



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



COMPLEJIDAD AGREGADA DEL HÁBITAT DE
LOS ANFÍPODOS ASOCIADOS A LOS
BOSQUES DE *Sargassum* spp. EN BAHÍA DE LA
PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

MARÍA DEL CARMEN MÉNDEZ TREJO

LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE DEL 2013



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 06 del mes de Noviembre del 2013 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

"COMPLEJIDAD AGREGADA DEL HÁBITAT DE LOS ANFÍPODOS
ASOCIADOS A LOS BOSQUES DE *Sargassum* spp. EN BAHÍA DE LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR"

Presentada por el alumno:

MÉNDEZ	TREJO	MARÍA DEL CARMEN
Apellido paterno	materno	nombre(s)
Con registro:		
A	1	1
0	3	4
6		

Aspirante de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis

DR. GUSTAVO HERNÁNDEZ CARMONA
Director de Tesis

DR. RAFAEL RIOSMENA RODRÍGUEZ
2º. Director de Tesis

DR. FEDERICO ANDRÉS GARCÍA DOMÍNGUEZ

DR. JAIME GÓMEZ GUTIÉRREZ

DRA. MARIA DEL SOCORRO GARCIA MADRIGAL

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ



IPN
CICIMAR
DIRECCION



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 15 del mes Noviembre del año 2013
el (la) que suscribe HIDROBIÓL. MARÍA DEL CARMEN MÉNDEZ TREJO alumno(a) del
Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS
con número de registro A110346 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:
DR. GUSTAVO HERNÁNDEZ CARMONA Y DR. RAFAEL RIOSMENA RODRÍGUEZ
y cede los derechos del trabajo titulado:

"COMPLEJIDAD AGREGADA DE LHÁBITAT DE LOS ANFÍPODOS

ASOCIADOS A LOS BOSQUES DE *Sargassum* spp. EN BAHÍA DE LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: carmen00mendez@gmail.com - gcarmona@gmail.com

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

HIDROBIÓL. MARÍA DEL CARMEN MÉNDEZ TREJO

nombre y firma

*Un estudio ecológico que descansa sobre mala taxonomía nace muerto; sirve de poco y,
peor aún, puede generar una lamentable cadena de errores.*

Enrique Balech

Anhelo el día en que el hombre sepa apreciar la inteligencia de todos los organismos.

A Haziél, Pedrito y Pao

Mi hermano menor y sobrinos. Ustedes, que siendo tan pequeños nos muestran todos los días la grandeza del amor. Con su curiosidad nos recuerdan una y otra vez la importancia del aprendizaje, que las respuestas a las preguntas más sencillas se revuelven constantemente en sus mentes maravillosas, y que ese conocimiento algún día los convertirá en conductores de sus propias convicciones. Deseo que conserven la alegría y creatividad con la que nos motivan a seguir aprendiendo.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el proyecto que me permitió desarrollar y por la solvencia económica durante dos años.

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) y mi nueva *alma mater*, el Instituto Politécnico Nacional (IPN), por las becas, el espacio que me brindó durante este periodo, y sobre todo por las enseñanzas de identidad. Particularmente al Programa Institucional de Formación de Investigadores (PIFI), quienes financiaron los siguientes proyectos en los que participé: Efecto de la concentración de etanol y tiempo de extracción en la elaboración de un extracto del alga *Macrocystis pyrifera*, sobre el crecimiento de vegetales terrestres; con clave SIP: 20120802. Variación estacional y actividad biológica de extractos obtenidos a partir del alga *Sargassum horridum* de la Bahía de La Paz, BCS; con clave SIP: 20131446. A la Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas del Instituto Politécnico Nacional (COFAA) por el financiamiento para salir a congresos. Es menester de la ciencia su difusión, y dichas instituciones se encargan de proveer los recursos necesarios para que, como investigadores jóvenes la efectuemos.

Un agradecimiento especial a la Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS), institución que me recibió durante un año en la licenciatura y posteriormente para desarrollar mi seminario de investigación y servicio social, con el equipo de Botánica Marina, sitio en donde analicé las muestras para este proyecto, entre otras actividades. A la Universidad del Mar, campus Puerto Ángel (UMAR), que me ha recibido en múltiples ocasiones, en el Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Marinos (LABSIM), sitio en el que comprendí la importancia de la Sistemática.

A Rafael Riosmena Rodríguez por permitirme conocer el proceso detrás de los resultados científicos, por fomentar nuestra creatividad y productividad, pero principalmente porque nos inspira como aquellos naturalistas multidisciplinarios carismáticos, y que con sabiduría ha evitado convertirse en lo que el principito llamaría *hongo*. A mis compañeros del laboratorio de Botánica Marina (UABCS); con ustedes aprendí el valor del trabajo en equipo, motivación, respeto y perseverancia. A la doctora María del Socorro García Ma-

drigal por el tiempo que me dedicó, por mostrarme la importancia del trabajo con calidad, y que los resultados no son inalcanzables, pero requieren dedicación y tiempo inamovible del que dependemos. A Gustavo Hernández Carmona, por las observaciones, las críticas y recomendaciones sinceras durante mi estancia en el Centro. A Jaime por el tiempo dedicado, por su valiosa contribución y recomendaciones. A Juan Manuel López Vivas por su amistad, ayuda y apoyo para resolver dudas. Al Dr. Federico y René Funes por el tiempo y críticas constructivas.

Gracias a mi familia, siempre han sido mis pilares. A mi madre Elvira Trejo Carbajal, por su amor incondicional, sus cuidados, por enseñarme a leer, y que podía alcanzar pequeños objetos para luego dejarme ir sola por logros mayores. A mi padre, Efrén Méndez Anaya, por sus amor, por motivarme a conocer la belleza de la ciencia y el conocimiento. A mis múltiples hermanos: Yeren, que fue mi inspiración para crecer y aprender. Efrén, con el que aprendo perseverancia, constancia y esfuerzo. Emmanuel, por las charlas amenas de política, economía y todo, tu intelecto es motivante. Jesús, porque me enseña carácter, inteligencia, independencia, fortaleza y ternura al mismo tiempo. Lulú, de la que aprendo dedicación, inteligencia y valentía. Lady, que me enseña a exigirme, a tomar decisiones firmes y buscar solución a cualquier conflicto. A Haziél por ser un guerrero en este mundo, porque me enseña que los límites sólo existen en nuestra mente. Ustedes son mi razón de ser, y yo solamente la expresión de su amor, gracias por permitirme crecer con ustedes, los amo.

A mis amigos cercanos, que me han escuchado, apoyado y corregido sinceramente cuando ha sido necesario, con quienes he compartido momentos inolvidables y comprendido el mundo desde distintas perspectivas: Nestor Robinson, Jorge López, Betzabé Moreno, Javier Alfredo, Armando Medina, Odin Rojas, Ricardo Meráz, Walter Printzen, Gerardo, Adiel Cervantes, Irving Cervantes, Ismael Bojalíl, Daniel Pérez, Hugo, Marcos, Ernesto, Tonatiuh, Viviana, Cindy y Ana Bochm. A mis instructores deportivos Jaime y Davis, por su paciencia y motivación. A Hector Villalobos y Francisco, por su amistad sincera, orientación y recomendaciones. A Ehécatl, por compartir esta etapa de vida.

Índice general

Lista de figuras	VI
Lista de tablas	VIII
Glosario	IX
1. RESUMEN	1
2. ABSTRACT	2
3. INTRODUCCIÓN	3
3.1. Complejidad del hábitat	3
3.2. Los bosques de <i>Sargassum</i> en Bahía de La Paz	5
3.3. Anfípodos	7
4. ANTECEDENTES	11
5. JUSTIFICACIÓN	12
6. HIPÓTESIS	13
7. ÁREA DE ESTUDIO	14
8. RECOLECTA Y PROCESAMIENTO DE MUESTRAS	16
9. CAPÍTULO I. Anfípodos asociados a <i>Sargassum</i>	18
9.1. Objetivos	18
9.2. Material y métodos	18
9.3. Resultados	19
9.4. Discusión	49
9.5. Conclusiones	50
10. CAPÍTULO II. Estructura de la taxocenosis de anfípodos	53

10.1.	Objetivos	53
10.2.	Material y métodos	53
10.3.	Resultados	55
10.4.	Discusión	56
10.5.	Conclusiones	67
11.	CAPÍTULO III. Predictores de la complejidad agregada en <i>Sargassum</i> . . .	68
11.1.	Objetivo	68
11.2.	Material y métodos	68
11.3.	Campo	68
11.4.	Laboratorio	69
11.5.	Análisis de datos	72
11.6.	Resultados	72
11.7.	Discusión	79
11.8.	Conclusiones y recomendaciones	91
	Referencias bibliográficas	112
12.	ANEXOS	113
12.1.	Anexo I	113
12.2.	Anexo II	114
12.3.	Anexo III	116

Índice de figuras

1.	Morfología básica de un talo de <i>Sargassum</i>	8
2.	Vista lateral izquierda del <i>hábitus</i> de un anfípodo gammarido. Morfología básica de <i>Protohyale yaqui</i> , hembra.	10
3.	Bahía de La Paz, localidades de estudio: Bota Fuego <i>L1</i> , El Saladito <i>L2</i> , Mesa del Tesoro <i>L3</i> , El Sauzoso <i>L4</i> y El Quelele <i>L5</i> . Los puntos verdes indican el muestreo efectuado en mayo de 2012, muestras de talos maduros; los triángulos representan la recolecta de talos jóvenes en abril de 2013.	15
4.	<i>Protohyale yaqui</i> (Barnard, 1979), macho de 8.6 mm, Bahía de La Paz B.L.P. Vista lateral derecha del <i>hábitus</i> : detalle de la antena 1 (A1); mandíbula (Md), maxila 1 (Mx), maxila 2 (Mx 2), labio inferior (Li), maxilípodo (Mxp), detalle de la basis del pereiópodo 5 (P 5), pereiópodo 1 (P 1) telson (T).	22
5.	<i>Protohyale yaqui</i> (Barnard, 1979), hembra de 6.6 mm, B.L.P. Vista lateral izquierda del <i>hábitus</i> : antena 1 (A1), gnatópodo 2 (G2), pereiópodo 2 (P 2), urópodos 1, 2 y 3 (Ur 1, Ur 2, Ur 3), telson (T); labio superior (Ls) m = macho.	23

6. *Ampithoe plumulosa* Shoemaker, 1938. Macho de 9 mm. B. L. P: Vista lateral izquierda del *hábitus*, detalle de la basis del pereiópodo 5 (P5 Bas), detalle del tercer segmento peduncular de la antena 2 (Ap 3), mandíbula (Md), telson (T), gnatópodo 2 (G 2), urópodo 3 (Ur 3), m = macho, h = hembra, i= vista interna. 26

7. *Ampithoe plumulosa* Shoemaker, 1938. Vista lateral izquierda del *habitus*. Hembra de 8.8 mm B.L.P. Pereiópodo 1 (P 1), pereiópodo 3 (P 3), labio inferior (Li), urópodo 3 (Ur 3), detalle del tercer segmento peduncular de la antena 2 (Ap 3), m = macho, h = hembra. 27

8. Vista lateral izquierda de *Elasmopus bampo* Barnard, 1979. Macho de 12 mm y hembra de 11 mm, B.L.P. Mandíbula (Md), labio inferior (Li), detalle del palpo en el maxilípedo (Mxp), telson (T), gnatópodo 2 (G 2), urópodo 3 (Ur 3), diferencia del cefalón entre hembra y macho (C), detalle del epímera en el pleon de la hembra (PI), m = macho, h = hembra, i = vista interna. . . 30

9. *Quadrinemaera reshi*(Barnard, 1979) macho de 9 mm, B.L.P. Vista lateral izquierda del *hábitus*: detalle interno del gnatópodo 1 (G 1); gnatópodo 2 (G 2), urópodos (Ur), telson (T), m = macho, h = hembra, i = vista interna. . 33

10. *Pariphinotus galapagoanus* (Barnard, 1979) b) ejemplar de 3 mm, hembra, B.L.P. Vista lateral derecha y dorsal del *hábitus*, vista dorsal de la Cabeza (Cb), vista dorsal del pleonite 1 (bEp 1), antena 1 (A 1), antena 2 (A 2), Labio superior e inferior unidos (b Ls Li), maxila 1 (b Mx 1), maxilípedo (b Mxp), pleópodo 1 (b PI 1), b= vista lateral y dorsal de hembra de 3 mm. . . 36

11. *Pariphinotus galapagoanus* (Barnard, 1979) hembra, b) ejemplar de 3 mm B.L.P. Gnatópodo 1 (G 1), gnatópodo 2 (G 2), pereiópodo 1, 2, 3, 4 (P1, P2, P3 y P4), pleópodos (PI), urópodos (Urs), telson (T) 37

12. *Pariphinotus galapagoanus*(Barnard, 1979), hembra, a) ejemplar de 4.3 mm, b) ejemplar de 3 mm, c) ejemplar de 2.5 mm. Bahía de La Paz: Cabeza (Cb), epimero (Ep 1), pleópodos (Pl), urópodos (Urs), telson (T), antena 1 y 2 (A1 y A2), coxa 1 (Cox 1), mandíbula (Md), gnatópodo 1 (G1), maxilípedo (Mxp). Variaciones ilustradas. 38

13. *Pariphinotus galapagoanus* (Barnard, 1979), hembra, a) ejemplar de 4.3 mm, b) ejemplar de 3 mm. Bahía de La Paz: Gnatópodo 2 (G2), Pata 1, 2, 3, 4 y 5 (P1, P2, P3, P4, P5). Variaciones entre distintos tamaños. 39

14. *Podocerus fulanus* Barnard, 1962. Macho de 7 mm, B.L.P. Vista lateral izquierda del *hábitus*: b́asis del pereiópodo 5 (Bs), gnatópodo 2 (G 2), pereiópodo 1, 3, 4, 5 (P 1, P 2, P 4, P 5), antena 2 (A 2), detalle de la palma (p), *i*= vista interna, *o*= lado opuesto 42

15. *Podocerus fulanus* Barnard, 1962. Hembra de 6 mm (faltan pereiópodos 4 y 5), B.L.P. Vista lateral derecha del *hábitus*: gnatópodo 1 (G 1); gnatópodo 2 (G 2); coxas 2, 3, 4, 5, 6, 7 (Cx 2, Cx 3, Cx 4, Cx 5, Cx 6, Cx 7), labio superior (Ls), mitad del labio inferior (L i); *m* = macho, *h* = hembra, *i* = vista interna. 43

16. *Bemlos tehuecos* (Barnard, 1979), macho de 7 mm B.L.P, vista lateral del hábitus. Gnatópodo 1 y 2 (G 1, G2), b́asis e isquio de los pereiópodos 6 y 7 (P 6, P 7). Coxas 4 y 5 (Cx 4, Cx 5), dáctilo del gnatópodo 2 (Dc), palma del gnatópodo 1 (Pal). 46

17. *Bemlos tehuecos*(Barnard, 1979), macho de 7 mm y hembra de 6.5 mm B.L.P, vista lateral del hábitus: telson (T), gnatópodo 1 y 2 (G1, G2), mandíbula (Md), maxila 1 (Mx 1), epímera (Ep), labio inferior (Li), labio superior (Ls), coxa 3 y 7 (Cx 3, Cx 7) *m*= macho, *h*= hembra. 47

18.	Vista lateral derecha de <i>Erichthonius</i> cf. <i>brasiliensis</i> (Dana, 1853). Macho de 7 mm, B.L.P: Gnatópodo 1 (G 1), gnatópodo 2 (G 2), pata 3 (P 3), mandíbula (Md), maxila 1 (Mx 1), maxila 2 (Mx 2), ur (Urópodos), m = macho, h = hembra, i = vista interna.	51
19.	Vista lateral derecha de <i>Erichthonius</i> cf. <i>brasiliensis</i> (Dana, 1853). Hembra de 7 mm, B.L.P: gnatópodo 1 (G 1); gnatópodo 2 (G 2), maxilípedo (Mxp), m = macho, h = hembra, i = vista interna.	52
20.	Abundancia total de anfípodos en las distintas localidades para ambas fechas.	57
21.	Atributos ecológicos presentes en la taxocenosis de anfípodos asociados a <i>Sargassum</i> en Bahía de La Paz. Etapa adulta.	58
22.	Atributos ecológicos presentes en la taxocenosis de anfípodos asociados a <i>Sargassum</i> en Bahía de La Paz. Etapa joven.	59
23.	Comparación entre la talla y volumen desplazado de de <i>Sargassum</i> en distintas localidades y fechas, así como la abundancia promedio de las 5 especies de anfípodos mas abundantes representadas en ambas fechas. .	74
24.	La densidad se refiere al número de ramas secundarias de <i>Sargassum</i> colonizadas por algas epífitas.	78
25.	Promedio de la dimensión fractal en cada localidad para talos jóvenes. . .	80

Índice de tablas

1. Elenco sistemático y distribución de los anfípodos asociados a <i>Sargassum</i> en Bahía de La Paz. P.E. = Pacífico Este, G.C. = Golfo de California, E = Ecuador	48
2. Fenología estacional de <i>Sargassum</i> spp. según Núñez-López & Casas-Valdéz (1996). Cau=cauloides, Fil=filoide, R.sec.=ramas secundarias, Ae=aerocistos, Rec= receptáculos, Con= conceptáculos, P= presentes, S=ausentes, A=abundantes, E= escasos, F=frágil, D= en desarrollo.	70
3. Resultado del Análisis de Componentes Principales (CPA) aplicado a las variables predictor en talos adultos y jóvenes, el resultado indica la varian-za que explica cada componente.	75
4. Selección de predictores utilizando Modelos Lineales Generalizados (GLM).	76
5. Selección de predictores utilizando Modelos Aditivos Generalizados (GAM).	76
6. Valores de significancia para las distintas variables, con 95 % de confianza	113
7. Tabla de correlación entre variables para talos adultos (2012)	114
8. Tabla de correlación entre variables para talos jóvenes (2013)	115
9. Modelos lineales generalizados (GLM) para los datos de talos adultos, 2012. $* = Pr(> z)$	116
10. Modelos lineales generalizados (GLM) para los datos de talos jóvenes, 2013. $* = Pr(> z)$	117
11. Modelos Aditivos Generalizados (GAM) para los datos de talos adultos. $*Pr(> z)$	118

12. Modelos Aditivos Generalizados (GAM) para los datos de talos jóvenes,	
2013. $*Pr(> z)$	119

GLOSARIO

Aerocisto : Vesícula llena de gas que funciona como estructura de flotación en el alga.

Antena(s) :Primer y segundo par de apéndices cefálicos multiarticulados; fijos en el margen anterodorsal de la cabeza.

Anterior : Que se encuentra con cara hacia la parte frontal del organismo.

Apical : Sección terminal. Sinónimo de *distal*.

Apteroidal : Con múltiples prolongaciones digitiformes.

Arquitectura : Número, tamaño, forma y arreglo de las estructuras y espacios habitables para un organismo.

Artejo : Segmento o subdivisión de un apéndice.

Asociación : Interacción estrecha entre dos organismos, que dependen o no entre sí en alguna etapa de su ciclo.

Astetasco(s) : Estructura quimiosensorial, suave y tubular, que a menudo se encuentra en el flagelo antenular, también se conocen como vellos olfatorios.

Basibionte : Organismo que funciona como sustrato y hospedador para un epibionte.

Basis : Segundo artejo del pereiópodo.

Bentónico : Organismo de vida libre o sésil asociado al fondo del ambiente acuático; puede habitar un sustrato rocoso, arenoso o compuesto por organismos sésiles.

Biarticulado : Compuesto de dos artejos.

Bifurcado : Dividido en dos.

Birrámico : Que cuenta con dos ramas articuladas; la rama interna pertenece al endópodo y la externa al exópodo.

Carinado : Serie de terminaciones agudas.

Campo : Quinto artejo del pereiópodo.

Comensalismo : De la interacción entre dos organismos, en la que uno de ellos resulta beneficiado, mientras que el otro no muestra señales de ser perjudicado o beneficiado por el primero, al que se denomina comensal.

Complejidad : Sistema que cambia y evoluciona en tiempo y espacio debido a la interacción de sus partes constituyentes.

Coxa : Primer artejo de los gnatópodos y pereiópodos.

Dactilo : Artejo terminal de los apéndices torácicos y gnatópodos.

Densidad : En este estudio se refiere a la cantidad de estructuras del alga.

Depredación : Interacción interespecífica en la que un individuo de una especie persigue y caza a otro para alimentarse de él.

Descriptor : En estadística el término se utiliza para referirse a una variable respuesta.

Dimensión fractal : Para conseguir un objeto de dimensión d cuyas medidas sean el doble de las del primero se necesitan c iguales a este. La dimensión fractal se utiliza para representar la sinuosidad de un objeto.

Distal : Localizado al final de un punto de referencia dado.

Dorsal : Correspondiente a la parte superior del organismo.

Endito : Proyección que surge del margen interno de la región basal del apéndice.

Epifitas : Organismos que viven como epibiontes de una alga.

Epibionte : Organismos que crecen adheridos a otro organismo, y que dependen de él para subsistir, puede existir un intercambio trófico con el organismo que representa el sustrato.

Epifauna : Fauna que vive adherida a otro organismo.

Especie tipo : Ver holotipo.

Especie nominal : Especie originalmente designada.

Estípite : Estructura parecida a un tallo pero carente de tejido vascular, puede ser unicelular o pluricelular.

Estructuras secundarias : Se refiere a las estructuras presentes en un talo que modelan la arquitectura del microhábitat, y no corresponden a los ejes principales, que consisten en el sujetador, estipite y ramas primarias. Dependiendo el contexto incluyen: ramas secundarias, filoides, aerocistos, receptáculos y todos los epibiontes adheridos.

Estrategia de vida : Mecanismo adoptado por un organismo en alguna etapa de su ciclo de vida, que le confiere ventajas sobre el resto de organismos con los que interactúa en un tiempo y espacio.

Esternito : Superficie ventral esclerotizada, de un segmento corporal.

Exopodo : Rama externa del apéndice.

Facultativo : Se dice que una estrategia o mecanismo es facultativo cuando se expresa únicamente las veces que el organismo lo requiere, esta expresión depende de factores bióticos y abióticos en los que se encuentre inmerso.

Fenología : Estudio de los fenómenos estacionales de la vida animal, y vegetal y sus relaciones con el clima.

Filoide : Estructura semejante a una hoja.

Flagelo : Parte distal multiarticulada de las antenas 1 y 2.

Flagelo accesorio : Pequeña rama secundaria que se encuentra en la antena 1, emerge del margen distomedial del último artejo en el pedúnculo.

Fractal : Objeto compuesto de elementos decrecientes, que tiene la propiedad de que su aspecto y distribución estadística no se modifican cualquiera que sea la escala con que se observe. Mat. Serie en la cual la dimensión de Hausdorff Besicovitch excede la dimensión topológica.

Fronda : Conjunto de ramas o láminas que surgen del estípite, o rama principal en una macroalga.

Gammaridea : Suborden de anfípodos y el grupo más abundante en todas las regiones del mundo.

Gnatópodo : Dos primeros pereiópodos modificados con función alimenticia, pueden ser apéndices subquelados, simples o quelados.

Hábitat : Lugar de condiciones apropiadas para que viva un organismo, ya sea especie o comunidad.

Habitus : Forma general de un individuo.

Holotipo : Ejemplar que posee todas las características de una especie, o el único espécimen disponible a partir del cual la especie fue originalmente descrita y nombrada formalmente.

Hospedador : Que recibe huéspedes y les da alojamiento.

Incisor : Proceso cortante de la mandíbula, asociado a la lacinia mobilis y setas de limpieza.

Índice de diversidad de Shannon : Índice basado en la lógica de que la información en un sistema puede ser interpretada igual a un código. Mide la probabilidad de que al seleccionar un elemento al azar pertenezca a una especie, si la probabilidad es baja se expresa en un incremento del índice.

Índice de equidad de Pielou : indica que tan distribuídas están las especies en una comunidad.

Inquilinismo : Interacción simbiótica en la que una especie vive asociada a otro organismo en una relación no obligada.

Isquio : Tercer artejo de los toracópodos.

Iteróparo : Estrategia de vida que implica varios ciclos reproductivos en la historia de un organismo. Antónimo es seméiparo.

Juvenil : Etapa de vida de un individuo con todas las características del adulto pero inmaduro sexualmente.

Labio inferior : Placa bilobulada localizada en el margen inferior de la boca, usualmente con numerosas sétulas.

Labio superior : Lóbulo localizado en el margen anterior de la boca y entre bases de las mandíbulas.

Lacinia mobilis : Proceso dentado presente en la mandíbula de los peracáridos, con un proceso incisor.

Localidad tipo : Localidad geográfica en donde el ejemplar tipo fue recolectado por primera vez.

Malacostraca : Clase de crustáceos que representa el más alto nivel de miembros pertenecientes al subphylum. Generalmente se caracteriza por un par de ojos compuestos, antena y anténulas birrámeas; 5 a 8 pares de pereiópodos; abdomen usualmente con cinco pares de pleópodos birrámeos, un par de urópodos y telson.

Mandíbula : Tercer par de partes apéndices cefálicos.

Marsupio : Enditos especializados que se encuentran sobrepuestos y donde se desarrollan las crías, denominados ostegitos, se localiza en la parte ventral del individuo que emergen de las bases de los pereiópodos.

Maxila 1 : Cuarto par de apéndices cefálicos.

Maxila 2 : Quinto par de apéndices cefálicos.

Maxilípodo : Primer par de apéndices torácicos, debido a que el primer segmento torácico se encuentra fusionado con la cabeza.

Mero : Cuatro artejo de un pereiópodo.

Modelos Aditivos Generalizados : Modelo lineal con un predictor definido a través de una suma de funciones suaves de las covariables. Técnica no paramétrica que se adaptan mejor a estructuras no lineales.

Morfología : Estudio de la forma, estructura y desarrollo de los organismos.

Nativo : Especie que se distribuye únicamente en una región geográfica. Se dice que es nativa de dicha región.

Ostegito : Endito o excrecencia que emerge de la base de los pereiópodos 3-5 de las hembras. En hembras adultas, las placas se intercalan y sobreponen, formando una bolsa marsupial para el desarrollo de las crías.

Palma : Penúltimo segmento, sexto artejo o propodio de los natópodos o quelas de un crustáceo, generalmente es amplio.

Palpo : Exopodo multiarticulado que se encuentra en el margen externo de un apéndice generalmente asociado campo bucal.

