiento y colonización de nuevos sustratos por aquellas que no son filtradas y consumidas. Esto es aprovechado para colonizar los recipientes de cultivo de poslarvas y juveniles de abulón (Hahn, 1989). Las películas de diatomeas pueden ser utilizadas, a su vez, para inducir el asentamiento de las larvas y su metamorfosis (Ebert y Houk, 1984; Searcy Bernal *et al.*, 1992 a y b).

Las aproximaciones florísticas previas sobre las películas de diatomeas suministradas a juveniles y poslarvas de abulones en cultivo (Norman-Boudreau *et al.*, 1986; Suzuki *et al.*, 1987; Kawamura *et al.*, 1995; Matthews y Cook, 1995) adolecen de imprecisiones taxonómicas. Los elencos resultantes son muy parcos, ya que se escogen tan solo ciertas especies, o no muestran la rigurosidad que requieren las determinaciones a nivel de especie. En otros casos, las tallas de los taxa utilizados no coinciden con lo

reportado en la literatura especializada, v.gr. *Ni. bilobata* y *Ni. closterium* son ubicadas dentro de un intervalo de 20-35 μm (McBride, 1990), mientras que según las claves consultadas miden entre 90 y 140 μm (Peragallo y Peragallo, 1908; Hendey, 1964).

Se hace evidente que se requieren abordar problemas bien planteados desde el punto de vista diatomológico, sobre la taxonomía y la ecología de asociaciones de las diatomeas que sirven de alimento en las etapas tempranas de *Haliotis* spp., en cultivo e *in situ*. Con ello, se enriquecerá el enfoque acuacultural, concibiendo el sistema de cultivo como un ecosistema, para el cual se conozcan más a fondo las relaciones herbívoro/microalga que se establecen artificialmente entre abulones y diatomeas. A la vez, se contribuirá al conocimiento sobre biopelículas, de las que se tiene poca información en general, sobre todo en ambientes marinos (Anderson, 1995).

Sucesión

Se observó que las asociaciones de diatomeas a lo largo del experimento mostraron diferencias respecto a los patrones descritos para poblaciones naturales sobre sustratos duros (Sieburth y Thomas, 1973; Hudon y Bourget, 1981; Korte y Blinn, 1983; McLulich, 1986), o en estudios afines desarrollados en el laboratorio (Seki, 1980; Suzuki *et al.*, 1987; Mathews y Cook, 1995). Esta discrepancia se atribuye a las proliferaciones observadas, aparentemente estocásticas, de especies oportunistas como *Ni. hybridaeiformis*, *Ni. laevis*, *Ni. commutata*, *Ni. hybrida* y *Ni. longissima*, principalmente.

Las discrepancias observadas en este estudio pudieran explicar en cierta forma las aparentes variantes sucesionales discutidas anteriormente, respecto a los patrones descritos. Distintos métodos de estudio, ya sean en cultivo o *in situ* pudieran acentuar ciertas características de las asociaciones de diatomeas, tales como la distribución

logarítmica de las abundancias relativas o numerosidades. Tampoco se descarta la posible influencia del tipo de colectores utilizados.

De acuerdo con Anderson (1995), las asociaciones de organismos microscópicos pueden variar de manera compleja en escalas pequeñas de tiempo; esto es particularmente cierto con diatomeas bentónicas (Admiraal, 1984). Aunque se han descrito patrones generales de sucesión para películas microalgales que señalan el paso de una comunidad de formas postradas hacia un incremento en estructura vertical (Hudon y Bourget, 1981; Korte y Blinn, 1983), un determinado sistema puede representar una excepción importante.

En este caso en particular, el muestreo sobre superficies superpuestas, como los muestreadores de aluminio, pueden presentar los efectos de margen. Esto propicia una colonización más rápida de los márgenes que se continúa hacia el resto de la superficie (Korte y Blinn, 1983; Anderson, 1995). Dicho fenómeno se evidenció en los muestreadores de aluminio bajo MEB, así como sobre los hilillos de la goma que se utilizó para adherirlos. No obstante, las películas microalgales así obtenidas pudieron contrastarse con las que se desarrollaron aladañamente sobre el plástico de las cubetas, que representa una mejor superficie para su crecimiento (Korte y Blinn, 1983).

La determinación taxónomica realizada en este estudio permitió seguir con más precisión las variaciones sucesionales de las películas microalgales en cubetas para cultivo de poslarvas de *Haliotis* spp. Sin embargo, las observaciones hechas mediante MEB no tuvieron la correspondencia esperada en las preparaciones analizadas mediante microscopía de luz, en donde la dominancia de *Ni. laevis* se hizo mucho más evidente. Esta ha sido la forma tradicional de dar seguimiento a las asociaciones espacial y temporalmente, mientras que el asentamiento *in situ* y su observación mediante MEB es un enfoque reciente, que sería conveniente reevaluar según los resultados obtenidos en

este estudio. La utilización de MEB permitió observar todas las frústulas presentes (asentadas) en las muestras, ya que no fueron alteradas, mientras que mediante el tratamiento con oxidantes se destruyen las formas poco silicificadas. Finalmente, las técnicas se complementaron adecuadamente.

Aunque los análisis muestran que las asociaciones se estructuran de manera similar a las del campo, el desarrollo de éstas (sucesión) no semeja ningún patrón descrito para sustrato rocoso (McLulich, 1986), vivo (Sieburth y Thomas, 1973), o en cultivo (Seki, 1980; Suzuki *et al.*, 1987; Mathews y Cook, 1995), ya que desde que la película microalgal se hace evidente dominan las especies con rápido desarrollo de sus poblaciones, sobre todo *Ni. laevis*; mientras que las especies que generalmente son consideradas pioneras aparecieron esporádicamente en varias etapas de la sucesión, siendo más conspicuas en asociaciones clímax. Es posible que estas formas pioneras sean de hábitos epilíticos, mientras que la colonización, en general, fue dominada por formas epipélicas, lo que explicaría la discrepancia observada.

Este particular patrón sucesional semeja el desarrollo de las poblaciones de diatomeas que colonizan y recolonizan sedimentos intermareales después de ser tratados con biocidas. Así, Underwood y Paterson (1993) describieron un crecimiento microalgal reconocible al quinto día después del tratamiento, con un rápido desarrollo al séptimo día. En éstos, observaron dominancia de varias especies oportunistas, principalmente *Nitzschia epithemioides*, que formaban gruesas películas mucilaginosas. Alrededor del quinto día encontraron cambios importantes en las especies dominantes, proliferando *Nitzschia frustulum v. salina*. Dichos cambios fueron también observados en sitios control después del séptimo día.

Para explicar las dominancias se hipotetiza que, una vez ocurrido el inóculo por dichas especies, su proliferación es rápida, sin nuevas adiciones importantes. Esto nos

muestra cómo los parches de diatomeas bentónicas pueden ocupar áreas considerables. Estas asociaciones se caracterizan por la proliferación de pocas especies que se suceden por sobreposición de los parches, eventualmente dominando un solo taxón que se dispersa después de acentuar su biomasa. Esta asociación permanece hasta que existe alguna perturbación (Underwood y Paterson, 1993). Las observaciones en las cubetas de cultivo sustentan esta hipótesis y muestran como, bajo las condiciones de cultivo utilizadas, se propició una dominancia de *Ni. laevis*, si bien con cierto grado de competencia por otros taxa (*B. paxyllifer*, principalmente), que hasta la cuarta fecha o principio de la cuarta semana fue casi total, para luego disminuir y permitir un incremento en la diversidad. La misma proliferación de *Ni. laevis* se pudiera deber a una perturbación cíclica en condiciones de cultivo.

Existe un paralelismo de este estudio con el de Underwood y Paterson (1993); aunque las especies protagonistas son otras, se trata también de formas epipélicas, y los patrones sucesionales fueron similares. Las taxocenosis y sus cambios, descritos por estos autores, abarcan un periodo de ocho días, pero las observaciones previas muestran que, al igual que en este estudio, las películas de diatomeas en cubetas continúan presentando dominancias de pocos taxa. Estas especies provienen de proliferaciones en los bajos lodosos intermareales sobre los que forman películas mucilaginosas que afianzan los sedimentos evitando su erosión y propiciando el crecimiento de otras especies de diatomeas y del resto de la comunidad (Admiraal, 1984).