Pastoreo : Actividad de alimentación que realizan los organismos herbívoros.

Peracarida : Superorden de crustáceos de acuerdo a *Martin et al. (2001)*. Se caracteriza por poseer lacinia mobilis en la mandíbula, marsupio formado por enditos pereopodales.

Pereiópodo : Pata ambulatoria en los crustáceos.

Perenne : Que está presente durante todo el ciclo anual.

Perifiton : Microorganismos que se encuentran adheridos en la periferia de otro organismo o cualquier sustrato; puede contener bacterias, hongos, diatomeas y restos de materia orgánica e inorgánica.

Posterior : Región más alejada de la cabeza de un animal o de la región inicial de una estructura.

Predictor : En un análisis multifactorial, es una variable que se utiliza para predecir un resultado, proviene de los factores que se miden para estimar su influencia sobre algún proceso o mecanismo.

Proceso molar : Porción subterminal del lóbulo en la mandíbula.

Producido : Que está expandido en un extremo.

Propodio : Sexto o penúltimo artejo de un pereiópodo.

Proximal : Región o parte más cercana a la base de una estructura, generalmente relacionado con a los segmentos basales de un apéndice o de un artejo.

Receptáculo : Estructura reproductiva presente en fucales; porción modificada de los filoides que almacena conceptáculos, dentro de los cuales se encuentran los gametos..

Segmento : Somita o subdivisión del cuerpo o tagma.

Serrado : Estructura con margen dentada.

Senescente : Que se encuentra en una etapa de madurez muy avanzada.

Seta : Extensión de la cutícula delgada y flexible; articulada, se localiza en la superficie del cuerpo o en un apéndice de un crustáceo.

Sétula : Microsetas, que generalmente emergen de una seta.

Setas plumosas : Seta con múltiples sétulas a lo largo de la estructura.

Somita : Segmento corporal que incluye el exoesqueleto; generalmente con un par de apéndices.

Somita abdominal : Segmentos corporales entre el tórax y telson; sinónimo de *pleome-ro o pleonite*

Talo : Cuerpo del alga.

Taxocenosis : Parte de la comunidad que pertenece a un grupo taxonómico en particular.

Taxonomía : Disciplina que se ocupa de nombrar y clasificar a los organismos con base a su morfología.

Telson : El segmento más posterior en el cuerpo de un crustáceo malacostraco.

Triturativo : Superficie generalmente asociada a apéndices bucales que generalmente presenta dientes que le permiten fragmentar el alimento.

Truncado : Con el margen distal transverso.

Urópodo : Apéndices generalmente birrámeos asociados al urosoma; que en anfípodos son los pares de apéndices asociados a los tres últimos somitas abdominales (urosoma).

Ventral : Superficie que se encuentra en la parte inferior del organismo.

Vestigial : Muy reducido, degenerado o escasamente desarrollado.

1. RESUMEN

La zona submareal de Bahía de La Paz alberga un ecosistema transitorio con las algas más conspicuas del Golfo de California, los bosques de *Sargassum* spp. Los anfípodos son sus epibiontes mas abundantes. Se desconoce a las especies que habitan, así como la interacción con el alga. Se extrajeron y analizaron 150 talos de 5 localidades en la bahía, talos adultos (mayo 2012) y jóvenes (abril 2013), para responder a: 1) ¿Cuáles son los anfípodos epibiontes?, 2) ¿Es distinta la estructura de su taxocenosis, espacial y entre etapas de *Sargassum*? aplicando atributos de abundancia, riqueza, diversidad y equitatividad, y 3) ¿Cuáles son las variables que definen la complejidad agregada de *Sargassum* spp. y si guardan relación con algún atributo?. Se registraron 17 especies de anfípodos y 16 algas epífitas. Se realizaron 8 diagnosis. *Pontogeneia nassa*, *Protohyale yaqui*, *Erichthonius brasiliensis* y *Podocerus fulanus* fueron las especies dominantes. No se registraron diferencias significativas entre Diversidad, Equitatividad y Riqueza en talos jóvenes y maduros, pero si entre localidades, así como las abundancias. Se aplicaron tablas de correlación y Análisis de Componentes Principales para seleccionar las variables estructurales de *Sargassum*; Modelos Lineales y Aditivos Generalizados, para relacionarlas con los atributos ecológicos. La abundancia fue la única variable afectada por la agregación de: dimensión fractal D , algas, fauna sésil, ramas secundarias, receptáculos y volumen desplazado. Se utilizó D para describir el estado fenológico de *Sargassum*, el cual estuvo relacionado con la abundancia de anfípodos en talos adultos y con dos especies (*P. nassa*, *P. yaqui*). Se sugiere que la complejidad agregada está definida por la interacción de las estructuras del alga, sus propiedades físicas, así como la presencia de epífitas y fauna sésil, éstas tuvieron un efecto en la abundancia total de anfípodos, como causa se sugiere el uso de hábitat y alimentación.

Palabras clave: arquitectura, interacción, epibiontes, dimensión fractal, Modelos Lineales Generalizados, Modelos Aditivos Generalizados.

2. ABSTRACT

The subtidal zone of Bahía de La Paz has a transitional ecosystem dominated by one of the most conspicuous macroalgae of the Gulf of California, the *Sargassum* spp forests. The most common epibiotic are the amphipods, however, the species names and the interaction with the algae are unknown. We collected and analyzed 150 thalli from five different locations in Bahia de La Paz, and during two dates, to answer the following questions: 1) What are the amphipod species associated to *Sargassum*? , 2) Is the structure of amphipod taxocenosis different spatial and between age of *Sargassum*?, we used abundance, richness, diversity and evenness, and 3) what are the variables that best define the aggregated complexity of *Sargassum* and their epibionts, and if they are related to the structure of the amphipod taxocenosis? We recorded 17 species of amphipods and 16 seaweeds, 8 diagnosis. *Pontogeneia nassa*, *Protohyale yaqui*, *Erichthonius brasiliensis* and *Podocerus fulanus* were the dominant. No statistical evidence was found to show differences in Diversity, Evenness and Richness between young and mature *Sargassum*, but statistical differences were found between locations. Correlation tables were analyzed and Principal Component Analysis to select the structural variables of *Sargassum*; Generalized Linear Models and Generalized Additive were used to relate the predictors with taxocenosis ecological attributes. Abundance was the only variable affected by aggregation of: fractal dimension (D), algae, sessile fauna, secondary branches, receptacles and displaced volume. We used D to describe the phenological stage of *Sargassum*, which was related to the total abundance of amphipods in adults, and with two species (*P. nassa*, *P. yaqui*). We suggest that the aggregated complexity is defined by the interaction of algal structures, physical properties, as well as the presence of algae and sessile fauna. These had effect on abundance of amphipods, as a cause, the habitat use and feeding is suggested.

Keywords: architecture, interaction, epibionts, fractal dimension, Generalized Linear Models, Generalized Additive Models.

3. INTRODUCCIÓN

3.1. Complejidad del hábitat

En un estudio que aborda la estructura física de cualquier hábitat, el término *complejidad* ha sido utilizado para denotar las características estructurales del medio circundante (Hacker & Steneck, 1990), las más evidentes son: tamaño, forma, textura, área de superficie, grado de angulosidad del sustrato y sinuosidad. En el ambiente acuático bentónico una parte de esa propiedad en el litoral está regulada por macroalgas foliosas (den Hartog 1982; Hacker & Steneck 1990; Hacker & Steneck 1991; Roberts & Poore 2005) y sus epífitas, ambas proveen de un microambiente mas estable y diverso de lo que sería sin su existencia (Williams & Seed, 1992), estas características son un factor que influye en la diversidad y abundancia de la fauna bentónica alojada.

En Bahía de La Paz, se encuentra uno de los ecosistemas transitorios con mayor complejidad, constituido por las macroalgas mas conspicuas de la región, comúnmente llamados *bosques de Sargassum*, estas agregaciones sirven de refugio a invertebrados, larvas, juveniles y adultos de peces, precisamente por la estructura física que provee múltiples tipos de superficies para la fijación de algunos organismos sésiles, el establecimiento de otros bentónicos, y espacios de alimentación o refugio para nadadores.

El estudio de la complejidad en macroalgas comenzó en los 90's, la definición generó controversia, por lo que se propuso la aplicación del término *arquitectura* para referirse a los atributos estructurales y espaciales que definen un hábitat (Hacker & Steneck, 1990): particularmente el número, tamaño, forma, así como el arreglo de los espacios y estructuras habitables para un organismo, generando así un nuevo concepto, mas correcto para el estudio de la estructura espacial en un hábitat, sin embargo, actualmente la mayoría de las investigaciones siguen refiriéndose a estas propiedades como constituyentes de la *complejidad estructural*, y utilizan el término indistintamente de *arquitectura*.

Este estudio pretende quebrantar la problemática conceptual, por lo que la metodología y resultados están diseñados para evaluar la *complejidad*, concepto que se complementó con un adjetivo sugerido por [Manson \(2001\)](#), quien definió *complejidad agregada* como la interacción de múltiples elementos que da como resultado una respuesta o comportamiento referido como *complejo*. De este concepto surge la hipótesis de que cada ecosistema y a una menor escala, cada hábitat posee una complejidad específica determinada por sus elementos, ya sean superficies artificiales o basibiontes. Esta arquitectura es percibida de distinta manera por los organismos residentes, dependiendo de su tamaño, necesidades biológicas y ecológicas ([Morse et al. 1985](#); [Williamson & Lawton 1991](#)).

Las macroalgas poseen una morfología diversa, su biomasa constituye parte de la dieta y son excelentes hospedadores de invertebrados y peces. Resultados de investigaciones en macroalgas, indican que la arquitectura del hospedador es el mejor predictor cuando se trata de describir la estructura de su fauna epibionte ([Parker et al. 2001](#); [Gestoso et al. 2012](#)). Las extensiones que cubren en el ambiente intermareal y submareal forman desde pequeños parches, hasta enormes mantos con permanencia transitoria llamadas *pseudoperennes*, o durante todo el año *perennes*.

De su cualidad ocupacional y estrategia de vida con la que han evolucionado, depende en gran medida la sincronización, invasión y establecimiento de la fauna que albergan. Algunas especies de crustáceos peracáridos han desarrollado la capacidad de seleccionar un nuevo hospedador, siempre y cuando se encuentre dentro del rango de dispersión que caracteriza a cada especie durante su fase planctónica; este comportamiento de saltos se presenta de manera más intensa en regiones templadas, donde los invertebrados se han adaptado a un ambiente ampliamente fluctuante ([Edgar & Klumpp, 2003](#)).

La interacción entre el alga hospedador y sus epibiontes asociados puede ser de cuatro tipos: mutualista ([Antonio 1985](#); [Bronmark 1989](#)); inquilinismo ([Barnard & Karaman, 1991](#)); pastoreo ([Viejo, 1999](#)) y comensalismo. Los anfípodos destacan como inquilinos y

realizan pastoreo; cumplen con funciones que benefician a su hospedador, como el control de algas epífitas (generalmente filamentosas) que habitan en las frondas, así como en el consumo de biomasa bacteriana, fúngica y microalgas que forman una película conocida como *perifiton* (Steneck 1983; Duffy 1990; Duffy & Hay 2000), se sabe que estos componentes en alta abundancia disminuyen el éxito de *Sargassum* (Sánchez-Rodríguez & Hernández-Carmona, 1998).

Los crustáceos peracáridos son el grupo más abundante de los invertebrados que habitan tanto en fanerógamas (Duffy & Hay 2000; Winfield *et al.* 2007) como en macroalgas marinas del género *Sargassum* (Tanaka & Leite 2003; Jacobucci & Leite 2008), se presentan en densidad de miles de individuos por metro cuadrado, lo que da como resultado un importante impacto sobre el ecosistema bentónico.

3.2. Los bosques de *Sargassum* en Bahía de La Paz

En la nueva clasificación, el género *Sargassum* pertenece al reino Chromista (Adl *et al.*, 2005), Phylum Heterokontophyta, Clase Phaeophyceae, Orden Fucales y Familia Sargassaceae. Cuenta con mas de 400 especies que se distribuyen en aguas tropicales y templadas (Phillips, 1992). Las especies se caracterizan además de su tono marrón, por poseer un sujetador discoidal o de tipo apteroidal, estípites que funcionan como una estructura de sostén, análoga al tallo de una planta, múltiples ramas secundarias que emergen de otras primarias, vesículas gaseosas que utilizan para la flotación, y estructuras laminares en forma de hojas llamadas filoides (Fig. 1).

En el Golfo de California *Sargassum* es el componente mas conspicuo de todas las macroalgas (Pacheco-Ruíz *et al.*, 1998). Su biomasa se ha estimado en 13 kg m⁻² para Bahía de La Paz (Hernández-Carmona *et al.*, 1990), 3.42 kg m⁻² en Bahía Concepción (Casas-Valdez *et al.*, 1993) y entre 4.6 a 22 kg m⁻² en el golfo central (Pacheco-Ruíz *et al.*, 1998); se estimó una producción de 18,901 toneladas anuales (Fajardo León 1994;

Hernández-Carmona *et al.* 1990). Presenta una condición pseudoperenne; su reproducción puede ser sexual o asexual; deja sujetadores a partir de los cuales se regeneran nuevos talos cada temporada.

La tasa de crecimiento de *Sargassum* está regulada principalmente por la temperatura, en la bahía presenta simultáneamente sus máximas longitudes entre marzo y mayo (Suarez-Castillo *et al.*, 2013), posterior a este periodo en el que se lleva a cabo la reproducción comienza un proceso de fragmentación natural (McCourt 1984; Espinoza & Rodríguez 1989; Muñetón-Gómez & Hernández-Carmona 1993). Otro factor que regula su distribución a escala geográfica es el tipo de sustrato, en la bahía. La región noroeste ocupa las mayores extensiones semicontínuas de rocas, condición que favorece el reclutamiento y mantenimiento de sus poblaciones en Bahía de La Paz (Casas-Valdez *et al.*, 1993).

Algunos autores han sugerido al genero *Sargassum* como una macroalga con potencial de explotación, por su contenido en alginatos, debido a la enorme cantidad de biomasa que genera, principalmente al finalizar la primavera (Hernández-Carmona *et al.* 1990; Casas-Valdez *et al.* 1993). En países de oriente se comercializa procesado (Abbot, 1988); además se ha sugerido como un complemento alimentario para aves y fertilizante (Hernández-Carmona *et al.*, 1990). Algunas especies de este género aparentemente no presentan mortalidad denso-dependiente, es decir, que son capaces de crecer activamente en condiciones de altas densidades sin ser afectadas (Georgina-Rivera, 2003).

Llegan a formar bosques marinos en el ambiente submareal y proveen los siguientes servicios ecosistémicos: aportación de materia orgánica, reciclamiento de nutrientes, fijación de CO₂; son consumidos directamente por peces, equinodermos, moluscos o crustáceos, estos grupos a su vez almacenan energía que se distribuye en una diversa y compleja trama trófica (Riosmena-Rodríguez, 2009).

Su presencia añade complejidad estructural al hábitat, incrementa la disponibilidad de alimento, sustrato y refugio a la fauna de invertebrados y peces (Parker *et al.* 2001;

Huang *et al.* 2007; Suarez-Castillo *et al.* 2013). Los bosques de *Sargassum* en el Golfo de California actualmente son considerados un hábitat crítico para la permanencia de reservas marinas (Sala *et al.* 2002; Suarez-Castillo *et al.* 2013), además de un soporte físico, los organismos prefieren refugiarse entre las frondas debido a la cantidad de metabolitos secundarios que las vuelve menos atractivas para el forrajeo (Duffy & Hay, 1994).

3.3. Anfípodos

El Orden Amphipoda pertenece a un grupo de crustáceos del superorden Peracarida, en el cuál se agrupan tanaidáceos, cumáceos, isópodos y lofogastros. Se han descrito alrededor de 8,000 especies en todo el mundo, tan solo en México se tiene registro de 950 hasta el 2004 (10 % de la cifra mundial).

Los peracáridos se caracterizan por carecer de etapas larvales, los individuos se desarrollan dentro de una bolsa marsupial en la hembra, construida con extensiones que emergen del pereión llamadas *ostegitos*, después de la eclosión permanecen en el marsupio hasta que se desarrollan y son liberados por la madre, algunos presentan cuidado parental, que puede durar hasta tres meses (Thiel, 2009).

Los anfípodos carecen de cefalotórax, el primer segmento torácico está fusionado a la cabeza, cuentan con un abdomen dividido en dos, la mayoría están comprimidos lateralmente y cuentan con placas coxales largas y ojos compuestos (Fig.2). Las diversas estructuras bucales y forma de los gnatópodos, les han permitido explotar diversos recursos alimenticios.

La variación de los pereiópodos incide en su capacidad para caminar, reptar, nadar, excavar, ramonear y sujetarse a su hospedador, los pleópodos facilitan la respiración y constituyen un mecanismo dispersor de materia orgánica además de intervenir en la natación; la principal función de los gnatópodos es para sujetar a la hembra durante

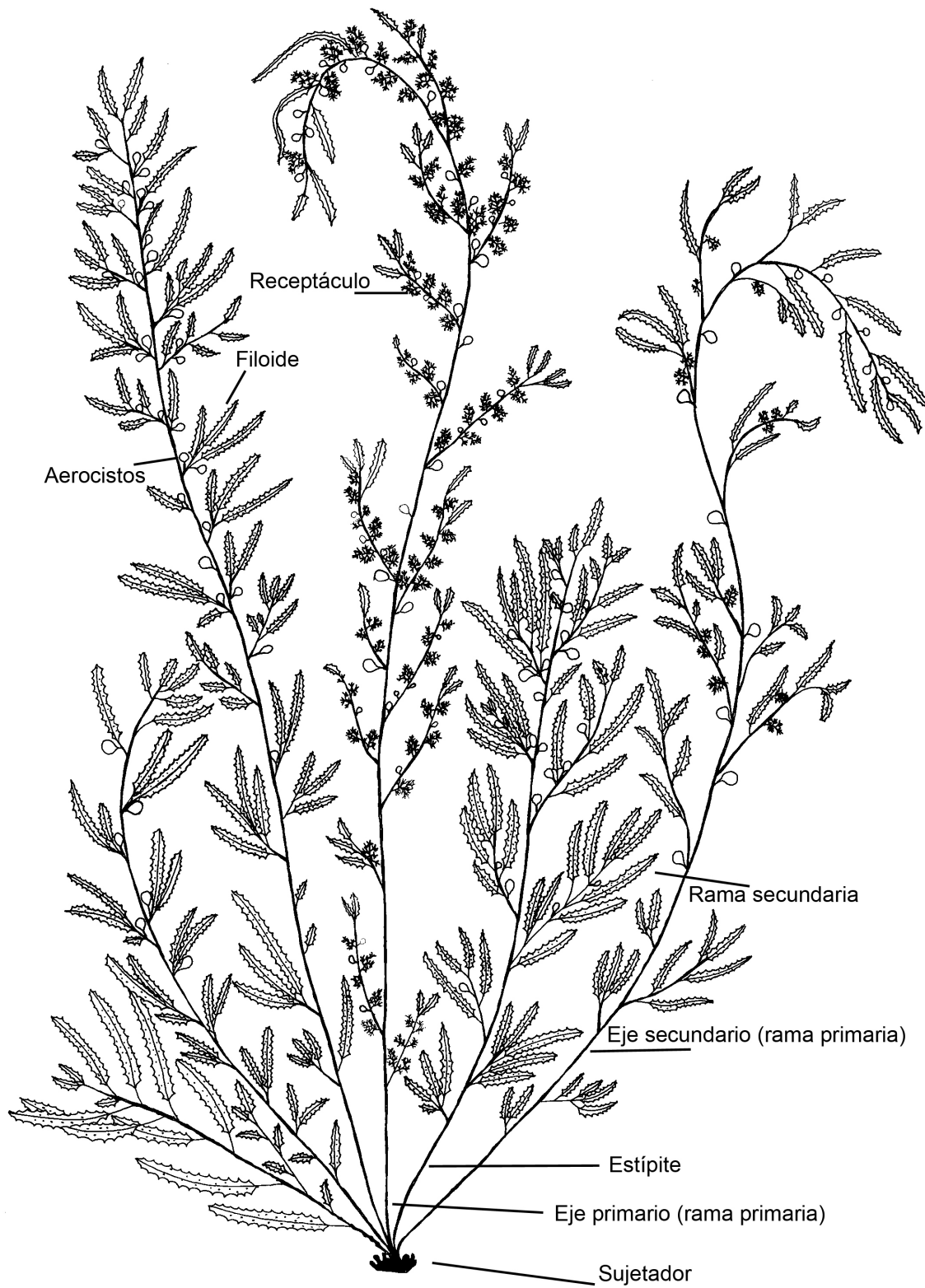


Figura 1: Morfología básica de un talo de *Sargassum*.

la cópula, pero no se restringen a eso, los urópodos por otra parte funcionan para la locomoción, estabilización y reproducción (Winfield *et al.*, 2007).

Los anfípodos forman parte sustancial del bentos y plancton en ambiente marino, dulceacuícola, semi-terrestre y terrestre. Algunas especies marinas que habitan en el fondo utilizan como mecanismo dispersional las frondas de macroalgas desprendidas (Thiel, 2003), posteriormente su éxito en el hábitat flotante dependerá de la biología de ambos, así como de la temperatura del agua y disponibilidad de nutrientes; estos factores físico-químicos determinan la longevidad y supervivencia de macroalgas flotantes (Edgar, 1987).

En cualquier ambiente, los anfípodos han sido considerados relevantes componentes de la trama trófica por su abundancia y biomasa, contribuyen con la producción secundaria bentónica debido a su aporte en alimento para depredadores de orden superior como crustáceos decápodos y peces (Duffy & Hay, 2000), por otro lado también participan en la remoción de sedimento y reciclamiento de materia orgánica.

Además de la complejidad estructural del hábitat, diversos autores han documentado que la variación en la composición de los anfípodos a escala regional es afectada por factores bióticos y/o abióticos como: hidrodinámica, temperatura, cantidad de luz, productividad primaria y secundaria, presencia de depredadores, alimento disponible o tamaño del manto (Norton & Benson 1983; Eckman *et al.* 1989; Duffy & Hay 1991; Viejo 1999; Conradi & López-González 2001; Tanaka & Leite 2003; Wikström & Kautsky 2004; Roberts & Poore 2005; Schmidt & R.E. 2007; Cacabelos *et al.* 2010a). Cabe mencionar, que la biomasa de perifiton y la presencia de algas epífitas son también recursos que inciden en la composición debido a que son empleados como alimento o refugio (Taylor & Colle 1994; Parker *et al.* 2001).

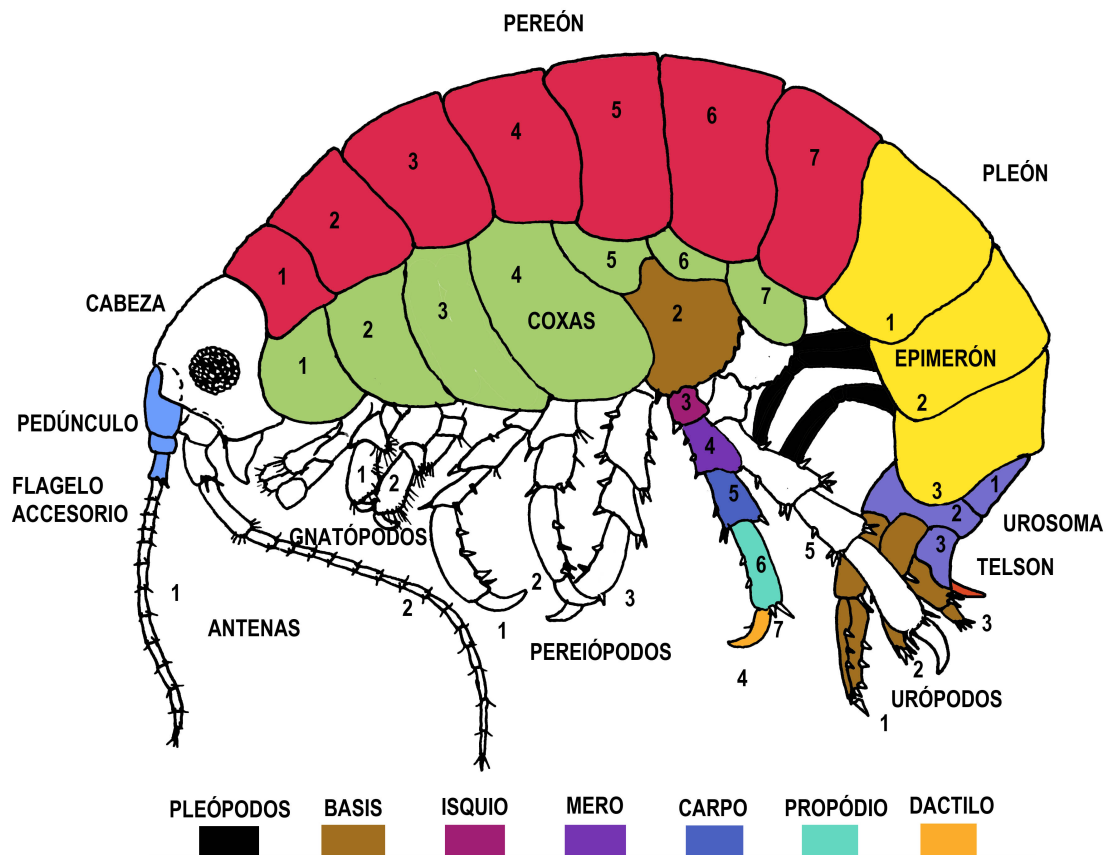


Figura 2: Vista lateral izquierda del *hábitus* de un anfípodo gammarido. Morfología básica de *Protohyale yaqui*, hembra.

4. ANTECEDENTES

Las investigaciones sugieren que la complejidad estructural es el principal factor que regula la composición y distribución de los anfípodos (Duffy & Hay 1991; Taylor & Colle 1994; Huang *et al.* 2007); que la densidad de epifauna es mayor en macroalgas con talos más complejos y livianos (Hacker & Steneck, 1990). Por ejemplo, la fauna que habita en *Cystophora retroflexa* es mas abundante, comparada con la que se aloja en *Carpophyllum plumosum* (Taylor & Colle, 1994), así como en *Sargassum muticum* y *Halidrys siliquosa* (Wernberg *et al.*, 2004).

Se sabe que el patrón observado se debe a un aumento en el área de superficie y estructuras secundarias, que aportan un mayor espacio y diversidad de hábitat para la fauna que albergan. La arquitectura también depende del ciclo de vida del hospedador, esta modificación ofrecerá recursos distintos para el establecimiento de epibiontes (Stoner 1980; den Hartog 1982; Winfield *et al.* 2007).

Las principales contribuciones al estudio de la interacción entre macroalgas y sus epibiontes se han enfocado en especies invasoras, debido a los efectos perturbadores que generan en el ambiente receptor (Conklin & Smith 2005; Byers *et al.* 2010; Irigoyen *et al.* 2011; Tamburello *et al.* 2013). En el Atlántico y Pacífico, se han realizado estudios que enfatizan la importancia de los peracáridos asociados a *Sargassum*, son múltiples y comenzaron hace ya algunas décadas (Stoner & Greening 1984; Edgar & Klumpp 2003; Tanaka & Leite 2004; Jacobucci *et al.* 2009; Hay *et al.* 2011).

Pocos estudios abordan la interacción entre los anfípodos y la morfología del *Sargassum*. En el Golfo de California existen algunas investigaciones acerca de la fauna asociada a macroalgas, pero únicamente describen a grandes rasgos la estructura general del total la fauna asociada tanto a rodolitos como a *Sargassum* (Steller *et al.* 2003; Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez 2004; Foster *et al.* 2007; Suarez-Castillo *et al.* 2013) en Bahía Concepción y Bahía de La Paz respectivamente.

5. JUSTIFICACIÓN

Las especies del género *Sargassum* aportan servicios ecosistémicos en el Golfo de California, actualmente son considerados como hábitats críticos (Riosmena-Rodríguez 2009; Suarez-Castillo *et al.* 2013). Por otro lado, se ha propuesto que es posible realizar una explotación sostenible si se considera a la cosecha como un recurso (Hernández-Carmona *et al.*, 1990). Para consumir esta actividad antes se deben realizar estudios, entre los que destaca la interacción entre las algas y la fauna epibionte. Los anfípodos son el grupo más relevante en los mantos ubicados dentro de la Bahía de La Paz (Suarez-Castillo *et al.*, 2013); constituyen de 40 a 90 % de la fauna epibionte en cada talo (obs. pers.). Son un grupo clave tanto para el control de epífitos, como para la persistencia de consumidores de segundo orden, ya que constituyen la dieta de peces pertenecientes a las familias Scorpenidae (Kuak *et al.*, 2005), Engraulidae (Tudela & Palomera, 1997), Carangidae (Platell, 1997), Urolophidae, Triglidae, Platycephalidae, Sillaginidae, Gerreidae, Mullidae, Pempherididae (Platell & Potter, 2001) y Syngnathidae (Teixeira & Musick, 2001).

Por su aportación ecológica, es importante el conocimiento de los anfípodos epibiontes. El primer acercamiento taxonómico fue realizado por Barnard (1979), quien efectuó descripciones y diagnosis de las especies presentes en el Golfo de California, sin embargo, varias de las observaciones del material recolectado no concuerdan con caracteres diagnósticos que Barnard utiliza, y otros a los que no se refiere. Es por ello que se realizó la diagnosis de las especies mas abundantes, para contribuir a la reducción de incertidumbre taxonómica que ha generado este grupo en todo el mundo.

Por otro lado, se desconoce cuáles son las especies de anfípodos que coexisten en los mantos de *Sargassum*, ya que el estudio de Barnard es puramente taxonómico y no existe otro acerca de su ámbito ecológico. Se ignora cuales son las variables físicas y ambientales que favorecen su persistencia, afectan su distribución o abundancia. Este

estudio tiene por objetivo contribuir con el progreso de esta información, al evaluar la interacción de los anfípodos identificados con el hospedador; analizar su respuesta a la complejidad agregada que provee *Sargassum* y epibiontes, en una escala reducida.

6. HIPÓTESIS

Estadísticas

H_{01} : La estructura de la taxocenosis de anfípodos (Riqueza S , Equitatividad J' , Diversidad H' , Abundancia N) es igual en todas las localidades, a distinta profundidad, distancia, así como entre talos maduros y jóvenes

H_{02} : Las variables predictoras de la complejidad agregada de *Sargassum*, no tienen influencia en la estructura de la taxocenosis de anfípodos asociados a *Sargassum*.

H_{03} : La estructura de la taxocenosis de anfípodos no está influenciada por los factores bióticos (cobertura de fauna sésil y algas epífitas).

7. ÁREA DE ESTUDIO

Comprendió la zona litoral de Bahía de La Paz, el cuerpo costero más grande y profundo del Golfo de California, con 80 km de largo y 35 km de ancho. Presenta un gradiente batimétrico al sur con profundidades entre 10-450 m en el norte (Obeso-Nieblas, 2003). Considerada de alta importancia comercial principalmente en los sectores turístico y pesquero, en el interior se ubica la ensenada de La Paz, que confluye con la zona urbana. La región presenta un clima seco y árido (BW h) según la clasificación de Köppen (Kottek *et al.*, 2006).

La evaporación promedio anual es de 215 mm, excede la cantidad de precipitación (180 mm promedio anual), con lluvias en verano y otoño originadas por tormentas tropicales (Obeso & Jiménez, 1989). Durante invierno los vientos dominantes provienen del noroeste con intensidades de 4 m s^{-1} , en verano del sur con intensidades medias de hasta 3 m^{-1} (Martínez-López *et al.*, 2001). En primavera la productividad primaria es máxima ($16 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) y mínima en septiembre ($2 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) (Reyes-Salinas *et al.*, 2003). Los fondos de la bahía son de arena con fragmentos de carbonato de calcio, el régimen de marea es mixto semidiurno con un intervalo mayor a 1 m durante mareas vivas, la velocidad de la corriente depende de las mareas.

Se eligieron cinco localidades, para comparar diferencias en la taxocenosis de anfípodos, y en la estructura de los talos. Se seleccionaron con el siguiente criterio: por la disponibilidad de sustrato (Velasco García, 2009), diferenciación hidrográfica (Obeso-Nieblas, 2003), por ser accesibles y con distribución continua. Botafuego L1 ($24^{\circ}45'37''$ N; $110^{\circ}40'24''$ W), El Saladito L2 ($24^{\circ}35'52''$ N; $110^{\circ}44'48''$ W), Mesa del Tesoro L3 ($24^{\circ}28'29''$ N; $110^{\circ}41'37''$ W), Sauzoso L4 ($24^{\circ}18'59''$ N; $110^{\circ}38'24''$ W en 2012 y $24^{\circ}16'1''$ N; $110^{\circ}38'24''$ W en 2013) y El Quelele L5 ($24^{\circ}12'15''$ N; $110^{\circ}32'6''$ W) (Fig. 3). Estudios anteriores registraron datos de biomasa de *Sargassum* spp., así como la composición de invertebrados, por lo que este estudio es considerado una contribución con el monitoreo.

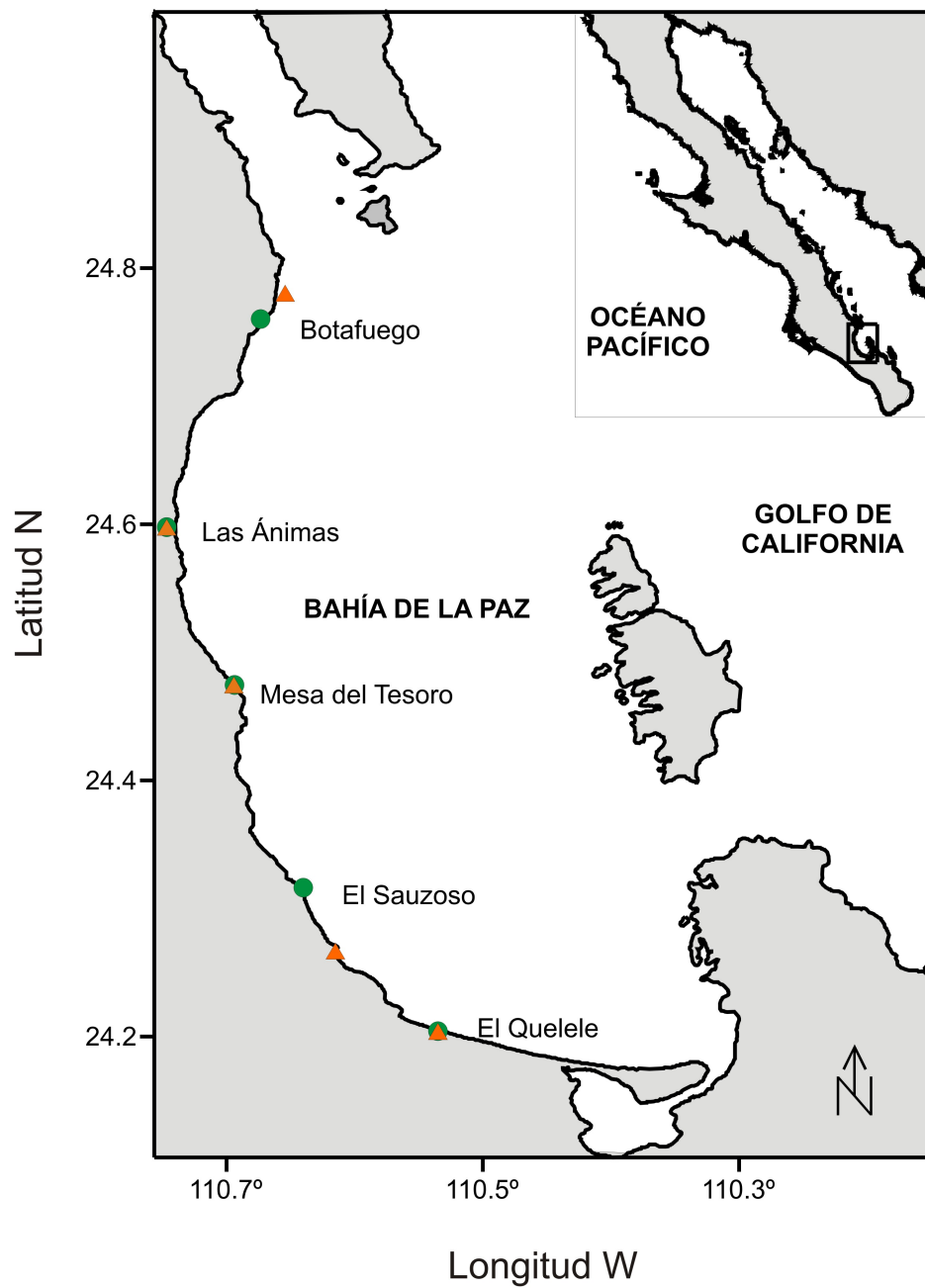


Figura 3: Bahía de La Paz, localidades de estudio: Bota Fuego *L1*, El Saladito *L2*, Mesa del Tesoro *L3*, El Sauzoso *L4* y El Quelele *L5*. Los puntos verdes indican el muestreo efectuado en mayo de 2012, muestras de talos maduros; los triángulos representan la recolecta de talos jóvenes en abril de 2013.

8. RECOLECTA Y PROCESAMIENTO DE MUESTRAS

Campo

Las muestras se extrajeron por medio de la técnica de buceo SCUBA de norte a sur a lo largo de la bahía. Para estimar el tamaño de muestra se realizó un muestreo prospectivo. Se recolectaron 50 talos en cinco estaciones, se aplicaron tres métodos a los datos obtenidos: 1) una curva de acumulación de especies con y sin proporciones, que se utilizó para determinar la cantidad de talos que se requieren para obtener las especies de anfípodos representativas, el resultado fue de cuatro, 2) una curva de media vs desviación estándar que utiliza abundancias totales acumuladas, sirve para evaluar la variabilidad de las abundancias en muestras acumuladas, el resultado fue de 10, 3) comparación de distribución utilizando la función ji-cuadrada que emplea valores observados y esperados de cada muestra (Zar, 1996), se utilizó para determinar si una distribución acumulada observada era igual a la esperada, el resultado fue de 10 talos. El tamaño de muestra que se fijó en 15 talos para amortiguar los posibles errores.

Las recolectas se realizaron en abril de 2011 (prospectivo), mayo de 2012 y abril de 2013, con el objetivo de obtener ejemplares representativos con talos jóvenes en 2013 (juveniles, jóvenes a y b, maduros a) y adultos en 2012 (maduros b y senescentes), para esta clasificación se utilizó el criterio de Núñez-López & Casas-Valdéz (1996). En el muestreo prospectivo se recolectaron de manera aleatoria ocho talos en cada localidad, para analizar la variabilidad en las características físicas del alga, así como en los atributos ecológicos de los anfípodos.

Con los datos resultantes se diseñó un muestreo sistemático adaptado para reducir el error en los datos, sin embargo, por las condiciones del oleaje no fue posible aplicarlo en todas las localidades: en L1 se colocaron tres transectos de 30 m paralelos a la línea de costa, dejando un espacio de dos m entre cada transecto; se desprendió un talo cada cinco m a lo largo de cada transecto. En L2, L3, L4 y L5 se colocaron tres transectos que

partieron del mismo punto, simulando un asterisco, se extrajo un talo a 1, 3, 6, 10 y 15 m, partiendo el centro de cada transecto. El sujetador se desprendió con una espátula; se introdujo suavemente (comenzando desde la parte inferior del talo) dentro de una bolsa de malla con abertura de 500 μ , recomendada por Tanaka & Leite (1998) para estudios ecológicos en peracáridos. Se almacenó inmediatamente hidratado y se fijó en formol al 10 % para su traslado al laboratorio.

Cabe mencionar que los datos del muestreo prospectivo, además de las muestras obtenidas para el diseño del muestreo, se utilizaron con fines comparativos entre las composición y abundancia de las principales especies, así como la longitud y volumen del talo, ésto con el objetivo de contrastar 3 años consecutivos.

Laboratorio

Los talos se agitaron en agua dulce para separar a los organismos en tamices con abertura de 500 μ , se examinó cada talo bajo el estereoscopio para extraer la fauna adherida, se identificaron las algas epífitas, los organismos móviles y se caracterizaron en grandes grupos (poliquetos, equinodermos, platelmintos, gasterópodos, anomuros, cárideos e isópodos). Los anfípodos se colocaron en frascos con etanol al 70 % para su preservación. Cada grupo de organismos de cada talo se separaron en un frasco independiente. Para contarlos se utilizó un estereoscopio, se registró su abundancia por especie, así como la total en cada talo (Ind/talo). A continuación se describe el método, análisis, resultados y discusión que se efectuaron para cumplir con los objetivos preestablecidos.

9. CAPITULO I. Anfípodos asociados a *Sargassum*

9.1. Objetivos

Objetivo general

Identificar las especies de anfípodos que habitan los bosques de *Sargassum* en Bahía de la Paz.

Cuestiones particulares

¿Cuáles son las especies de anfípodos bentónicos que habitan en los bosques de *Sargassum* spp.?

¿Existen diferencias con respecto a las descripciones originales?

9.2. Material y métodos

Para la identificación taxonómica se examinaron y separaron varios ejemplares de los distintos morfotipos de anfípodos, se disectaron individuos hembra y macho por especie, posteriormente se realizaron inclusiones semi-permanentes de cada pieza y se aplicó miel como medio de montaje. La identificación se realizó con ayuda de expertos y bibliografía especializada propuesta por [García-Madrigal \(2007\)](#). Las muestras se almacenaron en el Laboratorio de Botánica Marina de la Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS) y el material identificado se depositó tanto en la UABCS como en la sección de crustáceos de la Colección de Invertebrados; Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Marinos (LABSIM), Universidad del Mar, Puerto Ángel, Oaxaca. Se realizó una diagnosis y discusión de las especies mas abundantes que presentaron dife-

rencias con respecto a las descripciones originales. Se tomaron fotografías con distintos enfoques a las siguientes piezas: antena 1, antena 2, mandíbula, maxila 1, maxila 2, maxilípodo, labio inferior, labio superior, patas 1-7, urópodos 1-3, pleópodos 1-3 y telson. Las imágenes ampliadas se ensamblaron y editaron en blanco y negro con el programa PhotoShop, posteriormente se imprimieron y calcaron sobre papel albanene, al mismo tiempo que se observó al microscopio para corroborar los detalles. Los dibujos se escanearon, las imágenes resultantes se ajustaron a un tamaño considerable y se editaron para exponer las piezas y hábitos en láminas.

9.3. Resultados

SISTEMÁTICA

Superorden Peracarida Calman, 1904

Orden Amphipoda Latreille, 1816

Suborden Gammaridea Latreille, 1802

Familia Hyalidae Bulycheva, 1857

Género *Protohyale* Bousfield & Hendrycks, 2002

Protohyale yaqui (Barnard, 1979)

(Figuras 4, 5)

Hyale yaqui Barnard 1979: 104, figs. 57-59, descripción de hembra y macho (localidad tipo: Golfo de California, Puerto Peñasco); *Protohyale yaqui* Bousfield & Hendrycks 2002: 70, fig. 40; Brusca & Hendricks 2005: 145.

Material examinado: un macho y una hembra ovada, disectados. El Quelele, Bahía de La Paz. 2 de Abril del 2013, entre *Sargassum*. Recolector A.E. Hernández-Cisneros.

Distribución general: Costa oeste de Baja California y Golfo de California.

Notas ecológicas: Se ha encontrado en el intermareal, en profundidades de 0-7 m, en bosques de *Sargassum*, mantos de rodolitos, *Acanthophora spicifera*, pastos marinos y otras macroalgas.

Diagnosis: (basada en macho de 8.6 mm y hembra de 6.6 mm)

Su morfología externa generalmente se observa como en la ilustración (Fig. 5). Tres artejos proximales de la antena 1 con longitud igual que el cefalón, con uno o dos as-tetascos en la parte inferior de cada artejo en el flagelo. Tercer artejo de la antena 2 de mayor tamaño que el segundo; artejos proximales del flagelo estrechos, pero su longitud se va extendiendo hacia el ápice de la antena; antena 1 sobrepasa la mitad de la longitud de la antena 2. Incisor de la mandíbula con 7 dientes, 2 espinas incisivas; molar moderadamente triturativo con una seta larga. Placa interna de la maxila 1 con dos setas largas. Placa interna del maxilípodo con tres espinas distales y 6 setas largas plumosas (una entre cada seta robusta y cuatro proximales a la última seta robusta). B́asis del gnatópodo 1 en el macho con una seta robusta posterodistal, propódio subrectangular, isquio y basis del gnatópodo 2 redondeados anterodistalmente, propodio con una seta robusta anteroproximal, palma ligeramente oblicua con una protrusión cuadrada cerca de la base del dactilo y un borde redondeado con dos setas robustas en el embone del d́actilo. Dos setas robustas largas en la región distal del propódio en todos los pereiópodos, con una o dos setas delgadas intercalares; margen posterior del artejo 2 en los pereiópodos 3, 4 y 5 carinado, más pronunciado en el quinto, con una muesca a la mitad del margen. Epímera 2 y 3 con una ligera proyección posterodistal.

Comentarios taxonómicos

Barnard (1979) realizó la descripción de *Hyale yaqui*, machos y hembra de 4.2 y 6.2 mm, con respecto a esta descripción original se observó que el margen del propódio en los pereiópodos del material examinado, presenta únicamente dos racimos de setas, diferente a los tres que Barnard ilustra; la basis del pereiópodo 5 exhibe un margen carinado con setas intercalares, característica que no se define en la ilustración del autor.

Variaciones en la hembra

En la basis del gnatópodo 1 la hembra presenta dos setas robustas marginales y dos distales, siendo que Barnard menciona ausencia de setas; los artejos de los pereiópodos son más anchos; el propódio de los pereiópodos 3, 4 y 5 se estrecha proximal al carpo. El artejo 2 del gnatópodo 1 carece de setas posteriores; el del pereiópodo 2 cuenta con dos setas robustas largas distales. Telson mas redondeado que en el macho. En cuanto a las estructuras bucales, el labio inferior presenta lóbulos redondeados en la hembra, Barnard únicamente ilustra el que pertenece al macho, con lóbulos triangulares, igual que en el material examinado.

De acuerdo a la evidencia presentada, podemos concluir que el material examinado corresponde a un par de adultos, hembra y macho, de la especie nominal descrita por **Barnard (1979)**. Por el momento no es posible definir con certeza a que se deben las variaciones, se descartó la edad, ya que también se analizaron ejemplares del tamaño que menciona el autor y coinciden con los adultos.

Familia Ampithoidae Stebbing, 1899

Género *Ampithoe* Leach, 1814

Ampithoe plumulosa Shoemaker, 1938

(Figuras 6, 7)

Ampithoe plumulosa **Shoemaker 1938**: 16 fig. 1 (localidad tipo: La Jolla, California). —**Shoemaker 1942**: 39—**Barnard 1964**: 111. —**Barnard 1965**: 20, figs. 11-12. —**Barnard 1969**: 190. —**Barnard 1979**: 18. —**Conland & Bousfield 1982**: 50, fig. 4. —**Barnard 1991**: 198. —**Barnard & Karaman 1991**: 103.

Material examinado: 2 ejemplares: un macho y una hembra ovada (ejemplares disectados), Punta Mechudo, Bahía de La Paz, 1-Abr-2013, entre *Sargassum*, 0.5-1 m. Recolector: A.E. Hernández-Cisneros.

Distribución general: Columbia Británica a Ecuador.

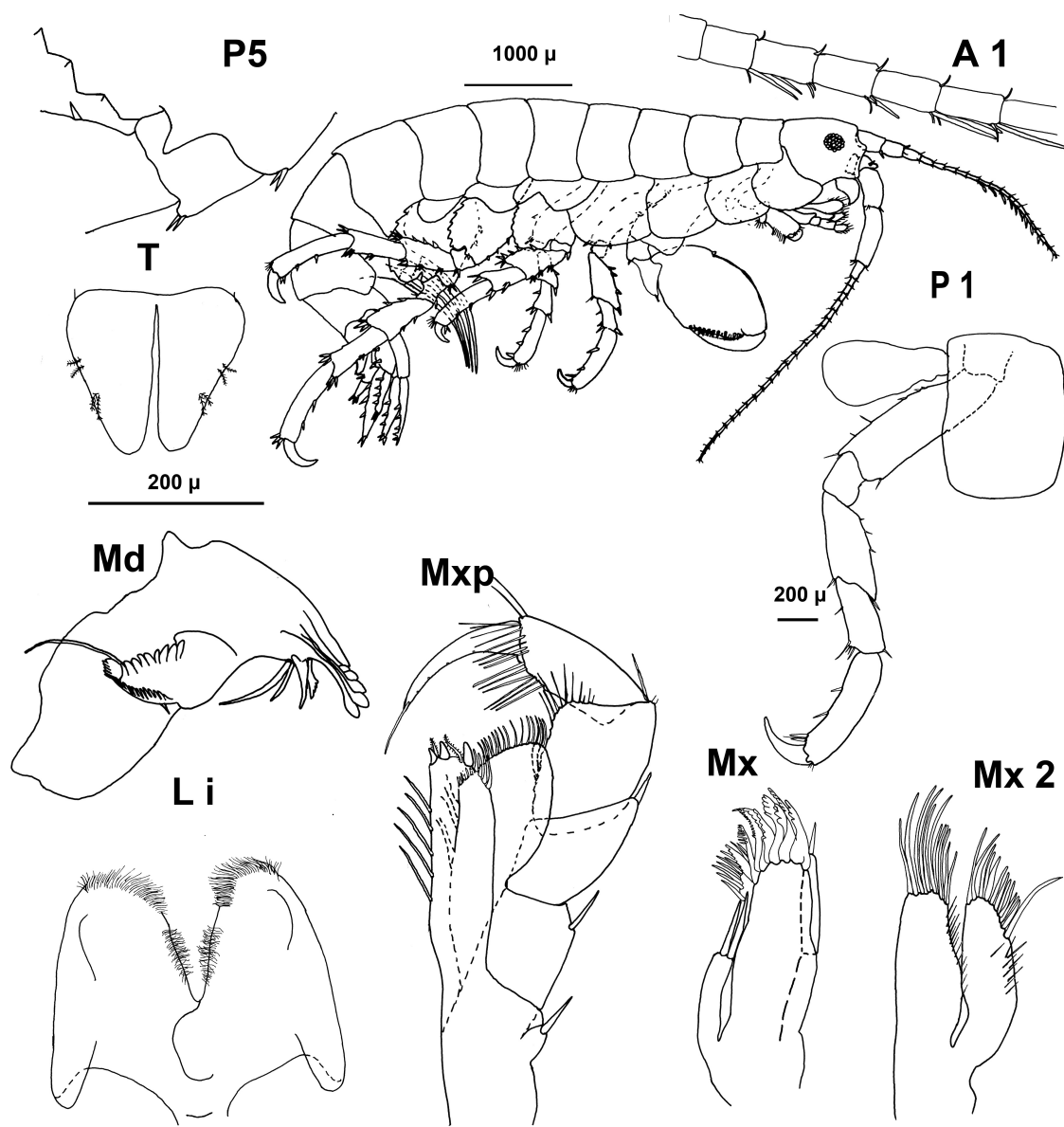


Figura 4: *Protohyale yaqui* (Barnard, 1979), macho de 8.6 mm, Bahía de La Paz B.L.P. Vista lateral derecha del *hábitus*: detalle de la antena 1 (A1); mandíbula (Md), maxila 1 (Mx), maxila 2 (Mx 2), labio inferior (Li), maxilípodo (Mxp), detalle de la basis del pereiópodo 5 (P 5), pereiópodo 1 (P 1) telson (T).