Estructura de asociaciones (valores de diversidad y SIMI)

Los valores de diversidad calculados para las distintas etapas sucesionales de diatomeas en las cubetas de cultivo fueron más heterogéneos que los registrados *in situ* en otros estudios. Los valores mínimos son similares a los obtenidos para asociaciones

fitoplanctónicas de lagunas costeras, mientras que los máximos son similares y tan frecuentes como en ambientes oceánicos. Así, las asociaciones a 16 días de colonización, cuando la dominancia alcanzó su máximo, se semejan a las asociaciones fitoplanctónicas de condiciones oligotróficas temporales, cuando ocurren proliferaciones monoespecíficas de especies oportunistas (Gárate-Lizárraga y Siqueiros Beltrones, 1998).

Empero, la mayoría de los valores de diversidad (H') disponibles para comparación corresponden a asociaciones epipélicas y epipsámicas, y algunas epifíticas (Siqueiros Beltrones, 1998). Las proliferaciones de *Ni. laevis* ocasionaron que los valores de H' semejaran a aquellos calculados para asociaciones de diatomeas bentónicas de ambientes extremos (Siqueiros Beltrones, 1998), donde la riqueza de especies puede ser muy baja. En este estudio, sin embargo, muchos taxa no fueron cuantificados principalmente por las abundancias de *Ni. laevis*.

Las especies que se escapan a dichas cuantificaciones representan una reserva potencial de enriquecimiento (S) de las asociaciones. Ésto se manifestó en la cuarta fecha de la sucesión, cuando las muestras presentaron una recuperación en diversidad y riqueza de especies, que no se debió a una recuperación numérica de formas codominantes, lo cual se constató mediante los valores de similitud, que bajaron al disminuir la dominancia de una o dos especies. En general, cuando *Ni. laevis* no fue muy abundante, las muestras o asociaciones fueron más disímiles, pero conforme progresó la sucesión, la similitud se incrementó, puesto que esta especie componía casi toda la muestra. Es necesario conocer la estructura de las asociaciones antes de transcurridos los primeros siete días para saber si dicha especie sustituyó como dominante a otra, como *B. paxyllifer*. Igualmente, conviene cerrar el ciclo, observando el proceso después de los 21 días, cuando aparentemente la película comenzaba a degenerar.

Los desprendimientos de microalgas cuando las películas fueron muy gruesas representarían paquetes de *Ni. laevis* que colonizarán otros sustratos una vez que han proliferado. Ello permite el establecimiento de otros taxa que aprovechan las superficies libres, o es posiblemente el resultado de la manifestación de especies menos abundantes que ya existían en la comunidad y que tienen mayor probabilidad de aparecer en los conteos cuando disminuye la dominancia de las especies más abundantes.

Existe la duda respecto a si el cuarto muestreo representa el establecimiento de la asociación clímax *in situ* (Hudon y Bourget, 1981; Korte y Blinn, 1983; McLulich, 1986), o en cultivo (Seki, 1980; Suzuki *et al.*, 1987; Mathews y Cook, 1995). El proceso de dominancia creciente de *Ni. laevis* hasta la cuarta fecha parece haber desplazado el desarrollo de esta etapa sucesional. La dominancia inicial observada por Underwood y Paterson (1993) para formas epipélicas, que es sustituida en el término de una semana, opaca la diversidad descrita por estos autores. Se trata de un proceso similar al observado en las cubetas de cultivo de poslarvas de abulón, lo que en cierta manera justifica el enfoque de algunos acuacultores, de suministrar dietas monoespecíficas a las poslarvas.

Irradiancias

El desarrollo de las películas microalgales bajo distintas irradiancias seguido con MEB observó patrones similares. Con base en la frecuencia de muestreo utilizada, no se detectaron diferencias entre los tratamientos con irradiancias de 25 y de 32 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; los taxa característicos y que iniciaron la colonización fueron básicamente los mismos. Aún cuando correspondieron a experimentos distintos la comparación es adecuada, ya que las condiciones de cultivo fueron muy similares, a excepción de la estación del año (primavera y verano, respectivamente). Igualmente, en el experimento con distintas irradiancias, a 7 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ el comportamiento fue similar, pero retardándose dos o tres

días el establecimiento de películas evidentes y de las asociaciones clímax, mientras que a $15 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ el desarrollo fue más parecido al de los primeros tratamientos (25 y $32 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), aunque este tratamiento se realizó en invierno.

En general, la menor irradiancia permitió el establecimiento y el desarrollo inicial de asociaciones de diatomeas bentónicas caracterizadas por taxa distintos de las que se encontraron con $32 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. El desarrollo fue más lento, aunque eventualmente la sucesión progresó hacia el establecimiento de asociaciones clímax, en donde aumenta la diversidad y disminuyen las proporciones de los taxa que se alternaron como dominantes.

Aunque la irradiancia aplicada fue continua, ésto se hizo en aras de evitar las variaciones drásticas de saturación de oxígeno en las capas límite, que pueden ser de 0 hasta 200% (Searcy Bernal, 1994), además de que se haría la comparación con películas cultivadas bajo condiciones similares, para el experimento de pastoreo de poslarvas.

Dependiendo de los intereses del cultivo de poslarvas y/o juveniles, deberán aplicarse irradiancias mayores o menores. Deberá considerarse también el efecto del fotoperíodo sobre las poslarvas y juveniles pequeños, para controlar el crecimiento de ciertas especies de diatomeas favoreciendo aquellas que se prefieran en su dieta, o de asociaciones más diversas, pero sin alterar en extremo el ambiente de las poslarvas.

Existe poca información acerca del efecto de distintas irradiancias en películas microalgales. Las variaciones que éstas exhiben son consideradas complejas y hasta cierto punto difíciles de explicar (Admiraal *et al.*, 1982; Anderson, 1995). Aún así, ciertas investigaciones se han aproximado al entendimiento de los procesos que ocurren en dichos microsistemas y los factores que las regulan.

Variaciones marcadas en irradiancia (50 a $>2000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) pueden ocasionar cambios notables en la producción primaria por diatomeas bentónicas (Pinckney y Zingmark, 1993). En otros casos, se ha observado que ciertas especies de diatomeas no

varían sus respuestas ante los cambios de irradiancia (Admiraal y Peletier, 1980), incluso a niveles de irradiancia atenuados por la columna de agua (Hudon y Legendre, 1987). Con irradiancias bajas y variantes, pueden apreciarse respuestas diferenciales de las diatomeas que componen las películas (Hudon y Legendre, 1987; Sundbäck y Granéli, 1988), tanto en su estructura, como en su producción. Asimismo, las variaciones estacionales combinan efectos de irradiancia y otros factores, para regular cambios en el desarrollo de películas microalgales (Anderson, 1995).

La práctica común de permitir el establecimiento rápido de la película microalgal a altas irradiancias y luego controlarla mediante sombreado es funcional ; convendría hacer un análisis comparable con este estudio, que permita comprender el comportamiento de las sucesiones así manipuladas. Son pocas las aproximaciones dirigidas a entender cual es la interacción de la irradiancia, el crecimiento microalgal, y el desarrollo de poslarvas de abulón. Ebert y Houk (1984), Hahn (1989) y otros se refieren al sombreado de los tanques de cultivo, pero sin proporcionar datos precisos. Dicha medida se toma para evitar el crecimiento de algas filamentosas, incluyendo cianofitas.

McBride (1990) aplicó irradiancias de 15 a 25 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y 50-60 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ a cultivos monoespecíficos de diatomeas, notando diferencias significativas tanto en el crecimiento algal, como en el de poslarvas de *H. rufescens*; ambos fueron mayores a irradiancias más altas. Sin embargo, la aplicación de irradiancias menores, alrededor de 3 a 4 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (150 - 200 lux), con fotoperiodos de 12-12h, se sustenta en el hecho de que, a profundidades de 7 y 8m donde habitan algunas especies de *Haliotis*, éstas son las condiciones imperantes (Grant, 1981).

De acuerdo con lo anterior, en este experimento las irradiancias seleccionadas simulan mejor las condiciones naturales de iluminación. Las bajas irradiancias que

requieren las diatomeas bentónicas a profundidades considerables ($4.7 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) les permiten proliferar formando gruesos tapetes y contribuir significativamente a la producción primaria (Cahoon y Cooke, 1992; Cahoon *et al.*, 1993). Ésto es congruente con las anotaciones de Grant (1981) y la necesidad de precisar cómo se desarrolla una taxocenosis de diatomeas bajo condiciones de irradiancia similares a las que se encuentran en el hábitat natural de los abulones, mismas que podrían implementarse para el cultivo de poslarvas de abulón. Sin embargo, la intensidad del pastoreo en condiciones naturales es inferior que en cultivo, por lo cual el retraso en la colonización observado con $7 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en este estudio hace pensar respecto a la disponibilidad de alimento suficiente para las poslarvas. Por ello, se debe tomar en cuenta también la intensidad del pastoreo, para programar adecuadamente la disponibilidad de alimento en los cultivos.