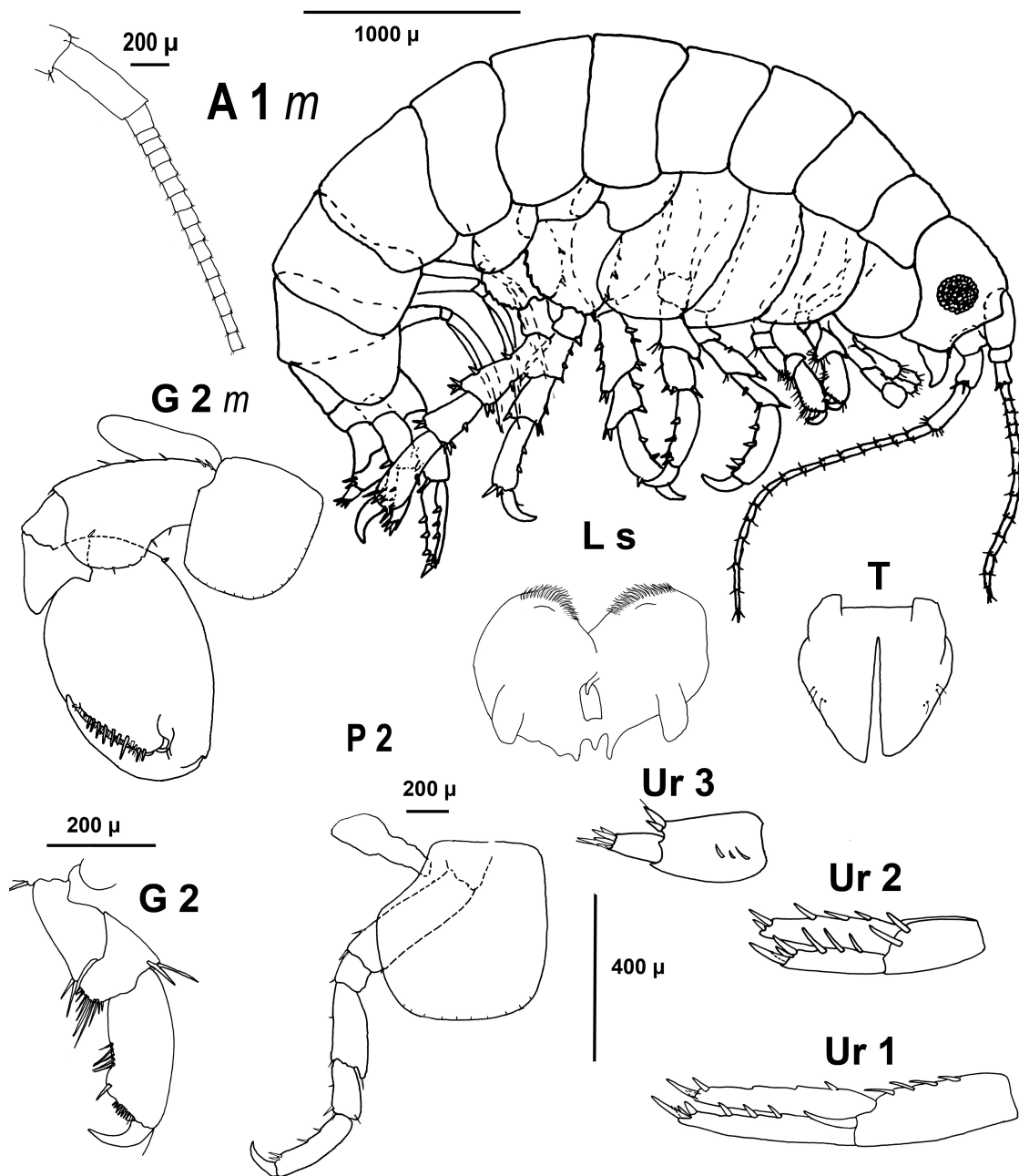


Figura 5: *Protohyale yaqui* (Barnard, 1979), hembra de 6.6 mm, B.L.P. Vista lateral izquierda del *hábitus*: antena 1 (A1), gnatópodo 2 (G2), pereiópodo 2 (P 2), urópodos 1, 2 y 3 (Ur 1, Ur 2, Ur 3), telson (T); labio superior (Ls) m = macho.

Notas ecológicas: Habita de 0-15 m de profundidad, entre algas frondosas, pastos marinos, mantos de rodolitos. Especie herbívora, se alimenta de macroalgas y algas filamentosas epífitas, si el alimento es monoespecífico adquiere su coloración.

Diagnosis: (basada en macho, 7 mm)

Ojos pequeños redondos; coxas 1 a 5 alargadas, con la primera más que el resto; en ambos sexos la antena 1 es más larga que la antena 2, pero en la hembra la antena 1 es $\frac{1}{3}$ más larga que la antena 2 mientras que en el macho es $\frac{1}{4}$. Primer artejo más corto que el segundo, margen lateroventral del primer segmento antenal con cinco setas robustas y dos en el ángulo distal interno. Antena 2 más robusta que la antena 1, márgenes a partir de $\frac{2}{3}$ del quinto artejo y en el flagelo con abundantes y largas setas plumosas, margen interno del primer artejo de la antena 2 con dos setas robustas, una seta en el ángulo y una subdistal en la región ventral. Mandíbula con 6 setas accesorias, incisor y lacinia con 6 dientes puntiagudos. Placa interna de la maxila 1 con forma cónica. Placa externa del maxilípodo se extiende más allá del segundo artejo del palpo. Angulo anterodistal de la basis del gnatópodo 1 y 2 lobular o proyectada en un amplio lóbulo; margen distal del mero del gnatópodo 1 cóncavo; palma del gnatópodo 2 con tres cúspides, dactilo con región basal prominente. Basis del pereiópodo 2 con expansión distal redondeada. Quilla ventral con forma de u en el séptimo segmento torácico. Margen posterodistal de la basis de los pereiópodos 4 y 5 con una muesca. Rama externa del urópodo 3 con setas distales cortas, pedúnculo con múltiples setas robustas internas distales.

Observaciones taxonómicas

Conland & Bousfield (1982) no examinaron nuevo material, pero discuten con base en la descripción de Shoemaker (1938) del holotipo (16 mm de longitud de La Jolla, California) y de Barnard (1965) de bahía San Quintín (13 mm de longitud), las diferencias en el tercer artejo del pedúnculo de la antena 2: mientras que Barnard (op. cit) ilustra 4 setas robustas sobre el margen anterior, Shoemaker (op. cit.) no las ilustró ni las describió en el material examinado de la Bahía de La Paz (7 mm de longitud). Shoemaker ilustró y

describió los márgenes posterolaterales del epímera 2 y 3; [Conland & Bousfield \(1982\)](#) únicamente se refieren al 1 y 2. Por otro lado, en el margen ventral del pedúnculo de la antena 1, Barnard ilustra 3 setas cortas y robustas, mientras que Shoemaker (op. cit) ilustró seis y en el material examinado se observaron cinco. El propódio del gnatópodo 2 es trapezoidal, mientras que [Shoemaker \(1938\)](#) y [Barnard \(1965\)](#) lo ilustran subrectangular, además, los lóbulos distales en la palma del material examinado presentan un estrecho margen distal serrado.

Shoemaker describe e ilustra ojos ovales, y los ejemplares examinados exhiben ojos redondeados. La quilla ventral del material observado en el segmento 7 es de menor tamaño que la original. Maxila 1 con 3 espinas en el margen externo de la placa interna, en la descripción original menciona 4. El urópodo 2 se extiende más allá del urópodo 3, a diferencia de la descripción original en la que los primeros dos urópodos no rebasan al tercero. el margen interno difiere en el número de espinas, mientras que en el material examinado se observa igual que en la descripción original, Barnard ilustra una mayor cantidad de espinas.

Como conclusión, el material examinado corresponde un macho joven de la especie nominal descrita por [Shoemaker \(1938\)](#), con algunas características que no fueron mencionadas y otras de las que no es posible hipotetizar acerca de su causa.

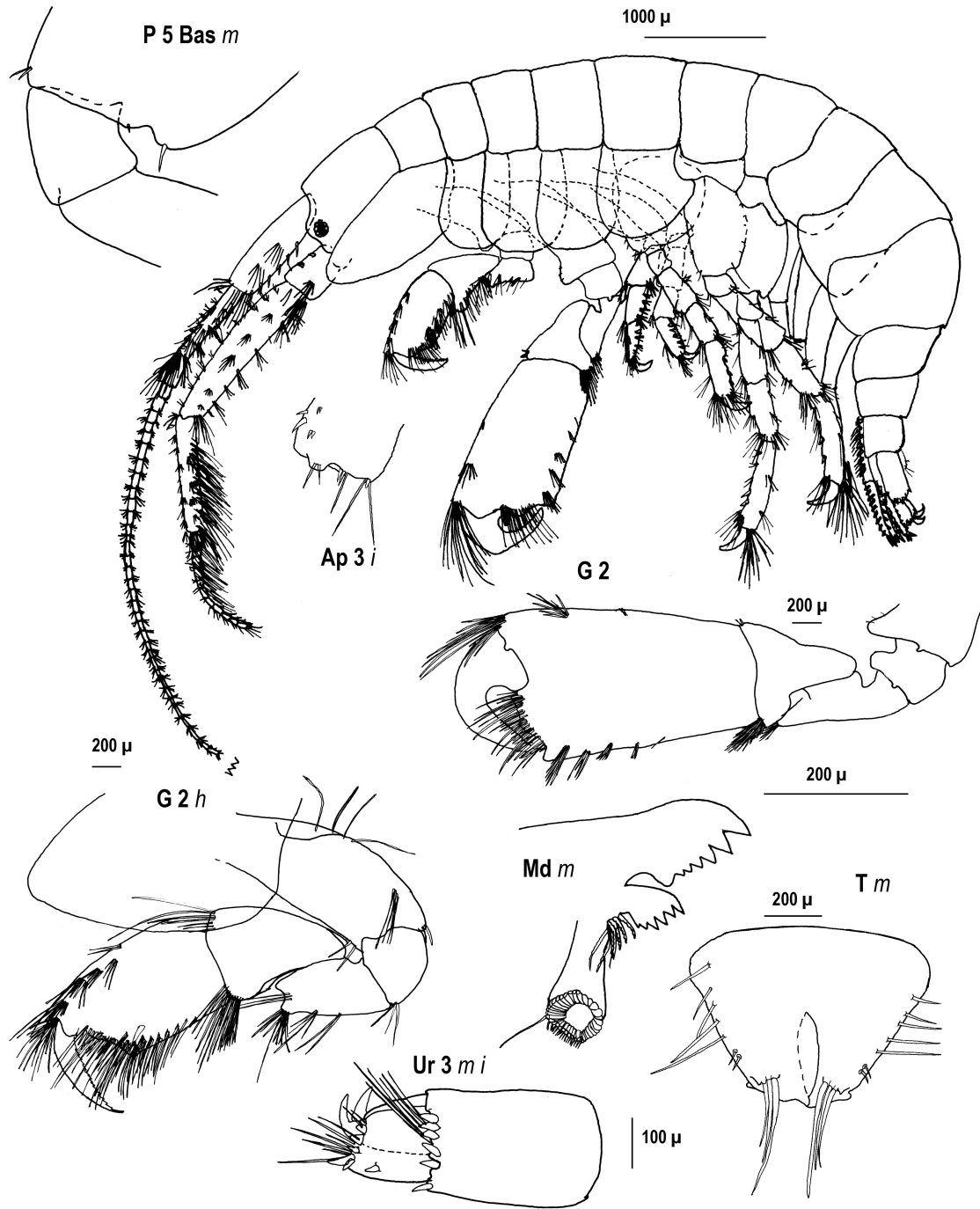


Figura 6: *Ampithoe plumulosa* Shoemaker, 1938. Macho de 9 mm. B. L. P: Vista lateral izquierda del *hábitus*, detalle de la basis del pereópodo 5 (P5 Bas), detalle del tercer segmento peduncular de la antena 2 (Ap 3), mandíbula (Md), telson (T), gnatópodo 2 (G 2), urópodo 3 (Ur 3), m = macho, h = hembra, i= vista interna.

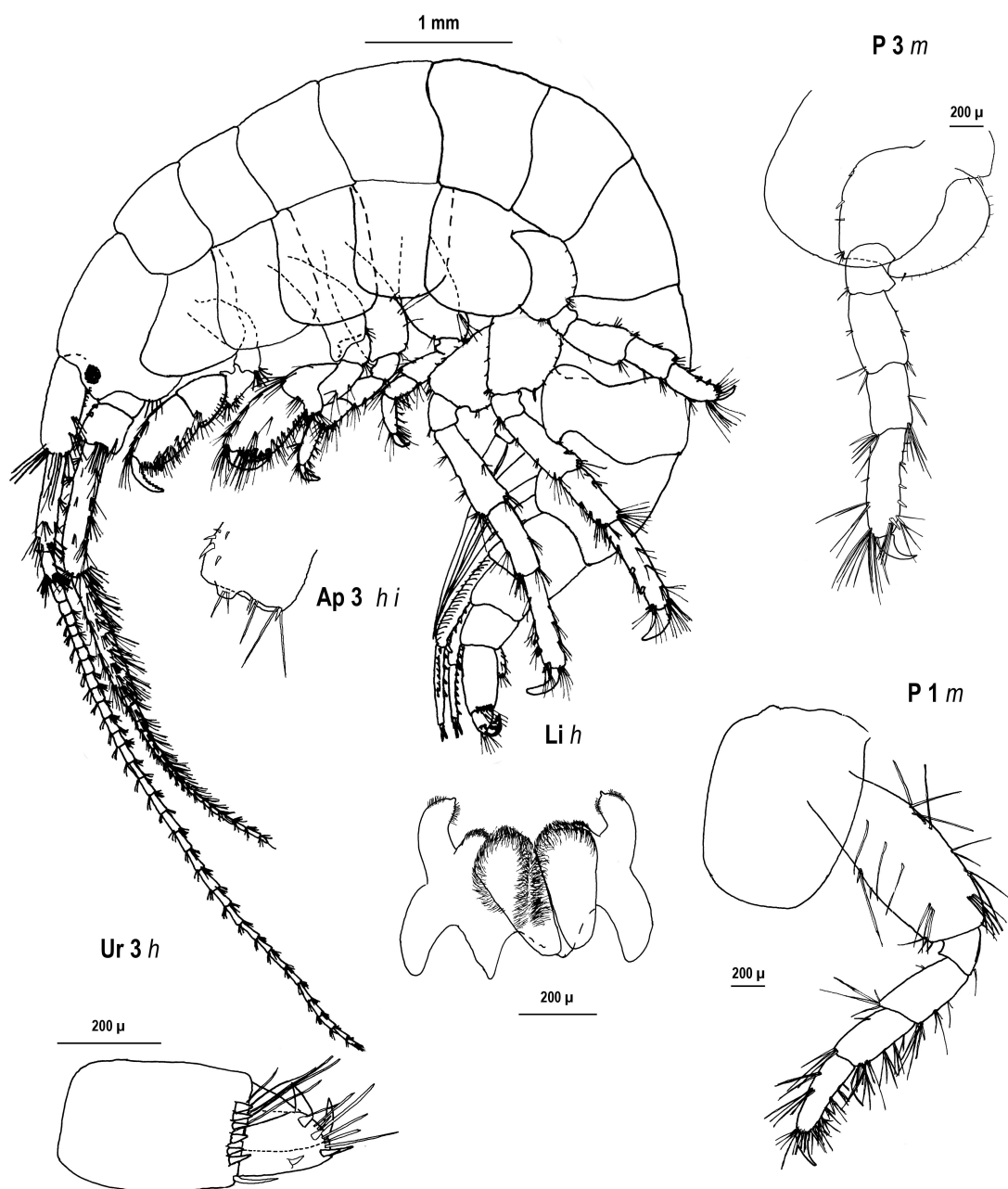


Figura 7: *Ampithoe plumulosa* Shoemaker, 1938. Vista lateral izquierda del *habitus*. Hembra de 8.8 mm B.L.P. Pereiópodo 1 (P 1), pereiópodo 3 (P 3), labio inferior (Li), urópodo 3 (Ur 3), detalle del tercer segmento peduncular de la antena 2 (Ap 3), m = macho, h = hembra.

Familia Melitidae Bousfield, 1973
Género *Elasmopus* Costa, 1853
Elasmopus cf. *bampo* Barnard, 1979
(Figuras 8)

Elasmopus bampo Barnard 1979: 61, figs. 30-31 (localidad tipo: Topolobampo, México).

Material examinado: macho y una hembra ovada, ejemplares disectados. El Sauzoso, Bahía de La Paz. 2 de Junio del 2012, entre *Sargassum*. Recolector: A.E. Hernández-Cisneros.

Distribución general: Golfo de California.

Notas ecológicas: Habita en profundidades de 0-3 m, se ha encontrado en el intermareal rocoso, entre algas y pastos marinos. Pero su abundancia es baja.

Diagnosis: (basada en macho 12 mm y hembra 11 mm)

Primeros dos artejos en la antena 1 de tamaño subigual en la hembra, antena 2 alcanza casi la mitad de la antena 1. Los ojos son de mayor tamaño en la hembra y más próximos al lóbulo orbital, con terminación subcuadrada en ambos sexos. Coxas 1-3 con forma subrectangular en la hembra. Artejo tres del palpo mandibular con una hendidura en el margen anterior, molar con una seta larga. Dáctilo del palpo en el maxilípodo con rebordes dorsales. Maxila 1 con palpo triangular, maxila 2 con dos setas largas separadas en la placa interna. Coxa 1 del macho con una ligera proyección anterodistal. Palma del gnatópodo 2 del macho con cuatro procesos: uno proximal al dáctilo con tres setas robustas en el borde, dos dientes en el margen de la palma con terminación subcuadrada y otro de mayor tamaño, proximal al dáctilo. Dáctilos de los pereiópodos con pares de espinas subapicales, una flexible y otra rígida. Epímero 3 del macho con dentículos en el margen posterior, la hembra presenta mayor número de dentículos, epímero 1 con un solo dentículo distal; series submarginales de espinas fuertes pero cortas en los epímera

de la hembra, a diferencia del macho que exhibe espinas largas y cortas. Urópodo 3 del macho con dos racimos de espinas en el margen interno de la rama externa. Telson de la hembra con tres espinas subdistales.

Observaciones taxonómicas

El epímera de la hembra presenta racimos de setas robustas cortas, a diferencia de las extendidas que ilustra Barnard. El macho presenta un gnatópodo 2 como el descrito para *Elasmopus bampo*, pero el telson y cefalón es mas parecido al de *Elasmopus mayo*. Tanto el telson como el gnatópodo del macho son importantes estructuras para la definición de especies de este género, sin embargo, la evidencia no es suficiente para nombrar definitivamente a la especie. Se sugiere que el material examinado corresponde a un par de adultos, ambos pertenecen al complejo *Elaspopus rapax* del Pacífico Oriental, el cuál necesita una meticulosa revisión sistemática para nombrar a las especie (García-Madrigal, obs. pers.).

Familia Melitidae

Género *Quadrimeaera* Krapp-Schickel & Ruffo, 2000

Quadrimeaera reishi (Barnard, 1979)

(Figura 9)

Maera reishi Barnard 1979: 83, figs 45-47. (localidad tipo: Isla Espíritu Santo, Golfo de California). *Quadrimeaera reishi* Krapp-Schickel & Jarret 2000: 46. García Madrigal 2010: 41-44, figs 21-22.

Material examinado: un macho, ejemplar disectado. Localidad Las Ánimas, Bahía de La Paz. 1 de Junio del 2012, entre *Sargassum*. Recolector A.E. Hernández-Cisneros.

Distribución general: Pacífico Este, de California a Ecuador.

Notas ecológicas: Krapp-Schickel & Jarret 2000 sugieren que habita entre algas y rocas de 0.3-10 m. Además ha sido extraído de algas pequeñas, de *Sargassum* y rodolitos.

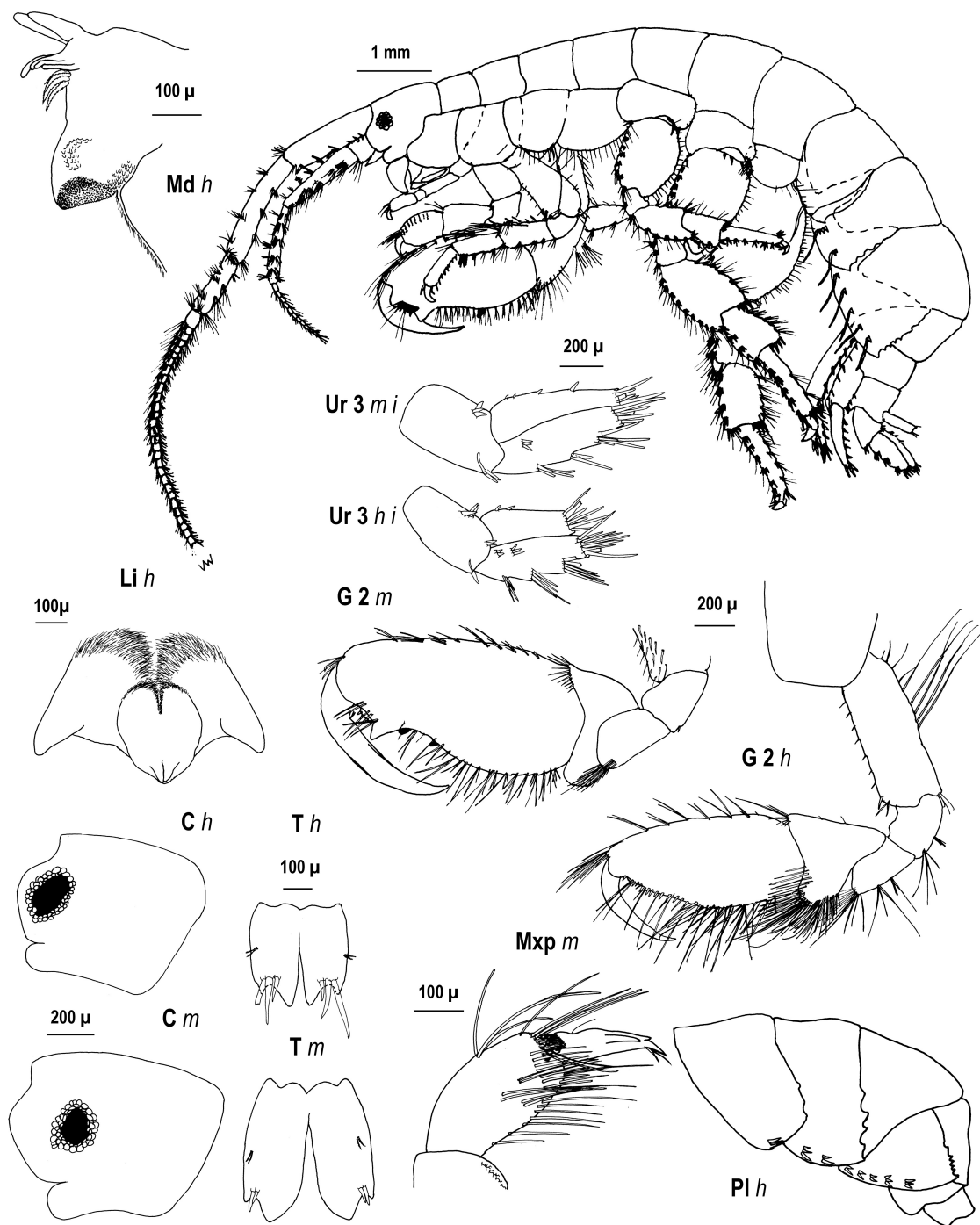


Figura 8: Vista lateral izquierda de *Elasmopus bampo* Barnard, 1979. Macho de 12 mm y hembra de 11 mm, B.L.P. Mandíbula (Md), labio inferior (Li), detalle del palpo en el maxilípodo (Mxp), telson (T), gnatópodo 2 (G 2), urópodo 3 (Ur 3), diferencia del cefalón entre hembra y macho (C), detalle del epímera en el pleon de la hembra (PI), m = macho, h = hembra, i = vista interna.

Diagnosis: (basada en macho de 9 mm)

Cabeza con un delgado diente anterodistal en el margen ventral. Placa externa de la maxila 1 con 5 espinas bífidas. Carpo del gnatópodo 1 con una hendidura en el margen anterior, arreglo de setas pequeñas en el margen anterodistal interno. Gnatópodo 2 subrectangular y ligeramente expandido distalmente; en la basis presenta un lóbulo anterodistal que también se observa en el isquio; destaca una hendidura con forma de V en la palma y una seta robusta distal, la basis se asemeja a un prisma triangular. Dáctilos de los pereiópodos con terminación bífida y seta facial, además presenta una seta robusta en el margen interno, acompañado de una delgada. Basis de los pereiópodos 3-5 oval-rectangular, expandidos en el margen posterior; propódio de los pereiópodos 4 y 5 con serie de setas robustas en el margen posterior. Epímera con un ligero diente distal y margen posterior convexo. Urópodo 3 más ancho que el urópodo 1 y 2, ramas cortas, con margen distal cuadrado. Rama externa del urópodo 2 con forma de media hoja y múltiples setas alargadas.

Comentarios taxonómicos

Barnard (1979) realizó una detallada diagnosis con esquemas (ilustró un macho de 5.3 mm; localidad: Golfo de California), hay discrepancias en las coxas con respecto a la descripción original, tanto en forma como tamaño y tipo de setas. La coxa 1 es más alargada, distinta a la forma subcuadrada que ilustra Barnard; la coxa 3, además de diferir en la misma propiedad, posee un margen anterior cóncavo, que él ilustra como posterior; las últimas 3 coxas presentan setas robustas, característica ausente en la descripción de Barnard. Por otro lado, **Krapp-Schickel & Jarret (2000)** analizan 9 especímenes provenientes tanto de California como del Golfo de California, incluyendo el holotipo de la especie (hembras y machos de 5 a 5.5 mm), la diagnosis que llevan a cabo es muy breve y no presenta ilustraciones, las observaciones coinciden, excepto en el urópodo 3 en el que la rama interna se extiende casi la misma magnitud que la externa, tanto ellos como Barnard indican que esta extensión alcanza solo un 80 por ciento.

Con la evidencia observada, podemos concluir que se trata de la especie nominal descrita por **Barnard (1979)**, presenta ligeras variaciones. Por el momento, no es posible realizar hipótesis acerca de la causa, debido a la escasez del material analizado.

Familia Phliantidae Stebbing, 1899

Género *Pariphinotus* Kunkel, 1910

Pariphinotus cf. *galapagoanus* (Barnard, 1979)

(Figuras 10, 11, 12, 13)

Heterophlias galapagoanus **Barnard 1979**: 131, figs. 70-72 (localidad tipo: Isla Santa Cruz, Galápagos, *Pariphinotus galapagoanus*, **Barnard & Karaman 1991**: 587).

Material examinado: 3 ejemplares disectados. 2 hembras ovigeras, El Sauzoso, Bahía de La Paz, 2 de Mayo del 2011, entre *Sargassum*, intermareal, Recolector: M. del C. Méndez-Trejo. Un juvenil, El Sauzoso, Bahía de La Paz, 3 de abril del 2013, entre *Sargassum* intermareal, Recolector: M. del C. Méndez-Trejo.

Distribución general: del Golfo de California hasta el archipiélago de Galápagos, nativo del archipiélago de Galápagos (**Barnard, 1991**).

Notas ecológicas: Habita en el intermareal, en bosques de *Sargassum*, *Acanthophora spicifera* y otras algas frondosas. **Barnard (1991)** menciona que se distribuye en profundidades de 1-9 m, así como entre rocas.

Diagnóstico: (basada en tres hembras de 3 mm, 4.3 mm y 2 mm)

Cuerpo deprimido dorsoventralmente con forma ovoide. Rostro subrectangular. Artejo 1 de la antena 1 con un proceso ancho y alargado que se extiende distalmente en el margen inferior, antena 1 y 2 con astetascos y setas plumosas. La cutícula en todo el cuerpo presenta numerosas estructuras de diverso tamaño y espesor. Coxa 1 expandida anteriormente; coxas 2 y 3 subcuadradas. Lóbulos del labio inferior separados y redondeados. Mandíbula con un combo dividido en tres, proximal a la lacinia mobilis. Maxila 1

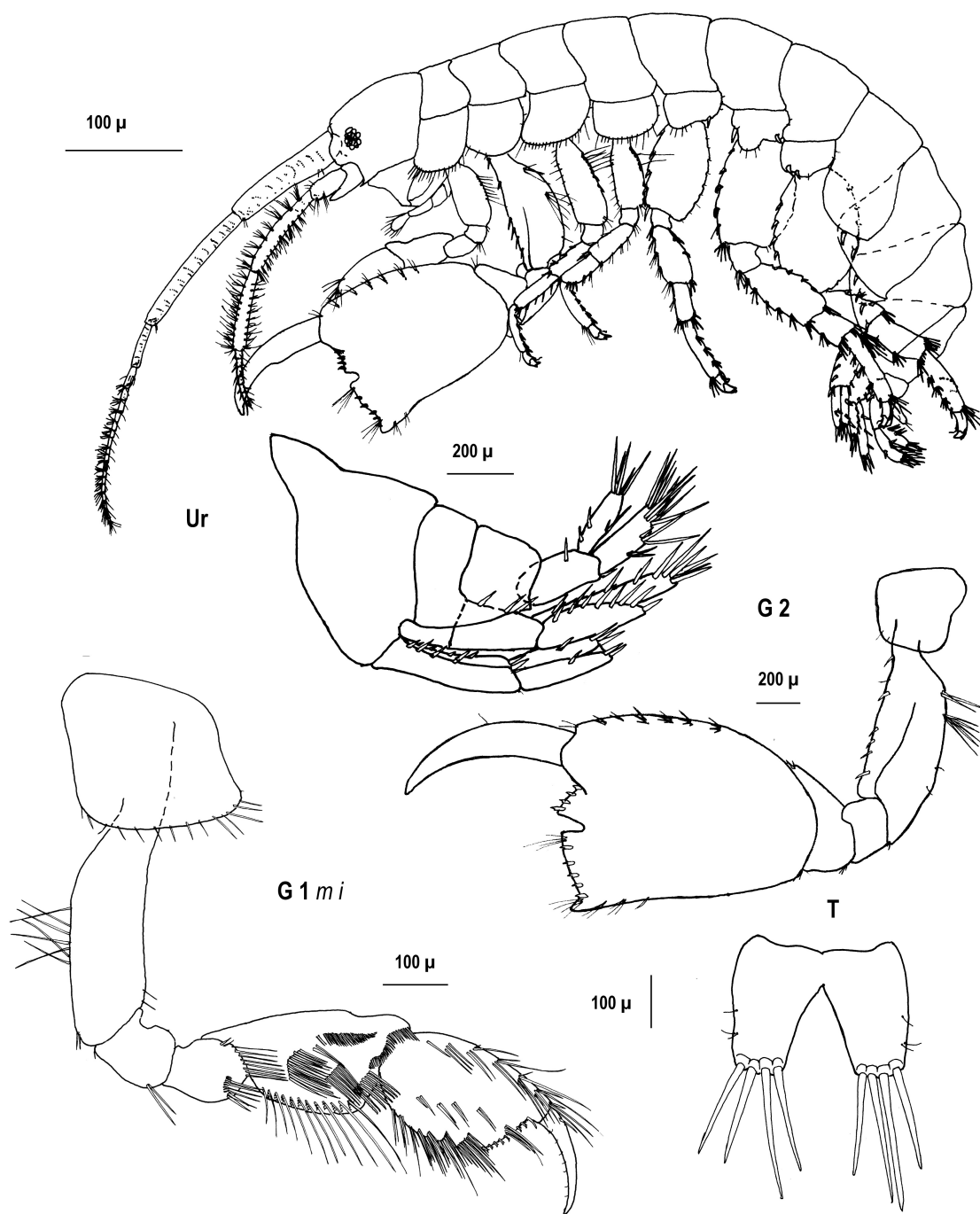


Figura 9: *Quadrimaera reshi*(Barnard, 1979) macho de 9 mm, B.L.P. Vista lateral izquierda del *hábitus*: detalle interno del gnatópodo 1 (G 1); gnatópodo 2 (G 2), urópodos (Ur), telson (T), *m* = macho, *h* = hembra, *i* = vista interna.

con 5 setas robustas y un promontorio proximal en la placa externa que alcanza la mitad de la primer espina. Margen exterior de la rama interna ligeramente expandido; rama externa del maxilípodo en forma de *D* y con 7 setas robustas proximales al margen interno; artejo 2 y 3 del palpo con múltiples setas plumosas, dácilo dividido. Dáctilos de los pereiópodos armados con pequeñas sétulas en el borde proximal al propódio. Propódio del pereiópodo 1 con una seta robusta distal, mero con margen posterior extendido, series de setas robustas en la parte interna del carpo y propódio del gnatópodo 1. Propódio de los pereiópodos 1 y 5 con un borde anterodistal; basis del pereiópodo 4 con margen posterior subcuadrado. Pedúnculos de los primeros pleópodos con una proyección roma. Epímero 1 con margen posterior pentagonal o subcuadrado y márgenes laterales extendidos. Pedúnculo y ramas del urópodo 2 alargadas; rama interna del urópodo 1 con la mitad de longitud de la rama externa.

Observaciones taxonómicas

Barnard (1979) describe a *P. galapagoanus*, con localidad tipo en el archipiélago de Galápagos. Del material examinado, con respecto a la descripción que hace Barnard se pueden enmarcar algunas disimilitudes. La forma del cuerpo presente en el material tiende a ser mas redonda; la cuadratura de las coxas en los pereiópodos más pronunciada; la configuración de las setas robustas en el gnatópodo 1 difiere en cantidad y configuración. El telson de los organismos examinados no exhibe la hendidura que ilustra Barnard. Finalmente, se localizó la proyección en el pedúnculo de los pleópodos, mas corta que en otras especies y bifoliada.

Variaciones entre tamaños

Barnard (1979) comenta que posiblemente el rostro, el pleonite 1 y los pleópodos se transfiguran con la edad y que un juvenil puede llegar a confundirse con *Heterophlias seclusus*, aunque en este último el pleonite 1 es trifoliado y la protrusión en el pedúnculo pleopodal es mayor que en *P. galapagoanus*. Los pleonites y epimera presentan variantes, al igual que las estructuras que se encuentran en la quitina del cuerpo, que suelen

ser de mayor extensión en el ejemplar de mayor tamaño. El rostro es más extendido en el ejemplar *b* (3 mm) que en el *a* (4.3 mm); el palpo del maxilípedo es más delgado en *a* que en *b*, el margen posterior del epímero 1 presenta forma subcuadrada en *a*, las estructuras en la cutícula fueron muy evidentes en el caso del *a*, así como pleonites más separados y lobulados; la coxa 1 del espécimen *b* está más extendida anteriormente que en *a*, el segmento 4 de los pereiópodos más extendido en *a* y las bases difieren en la configuración.

Finalmente, la descripción original no hace referencia con detalle de las diferencias entre los ejemplares de distinto tamaño, ni entre hembras y machos. Es por ello que no fue posible designar con certeza a *Pariphinotus* como *galapagoanus*.

Familia Podoceridae Leach 1814

Género *Podocerus* Leach 1814

Podocerus fulanus Barnard, 1962

(Figuras 14, 15)

Podocerus sp. Barnard 1959b: 40, pl. 14 (localidad tipo: Newport Bay, California);
Podocerus fulanus Barnard 1962: 69 y Barnard 1969. Barnard 1979: 134.

Material examinado: un macho de 7 mm y una hembra ovada de 6 mm, ejemplares disectados. El Sauzoso, Bahía de La Paz. 3 de abril del 2013, entre *Sargassum*. Recolector A.E. Hernández-Cisneros.

Distribución general: desde California al Golfo de California.

Notas ecológicas: Habita profundidades de 2-42 m, entre rocas cubiertas por algas pequeñas, y frondosas (Barnard, 1962). En *Sargassum* se le puede observar entre las frondas, se alimenta de partículas suspendidas. Barnard señala que es una especie intolerante a condiciones de contaminación, sin embargo, la localidad con mayor abundancia de *P. fulanus* en la Bahía de La Paz se ubica en una zona relacionada con altos niveles de nutrientes.

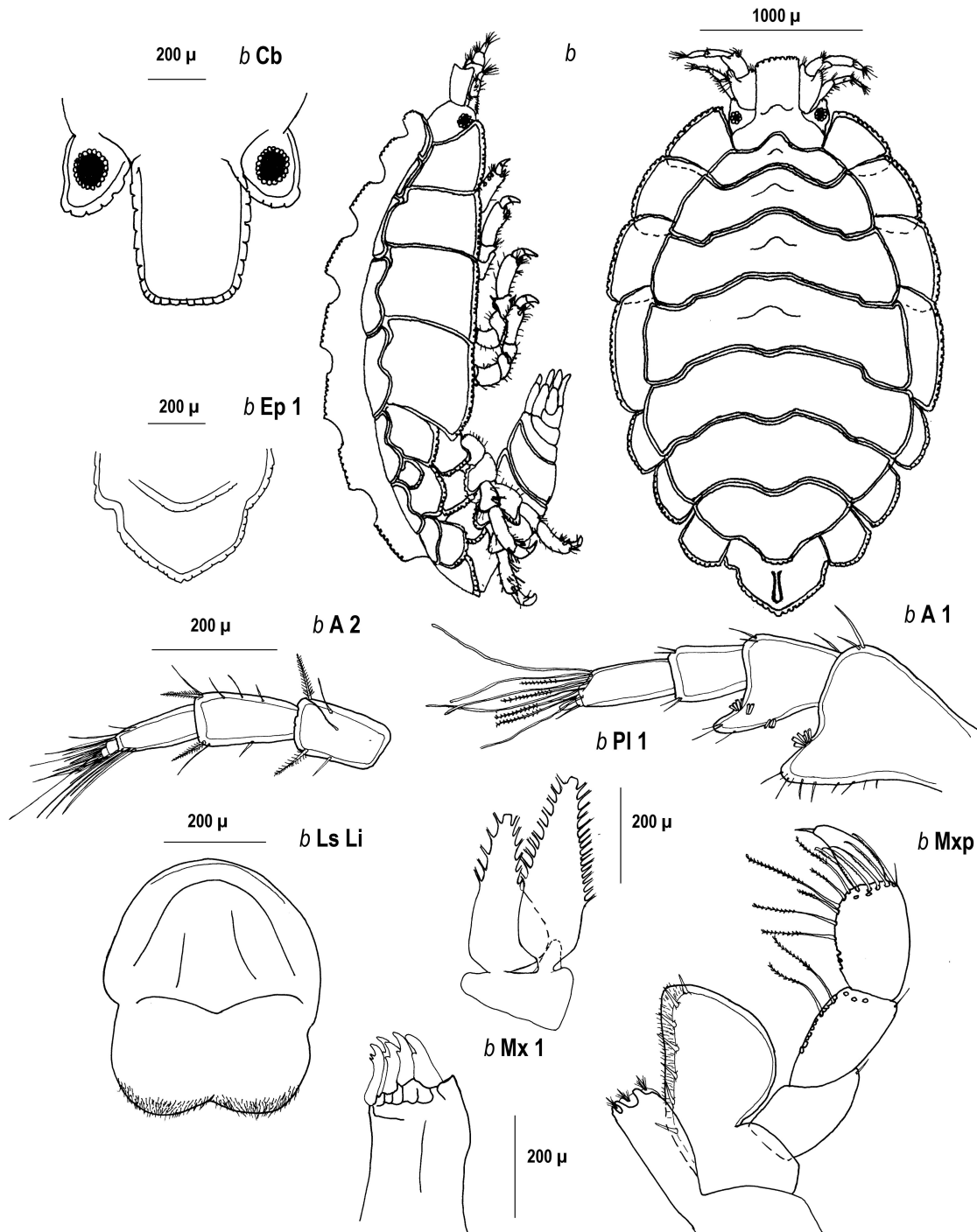


Figura 10: *Pariphinotus galapagoanus* (Barnard, 1979) b) ejemplar de 3 mm, hembra, B.L.P. Vista lateral derecha y dorsal del *hábitus*, vista dorsal de la Cabeza (Cb), vista dorsal del pleonite 1 (bEp 1), antena 1 (A 1), antena 2 (A 2), Labio superior e inferior unidos (b Ls Li), maxila 1 (b Mx 1), maxilípodo (b Mxp), pleópodo 1 (b Pl 1), b= vista lateral y dorsal de hembra de 3 mm.

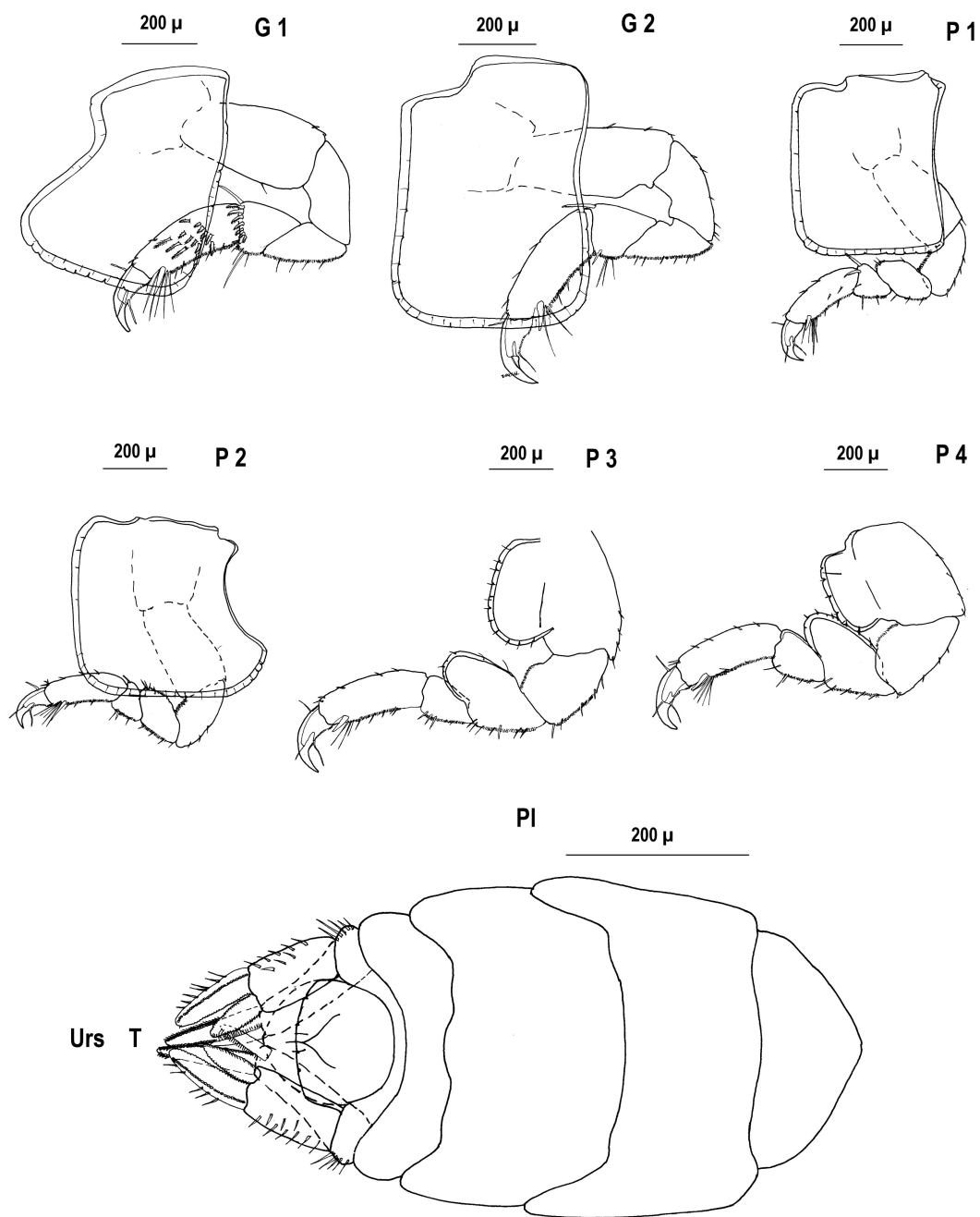


Figura 11: *Pariphinotus galapagoanus* (Barnard, 1979) hembra, b) ejemplar de 3 mm B.L.P. Gnatópodo 1 (G 1), gnatópodo 2 (G 2), pereiópodo 1, 2, 3, 4 (P1, P2, P3 y P4), pleópodos (PI), urópodos (Urs), telson (T)

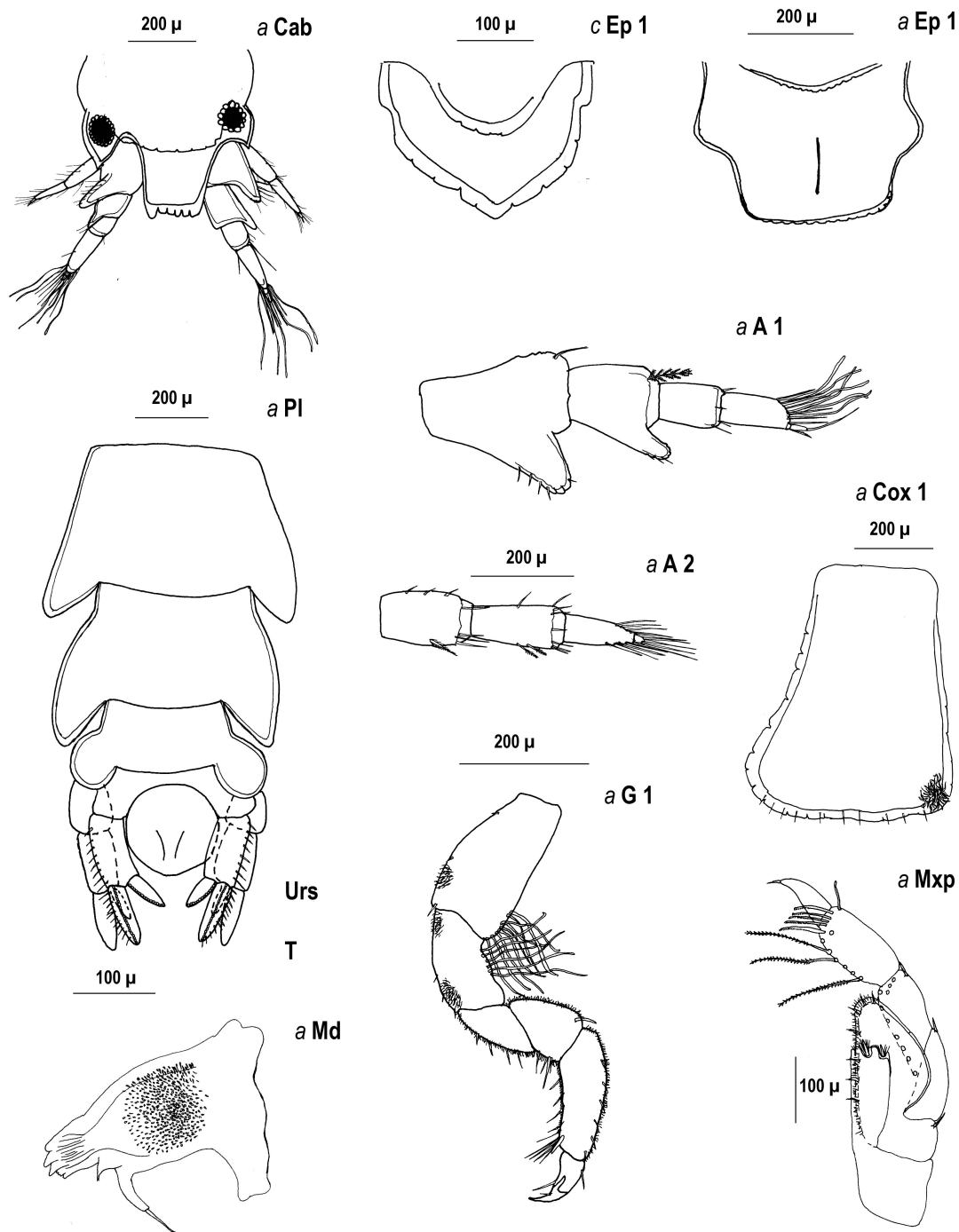


Figura 12: *Pariphinotus galapagoanus* (Barnard, 1979), hembra, a) ejemplar de 4.3 mm, b) ejemplar de 3 mm, c) ejemplar de 2.5 mm. Bahía de La Paz: Cabeza (Cb), epimero (Ep 1), pleópodos (PI), urópodos (Urs), telson (T), antena 1 y 2 (A1 y A2), coxa 1 (Cox 1), mandíbula (Md), gnatópodo 1 (G1), maxilípodo (Mxp). Variaciones ilustradas.

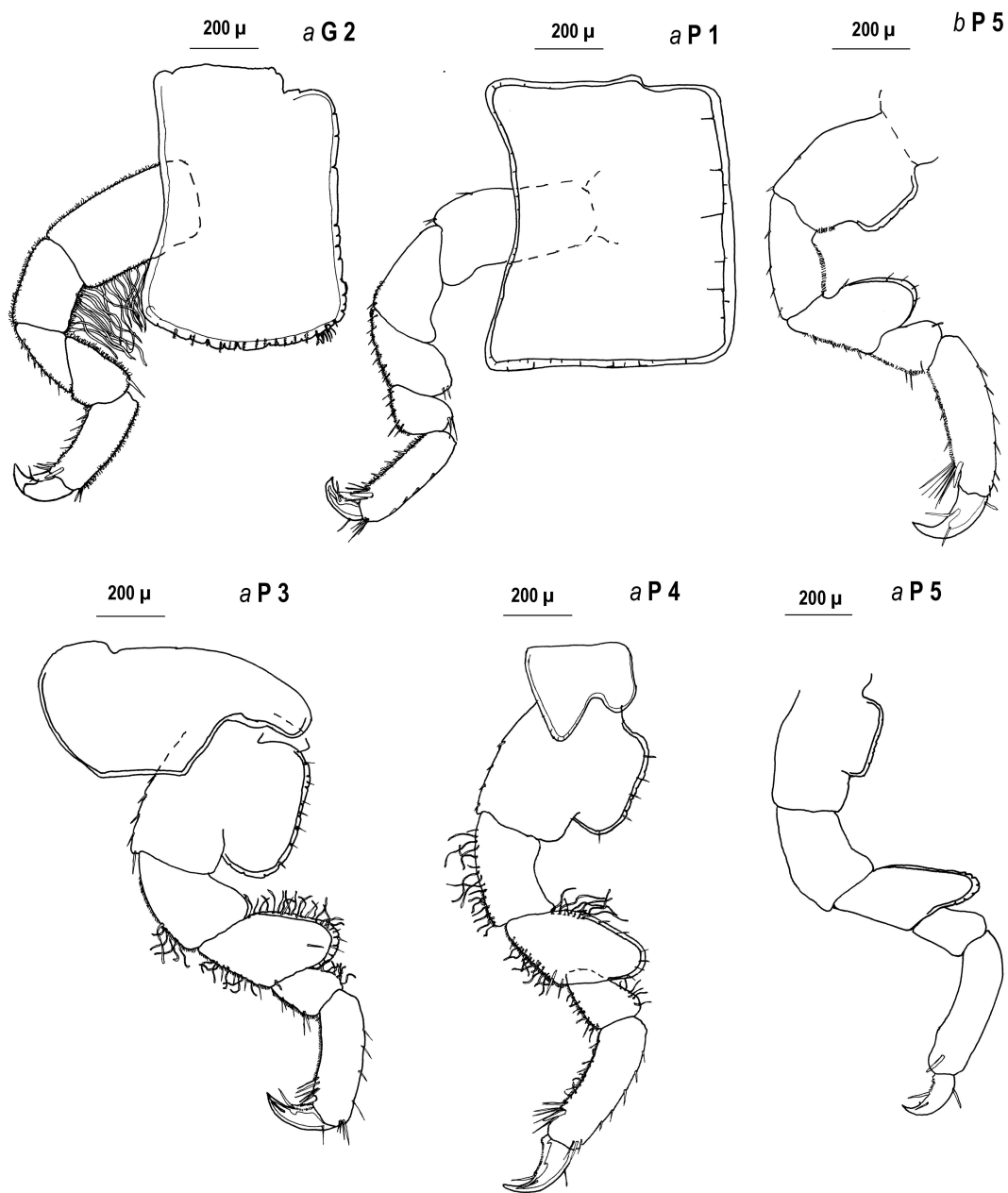


Figura 13: *Pariphinotus galapagoanus* (Barnard, 1979), hembra, a) ejemplar de 4.3 mm, b) ejemplar de 3 mm. Bahía de La Paz: Gnatópodo 2 (G2), Pata 1, 2, 3, 4 y 5 (P1, P2, P3, P4, P5). Variaciones entre distintos tamaños.

Diagnosis: (basada en un macho de 7 mm y una hembra de 6 mm)

Ojos ovalados. Pereonites 6-7 y pleonitos 1-2 con proyecciones posterodorsales; presenta surcos medio dorsales en pereonites 3-5. Pereiópodos 3, 4 y 5 muy largos, casi del tamaño de la antena 1, entre los artejo 5 y 6 se forma un ángulo de 90°. Cuando está vivo presenta una coloración entre marrón y rojo con manchas intensas en los pereiópodos. La antena 2 sobrepasa el tercer pleonite si se compara con la longitud corporal. Placa externa del maxilípodo con setas robustas en el margen interno. Mandíbula con tres setas robustas incisivas, setas plumosas y setas pequeñas adyacentes; incisor con 5 dientes. Margen de la palma del gnatópodo 2 serrado con múltiples sétulas y una protrusión cuadrada proximal al dácilo que contiene dos pares de setas largas insertas. Basis con forma poliédrica que se asemeja a un prisma triangular, más evidente en el macho. Basis de los pereiópodos 3 y 4 con hasta tres setas robustas insertas en una pequeña evaginación posteroproximal al margen; carpo de los pereiópodos con terminación distal en forma triangular; basis del pereiópodo 1 con numerosas setas en el margen posterior que se disponen en forma creciente.