Selectividad de pastoreo

A pesar de la importancia económica de los abulones en América y su consecuente cultivo con fines científico-tecnológicos y principalmente comerciales, sus hábitos alimenticios *in situ* no han sido bien documentados, salvo su supuesta preferencia inequívoca por frondas de *Macrocystis* sp., *Eisenia* sp., *Gelidium* sp., *Pterocladia* sp. y algas coralinas, entre otras, en su fase adulta (Tutschulte y Connell, 1988).

Las diatomeas son seguramente ingeridas y digeridas por adultos que consumen feofitas, rodofitas blandas, y cuando raspan coralinas con su rádula (Morse y Morse, 1984), las cuales soportan abundantes formas epifíticas (muchas coloniales); pero es difícil precisar su importancia alimenticia en comparación con la biomasa de macroalgas. Tampoco existe, a la fecha, reporte alguno sobre el consumo *in situ* de diatomeas bentónicas por abulones.

Existen muchas interrogantes en torno a la relación herbívoro-diatomeas bentónicas; ésta es selectiva en algunos casos y generalista en otros, según el ambiente. En el primer caso, la distribución en parches de las diatomeas afecta la distribución de ciertos herbívoros o éstos pueden responder de la misma manera a los factores abióticos, como temperatura, desecación, salinidad, humedad y sombra (Admiraal, 1984; Voltolina y Sacchi, 1990; Palacín *et al.*, 1992).

En cultivo, las numerosas observaciones que existen sobre hábitos alimenticios de abulones (*Haliotis* spp.) han revelado que durante las etapas tempranas de su desarrollo éstas dependen imprescindiblemente de diatomeas bentónicas como alimento. Los juveniles más grandes requieren de una dieta mixta pero, en etapas posteriores recurren más al consumo de material macroalgal (Ebert y Houk, 1984; Hahn, 1989). Esta información ha sido manejada fielmente en vista de que, en general, ha dado buenos resultados. En el presente estudio, las especies observadas entre los contenidos estomacales de las poslarvas fueron diatomeas de tamaños accesibles (Norman-Boudreau *et al.*, 1986). Sin embargo, formas supuestamente demasiado grandes ($>60\mu\text{m}$) y por lo tanto inaccesibles a las poslarvas utilizadas, fueron observadas con mucha frecuencia, principalmente fragmentadas.

Es comunmente aceptado que las poslarvas consumen básicamente sólo formas pequeñas y postradas $<10\mu\text{m}$, y que los juveniles tempranos ingieren diatomeas grandes y erectas; éstas preferencias se han utilizado para combinar los dos hábitos de pastoreo y adecuar de esta manera el alimento de cada etapa. Por otra parte, mediante una técnica sencilla, diseñada exprofeso, Norman-Boudreau *et al.* (1986) determinaron que la alimentación de *H. kamtschatkana* y *H. rufescens* recién metamorfozados consistía esencialmente de diatomeas pennales, que eran consumidas de dos a seis días después del asentamiento larval. La mayoría de las diatomeas fueron menores que $10\mu\text{m}$ de ancho,

pero hasta de 30µm de largo (e.g. 10x30µm). Asimismo, las especies utilizadas por McBride (1990) como alimento monoespecífico de poslarvas de *H. rufescens*, midieron hasta 35 µm (supuestamente, *Nitzschia bilobata*, *Ni. closterium* y *Navicula zosteretii*). Aún así, las tallas reportadas incrementan los intervalos establecidos para las diatomeas consumidas preferentemente por poslarvas.

Las observaciones en este estudio confirman que las poslarvas de abulón son capaces de ingerir las diatomeas observadas, ya sean enteras o fragmentadas, durante su actividad de pastoreo. Las formas grandes, frecuentemente fragmentadas, no eran muy silicificadas (*Ni. sigma* v. *rigida* y *B. paxyllifer*), mientras que otras menos silicificadas, como *A. hyalina*, *Ni. pumila* y *Ni. commutata*, a menudo se hallaban abrasadas. Análisis de pelets fecales servirían para confirmar estas afirmaciones. Por otra parte, las especies más numerosas en los contenidos estomacales de las poslarvas de *H. rufescens* (*N. incerta* y *P. biceps* v. *minor*) no fueron sobresalientes en el análisis taxonómico, ni entre la flora circundante. De hecho, las asociaciones disponibles eran poco semejantes (SIMI) a los contenidos estomacales. Asimismo, otras especies raras o poco comunes se hallaron concentradas junto a los tejidos de las poslarvas (e.g. *P. panduriformes* v. *minor* y *A. hyalina*). Esto sugiere que, bajo determinadas condiciones, puede detectarse cierta selectividad de las poslarvas por algunas especies de diatomeas, aunque éstas sean poco conspicuas (aparentemente poco abundantes), pero que son localizadas por las poslarvas entre la película microalgal. Las especies más abundantes, aún tratándose de formas grandes, pueden considerarse disponibles para las poslarvas cuando no son muy silicificadas, ya que pueden ser rotas por acción de la rádula y sus contenidos digeridos.

El suministro de determinadas especies de diatomeas a juveniles y poslarvas de abulones redundan en un mayor o menor desarrollo (Uki y Kikuchi, 1979). El desarrollo de poslarvas de *H. rufescens* utilizando dietas diferentes, varía según la especie de

diatomea suministrada (McBride, 1990). Ésto fue confirmado en parte por Kawamura *et al.* (1995), quienes detectaron selectividad digestiva de las poslarvas, ya que las diatomeas pequeñas eran ingeridas y generalmente defecadas intactas, mientras que las formas grandes, sobre todo las poco silicificadas o aquellas fuertemente adheridas, eran raspadas y quebradas por las rádulas de las poslarvas, permitiendo que sus contenidos fueran consumidos y digeridos. Las formas grandes de diatomeas pueden ser utilizadas de esta manera más eficientemente. Otras, como *Tabularia investiens* y, aparentemente, las que se aprecian en la figura 19b no serían una buena opción como alimento, ya que quizá atravesarían intactas el tracto digestivo de las poslarvas (Kawamura *et al.*, 1995).

Así, se podría sugerir que la utilización de una especie en particular como alimento único es una mejor opción para alimentar poslarvas de abulones, sobre todo si permite el aprovechamiento de especies de diatomeas fácilmente cultivables. Con base en ésto, las características morfológicas de las diatomeas suministradas para su alimentación podrían ser controladas, previa determinación taxonómica *ex profeso*. Sin embargo, juveniles de *H. discus hannai* no se desarrollaron adecuadamente con una dieta a base únicamente de *T. (Synedra) tabulata* (Uki *et al.*, 1981). Asimismo, placas colonizadas monoespecíficamente no son aceptadas por poslarvas de *H. kamtschatkana* para su alimentación (Voltolina Lobina, 1994). Este tipo de observaciones deben tomarse en cuenta cuando se pretenda seleccionar dietas monoespecíficas de especies aisladas, o utilizar películas microalgales que se desarrollen libremente en los recipientes de cultivo para poslarvas de abulones. Ésto es particularmente importante para la etapa de primera alimentación de las poslarvas en cultivo, ya que es durante esta etapa crítica cuando ocurre la mayor mortalidad. También debe cuestionarse si los cultivos monoespecíficos son realmente constantes en su composición, ya que por su oportunismo las diatomeas

pueden proliferar en pocos días, "contaminando" los inóculos, sobre todo a escala de producción en granjas (Voltolina Lobina, 1994).

Las observaciones sobre selectividad hechas por Norman-Boudreau *et al.* (1986), Kawamura *et al.*, (1995) y Mathews y Cook (1995), aunque son veraces y se hallan bien sustentadas, son en cierta medida contradictorias con este estudio. Ésto muy probablemente se deba a la aproximación inicial de sus experimentos, en donde la selectividad ha sido determinada en primera instancia por la manipulación (a propósito), a diferencia de este estudio en donde los análisis se hicieron sobre películas de diatomeas asentadas libremente de fuente natural. No obstante en este caso, la fuente no es considerada la más adecuada. Las asociaciones que se desarrollan en las cubetas de cultivo de poslarvas de abulones son de formas epipélicas muy móviles. Sin embargo, los abulones tienen hábitos bentónicos epilíticos, mientras que sus poslarvas son epífitas de rodofitas coralinas sobre las cuales se alimentan de diatomeas epífitas (Morse y Morse, 1984; Kawamura *et al.*, 1995). De esta manera, las poslarvas fueron "forzadas" a alimentarse de diatomeas epipélicas y no epilíticas (o sobre epífitas de coralinas incrustantes), como lo marcan sus hábitats rocosos.