Observaciones taxonómicas

En la región dorsal de los pleómeros 1 a 3 se localizaron pequeñas setas, mientras que [Barnard \(1979\)](#), lo ilustra como una región desnuda. La morfología del labio superior del material examinado presenta numerosas setas en un lóbulo superior ensanchado. La palma del gnatópodo dos exhibe una serración con borde más oscuro que la coloración normal. Labio superior e inferior con múltiples papilas y sétulas en los lóbulos. La basis 7 exhibe características especiales en forma y disposición de las setas.

Variaciones en la hembra

Proyecciones dorsales suaves, que varían en tamaño y forma dependiendo de la edad y sexo. La antena 2 llega al primer pleonite con respecto a la longitud corporal; el carpo del gnatópodo 2 luce múltiples espinas dispuestas en forma de corona en el borde ante-

rior y una quilla ventral. El número de espinas terminales del telson varía entre hembra y macho.

Con las observaciones, podemos concluir que se trata de la especie nominal descrita originalmente por **Barnard (1979)**. Se sugiere que el borde oscuro en el gnatópodo 2, y las sétulas en los pleómeros 1-3, se deben a la ilustración mas que su ausencia en la descripción original, con respecto al resto de las variaciones, con la evidencia no es posible dar una explicación.

Familia Aoridae Walker, 1908
Género *Bemlos* Shoemaker, 1925
Bemlos tehuecos (Barnard, 1979)
(Figuras 16, 17)

Lembos tehuecos **Barnard 1979**: 27, figs. 9-10, descripción de hembra y macho (localidad tipo: Golfo de California, bahía Topolobampo).

Material examinado: un macho (7 mm) y una hembra (6mm) ovada, ejemplares disecados. El Mechudo, Bahía de La Paz. 1 de abril del 2011, entre *Sargassum*. Recolector: Ma. del C. Méndez-Trejo.

Distribución geográfica: Golfo de California.

Notas ecológicas: Habita en el intermareal, profundidad de 1-5 m, en bosques de *Sargassum* y tunicados; entre esponjas y rocas (**García-Madrigal, 2007**).

Diagnosis: (basada en un macho de 7 mm y una hembra)

Antena 2 ligeramente más corta que la antena 1; artejos 3 y 4 de la antena 2 de igual tamaño. Lóbulo lateral cefálico extendido anteriormente; ojos redondeados con dos capas de omitidas. Epistoma con margen anterior redondeado. Dáctilo del palpo en el maxilípedo con dos setas robustas. Coxa 1 de tamaño reducido, producida anteriormente, con setas largas que emergen del margen ventral. Propódio del gnatópodo 1 subcuadrado,

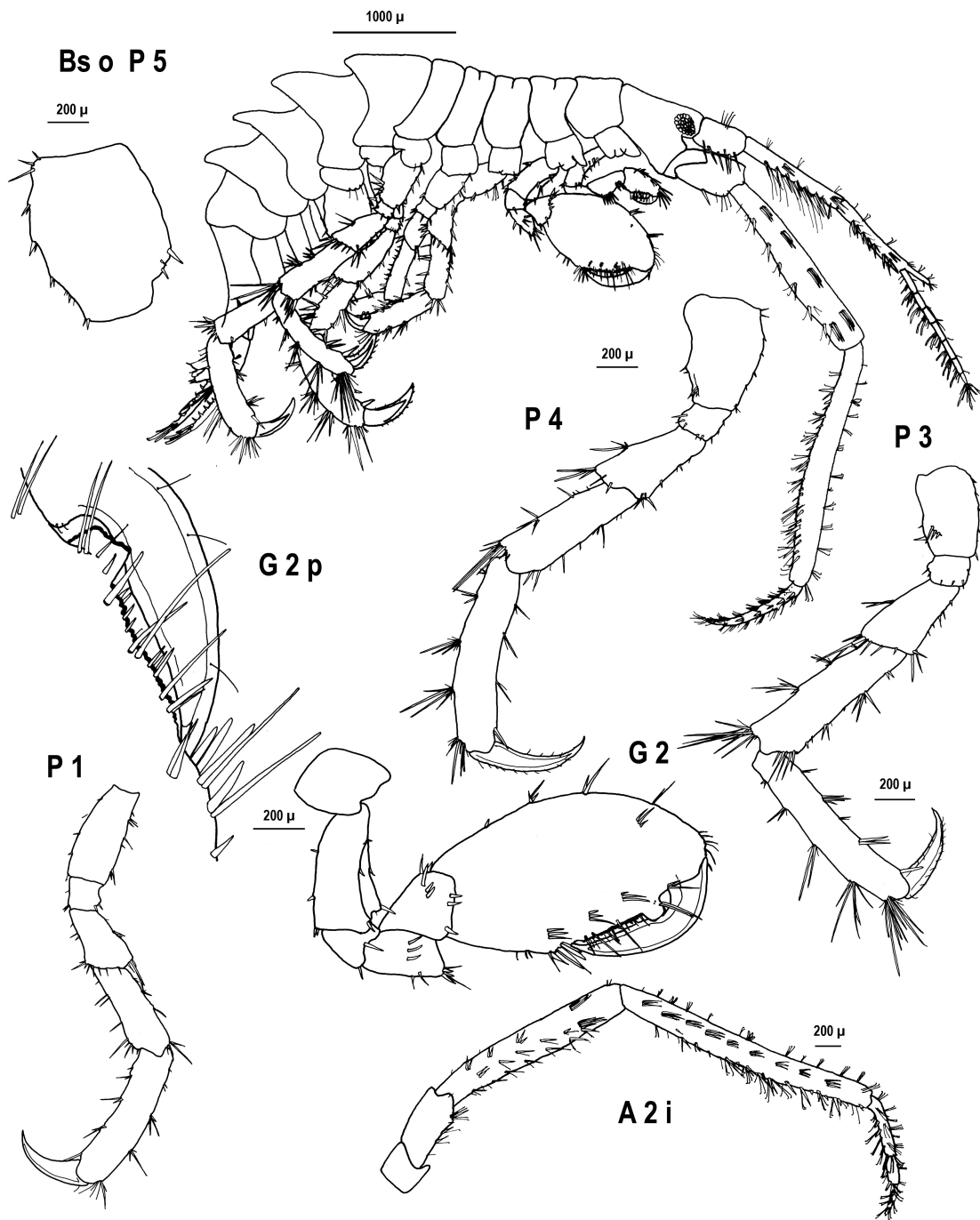


Figura 14: *Podocerus fulanus* Barnard, 1962. Macho de 7 mm, B.L.P. Vista lateral izquierda del hábitus: básis del pereiópodo 5 (Bs), gnatópodo 2 (G 2), pereiópodo 1, 3, 4, 5 (P 1, P 2, P 4, P 5), antena 2 (A 2), detalle de la palma (p), *i*= vista interna, *o*= lado opuesto

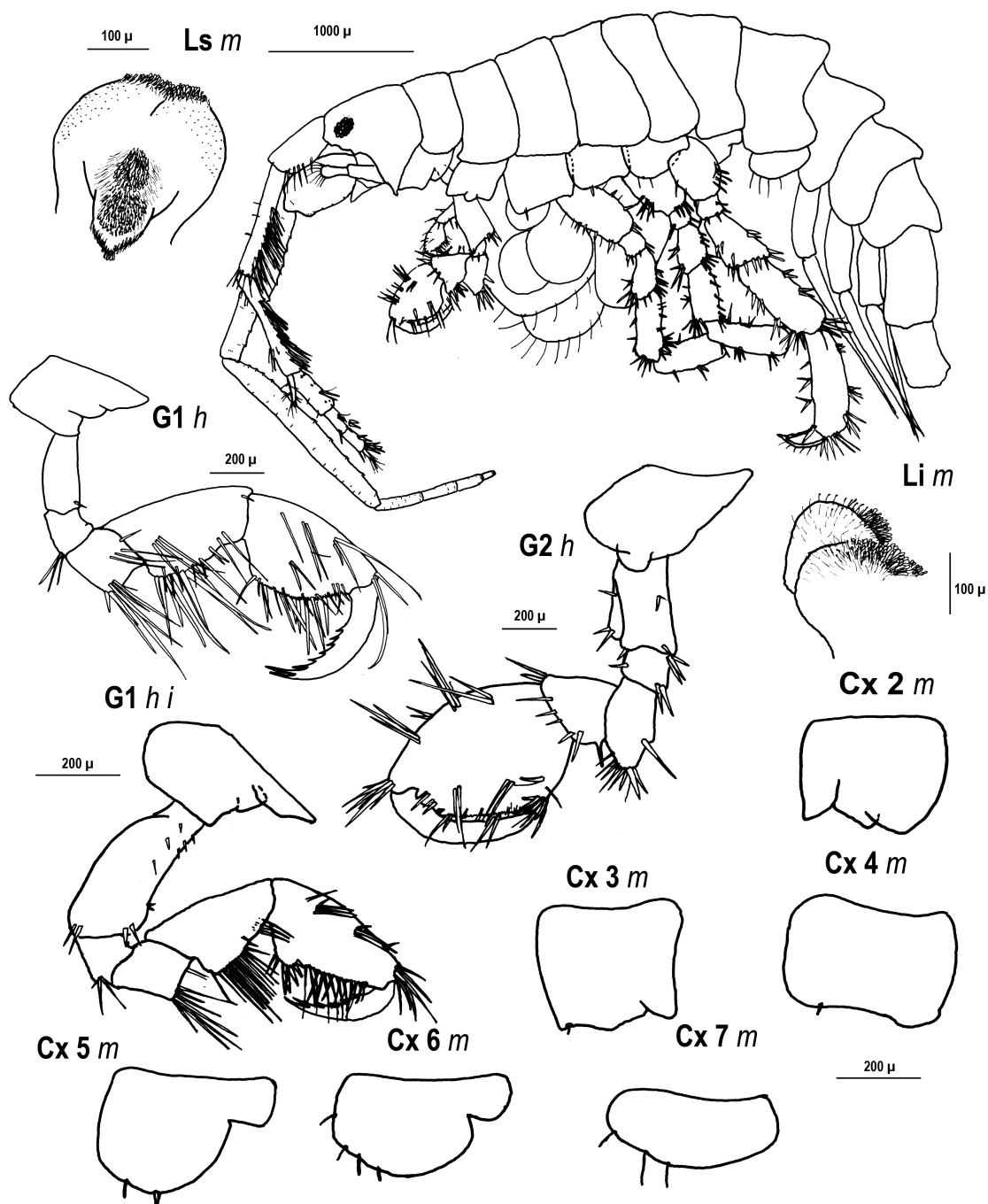


Figura 15: *Podocerus fulanus* Barnard, 1962. Hembra de 6 mm (faltan pereiópodos 4 y 5), B.L.P. Vista lateral derecha del *hábitus*: gnatópodo 1 (G 1); gnatópodo 2 (G 2); coxas 2, 3, 4, 5, 6, 7 (Cx 2, Cx 3, Cx 4, Cx 5, Cx 6, Cx 7), labio superior (Ls), mitad del labio inferior (L i); *m* = macho, *h* = hembra, *i* = vista interna.

con dos procesos que forman una incisión en la palma, basis con un pequeño lóbulo anterodistal; densa setación extendida en la región anterodistal, palma oblicua. Carpo y propódio del gnatópodo 2 similares en longitud y grosor, ambos artejos con densa setación; lóbulo en la basis similar al del gnatópodo 1. Pereiópodo 5 rebasa la distancia si se toma la longitud desde el primer pereonite hasta el primer pleonite. Esternitos 3 y 4 con un par de dientes; 1, 2 y 5 con un solo diente. Epímera 1-3 ligeramente expandidos en el margen posterior. El telson cuenta con pequeños bordes apicolaterales.

Observaciones taxonómicas

De acuerdo a **Barnard (1979)**, para tres machos de 3.6-4.4 mm, y una hembra de 4.8 mm, una de las características que distingue a esta especie es la configuración en los esternitos, pero también menciona que varía con el tamaño, el material examinado coincide con el patrón que ilustra en un macho de 4.4 mm. El margen externo del artejo 2 en el maxilípodo está ligeramente oblicuo; el labio superior contiene numerosas papilas en el lóbulo dorsal y el labio inferior cuenta con tres setas curvas apicales en un lóbulo externo, características que no menciona Barnard. Proyección triangular sobre el ángulo anterodistal de la basis del gnatópodo 2 del macho. Las basis 6 y 7 del material examinado son más alargadas que en la descripción original, posiblemente por el tamaño del ejemplar. En el pedúnculo del urópodo 1 se observa una seta robusta distal interna que mide 2 quintas partes de la rama interna.

Variaciones en la hembra

Lóbulo en la basis del gnatópodo 2 ausente en la hembra, la rama interna de la maxila 1 es más delgada que en el macho, el molar de la mandíbula izquierda menos complejo, cuenta con 7 setas limpiadoras. La basis del pereiópodo 5 es más amplia que en el macho. La coxa 7 tiene forma suboval, como en el macho, pero presenta una serie de setas largas plumosas subterminales en el margen ventral ausentes en éste. Telson mas amplio que en el macho. No se observó una densa setación en el margen subventral del epímera, como en la descripción de Barnard, excepto en el segundo. La mayoría de

observaciones, así como las variaciones, no son mencionadas en la descripción original. Con este complemento se sugiere que se trata de *B. tehuecos*, para el resto de las variaciones o ausencia de caracteres no fue posible realizar una hipótesis.

Familia Ischyroceridae Stebbing, 1899
Género *Erichthonius* H. Milne Edwards, 1830
Erichthonius brasiliensis (Dana, 1853)
(Figuras 18, 19)

Pyctilus brasiliensis Dana 1853: 976-977, pl. 67, fig. 5 a-h. (Localidad tipo: Río de Janeiro, Brasil); Stebbing 1906: 671; Barnard 1964: 112; Barnard & Karaman 1991: 188.

Material examinado: un macho y una hembra, ejemplares disectados. El Sauzoso, Bahía de La Paz. 2 de Junio del 2012, entre *Sargassum*. Recolector: A.E. Hernández-Cisneros.

Distribución general: Pantropical (Atlántico, Pacífico Este, Pacífico Oeste, de Washington a Ecuador).

Notas ecológicas: Según los registros, habita en profundidades de 0-171 m, entre camas de algas y pastos marinos. Se alimenta de partículas suspendidas. En la bahía se observa mayor abundancia cerca de la ciudad, así como en las boyas de los muelles, construye tubos entre hidrozoarios y algas epífitas.

Diagnosis: (basada en un macho de 7 mm y una hembra de 7 mm)

Cuerpo tubular, pero conserva la forma deprimida lateralmente, cuando está vivo presenta coloración gris con pequeños puntos negros, ojos pequeños subovalados. Pedúnculo de la antena 1 grueso, antena 2 ligeramente más larga; artejo 1 del flagelo en la antena 1 y artejo 4 (peduncular) de la antena 2 de igual tamaño. Gnatópodo dos muy grande, alcanza una longitud desde la cabeza hasta el tercer segmento del pereón. Coxa 1 extendida anteriormente, mide una tercera parte de la coxa 2, así como la coxa 4 mide

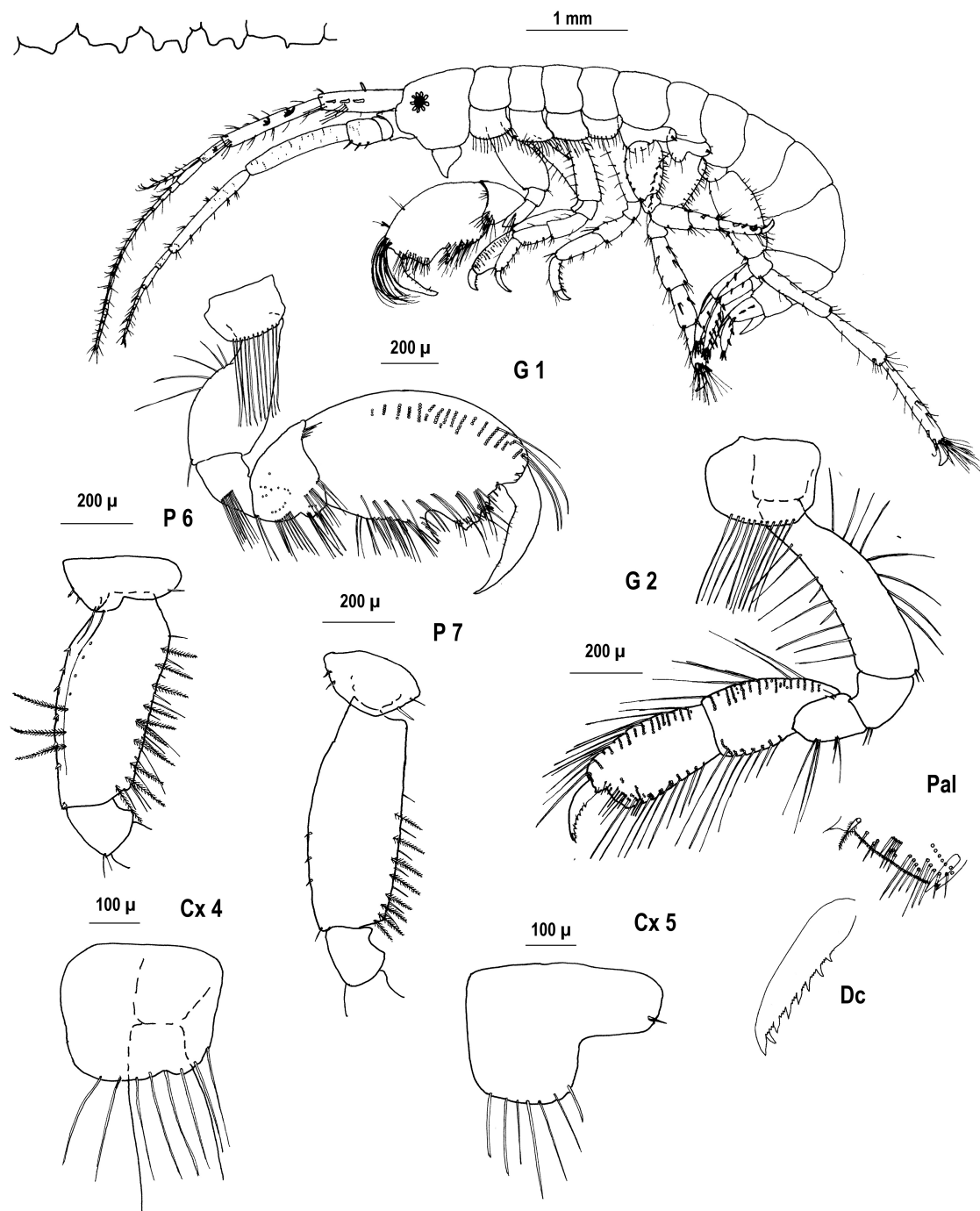


Figura 16: *Bemlos tehuecos* (Barnard, 1979), macho de 7 mm B.L.P, vista lateral del hábitus. Gnatópodo 1 y 2 (G 1, G2), basis e isquio de los pereiópodos 6 y 7 (P 6, P 7). Coxas 4 y 5 (Cx 4, Cx 5), dáctilo del gnatópodo 2 (Dc), palma del gnatópodo 1 (Pal).

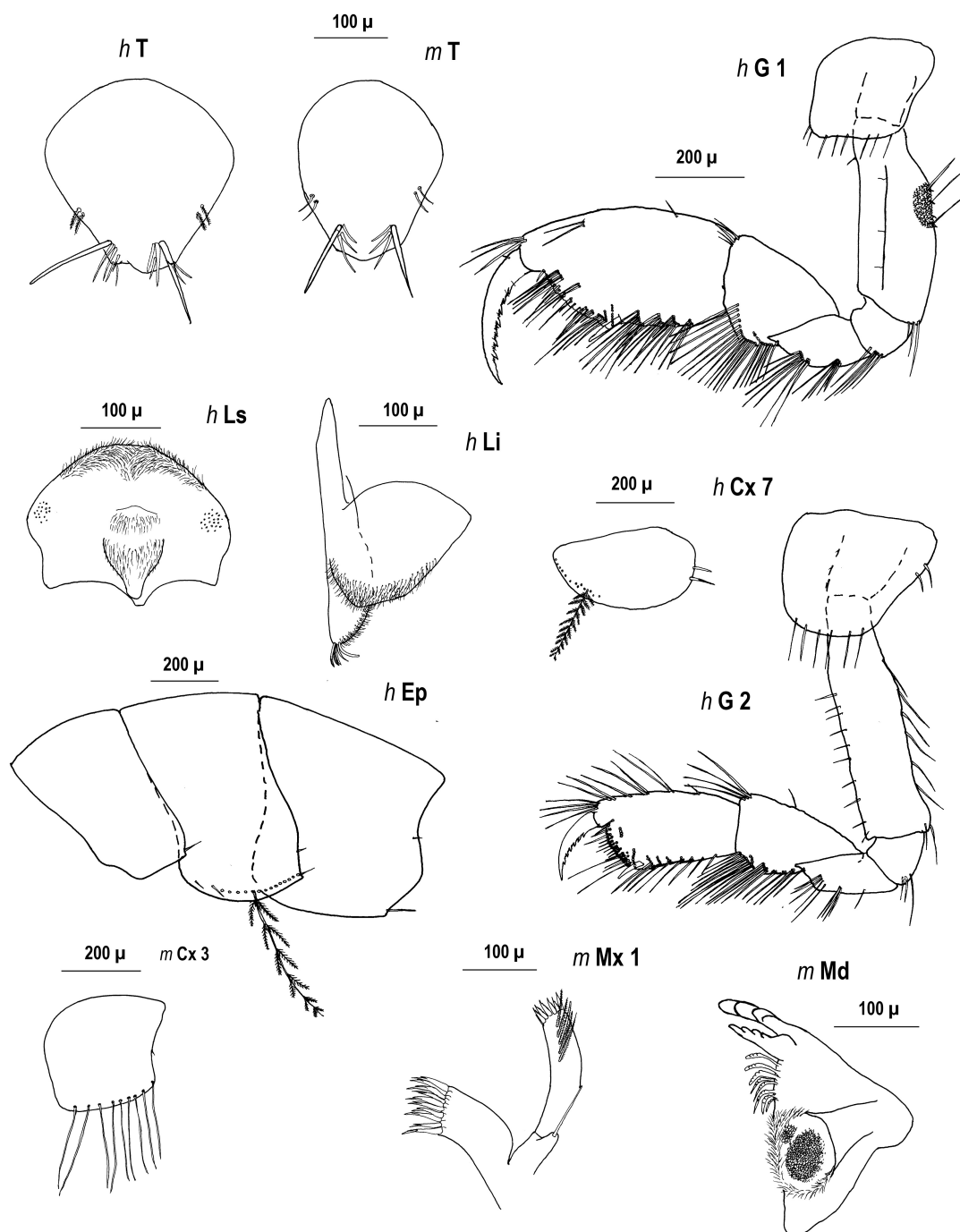


Figura 17: *Bemlos tehuecos*(Barnard, 1979), macho de 7 mm y hembra de 6.5 mm B.L.P, vista lateral del hábitus: telson (T), gnatópodo 1 y 2 (G1, G2), mandíbula (Md), maxila 1 (Mx 1), epímera (Ep), labio inferior (Li), labio superior (Ls), coxa 3 y 7 (Cx 3, Cx 7) m= macho, h= hembra.

la mitad de la dos. Coxas 1, 2 y 3 separadas entre sí; coxa 2 con líneas en el margen distal; coxa 5 con una serie de setas plumosas subterminales. Basis del anatópodo 1 con una expansión triangular posterior. gnatópodo 2 con basis alargada; carpo cóncavo en el margen anteroproximal, con una extensión interna que contiene 2 dientes, setas distales en el dácilo, de la misma longitud del dácilo. Basis del pereiópodo 3 extendida distalmente.

Erichthonius brasiliensis es una especie considerada cosmopolita, sin embargo, no se ha realizado un estudio de sistemática para aproximarse a su estatus en el mundo. Por lo anterior, se decidió dejar como especie aproximada.

Tabla 1: Elenco sistemático y distribución de los anfípodos asociados a *Sargassum* en Bahía de La Paz. P.E. = Pacífico Este, G.C. = Golfo de California, E = Ecuador

Familia	Especie	Distribución
Melitidae	<i>Melita</i> Leach 1814	
	<i>Quadrimaera reshi</i> (Barnard, 1979)	P.E. hasta E.
	<i>Elasmopus</i> cf. <i>bampo</i> (Barnard, 1979)	G.C.
Ampithoidae	<i>Ampithoe plumulosa</i> Shoemaker 1938	Columbia Británica a E.
Aoridae	<i>Bemlos tehuecos</i> (Barnard, 1979)	G.C.
Pontogeneiidae	<i>Pontogeneia nassa</i> Barnard 1969	G.C.
Hyalidae	<i>Protohyale yaqui</i> (Barnard, 1979)	Baja California y G.C.
Podoceridae	<i>Podocerus fulanus</i> Barnard 1962	California al G.C.
Phliantidae	<i>Pariphiotus</i> cf. <i>galapagoanus</i> (Barnard, 1979)	G.C. a E.
Ischyroceridae	<i>Erichthonius</i> cf. <i>brasiliensis</i> (Dana, 1853)	Pantropical
Amphiloichidae	<i>Apolochus</i> cf. <i>neapolitanus</i> (Della Valle, 1893)	cosmopolita tropical y subtropical
Corophiidae	<i>Americorophium</i> sp. (Bousfield, 1997)	California
Bateidae	<i>Batea</i> cf. <i>transversa</i> Shoemaker 1926	California a G.C.
Leucothoidae	<i>Leucothoe</i> cf. <i>alata</i> Barnard 1959c	Bahía Monterey a G.C.
Unciolidae	<i>Rudilemboides</i> cf. <i>stenopropodus</i> Barnard 1959a	California a G.C.
Phoxocephalidae	<i>Foxiphalus</i> Barnard 1979	
Caprellidae	<i>Caprella</i> de Lamarck 1801	

9.4. Discusión

Se registraron tres especies con distribución en el golfo: *Pontogeneia nassa*, *Elasmus* cf. *bampo* y *Bemlos tehuecos*. *Protohyale yaqui* está registrada desde Baja California al golfo. Cuatro con registros de California al golfo: *Podocerus fulanus*, *Batea* cf. *transversa*, *Rudilemboides* cf. *stenopropodus* y *Leucothoe* cf. *alata*. Tres del Pacífico Este hasta Ecuador: *Quadrinemaera reshi*, *Ampithoe plumulosa* y *Pariphiinthus* cf. *galapagoanus*. Y dos cosmopolitas: *Erichthonius* cf. *brasiliensis* y *Apolochus* cf. *neapolitanus* (Tabla 1).