Por otra parte, es necesario explicar por qué las poslarvas mostraron una tendencia a dirigirse hacia las zonas recién limpiadas, en términos de las condiciones en dichos espacios y en las áreas más densamente pobladas, o por qué muchas de éstas fueron colectadas en los márgenes de las cubetas. Quizá las películas más delgadas de diatomeas de estas zonas sean preferidas por las poslarvas.

Estos resultados habrán de considerarse en la toma de decisiones respecto a las condiciones particulares de crianza de poslarvas y juveniles de abulones en cultivo, en aras de efficientizar su producción durante dichas etapas.

Consideraciones finales

Aunque las condiciones de cultivo utilizadas para los experimentos realizados estuvieron determinadas en parte por la disponibilidad de recursos, éstas pueden considerarse representativas de las condiciones reales en que son cultivadas larvas y poslarvas de abulones. La investigación gira en torno a la biología y ecología del recurso en sus etapas tempranas de desarrollo, mismas que complementarán la base tecnológica para su producción. Para ello, se parte de una base taxonómica desarrollada *ex profeso*, y que permite hacer análisis más sólidos sobre estructura y sucesión, así como estudios mejor fundamentados sobre preferencias alimenticias, no dependientes de las cepas de diatomeas disponibles.

El desarrollo de la película microalgal que sirva de sustento a las poslarvas se desarrollará de acuerdo con las condiciones de irradiancia, así como de la composición específica del inóculo. Eventualmente, la riqueza y diversidad de especies en los recipientes de cultivo será tan rica como en asociaciones silvestres. Ésto, a su vez, dependerá de la disponibilidad estacional de las especies que ingresen con el bombeo de agua del mar adyacente. De esta manera, el suministro de formas así realizado puede confundir los patrones sucesionales propuestos en estudios previos.

La utilización de muestreadores de aluminio rindió, eventualmente, la utilidad esperada. El aluminio facilitó la observación de las películas microalgales bajo MEB debido a su conductividad. No obstante, se notó una diferencia importante en la rapidez de colonización entre el aluminio y el plástico (PVC y goma). La mayor efectividad de sustratos blandos para estudios de este tipo ha sido confirmada. Asimismo, el desarrollo irregular de las películas, observado a manera de agrupamientos o parches, es explicado por la misma naturaleza molecular (tensión) del sustrato duro utilizado (Korte y Blinn,

1983), o la ocurrencia de cargas eléctricas en la superficie metálica que reacciona con el agua de mar, que podrían repeler a ciertas especies colonizantes.

La oxidación de las muestras utilizando técnicas suaves permitió la observación de formas levemente silicificadas en sus proporciones reales, confirmando su mayor o menor presencia evidenciada mediante MEB; éstas pueden ser de suma importancia en la alimentación de las poslarvas. Tomando en cuenta la disponibilidad de ésta y otras especies de diatomeas en la columna de agua durante ciertas épocas del año, podrían lograrse colonizaciones en cubetas para cultivo de poslarvas bajo irradiancias que propicien un crecimiento de formas adecuadas en términos de silicificación, tamaño, y fuerza de adherencia, con base en los requerimientos específicos de las especies autóctonas de abulón.

LITERATURA CITADA

- Admiraal, W.** 1984. The ecology of estuarine sediment-inhabiting diatoms. pp. 269-314. En: Round, R. & E. Chapman (eds.) *Progr. Phycol. Res.* 3, Biopress Ltd.
- Admiraal, W.** y H. Peletier. 1980. Influence of seasonal variations of temperature and light on the growth rate of cultures and natural populations of intertidal diatoms. *Mar.Ecol.Progr. Ser.* 2: 35-43.
- Admiraal, W.,** H. Peletier y H. Zomer. 1982. Observations and experiments on the population dynamics of epipelagic diatoms from an estuarine mudflat. *Est. Coast. Shelf Sci.* 14: 471-487.
- Anderson, M.J.** 1995. Variations in biofilms colonizing artificial surfaces: seasonal effects and effects of grazers. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 75: 705-714.
- Cahoon, L.B.** y J.E. Cooke. 1992. Benthic microalgal production in Onslow Bay, North Carolina, USA. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 84: 185-196.
- Cahoon, L.B.,** G.R. Beretich, C.J. Thomas y A. McDonald. 1993. Benthic microalgal production at Stellwagen Bank, Massachusetts Bay, USA. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 102: 179-185.
- Castenholz, R.W.** 1961. The effect of grazing on marine littoral diatom populations. *Ecology*, 42: 783-794.
- Cleve-Euler, A.** 1968. Die Diatomeen von Schweden und Finnland. En: Verlag von Kramer, Bibliotheca Phycologica, Band 5. Wheldon & Wesley, N.Y. Vols. I-V, 963 pp.
- De la Cruz Agüero, G.** 1993. ANACOM; sistema para el análisis de comunidades (3.0). C.I.C.I.MAR-Instituto Politécnico Nal. 99 p.
- Ebert, E.E.** y J.L. Houk. 1984. Elements and innovations in the cultivation of red abalone *Haliotis rufescens*. *Aquaculture* 39: 375-392.
- Gárate Lizárraga, I.** y D. A. Siqueiros Beltrones. 1998. Time variation in phytoplankton assemblages in a subtropical lagoon system after the 1982-1983 El Niño event (1984 - 1986). *Pac. Sci.* 52(1): 79-97.
- Grant, J.F.** 1981. Abalone culture in Japan: development and current commercial practice. *Tasmanian Fisheries Research*, 23: 2-17.

- Hahn**, K.O. (ed.) 1989. Handbook of culture of abalone and other marine gastropods. CRC Press. Florida. 348 pp.
- Hendey**, I. 1964. An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part V: Bacillariophyceae (Diatoms). Fish. Inv. Series IV; HMSO. Londres. 317 pp.
- Holmes**, R.W., C.J. Wilson y M.C. Amspoker. 1981. Techniques for preparing permanent preparations of cleaned and uncleaned diatoms using Cumar R-9, a cumarone indene resin. *Bacillaria* 4: 21-27.
- Hudon**, C. y E. Bourget. 1981. Initial colonization of artificial substrate: community development and structure studied by scanning electron microscopy. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1371-1384.
- Hudon**, C. y P. Legendre. 1987. The ecological implications of growth forms in epibenthic diatoms. *J. Phycol.* 23: 434-441.
- Hustedt**, F. 1930. Bacillariophyta. En: A. Pascher, Die Susswasser-Flora Mitteleuropas. Otto Koeltz Science Pub. W. Germany. 466 pp.
- Hustedt**, F. 1955. Marine littoral diatoms of Beaufort, North Carolina. Duke University Marine Station Bull. 6: 1-67.
- Hustedt**, F. 1959. Die kieselalgen Deutschlands, Osterreichs und der Schweiz. En: L. Rabenhorst, Kryptogamen-Flora. Band VII, P. I, II, III. Johnson Rep. Co. N.Y.
- Kawamura**, T., T. Saïdo, H. Takami y Y. Yamashita. 1995. Dietary value of benthic diatoms for the growth of post-larval abalone *Haliotis discus hannai*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 194: 189-199.
- Korte**, V.L. y D.W. Blinn. 1983. Diatom colonization on artificial substrata in pool and riffle zones studied by light and scanning electron microscopy. *J. Phycol.* 19: 332-341.
- Lee**, J.J., M.E. McEnery, E.M. Kennedy y H. Rubin. 1975. A nutritional analysis of a sublittoral diatom assemblage epiphytic on *Enteromorpha* from a Long Island salt marsh. *J. Phycol.* 11: 14-49.
- Lüning**, K. 1981. Light. pp. 326-356. En: C. S. Lobban y M.J. Wynne. The Biology of Seaweeds. University of California Press. Los Angeles, Ca. E.U.A.
- Magurran**, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurements. Croom Helm. Londres. 179 pp.

- Mathews, I. y P.A. Cook.** 1995. The diatom diet of abalone post-larvae and the effect of pre-grazing the diatom over-storey. *Mar. Freshwater Res.* 46: 545-548.
- Mazón Suástegui, J.M., L. Bazua Sicre, G.L. Lucero Martínez y R. Rodríguez Ramos.** 1992. Producción de semilla de abulón en el laboratorio: el método de Bahía Tortugas, B.C.S., México. pp. 561-569. En: Sheperd *et al.* (eds.) Abalone of the world; biology, fisheries and culture. Fishing News Books, Oxford. 608 p.
- McBride, S.** 1990. The relative effects of diet and irradiance on the growth of post-larval red abalone, *Haliotis rufescens*. M.Sc. Thesis. Department of Biology. San Jose State University. E.U.A. 45 pp.
- McLulich, J.H.** 1986. Colonization of bare rock surfaces by microflora in a rocky intertidal habitat. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 32: 91-96.
- Morse, A.N.C. y D.E. Morse.** 1984. Recruitment and metamorphosis of *Haliotis* larvae induced by molecules uniquely available at the surface of crustose red algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 75: 191-215.
- Norman-Boudreau, K., D. Burns, C.A. Cooke y A. Austin.** 1986. A simple technique for detection of feeding in newly metamorphosed abalone. *Aquaculture.* 51:313-317.
- Palacín, C., Gili, J.M. y D. Martin.** 1992. Evidence for coincidence of meiofauna spatial heterogeneity with eutrophication processes in a shallow-water Mediterranean bay. *Est. Cost. Shelf Sci.* 35: 1-16.
- Paterson, D.M. y R.M. Crawford.** 1986. The structure of benthic diatom assemblages: a preliminary account of the use and evaluation of low-temperature scanning electron microscopy. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 96: 279-289.
- Patrick, R. y C.W. Reimer.** 1966. The diatoms of the United States exclusive of Alaska and Hawaii. Mon. Phil. Acad. Nat. Sci. No. 13, 688 pp.
- Peragallo, H.** 1891. Monographie du genre *Pleurosigma* et des genres allies. Le Diatomiste. 1:35.
- Peragallo, H. y M. Peragallo.** 1908. Diatomees marines de France et des districts marines voisins. Ed. M.J. Tempere, France. 491 pp.
- Pinckney, J.L. y R.G. Zingmark.** 1993. Modelling the annual production of intertidal benthic microalgae in estuarine ecosystems. *J. Phycol.* 29: 396-407.

- Sacchi, C.F., A.M. Torelli y D. Voltolina.** 1977a. Contribution á l'étude du régime alimentaire chez *Littorina saxatilis* (Olivi) (Gastropoda, Prosobranchia) dans la Lagune de Venise. *Malacologia*, 16 (1): 241-242.
- Sacchi, C.F., P. Testard y D. Voltolina.** 1977b. Recherches sur le spectre trophique comparé de *Littorina saxatilis* (Olivi) et de *L. nigrolineata* (Gray) (Gastropoda, Prosobranchia) sur la grève de Roscoff. *Cahiers de Biologie Marine*, 18: 499-505.
- Salas Garza, A. y R. Searcy Bernal.** 1990. Problemas y alternativas del cultivo de abulón en México. *Serie Científica de la U.A.B.C.S. Ciencias del Mar*. Número especial AMAC. 1(1): 51-58.
- Salas Garza, A. y R. Searcy Bernal.** 1992. Desarrollo y estado actual del cultivo de abulón en México. pp. 538-546. En: Sheperd *et al.* (eds.) Abalone of the world; biology, fisheries and culture. Fishing News Books, Oxford. 608 pp.
- Sánchez Castrejón, E.** 1994. Estructura de las asociaciones de diatomeas bentónicas en la laguna de Balandra, B.C.S., México. Tesis de Licenciatura. U.A.B.C.S. 49 pp, 4 apénd.
- Schmidt, A., M. Schmidt, F. Fricke, H. Heiden, O. Muller y F. Hustedt.** 1874-1959. Atlas der Diatomaceenkunde. 472 láminas. Leipzig: R. Reisland. Ascherleben (3 tomos).
- Searcy Bernal, R.** 1994a. Boundary layers and abalone postlarval culture; preliminary studies. 2d Int. Symp. Abalone Biol. Fish. Cult. Hobart, Tasmania, Australia. Feb. 7-11.
- Searcy Bernal, R., A. Salas Garza y R. Flores Aguilar.** 1992a. Investigaciones en México sobre la etapa crítica de la producción de semilla de abulón (*Haliotis* spp). pp. 547-560. En: Sheperd *et al.* (eds.) Abalone of the world; biology, fisheries and culture. Fishing News Books, Oxford. 608 pp.
- Searcy Bernal, R., A. Salas Garza, R. Flores Aguilar y P.R. Hinojosa Rivera.** 1992b. Simultaneous comparison of methods for settlement and metamorphosis induction in the red abalone (*Haliotis rufescens*). *Aquaculture*. 105: 241-250.
- Searcy Bernal, R. y A. Salas Garza.** 1990. Investigaciones sobre el cultivo de abulón en la Universidad Autónoma de Baja California, México. *Serie Científica de la U.A.B.C.S. Ciencias del Mar*. Número especial AMAC. 1(1): 44-50.
- Seki, T.** (1980). An advanced biological engineering system for abalone seed production. En: Proc. Int. Symp. Coast. Pac. Mar. Life. pp 45-54. Bellingham, Washington.

- Shaffer, G.P. y M.J. Sullivan, 1988.** Water column productivity attributable to displaced benthic diatoms in well-mixed shallow estuaries. *J. Phycol.* 24: 132 -140.
- Sieburth, J.M. y C. Thomas. 1973.** Fouling on eelgrass (*Zostera marina*). *J. Phycol.* 9: 46-50.
- Simonsen, R. 1987.** Atlas and catalogue of the diatom types of F. Hustedt I, II, III. J. Kramer. Berlín.
- Siqueiros Beltrones, D.A. 1990a.** Association structure of benthic diatoms from a hypersaline environment. *Ciencias Marinas.* 16 (1): 101-127.
- Siqueiros Beltrones, D.A. 1990b.** A view of the indices used to assess species diversity in benthic diatom associations. *Ciencias Marinas.* 16 (1): 91-99.
- Siqueiros Beltrones, D.A. 1994a.** Estudios sobre diatomeas bentónicas en litorales de la Península de Baja California. pp. 65-79. En: Siqueiros Beltrones, D.A. (ed.) Mem. IX Simp. Int. Biol. Mar. (jun. 1992), La Paz, B.C.S., México.
- Siqueiros Beltrones, D.A. 1994b.** Asociaciones de diatomeas bentónicas marinas; análisis de su estructura y su aplicación. pp. 59-72. En: Siqueiros Beltrones, D., D. Voltolina Lobina y A. Jaramillo Legorreta (eds.). Tópicos selectos sobre microalgas. Serie Científica de la U.A.B.C.S. No. Esp. 1.
- Siqueiros Beltrones, D. A. 1996.** Ecología de diatomeas bentónicas marinas; interacciones con otros organismos y el medio fisicoquímico en general. Una revisión. *Rev. Inv. Cient. Area de Cs. Mar. UABCS.* 7(1-2): 41 - 67.
- Siqueiros Beltrones, D. A. 1998.** Statistical treatment of Shannon-Wiener's diversity index (H'); tests of normality for sample values of diatom assemblages. *Oceanides.* 13(1): 1-11.
- Siqueiros Beltrones, D.A., S.E. Ibarra Obando y D.H. Loya Salinas. 1985.** Una aproximación a la estructura florística de las diatomeas epífitas de *Zostera marina* y sus variaciones temporales en Bahía Falsa, S. Quintín, B.C. *Ciencias Marinas.* 11 (3): 69-88.
- Siqueiros Beltrones, D. A. y S. E. Ibarra Obando. 1985.** Lista florística de las diatomeas epífitas de *Z. marina* en Bahía Falsa, San Quintín, B.C. *Ciencias Marinas.* 11 (3): 21-67.
- Siqueiros Beltrones, D.A., S.E. Ibarra Obando y M. Poumian Tapia. 1991.** Composición y estructura de las asociaciones de diatomeas bentónicas del Estero Punta Banda; análisis del período otoñal. *Ciencias Marinas.* 17 (1): 119-138.