Foxiphalus, *Melita* y *Caprella* requieren una revisión mas detallada, que incluya los registros del Pacífico Este, no fue realizable por la escasez del material, y posiblemente se trate de una extensión de rango o especies nuevas. Por otro lado, no existen reportes de *Americorophium* en el Golfo de California, se revisaron con detalle las descripciones existentes de la región y no concuerda con alguna, por lo que posiblemente se trate de una nueva especie, o se requiere una revisión detallada que involucre otras regiones.

Un caso especial que necesita una revisión sistemática y sobre sus implicaciones en el ambiente es *Erichthonius* cf. *brasiliensis*, por su estatus de especie invasora (Hendrickx, 2012), los resultados muestran que su abundancia disminuye hacia el norte de la bahía, sitio dominado por *Pontogeneia nassa* que es abundante en otra región mas norteña en el golfo (Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez, 2004), en la cuál no habita *E. brasiliensis*, sin embargo, es importante considerar que se trata de una especie potencialmente invasora.

Los géneros registrados corresponden a familias que comúnmente se distribuyen en todo el mundo, habitan entre el litoral rocoso y algas (Barnard & Karaman, 1991). Sin embargo, en otras especies de *Sargassum* ubicadas en diversas regiones geográficas se han reportado asociaciones similares. En Brasil se reportaron hasta 23 especies de anfípodos sobre *S. cymosum* (Tararam & Wakabara 1981; Wakabara et al. 1983; Leite et al. 2007b), la misma cantidad en Carolina del Norte para *S. filipendula* (Duffy, 1990).

24 especies en Japón, particularmente en *S. patens* (Edgar, 1991). *S. platycarpum* en Venezuela con 8 especies (Ayala & Martín, 2003). *S. muticum* en España con 21 (Cabellos *et al.*, 2010b), Viejo (1999) reporta hasta 28; en Portsmouth Harbour Inglaterra 21 para la misma especie de alga (Withers *et al.*, 1975), y Washington USA reportan 12 especies (Norton & Benson, 1983).

En las interacciones mencionadas, dominan especies del genero *Hyale*, *Elasmopus*, *Ampithoe*; de la familia Aoridae e Ischyroceridae, pero no se habían reportado distinciones de *Pontogeneia* o integrantes de la familia. Tararam *et al.* (1986) mencionan que la abundancia de *Hyale* en las frondas, se debe a sus adaptaciones morfológicas. Otra investigación que analizó las implicaciones geográficas entre especies de la familia Ampithoidae con sus hospedadores, documentó que en el Pacífico Este, 54 % de estos anfípodos habitan en *Sargassum* (Poore *et al.*, 2008). En este ámbito, hacen falta estudios que abarquen la evolución de estas interacciones, ya sea por selección de alimento, de metabolitos secundarios que aleja a sus depredadores, o simplemente de hábitat (Poore *et al.*, 2008).

9.5. Conclusiones

Se identificaron 17 anfípodos, 13 a nivel de especie y cuatro géneros. De las especies, tres se registran únicamente en el Golfo de California, ocho en el Pacífico Este, dos son cosmopolitas y una presenta ampliación de rango de distribución.

Cuatro géneros requieren revisión mas detallada para nombrar especies, posiblemente se trata de ampliaciones de rango o nuevas especies, en este estudio no fue realizable por escasez de material que se analizó.

Se sugiere que *Erichthonius brasiliensis* es una especie potencialmente invasora tanto en la bahía como el golfo, se requieren estudios de sistemática e implicaciones ecológicas.

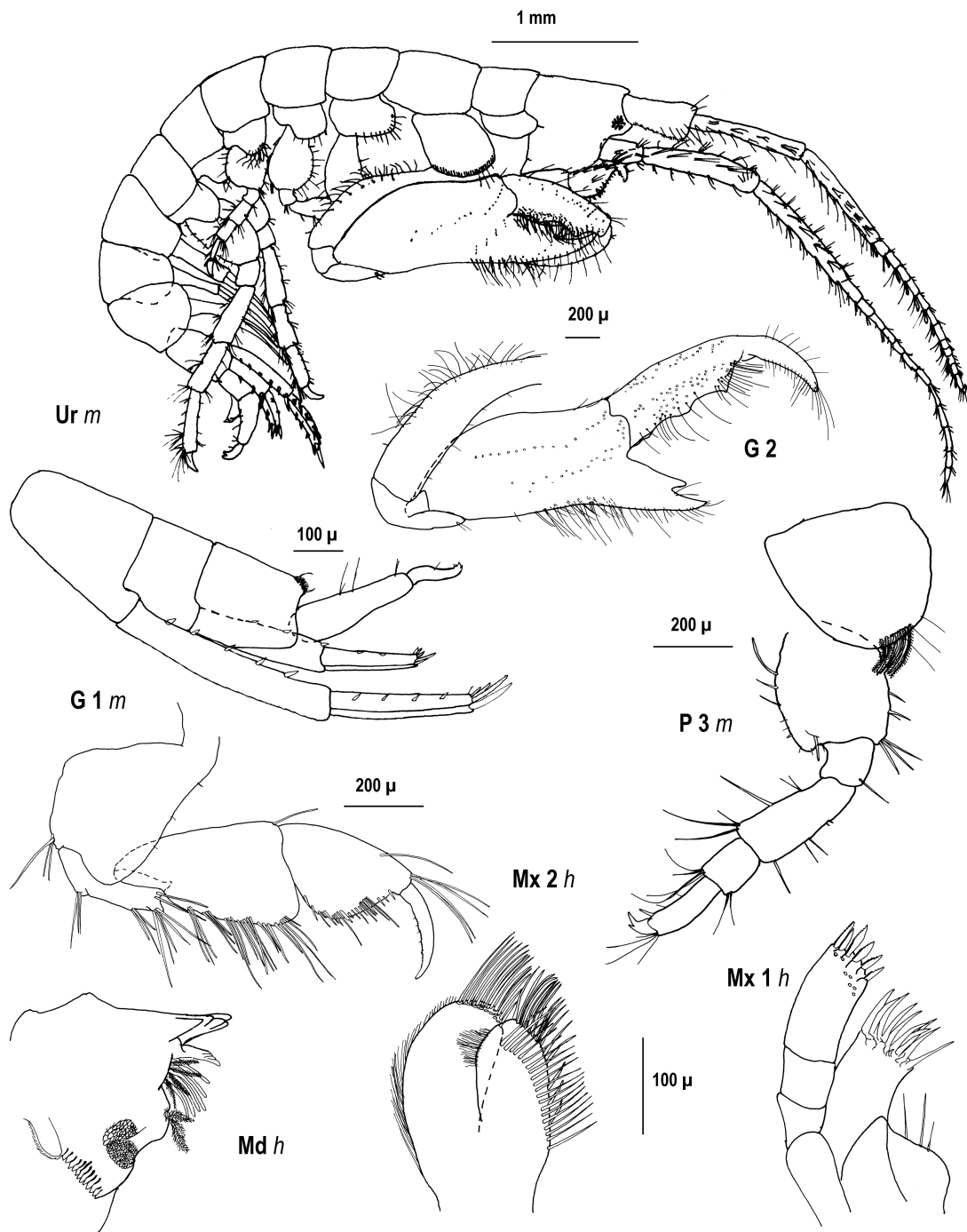


Figura 18: Vista lateral derecha de *Erichthonius cf. brasiliensis* (Dana, 1853). Macho de 7 mm, B.L.P: Gnatópodo 1 (G 1), gnatópodo 2 (G 2), pata 3 (P 3), mandíbula (Md), maxila 1 (Mx 1), maxila 2 (Mx 2), ur (Urópodos), m = macho, h = hembra, i = vista interna.

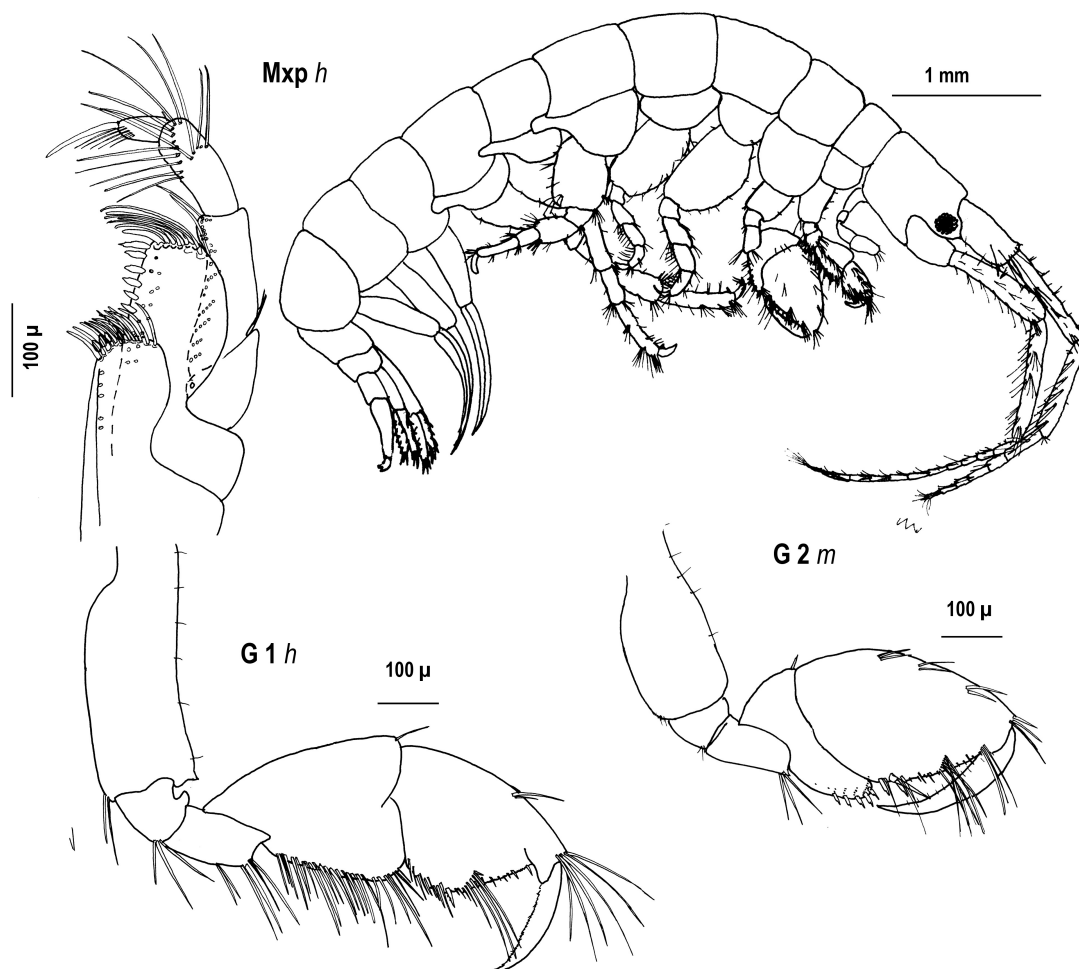


Figura 19: Vista lateral derecha de *Ericthonius cf. brasiliensis* (Dana, 1853). Hembra de 7 mm, B.L.P: gnatópodo 1 (G 1); gnatópodo 2 (G 2), maxilípedo (Mxp), m = macho, h = hembra, i = vista interna.

10. CAPÍTULO II. Estructura de la taxocenosis de anfípodos

10.1. Objetivos

Objetivo general

Describir la estructura espacial de la taxocenosis de anfípodos asociados a *Sargassum* en talos jóvenes y adultos.

Preguntas objetivos

¿Existen diferencias significativas en la estructura de la taxocenosis de anfípodos (N, S, H', J') que habitan los bosques de *Sargassum* spp. en las distintas localidades de Bahía de La Paz?.

¿Existen diferencias significativas en la estructura de la taxocenosis de anfípodos (N, S, H', J') que habitan los bosques de *Sargassum* spp. en talos jóvenes y maduros, seleccionados en dos fechas?.

10.2. Material y métodos

Epifauna asociada

Una vez separada la fauna móvil de los talos, se identificaron los principales grupos: gasterópodos, poliquetos, isópodos, tanaidáceos, carídeos, braquiuros, equinodermos y platelmintos. Se aplicaron pruebas de correlación que involucran la abundancia promedio

de epifauna asociada con la de anfípodos. Para evaluar si la arquitectura que proveen las algas epífitas también es un predictor de la complejidad, se procedió a identificarlas, registrar su abundancia por talo contando el número de ramas secundarias ocupadas por cada especie de alga y el número total de ramas secundarias, con el cociente se estimó la cobertura total. Obtenida esta base de datos, se procedió a realizar pruebas de correlación con la abundancia de las especies de anfípodos.

Estimación de atributos ecológicos

Para describir la estructura de la taxocenosis se utilizaron los siguientes atributos: abundancia de individuos por especie N , número de especies S , diversidad de Shannon H' (Shannon & Weaver, 1949) y equitatividad de Pielou J' ; este último índice indica que tan uniformemente están distribuidos los individuos entre las especies (Ludwing & Reynolds, 1988). Se seleccionó el número de especies para aplicar los índices, con un análisis fenológico de dominancia, efectuado con el criterio del Kikvidze & Ohsawa (2002), método que selecciona a las especies responsables del $> 70\%$ de la abundancia, el resultado indicó las cinco especies mas abundantes: *Pontogeneia nassa*, *Protohyale yaqui*, *Erichthonius* cf. *brasiliensis*, *Podocerus fulanus* y *Ampithoe plumulosa*.

Análisis de datos

Se realizó un análisis exploratorio al conjunto de datos de cada localidad con el objetivo de identificar diferencias entre transectos, distancias y fechas: para ello se obtuvieron y analizaron los índices citados. Se consideró que en mayo del 2012 los talos recolectados se encontraban en etapa de madurez (Núñez-López & Casas-Valdéz, 1996), y en abril del 2013 fueron talos jóvenes. Los datos de cada índice se tabularon por localidades, fechas y transectos, posterior al análisis se transformaron de ser necesario ($\log 10$) para aplicar ANOVA de dos vías, entre transectos y fechas. Se utilizaron pruebas de

Tukey para estimar las diferencias y finalmente se realizaron correlaciones de rango de Spearman en cada localidad, puesto que las variables físicas del alga también exhibieron diferencias significativas, esto permitió analizar los resultados de cada especie y estructura (Anexo II; 12.2). Se utilizó el software PRIMER para los índices; R y Past para el análisis estadístico.

10.3. Resultados

Se registraron 29,869 anfípodos en etapa de talos maduros (2012) y 5,800 en etapa de talos jóvenes (2013). También se registró la presencia de otros taxa: Anomura, Brachyura, Caridea, Tanaidacea, Cumacea, Isopoda, Holothuroidea, Ophiuroidea, Plathelminthes, Polychaeta, Gasteropoda y Nudibranchia. De 17 anfípodos se identificaron 14 especies y tres géneros. En ambas fechas la taxocenosis exhibió una fisonomía en la que pocas especies dominaron (*Pontogeneia nassa*, *Protohyale yaqui*, *Erichthonius* cf. *brasiliensis*, *Podocerus fulanus*, *Ampithoe plumulosa*) y el resto fueron especies raras (Fig.20). En talos jóvenes, además de las especies mencionadas, se registraron las siguientes: *Pariphirothous* cf. *escabrosus*, *Apolochus* cf. *neapolitanus*, *Rudilemboidea* cf. *stenopropodus*, *Quadrimaera reshi*, *Elasmopus* cf. *bampo*, *Americorophium* sp., *Melita* sp. y *Batea transversa*, aunque estas especies no superaron abundancias de diez individuos por talo, distinto al hospedador en etapa adulta, fecha en la cuál se registró mayor número de especies, así como las máximas abundancias.

Con pruebas estadísticas (Kruskal-Wallis y Tukey), se demostró que H', J', S y N no exhibieron diferencias significativas dentro de las localidades ($p > 0.05$), es decir, entre transectos y distancias para ambas etapas de madurez. Este resultado sugiere que los atributos de la taxocenosis son homogéneos en distintas profundidades del ambiente submareal, incluso si los talos presentan longitudes variadas. Entre localidades se registraron diferencias significativas de N, J' y H' en talos jóvenes y N en talos adultos ($p < 0.05$). El número de especies, así como la variabilidad, fueron menores en

2013. H' y J' no presentaron evidencia estadística para sugerir diferencias entre fechas (Fig. 21 y Fig. 22), a diferencia de la abundancia (N) que disminuyó en talos jóvenes ($p < 0.05$).

En L2 es notable que la especie más abundante fue *Pontogeneia nassa*, a ella se debe la variabilidad, aunque la abundancia de las otras especies también fue mayor en esta localidad; así como *Sargassum*, que presentó el mayor volumen desplazado promedio en 2011 (109 ± 67 mL), 2012 (386 ± 458 mL) y 2013 (152 ± 121 mL) (Fig. 23), y la mayor abundancia de estructuras. Entre la abundancia de este anfípodo y el alga se reconoció una correlación positiva con la longitud de los talos, volumen desplazado y ramas secundarias (Spearman s; $p < 0.05$).

Otra especie que se distinguió fue *Erichthonius* cf. *brasiliensis*, constituyó parte de las especies dominantes en las localidades mas cercanas a la ensenada (L4 en 2012 y L5 en 2013). L4 en 2013 se localiza más cerca de L5 debido al desplazamiento por la inexistencia del manto (Fig. 3), se observó que en esta zona la abundancia de esta especie es alta, así como de *Podocerus fulanus*. Se identificó una correlación negativa entre la abundancia de *E. brasiliensis* y *P. nassa* en talos jóvenes (Spearman s $r = -0.7$; $p < 0.05$); *Protohyale yaqui* exhibió un comportamiento parecido al de *P. nassa* (Fig. 23). El resto de las especies no exhibió algún patrón en su distribución.

10.4. Discusión

Los anfípodos son un grupo exitoso, se encuentran en el fondo del lecho marino o como libres nadadores del plancton, en ambientes semi-terrestres y totalmente terrestres; los hay caminadores, nadadores, saltadores, que construyen tubos, madrigueras, nidos o simplemente habitando entre los intersticios del sedimento o rocas (Steele, 1991). Los procesos relacionados con la interacción anfípodo-hospedador han sido ampliamente abordados, en el contexto de las macroalgas se ha documentado que la abundancia de-

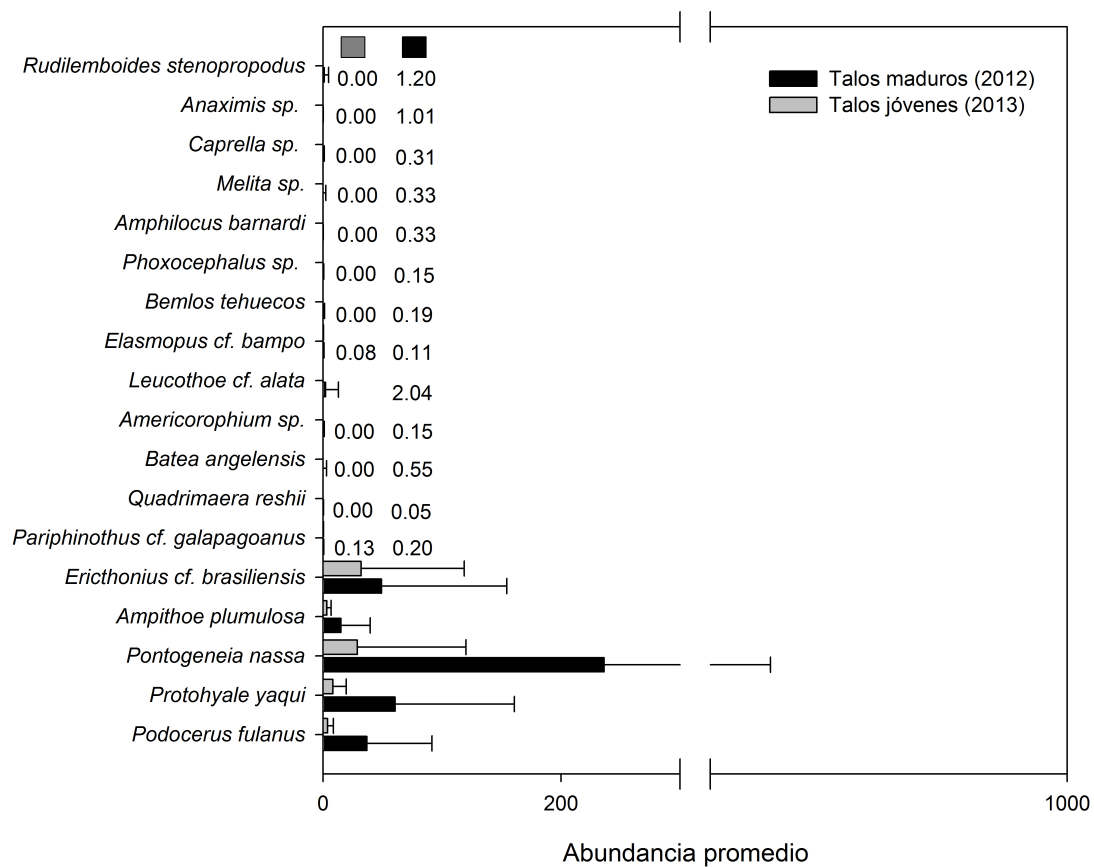


Figura 20: Abundancia total de anfípodos en las distintas localidades para ambas fechas.

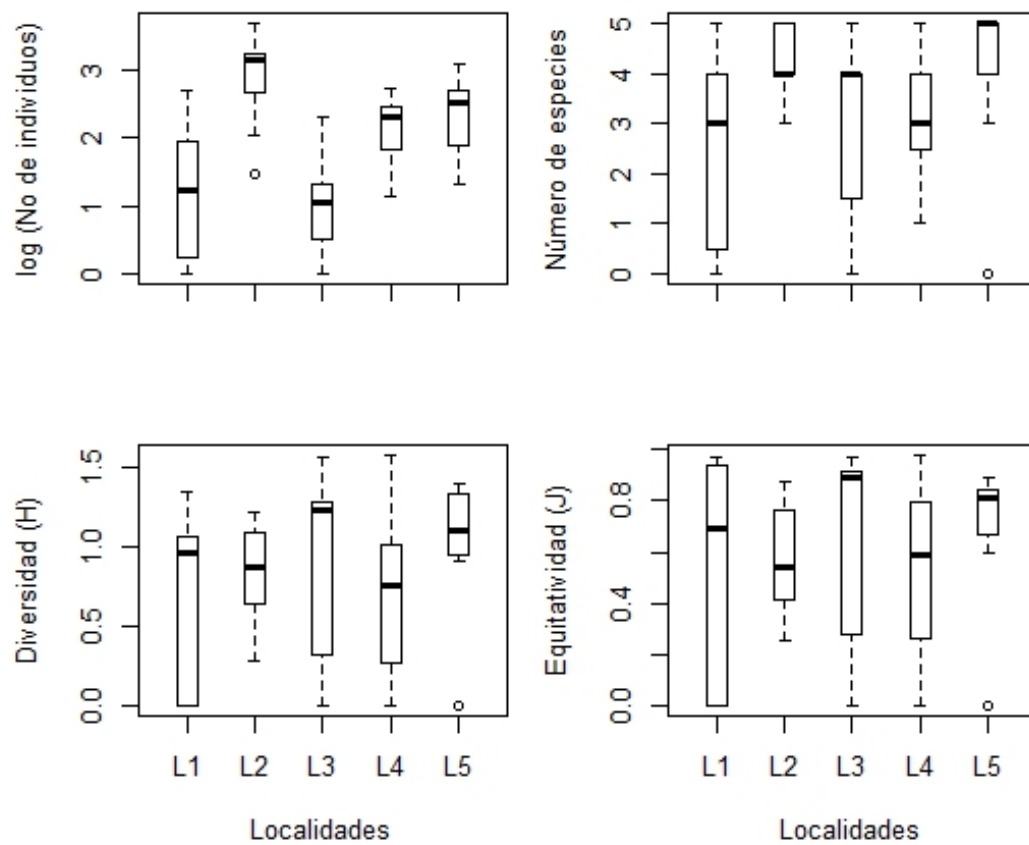


Figura 21: Atributos ecológicos presentes en la taxocenosis de anfípodos asociados a *Sargassum* en Bahía de La Paz. Etapa adulta.

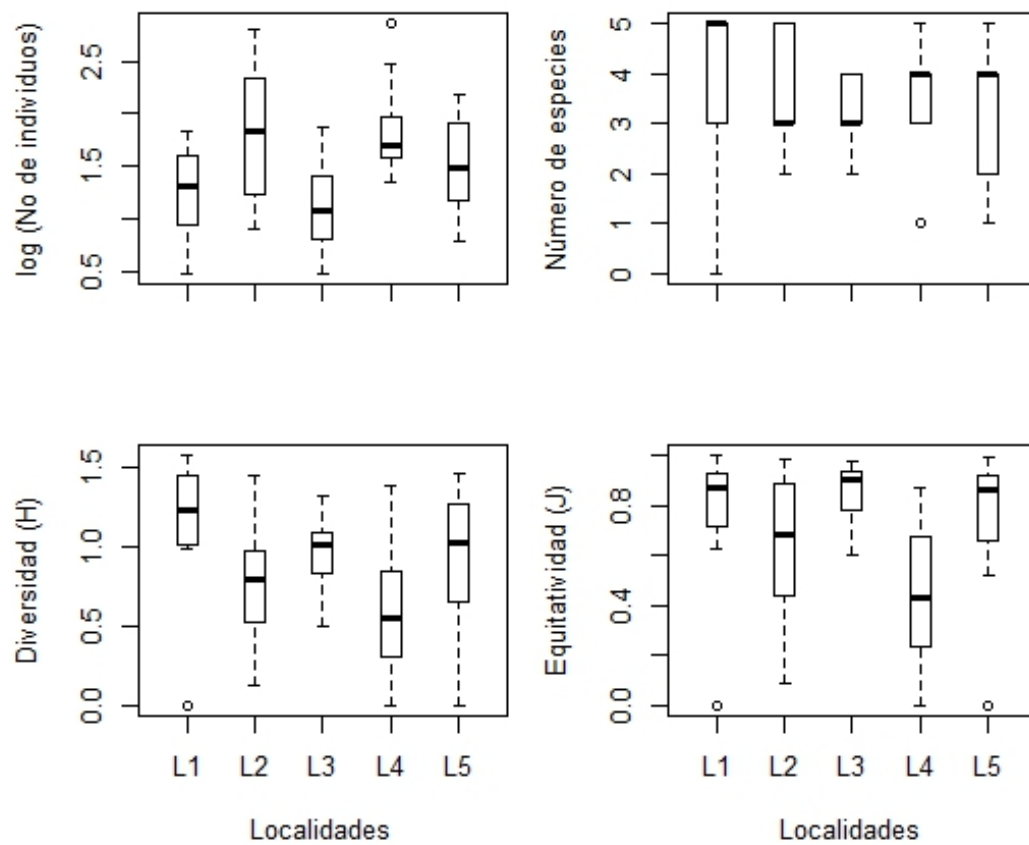


Figura 22: Atributos ecológicos presentes en la taxocenosis de anfípodos asociados a *Sargassum* en Bahía de La Paz. Etapa joven.

pende principalmente de su modo de vida (Aikins & Kikuchi, 2002), y que esta propiedad resulta determinante al seleccionar un hábitat para establecerse o alimentarse.