- Siqueiros Beltrones**, D.A. y E. Sánchez Castrejón. En prensa. Association structure of benthic diatoms from a mangrove environment in a Mexican subtropical lagoon. *Biotropica*. 1999. 31 (1):
- Smith**, B.D., E.L. Cabot y R.E. Foreman. 1985. Seaweed detritus versus benthic diatoms as important food resources for two dominant subtidal gastropods. *J. Exp. Mar. Ecol.* 92: 143 - 156.
- Stander**, J.M. 1970. Diversity and similarity of benthic fauna off Oregon. M. Sc. Thesis. Oregon State University, Corvallis. E.U.A. 72 p.
- Sundbäck**, K. y W. Granéli. 1988. Influence of microphytobenthos on the nutrient flux between sediment and water: a laboratory study. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 43: 63-69.
- Suzuki**, H., T. Ioriya y T. Seki. 1987. Changes of algal community on the plastic plates used for rearing the abalone *Haliotis discus hannai*. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 53 (12): 2163-2167.
- Uki**, N., J.F. Grant y S. Kikuchi. 1981. Juvenile growth of the abalone, *Haliotis discus hannai*, fed certain benthic microalgae related to temperature. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.* 43: 59-63.
- Uki**, N. y Kikuchi. 1979. Food value of six benthic microalgae on growth of juvenile abalone, *Haliotis discus hannai*. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Lab.* 40: 47-52.
- van Heurck**, H. 1896. A treatise on the diatomaceae. Wheldon y Wesley Hd. & Verlag Kramer, Londres. 558 pp.
- Voltolina Lobina**, D. 1994. Cultivos de microalgas bentónicas para alimentación de juveniles de abulón. pp. 87-98. En: **Siqueiros Beltrones**, D., D. Voltolina Lobina y A. Jaramillo Legorreta (eds.). Tópicos selectos sobre microalgas. Serie Científica de la U.A.B.C.S. No. Esp. 1.
- Voltolina**, D. y C.F. Sacchi. 1990. Field observation on the feeding habits of *Littorina scutulata* Gould and *L. sitkana* Philippi (Gastropoda, Prosobranchia) of southern Vancouver Island (Brittish Columbia, Canada). *Hydrobiologia*. 193: 147-154.
- Voltolina**, D., M. Nieves, F. Cuevas, F. Cota, Z. Martínez y Z. Jiménez. En prensa. Interspecific interactions in cultures of benthic diatoms. *Est. Coast. Sci. Assn. Bull.* (1998).

APÉNDICE

Tabla I.- Especies de diatomeas bentónicas encontradas en tanques para cultivo de poslarvas y juveniles de *Haliotis* spp. en granjas abuloneras de Cayucos, California, E.U.A. y Eréndira, B.C., México.

Especies	Frecuencia	Tamaño (μm)
<i>Achnanthes pseudogroenlandrica phineyii</i>	común	30-35
<i>Actinocyclus crassus</i>	rara	20-25
<i>Amphora exigua</i>	común	15-20
<i>Amphora pediculus</i> v. <i>minor</i>	abundante	20-25
<i>Amphora pediculus</i> v. <i>exilis</i> *	común	<15
<i>Berkeleya</i> sp. 1 **	común	15-20
<i>Berkeleya rutilans</i>	abundante	20-30
<i>Cocconeis californica</i>	rara	12-15
<i>Cocconeis costata</i>	común	10-15
<i>Cocconeis diminuta</i> *	común	<15
<i>Cocconeis disculoides</i>	rara	15-19
<i>Cocconeis scutellum</i> v. <i>parva</i> *	rara	>20
<i>Gomphoseptatum aestuari</i>	rara	<15
<i>Hyalosynedra striatula</i>	común	40-45
<i>Navicula directa</i>	común	>70
<i>Navicula incerta</i> *	común	>15
<i>Navicula parva</i> *	abundante	12-25
<i>Nitzschia sphaerophora</i>	rara	>65
<i>Nitzschia closterium</i>	rara	>80
<i>Nitzschia grossestriata</i>	rara	<30
<i>Nitzschia laevis</i> *	abundante	<20
<i>Nitzschia lanceolata</i> v. <i>minima</i>	rara	<15
<i>Nitzschia subtilis</i> cf. <i>paleacea</i>	rara	>35
<i>Nitzschia tenuistriata</i>	común	20-25
<i>Psammodyction panduriformis</i> v. <i>minor</i>	rara	<30
<i>Staurophora decipiens</i> *	abundante	25-40
<i>Tabularia investiens</i> *	abundante	30-35
<i>Tabularia investiens</i> forma 2	común	30-40

* Especies observadas en tanques de Eréndira.

** Probable nuevo registro.

APÉNDICE

Tabla II.- Especies de diatomeas bentónicas (185) colectadas en cubetas para cultivo de poslarvas de *Haliotis* spp., frecuencia con que se observaron y tamaños de referencia; *nuevos registros (51).

Especies	Frecuencia	Tamaño (μm)
<i>Achnanthes brevipes</i>	rara	>35
<i>Achnanthes brevipes intermedia</i>	común	>30
<i>Achnanthes pseudogroenlandica phineyii</i> j.	común	>20
<i>Achnanthes hauckiana</i>	rara	<15
<i>Achnanthes hauckiana</i> v. <i>rostrata</i>	rara	<15
<i>Achnanthes lanceolata genuina minima</i>	poco común	<10
<i>Achnanthes longipes</i>	rara	>40
<i>Achnanthes yaquinensis</i> *	rara	>50
<i>Actynophycus undulatus</i> v. <i>minor</i>	poco común	<25
<i>Amphora angusta</i>	rara	>50
<i>Amphora angusta ventricosa</i>	común	>50
<i>Amphora binodis</i> v. <i>bigibba</i>	rara	>15
<i>Amphora coffaeiformis</i> v. <i>borealis</i>	poco común	<25
<i>Amphora exigua</i>	rara	>30
<i>Amphora fluminensis</i> *	rara	<25
<i>Amphora hyalina</i>	rara	<40
<i>Amphora ostrearia</i>	rara	>30
<i>Amphora ovalis</i> v. <i>minor</i>	poco común	<25
<i>Amphora pediculus</i> v. <i>minor</i>	común	>15
<i>Amphora pediculus</i> v. <i>exilis</i> *	abundante	<12
<i>Amphora proteus</i> v. <i>contigua</i>	rara	>30
<i>Amphora salina</i>	poco común	<30
<i>Amphora subturgida</i>	rara	<30
<i>Anaulus americana</i>	rara	<15
<i>Bacillaria paxyllifer</i>	abundante	>90
<i>Biddulphia pulchella</i>	rara	>50
<i>Berkeleya</i> sp. 1	común	<15
<i>Berkeleya rutilans</i>	común	>40
<i>Brockmaniella</i> sp. 1	rara	<12
<i>Caloneis linearis</i>	poco común	<35
<i>Campylodiscus thuretii</i>	rara	>35
<i>Catenula pelagica</i>	rara	<25
<i>Catacombas gaillonii</i>	rara	>100
<i>Cocconeis</i> sp. 1*	rara	<20
<i>Cocconeis</i> sp. 3	rara	<25

Tabla II (Cont.)

Especies	Frecuencia	Tamaño (μm)
<i>Cocconeis</i> sp. 4*	rara	<20
<i>Cocconeis costata</i> *	rara	<20
<i>Cocconeis californica</i> *	rara	<20
<i>Cocconeis diminuta</i>	común	<15
<i>Cocconeis dirupta</i>	común	>30
<i>Cocconeis dirupta</i> v. <i>flexella</i>	rara	<30
<i>Cocconeis distans</i> *	común	<25
<i>Cocconeis disculus</i>	rara	<15
<i>Cocconeis disculoides</i>	rara	<20
<i>Cocconeis fluviatilis</i>	común	<20
<i>Cocconeis molesta</i> v. <i>crucifera</i>	rara	<30
<i>Cocconeis</i> cf. <i>notata</i> *	rara	<25
<i>Cocconeis peltoides</i>	rara	<15
<i>Cocconeis placentula</i>	rara	>15
<i>Cocconeis placentula</i> v. <i>lineata</i>	rara	<25
<i>Cocconeis scutellum parva</i>	común	<20
<i>Cocconeis speciosa</i> *	rara	>25
<i>Cocconeis stauroneiformis</i>	común	<12
<i>Cocconeis sublittoralis</i> *	común	>25
<i>Cyclotella glomerata</i> *	común	<10
<i>Cyclotella striata</i> v. <i>americana</i>	rara	<15
<i>Delphineis ampiceros</i>	rara	<20
<i>Delphineis surirella</i>	poco común	>20
<i>Denticula elegans</i>	rara	>35
<i>Denticula subtilis</i>	rara	>25
<i>Dimeregrama</i> sp. 1	rara	<30
<i>Diploneis</i> sp. 2	rara	>25
<i>Diploneis didyma</i>	común	>40
<i>Diploneis minuta</i>	rara	<20
<i>Diploneis peterseni</i>	rara	<25
<i>Diploneis smithii</i>	poco común	>25
<i>Diploneis subcincta</i>	común	>40
<i>Diploneis vacillans</i> *	rara	>30
<i>Entomoneis alata</i>	rara	>90
<i>Entomoneis medulica</i> *	rara	>90
<i>Entomoneis paludosa</i> v. <i>hyalina</i>	rara	<60
<i>Entomoneis paludosa</i> v. <i>duplex</i>	rara	<50
<i>Epithemia zebra</i>	rara	>30
<i>Eunotia</i> sp. 1	rara	>30

Tabla II (Cont.)

Especies	Frecuencia	Tamaño (μm)
<i>Eunotogramma laeve</i>	poco común	<20
<i>Fallacia forcipata</i> *	rara	<20
<i>Fallacia vittata</i>	rara	<12
<i>Gomphonema olivaceum genuina minor</i> *	poco común	<25
<i>Gomphonemopsis pseudoexigua</i> *	poco común	<20
<i>Gomphoseptatum aestuarii</i>	rara	<15
<i>Grammatophora hamulifera</i>	poco común	>30
<i>Grammatophora gibberula</i>	común	>35
<i>Grammatophora oceanica</i> v. <i>adriatica</i>	común	>40
<i>Grammatophora oceanica</i> v. <i>communis</i>	rara	>50
<i>Grammatophora serpentina</i>	rara	<15
<i>Gyrosigma balticum</i>	rara	>150
<i>Gyrosigma tenuissimum genuinum</i>	rara	>60
<i>Hantzschia amphioxys</i>	rara	<35
<i>Hyalodiscus scoticus</i>	común	>20
<i>Licmophora communis</i>	rara	>55
<i>Licmophora flabellata</i>	rara	>50
<i>Licmophora juergensii</i> *	rara	>45
<i>Licmophora remulus</i> *	rara	>50
<i>Luticola mutica</i>	rara	<20
<i>Lyrella auriculata</i>	rara	<15
<i>Lyrella finmarchica</i>	rara	>35
<i>Melosira nummuloides</i> *	poco común	<15
<i>Melosira pulchella</i>	rara	>25
<i>Melosira distans</i>	ver texto	<20
<i>Navicula</i> sp. 1 cf. <i>smithi</i>	ver texto	<20
<i>Navicula</i> sp. 3 cf. <i>peltoides</i> *	poco común	<10
<i>Navicula britannica</i>	rara	>25
<i>Navicula comoides</i> *	común	<25
<i>Navicula</i> cf. <i>hyalina</i> *	rara	<12
<i>Navicula directa</i>	poco común	>60
<i>Navicula disserta</i>	poco común	<20
<i>Navicula emendata</i> *	común	>40
<i>Navicula grevillei</i>	poco común	>35
<i>Navicula hyalosira</i> *	rara	<25
<i>Navicula incerta</i>	ver texto	<15
<i>Navicula longa</i>	poco común	>60
<i>Navicula parva</i>	poco común	<25
<i>Navicula pennata</i> *	rara	>30

Tabla II (Cont.)

Especies	Frecuencia	Tamaño (μm)
<i>Navicula salinicola</i>	rara	>25
<i>Nitzschia acicularis</i> *	común	>30
<i>Nitzschia acuminata</i>	rara	>40
<i>Nitzschia bilobata</i> *	rara	>90
<i>Nitzschia closterium</i>	rara	>80
<i>Nitzschia commutata</i> v. <i>typica</i> *	abundante	<40
<i>Nitzschia disserta</i>	poco común	<20
<i>Nitzschia distans</i> *	rara	>40
<i>Nitzschia dissipata</i>	rara	<40
<i>Nitzschia fonticola</i>	poco común	<25
<i>Nitzschia frustulum</i>	poco común	>25
<i>Nitzschia frustulum</i> v. <i>perminuta</i>	común	<15
<i>Nitzschia frustulum</i> v. <i>subsalina</i>	ver texto	<15
<i>Nitzschia gracilis</i>	poco común	>50
<i>Nitzschia grossestriata</i>	rara	<30
<i>Nitzschia hybrida</i> *	abundante	>90
<i>Nitzschia hybridaeiformis</i> *	muy común	>80
<i>Nitzschia laevis</i>	abundante	<12
<i>Nitzschia lanceolata</i> v. <i>minima</i>	poco común	<20
<i>Nitzschia longissima</i>	rara	>200
<i>Nitzschia longissima costata</i>	rara	>200
<i>Nitzschia longissima parva</i>	abundante	>90
<i>Nitzschia pumila</i> *	rara	>60
<i>Nitzschia sigma</i> v. <i>rigidula</i>	rara	>70
<i>Nitzschia sigma</i> v. <i>sigmatella</i>	rara	>200
<i>Nitzschia subtilis</i>	rara	<30
<i>Nitzschia tenuistriata</i> *	poco común	<25
<i>Nitzschia thermalis minor</i> *	abundante	>40
<i>Odontella aurita</i>	común	>30
<i>Oestrupia sejuncta</i> *	rara	>50
<i>Opephora pacifica</i>	ver texto	<20
<i>Paralia sulcata</i>	común	>25
<i>Paralia sulcata</i> v. <i>crenulata</i>	poco común	<30
<i>Pinnularia biceps</i> v. <i>minor</i>	ver texto	<30
<i>Plagiogramma pulchellum</i> v. <i>pygmaea</i>	poco común	>20
<i>Plagiogramma van heurcki</i>	rara	<20
<i>Pleurosigma gracile</i>	rara	>100
<i>Pleurosigma formosum</i>	rara	>200
<i>Pleurosigma intermedium</i>	rara	>150

Tabla II (Cont.)

Especies	Frecuencia	Tamaño (µm)
<i>Pleurosigma naviculaceum</i> *	rara	>90
<i>Proschkinia complanata</i>	rara	<50
<i>Psammodyction panduriformis minor</i>	rara	>25
<i>Rhoiconeis</i> sp. 1*	poco común	<30
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> *	rara	<25
<i>Rhoicosphenia curvata</i> v. <i>marina</i> *	rara	<25
<i>Rhoicosphenia genuflexa</i> *	rara	<30
<i>Rhopalodia gibba</i> v. <i>ventricosa</i>	rara	>50
<i>Sellaphora</i> sp. 1*	rara	<20
<i>Seminavis</i> sp. 1	ver texto	<25
<i>Stauroneis</i> cf. <i>smithi</i> v. <i>borgei</i> *	poco común	<20
<i>Staurophora decipiens</i>	poco común	<40
<i>Striatella delicatula</i> *	rara	<25
<i>Striatella unipunctata</i>	rara	>50
<i>Surirella fastuosa</i> v. <i>cuneata</i>	rara	>50
<i>Synedra</i> sp. 1	rara	<30
<i>Synedra ulna</i> *	rara	>200
<i>Tabellaria</i> sp.	común	<10
<i>Tabellaria flocculosa</i> *	común	<20
<i>Tabularia investiens</i>	muy común	<40
<i>Tabularia tabulata</i> v. <i>fasciculata</i>	poco común	<25
<i>Thalassionema nitzschioides</i> *	poco común	<50
<i>Thalassiosira aestivalis</i> *	rara	<15
<i>Thalassiosira decipiens</i> *	poco común	<20
<i>Trachyneis aspera</i>	rara	>80
<i>Trachyneis clepsydra</i>	rara	>80
<i>Trigonium alternans</i>	rara	>30
<i>Tryblionella adducta</i> *	rara	<20
<i>Tryblionella apiculata</i>	común	<25
<i>Tryblionella compressa</i> *	rara	>40
<i>Tryblionella fusoides</i>	rara	<30
<i>Tryblionella subhybrida</i>	poco común	>60

APÉNDICE

Tabla III.- Valores de diversidad y dominancia y % *Ni. laevis* en las asociaciones de diatomeas desarrolladas en las cubetas de cultivo. 1-8) 1o. muestreo; 9-24) 2o. muestreo; 25-42) 3o. muestreo; 43-54) 4o. muestreo. Re = muestra de recolonización; N = tamaño de muestra; S = número de especies; H' = diversidad de Shannon-Wiener; REDI = redundancia (dominancia); $1 - \lambda$ = diversidad de Simpson; f = en fondo; p = en pared.

	Repetición	N	S	% <i>Ni. laevis</i>	H'	REDI	1- λ
1° muestreo	1f	523	54	42	3.65	0.45	0.81
	2f	536	54	47	3.45	0.49	0.76
	3p	503	44	53	2.91	0.56	0.69
	4p	585	52	42	3.34	0.49	0.78
	5f	520	60	10	4.33	0.33	0.89
	6f	543	59	5	4.28	0.34	0.86
	7p	523	53	36	3.74	0.42	0.83
	8p	532	43	47	3.19	0.48	0.75
2° muestreo	9f	551	74	2.8	5.11	0.23	0.93
	10f	542	70	1.6	5.11	0.21	0.94
	11p	515	23	62	1.95	0.63	0.56
	12p	527	21	79	1.46	0.73	0.41
	13f	553	75	6	5.52	0.15	0.97
	14f	580	81	2.6	5.56	0.16	0.97
	15p	506	31	73	1.81	0.72	0.45
	16p	507	29	74	1.71	0.74	0.43
	17p	516	13	85	0.96	0.79	0.27
	18p	509	11	86	0.89	0.79	0.25
	19f	521	27	78	1.51	0.77	0.37
	20f	527	21	80	1.41	0.75	0.36
	21p	475	20	56	2.25	0.53	0.61
	22p	562	19	70	1.81	0.62	0.49
	23f	507	69	15	4.93	0.25	0.93
	24f	544	60	10	4.95	0.2	0.95
3° muestreo	25f	536	23	92	0.63	0.95	0.13
	26f	517	17	97	0.34	0.99	0.06
	27p	513	9	97	0.23	0.98	0.05
	28p	568	9	88	0.66	0.83	0.21
	29f	550	27	81	1.43	0.78	0.33
	30f	508	24	89	0.94	0.89	0.21
	31p	538	12	92	0.53	0.9	0.13
	32p	533	13	94	0.52	0.92	0.12
	34f	528	20	94	0.52	0.96	0.11

Tabla III (Cont.)

	Repetición	N	S	% <i>Ni. laevis</i>	H'	REDI	1- λ
3° muestreo	35p	519	14	96	0.35	0.97	0.07
	36p	526	16	95	0.47	0.95	0.1
	37p	540	24	92	0.68	0.94	0.14
	38p	541	24	92	0.7	0.94	0.14
	39f	524	15	95	0.42	0.96	0.09
	40f	517	12	97	0.32	0.97	0.06
Re	41p	513	9	97	0.24	0.97	0.05
	42p	498	32	68	1.97	0.69	0.51
4° muestreo	43f	509	41	65	2.14	0.71	0.53
	44f	514	39	70	2	0.73	0.49
	45p	516	30	74	1.71	0.74	0.42
	46p	491	44	64	2.39	0.67	0.55
	47f	492	41	61	2.39	0.66	0.58
	48f	496	41	65	2.41	0.65	0.56
	49p	564	23	77	1.41	0.76	0.38
	50p	501	23	95	1.58	0.72	0.41
	51f	493	52	39	3.59	0.45	0.79
	52f	552	44	52	3.14	0.5	0.7
	53f	534	39	59	2.54	0.6	0.61
	54f	537	46	63	2.7	0.61	0.63

Tabla IV.- Valores promedio de similitud entre las muestras de diatomeas bentónicas en cubetas de cultivo de poslarvas de abulón. M=muestreo; m=muestra; I-IV=cubeta; p = pared. Ceros y espacios (celdas) en blanco son valores >0.90.

ro muestreos (21 días),
nización; f = fondo;

M	m	0																		
1o.	Ip	0																		
	IVf	0.35	0.53	0																
	IVp			0.49	0															
2o.	If	0.21	0.36	0.91	0.34	0														
	Ip				0.41	0														
	IIf	0.36	0.41	0.61	0.41	0				0										
	IIP				0.31	0			0											
	IIIf				0.28	0		0												
	IIIP				0.31	0			0											
	IIIf				0.37	0			0											
	IIIP	0.65	0.71	0.78	0.71	0.73	0.65	0.75	0.59	0.57	0.59	0.62	0.85							
3o.	If				0.23	0.09	0.26	0												
	Ip				0.24	0.11	0.26	0				0								
	IIf				0.23	0.14	0.27	0			0	0								
	IIP				0.26	0.12	0.26	0		0	0	0								
	IIIf				0.23	0.11	0.26	0												
	IIIP				0.23	0.09	0.25	0												
	IIIf				0.23	0.11	0.25	0												
Re	IIIp'				0.32	0.18	0.29	0												
	IIIf				0.39	0.27	0.34	0				0								
	IIP				0.34	0.21	0.31	0				0								
	If				0.41	0.26	0.34	0				0								
	Ip				0.32	0.18	0.31	0				0								
	IVf				0.52	0.39	0.42	0				0								
	IIIf				0.41	0.28	0.36	0				0								
m	If	Ip	IVf	IVp	If	Ip	IIIf	IIP	IIIf	IVf	IVp	If	Ip	IIIf	IIP					
M	1o. muestreo				2o. muestreo				3o. m				Re				4o. muestreo			

APÉNDICE

Tabla VII.- Especies de diatomeas bentónicas (64) consumidas por poslarvas de *Haliotis* spp. en cultivo, a 7, 9, 11 y 12 días de desarrollo de la película algal; abundancias relativas. N=células cuantificadas; N.N.I= naviculoides no identificadas.

Especies	Muestreo 1	Muestreo 2	Muestreo 3	Muestreo 4
<i>Ach. brevipes</i> v. <i>intermedia</i>	0	0	3	2
<i>Achnanthes hauckiana</i>	0	9	0	0
<i>Ach. pseudogroenlandica phinneyi</i>	0	0	15	0
<i>Achnanthes longipes</i>	0	0	1	3
<i>Amph. angusta</i> v. <i>ventricosa</i>	0	0	1	7
<i>Amphora binodis</i> v. <i>bigibba</i>	0	0	3	0
<i>A. coffaeiformis</i> v. <i>borealis</i>	0	2	0	0
<i>A. coffaeiformis</i> v. <i>salina</i>	1	6	2	15
<i>Amphora exigua</i>	1	0	0	0
<i>Amphora hyalina</i>	11	8	3	5
<i>Amphora pediculus</i> v. <i>exilis</i>	1	0	5	0
<i>Amphora proteus</i>	1	0	0	0
<i>Bacillaria paxyllifer</i>	10	67	35	20
<i>Berkeleya</i> sp. 1	0	0	0	3
<i>Campylodiscus thuretti</i>	0	0	0	2
<i>Catenula pelagica</i>	0	1	0	0
<i>Cocconeis diminuta</i>	0	0	1	1
<i>Cocconeis dirupta</i>	0	0	1	0
<i>Cocconeis discoloides</i>	0	0	1	0
<i>Cocconeis fluviatilis</i>	1	0	0	0
<i>Cocconeis scutellum</i> v. <i>parva</i>	1	0	2	0
<i>Cocconeis stauroneiformis</i>	1	0	1	0
<i>Cocconeis sublittoralis</i>	1	0	0	0
<i>Diploneis subcincta</i>	0	0	0	2
<i>Entomoneis paludosa</i>	2	0	0	0
<i>Eunotogramma laeve</i>	1	0	0	0
<i>Gomphoseptatum aestuarii</i>	3	0	2	0
<i>Gyrosigma eximium</i>	0	0	0	1
<i>Hantzschia amphioxys</i>	1	0	0	0
<i>Hyalodiscus scoticus</i>	0	1	0	0
<i>Melosira distans</i>	15	0	0	0
<i>Navicula britanica</i>	4	0	1	30
<i>Navicula clamans</i>	1	5	0	0
<i>Navicula</i> cf. <i>smithi</i>	0	0	1	0
<i>Navicula directa</i>	4	0	0	0
<i>Navicula disserta</i>	3	0	0	0

Tabla VII (Cont.)

Especies	Muestreo 1	Muestreo 2	Muestreo 3	Muestreo 4
<i>Navicula emendata</i>	2	0	0	2
<i>Navicula incerta</i>	75	390	7	14
<i>Navicula parva</i>	5	0	2	11
<i>Navicula pseudocomoides</i>	0	0	3	0
<i>Nitzschia bilobata</i>	0	0	0	1
<i>Nitzschia. commutata</i>	34	8	8	5
<i>Nitzschia dissipata</i>	4	2	0	0
<i>Nitzschia frustulum</i>	14	0	0	0
<i>Nit. frustulum v. perminuta</i>	4	6	2	2
<i>Nit. frustulum v. subsalina</i>	0	0	7	0
<i>Nitzschia hybrida</i>	0	2	0	1
<i>Nitzschia hybridaeiformis</i>	2	0	0	0
<i>Nitzschia laevis</i>	6	6	0	1
<i>Nitzschia longissima</i>	5	2	0	8
<i>Nitzschia pumila</i>	26	12	2	2
<i>Nit. sigma v. rigida</i>	2	8	2	16
<i>Nitzschia tenuistriata</i>	3	0	0	0
<i>Opephora pacifica</i>	0	3	0	0
<i>Pinnularia biceps v. minor</i>	18	0	44	360
<i>Pleurosigma formosum</i>	0	0	0	1
<i>Psam. panduriformis minor</i>	5	2	21	0
<i>Rhoiconeis sp. 1</i>	0	0	1	0
<i>Seminavis sp. 1</i>	2	0	0	6
<i>Synedra ulna</i>	0	0	0	1
<i>Tabellaria flocculosa</i>	3	0	0	0
<i>Tabularia investiens</i>	3	2	13	7
<i>Tabularia tabulata</i>	1	2	13	1
<i>Thalassiosira aestivalis</i>	1	0	0	0
<i>Tryblionella adducta</i>	1	0	0	0
N.N.I. (<30µm)	0	0	25	30
N	277	554	225	578