Aunque no son especialistas como ocurre con las interacciones entre insectos y plantas terrestres (Duffy, 1990), si son capaces de seleccionar un hábitat que cubra sus necesidades, la complejidad estructural de su hospedador es el factor que ha sido planteado como un elemento determinante, por la superficie, refugio y alimento que les confiere (Parker *et al.* 2001; Ferreiro *et al.* 2011; Gestoso *et al.* 2012).

Al analizar la composición de especies se observó que no hay dos del mismo género, siendo que en la bahía existen registros de hasta tres especies por cada género, es el caso de *Hyale*, *Ampithoe* y *Elasmopus*, sin embargo, se registró una especie por género. Como ejemplo *Elasmopus* y *Quadrimaera* pertenecen a la familia Maeridae; otras forman parte de la superfamilia Corophidae (*Americorophium* y *Erichthonius*), este fenómeno se puede atribuir a eventos de competencia interespecífica, como se ha comprobado en *hyalidos* (Lancellotti & Trucco, 1993), *ampithoidos* (Gunnill 1984; Poore *et al.* 2000); en *E. brasiliensis* se ha observado comportamiento agresivo, atribuido a su hábito territorialista (Conell, 1963).

Atributos ecológicos de la taxocenosis

Existen numerosos registros de estudios que abordan la taxocenosis de anfípodos asociados a *Sargassum* (Duffy 1990; Edgar 1991; Alfaro *et al.* 2009; Jacobucci *et al.* 2009). En un contexto general, el resultado coincide con el obtenido por Sánchez-Moyano *et al.* (2007), quienes analizan el efecto de la cobertura algal de *Caulerpa prolifera* sobre la diversidad y equitatividad de crustáceos epibiontes, su resultado no exhibe una modificación en los atributos al incrementar la cobertura algal, situación que resulta al comparar estos atributos entre etapas de jóvenes y adultos, este resultado sugiere que existen otros factores que regulan la diversidad y equitatividad en la taxocenosis de anfípodos, y que únicamente tiene influencia en la abundancia y composición específica.

Se mantuvieron las cinco especies dominantes en todas las localidades para ambas fechas. En L2 predominó *P. nassa*, pero es evidente que la abundancia de las otras especies también fue mayor, y más evidente en talos adultos; una posible explicación es que está más asociada a la alta densidad de estructuras de *Sargassum*, ya que en la misma localidad, los talos presentan esta característica, además de la correlación identificada, es posible observar este comportamiento al comparar la abundancia con el volumen que desplaza el alga (Fig. 23).

Recientemente, [Suarez-Castillo et al. \(2013\)](#) analizaron la composición de fauna asociada a los bosques de *Sargassum* en la bahía, determinaron que las primeras dos localidades (L1 y L2) son dominadas por *Sargassum* sobre otros tipos de sustrato, registraron un incremento en la cobertura sobre todo en los meses de abril a junio e identificaron un gradiente de norte a sur a lo largo de la costa, aunque éste ya había sido reportado por [Fajardo León \(1994\)](#).

En este estudio no se registró la cobertura por localidad, pero se estimó la longitud promedio y volumen en un área de 706 m² dentro de cada manto, visible al dibujar una circunferencia por encima de los transectos colocados al extraer los talos, con esta información se identificó un gradiente de norte a sur (Fig. 23). En 2013 no se detectó el manto en L4, probablemente por un sepultamiento identificado un mes antes, que afectó L3 y L4.

Cabe mencionar que en 2012 se presentaron eventos de arribazón de *Sargassum* en la localidad más norteña al momento extraer las muestras, es posible que estos eventos sumados a la intensidad del oleaje sean pauta para explicar la variabilidad en esa localidad (Fig. 21 y 22). L1 y L3 presentaron la menor abundancia en ambas fechas, pero una diversidad y equitatividad mayor, esto sugiere una mejor distribución de las especies, cabe mencionar que las últimas tres localidades son las más protegidas. Se observa que la variabilidad fue menor en 2013, esto es debido a que los talos se encuentran en una etapa temprana de vida, en este momento los factores que determinan la abundancia de

los invertebrados son menos fluctuantes debido a que comparten condiciones de área, volumen, tamaño, cantidad de estructuras y fauna epibionte.

Este resultado sugiere que la diversidad y equitatividad no se modificó con el criterio de edad para las diferentes localidades, a diferencia de la abundancia que aumenta en talos adultos y es distinta entre localidades. El ciclo de vida que presentan *Sargassum* a lo largo de la bahía no es simultáneo (Fajardo León, 1994), por lo tanto no exhiben la misma complejidad estructural, pero las características estructurales abordadas quizás tengan mayor peso entre etapas, por el espacio de tiempo que existe.

Aspectos ecológicos de los anfípodos asociados

Diversos autores han documentado que la composición de anfípodos a escala espacial depende del uso de hábitat, se ha sugerido que anfípodos de vida libre, con mejor habilidad natatoria, se dispersan rápidamente sobre distancias mayores, lo que incrementa la probabilidad de elegir un refugio; mientras que los de vida sedentaria como tubícolas, permanecen bastante tiempo en un parche de macroalgas que cuenta con las condiciones de sustrato y alimento necesarias para su supervivencia (Dixon & Moore 1997; Aikins & Kikuchi 2001). La estrategia de construir tubos ha reducido su capacidad de dispersión, debido a que permanecen la mayor parte de su ciclo de vida refugiados (Duffy & Hay, 1994), en este grupo se encuentra *Erichthonius brasiliensis*, *Bemlos* y *Americorophium*, sin embargo, ésta limitación tiene sus ventajas, puesto que los organismos se han sometido a la producción continua de metabolitos y al mismo tiempo han desarrollado defensas.

Pontogeneia nassa fue la especie mas abundante, posiblemente endémica del Golfo de California, ya que Barnard (1969) la describe y reporta al golfo como su localidad tipo, y hasta la fecha su distribución no ha sido ampliada. Estudios de su biología o ecología tampoco se han abordado, se reportó como abundante en mantos de rodolitos ubicados dentro del Golfo (Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez, 2004). En general, se sabe

que los anfípodos eusiroideos son de hábitos herbívoros, nidícolas y excelentes nadadores (Sainte-Marie, 1991). Una especie análoga ampliamente estudiada, con distribución en el Pacífico Norte es *Pontogeneia rostrata*: presenta un ciclo anual de reproducción con picos de abril a mayo (Yu *et al.*, 2008), patrón que coincide con el que describe Jeong *et al.* (2004) para la misma especie pero en pastos marinos, este patrón sugiere que existe la posibilidad de que sincronice su ciclo de vida con el desarrollo de *Sargassum*. Cabe mencionar que también habita sustrato de tipo arenoso (Yu & Suh, 2011).

Imada *et al.* (1981) analizan cuatro especies de *Sargassum* y determinan que la comunidad de anfípodos no presenta diferencias significativas entre hospedador, por lo que no parecen seleccionar entre especies. Probablemente *Pontogeneia nassa* comparte características con *P. rostrata*, si la especie es capaz de habitar diversos tipos de sustrato como camas de rodolitos (Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez, 2004), posiblemente permanece entre los intersticios de arena, rocas, coral muerto, o algas (incluyendo coralinas) adyacentes en ausencia de *Sargassum*.

Dado que pertenece a un género de hábitos nidícolas, utiliza las estructuras del alga como soporte, por lo que se encontró una correlación positiva significativa con el volumen que desplaza el alga (Spearman; $p < 0.05$). Otros autores registran correlaciones positivas entre especies que construyen tubos y la biomasa del alga hospedador, e indican que los anfípodos de vida libre no dependen tanto de la biomasa generada (Aikins & Kikuchi, 2002).

Entre los anfípodos con mayor capacidad de dispersión están los pertenecientes a la familia Hyalidae, de vida libre y exclusivamente herbívoros, abundantes en macroalgas y pastos marinos, micrositios en los que construyen nidos y se alimentan de algas epífitas (Brawley 1992, Thiel 2009). La especie identificada fue *Protohyale yaqui*, se observó que aprovecha la flexibilidad y resistencia de las algas para la construcción de sus nidos (obs. pers.), formando pliegues entre filoides o fronda de las algas. Los anfípodos de vida libre, por ser eficientes nadadores como los hyalidos, son capaces de seleccionar su

hábitat, proceso que puede llevarles hasta 24 h (Aikins & Kikuchi, 2002). Se observó que su abundancia está correlacionada con la de *P. nassa*, aunque esta última es siempre más abundante, lo que sugiere una coexistencia, quizás porque los recursos que ambas especies requieren son abundantes y no hay necesidad de competir por ellos.

Las especies de *Ampithoe* son de hábitos nidícolas; la morfología y rigidez de la macroalga es importante para la construcción y persistencia de sus nidos, son capaces de seleccionar un espacio con alta densidad de estructuras (Skutch, 1926), construyen tubos con secreciones glándulares, así como filamentos de algas, se alimentan de *Entheromorpha*, *Polysiphonia* y diatomeas; este autor observó la construcción de tubos entre *Polysiphonia fastigiata* y *Ceramium*. Otras especies del género se alimentan directamente de las algas filamentosas, entre ellas *Ceramium* y *Polysiphonia*, se sugiere que utilizan a *Hypnea spinella* como refugio, aunque pueden llegar a alimentarse de ella, de modo que es considerada esencial en su hábitat, pese a su alto contenido de metabolitos (Brawley & Adey, 1981), lo que resalta su importancia más que alimentaria, como refugio. Es importante resaltar que *H. spinella* fue una de las especies más abundantes, por lo que se sugiere que *A. plumulosa* y *P. yaqui* la utilizan como refugio.

Holmes (1901) realizó observaciones en *Ampithoe longimana*, concluyó que aguas calmas favorecen su proliferación, muestra una tendencia a mantenerse apegada a objetos sólidos y ordinariamente realiza pequeñas excursiones en las que se refugia bajo el primer objeto sólido que encuentra, sin embargo, en ausencia de tal estructura es capaz de nadar uniformemente durante un tiempo hasta encontrar otro refugio. Construye sus nidos entre hojas de pastos, ramas de algas rojas, pliegues de *Ulva* o material cercano que incluye fragmentos de algas. la mayoría de los anfípodos son de fototactismo negativo, esta es otra razón por la que se refugian preferentemente en algas con mayor ramificación. *Perampithoe femorata* dobla los filoides de *Macrocystis* para formar nidos (Thiel, 2009), este autor observó que cuando existen recursos limitados se alimenta de su hospedador directamente.

Dentro de las especies de hábitos tubícolas, *Erichthonius brasiliensis* fue la más abundante, los registros de abundancias máximas se localizaron cerca de la zona urbana, esta especie se alimenta principalmente de partículas suspendidas, es considerada de amplia distribución en todo el mundo y exótica en el Golfo de California (Hendrickx, 2012), se encuentra asociada a sitios aledaños a zonas urbanas, generalmente con altos niveles de contaminación, principalmente en muelles y pilotes (Barnard, 1958). En Bahía de La Paz es más abundante en los puertos, sitios adyacentes a la ciudad (obs. pers.). A pesar de su limitada capacidad de dispersión, este es un ejemplo claro del impacto que causan las actividades humanas, de modo que las nuevas condiciones ambientales alteran la distribución y composición en el bentos marino, ya que esta especie se asocia con zonas perturbadas. En cuanto a los factores intrínsecos, una de las causas posibles para explicar la correlación negativa registrada con *P. nassa* quizás se deba a su naturaleza territorialista (Conell, 1963), mientras que con las demás especies se mantiene neutral.

Al igual que la anterior, *Podocerus fulanos* es considerada una especie suspensívora; Barnard *et al.* (1988) observó el comportamiento de *Podocerus brasiliensis*, e indicó que se encuentra asociada a zonas con corrientes y oleaje de alta intensidad, y que prefiere habitar tubos que otro organismo ha construido, incluso de poliquetos; Barnard (1962) señala que *P. fulanos* es una especie intolerante a condiciones de contaminación, pero esta aseveración no coincide con el hallazgo, ya que las localidades con mayor abundancia en la bahía están cerca de la ensenada.

Síntesis de factores externos

Los atributos que no dependen de la complejidad agregada del hospedador involucran rasgos de la biología del epibionte. Se han evaluado diversos factores ambientales que influyen en la composición y distribución de los anfípodos asociados a macroalgas. A una macro-escala espacial, la turbidez, hidrodinámica y salinidad tienen un efecto importante, mientras que a una escala reducida, además de la complejidad estructural del hábitat

(Ferreiro *et al.*, 2011) existen otros factores biológicos: su historia natural, reclutamiento, reproducción (Leite, 2002), depredación (Nelson, 1979), competencia, estrategias de alimentación y dispersión (Edgar 1983; Duffy & Hay 1994; Tanaka & Leite 2003). Sin embargo, en este estudio se consideró que estos factores están relacionados directa o indirectamente con la complejidad agregada, y se estima la cantidad de varianza explicada en una ecuación lineal y otra no lineal (Véase 11).

Otro factor selectivo es la cantidad de metabolitos secundarios que produce el hospedador, esto les ayuda a mantener un refugio despejado de peces e invertebrados que usualmente se alimentan de algas (Hay & Steinberg, 1992). Esto sugiere que las frondas de *Sargassum* son un hábitat ideal para los anfípodos, por su alto contenido en compuestos que utilizan para la defensa (Castro Reyes, 1997). Respecto a la resistencia de anfípodos a metabolitos secundarios de *Dyctiota* y *Ulva*, particularmente el caso de *Ampithoe*, se ha encontrado que las diferencias entre la susceptibilidad a metabolitos secundarios afecta la dinámica de población de los anfípodos (Duffy & Hay, 1994), y por lo tanto su distribución espacial. Sin embargo, existen especies que se alimentan directamente del alga en periodos de escasez, como ejemplo *Sunampithoe pelagica* (Withers *et al.*, 1975).

Existen estudios que abordan la importancia a corto plazo debida a eventos de migración vertical provocados por la dinámica de marea, que causan un impacto en su abundancia y distribución (Davenport *et al.* 1999; Thiel 2003). Las actividades humanas también tienen repercusiones sobre la distribución de la fauna asociada a macroalgas. Otro aspecto que falta considerar, son los microorganismos asociados, muchos de ellos constituyen la fuente de alimento para los anfípodos, y tomando en cuenta que sus hábitos de alimentación son facultativos (Shillaker & Moore, 1987), se recomienda realizar estudios que aborden las relaciones del pastoreo (Aikins & Kikuchi, 2002).

Entre los factores mencionados, se considera al ciclo reproductivo como el más importante (Leite 2002; Flynn & Valerio-Berardo 2009); debido a que no necesitan de un

sustrato para el desarrollo de las crías, ya que al eclosionar se quedan en bolsas marsupiales hasta una etapa juvenil (Steele, 1991). Esto les ha concedido una estrategia iterópara, lo que significa que se reproducen constantemente durante todo el año con ciclos afines aún en distintos tipos de sustrato, como es el caso de *Pontogeneia* (Yu *et al.*, 2008), otros ejemplos son especies del género *Hyale* (Flynn & Valerio-Berardo, 2009) y *Amphilocheus* (Leite, 2002), géneros presentes en este estudio.

10.5. Conclusiones

Entre talos jóvenes y adultos, la taxocenosis de los anfípodos exhibió una fisonomía en la que pocas especies dominaron (*Pontogeneia nassa*, *Protohyale yaqui*, *Erichthonius* cf. *brasiliensis*, *Podocerus fulanos*, *Ampithoe plumulosa*) y el resto son especies raras.

Pontogeneia nassa fue la especie mas abundante, principalmente en L2, que coincidió con la mayor densidad de estructuras secundarias presentes en el alga. Su abundancia muestra un comportamiento similar a *Protohyale yaqui* y contrario a *Erichthonius brasiliensis*.

En talos jóvenes únicamente la composición específica (S) no presentó diferencias entre las distintas localidades. La abundancia fue el único atributo que exhibió diferencias entre localidades para talos adultos y ambas etapas.

No se encontró evidencia estadística que demuestre diferencias en la Diversidad, Equitatividad y Riqueza de especies entre talos jóvenes y maduros. La abundancia de anfípodos fue el único atributo afectado por la distinta etapa.

Los atributos ecológicos de diversidad, equitatividad y riqueza de anfípodos son afectados por factores externos a la complejidad agregada, posiblemente de índole ambiental y biológicos.

11. CAPÍTULO III. Predictores de la complejidad agregada en *Sargassum*

11.1. Objetivo

Objetivo general

Identificar las variables estructurales de *Sargassum* que mejor definen su complejidad agregada en el hábitat bentónico, y analizar su relación con la fauna de anfípodos asociados.

Cuestiones particulares

¿Cuáles son los predictores estructurales que definen la complejidad agregada del microhábitat en *Sargassum*?

¿Los predictores estructurales de la complejidad agregada en *Sargassum* tienen influencia en la estructura de la taxocenosis de los anfípodos asociados?

11.2. Material y métodos

11.3. Campo

Para realizar un mejor análisis de variabilidad en las características estructurales del alga y las especies de anfípodos, se utilizaron los datos del muestreo prospectivo (2011), con el fin de comparar e identificar la composición específica en una secuencia de tres años.

11.4. Laboratorio

Selección de predictores

Se realizó un análisis cualitativo para describir la morfología y estado de los talos en cada localidad, considerando la clasificación propuesta por Núñez-López & Casas-Valdéz (1996). (Tabla. 2). Para identificar los predictores que describen la morfología de *Sargassum* se realizó una adaptación combinando criterios de evaluación diseñados para la complejidad estructural en macroalgas: a) se consideró el componente estructural de la arquitectura sugerido para macroalgas frondosas, para ello se estimó el peso, la densidad de estructuras secundarias y volumen (mL), debido a que la arquitectura del hábitat es un componente espacial (Hacker & Steneck, 1990); b) se involucraron medidas de longitud y grado de ramificación (Edgar 1983; Leite *et al.* 2007b); c) la dimensión fractal como medida de irregularidad (Gee & Warwick, 1994) relacionada indirectamente con el área; d) finalmente se decidió agregar a las algas epífitas y fauna sésil como otro componente, ya que también forman parte del hábitat (Leite *et al.* 2007b; Tessier *et al.* 2008). Se registraron los siguientes componentes estructurales y espaciales:

1. Longitud. Se registró la longitud (cm) de cada talo, esta es una medida sugerida para representar la edad por tallas (Ang, 1991).
2. Peso. Después de separar a los organismos epibiontes se eliminó el exceso de agua de cada talo; se pesó y registró como g de peso húmedo (gph).
3. Volumen del talo (Vd). Volumen de agua desplazada al colocar el alga en un recipiente con un volumen de agua inicial conocido.
4. Volumen de fronda (VF). El talo se colocó en una cubeta sin agua y se registró el volumen que ocupó.
5. Volumen intersticial (VI). Se refiere al volumen entre el dosel del alga, se obtiene restando Vd de VF.

6. Número de ramas primarias (Rp) y secundarias (Rs).
7. Densidad de estructuras presentes. Aerocistos (Ae) y receptáculos (Re). Se registró el número de ramas secundarias con presencia de cada estructura.
8. Fauna sésil (F). Se registró el número de ramas secundarias con presencia de briozoarios, poliquetos serpúlidos y cndarios.
9. Epífitas. Se registró el número de ramas secundarias con presencia de epfífitas.
10. dimensión fractal (D)

Tabla 2: Fenología estacional de *Sargassum* spp. según Núñez-López & Casas-Valdéz (1996). Cau=cauloides, Fil=filoide, R.sec.=ramas secundarias, Ae=aerocistos, Rec= receptáculos, Con= conceptáculos, P= presentes, S=ausentes, A=abundantes, E= escasos, F=frágil, D= en desarrollo.

Etapa	Tamaño	Cau	Fil	R. sec.	Ae	Rec	Con
Plántula	<10 cm	F	A	S	D	S	S
Junvenil	>10 cm			P	D		
Joven a			A	P	P	D	
Joven b	>20 cm		A	P	P	D	
Madura			A	A	A	A	P
Sen a			E	E	E		
Sen b		F	S		P	E	E
Sen c		S	S	S	S	S	S

Geometría fractal

La dimensión fractal es una medida de la irregularidad que presenta un objeto, este criterio sugiere que en superficies naturales es imposible utilizar la tradicional geometría

euclidiana, y mientras más pequeña sea la unidad de medida el perímetro de una superficie se incrementará (Mandelbrot, 1983). La justificación para utilizar esta medida es la del espacio que ofrece cada talo, esto significa que a mayor irregularidad existe una mayor área de superficie disponible. Para estimar la dimensión se aplicó el método de recuento de cajas (FDb), análogo al de red que proponen Sugihara & May (1990): consiste en cubrir el objeto de interés con una cuadrícula de un tamaño s , se cuenta el número de cajas ocupadas por el objeto $N(s)$, a continuación se utiliza otra cuadrícula de diferente s , se repite el procedimiento con cuadrículas de distintos tamaños. Posteriormente se grafica el logaritmo del número de cuadros $\log N(s)$ contra $\log (1/s)$ de cada cuadrado, la pendiente que resulta de la ecuación es la dimensión fractal y se denota como D .

De cada talo se seleccionaron ramas secundarias con tamaños similares y morfologías representativas (240 ramas en total); para ello se identificaron tres tipos de morfologías: a) una que contiene ramas y filoides; b) otra que además presenta aerocistos y receptáculos; c) ramas con baja abundancia de estructuras, en etapa senescente. Cada rama se prensó, etiquetó y herborizó en una cámara, después de dos semanas cada una se fotografió con la misma orientación (de forma horizontal con el ápice hacia la izquierda), distancia (40 cm) y propiedades de iluminación. Las imágenes se editaron en el programa PhotoShop: una vez eliminado el fondo se aplicó la propiedad *equalizar* de tal forma que los tonos en la rama se uniformizaron, de esta manera se conservó la información que de otro modo dejaría huecos debido a la presencia de blancos en la fauna sésil. Se seleccionó formato *.tif* para almacenar las imágenes, con 600 dpi, se editaron y almacenaron con las mismas dimensiones (4416 X 3312). Posteriormente, cada imagen se procesó en el programa HarFA, con la cantidad de 250 cajas. Una vez obtenido D , se tabuló en una base de datos para aplicar los análisis correspondientes.

11.5. Análisis de datos

Se realizó una tabla de correlación entre las variables medidas, con el objetivo de identificar posibles correspondencias (Anexo I; 12.1). Se eliminaron las variables redundantes, posteriormente se aplicó un análisis de componentes principales (CPA) para identificar los elementos responsables del mayor porcentaje de variabilidad, finalmente se aplicaron Modelos Lineales Generalizados (GLM) y Modelos Aditivos Generalizados (GAM) para identificar el peso de los predictores sobre la taxocenosis de anfípodos en una ecuación lineal y otra no lineal. El primer método se eligió porque existe como antecedente en estudios que abordan la complejidad estructural en macroalgas, el segundo porque se consideró que la complejidad agregada no corresponde a un sistema lineal, debido a la inconsistencia de las variables estructurales. Estos modelos son una herramienta matemática para seleccionar la combinación de variables que mejor se ajusta a un modelo, es decir, las que mejor explican la variable respuesta (S, N, H' o J'). Para la aplicación de ambos modelos se seleccionó la función de vínculo de la familia Poisson, recomendada por Johnson & Omland (2004) para abundancias de especies en una comunidad. Las variables se combinaron según la mínima correlación entre ellas, para ello se utilizó la tabla de correlaciones nuevamente, finalmente se calculó el criterio de información de Akaike's (AIC) para seleccionar el modelo más aproximado, es decir, el que explicó la mayor variabilidad en los datos (Burnham & D.R. 2002; Johnson & Omland 2004).

11.6. Resultados

Caracterización de la complejidad agregada en el hábitat

Tanto las variables físicas del alga (L, Vd y D); la densidad de estructuras (Ae, Re, Rp, Rs); así como la presencia de epibiontes (Se, E), exhibieron diferencias significati-

vas entre localidades y fechas (ANOVA dos vías; $p < 0.05$). No se detectaron diferencias entre transectos y distancias. Con la tabla de correlación se identificaron las variables redundantes, esto permitió eliminar las siguientes: Ae, Rp, VF, VI y W. Con el análisis de componentes principales se seleccionaron aquellos predictores que explicaron el mayor porcentaje de variabilidad en cada fecha (Tabla 3). El componente de mayor peso en talos jóvenes fue el volumen desplazado, la densidad de algas epífitas y la dimensión fractal, a diferencia de los talos adultos, en los que las ramas secundarias explican el 38.14 %. Estas mismas variables fueron sometidas a una selección de modelo para explicar la abundancia, con el criterio de orden arrojado por el CPA.

El modelo que mejor se ajusta y explica la mayor parte de variabilidad en la abundancia de los anfípodos es el que contiene los siguientes predictores: volumen desplazado, dimensión fractal, receptáculos, ramas secundarias, algas epífitas y fauna sésil (Tabla. 4 y 5). Aplicando GLM el modelo explica 42.20 % de la variabilidad en la abundancia de anfípodos al analizar datos de la etapa adulta y 35.83 % en etapa joven; con GAM explica el 72.98 % y 70.51 % respectivamente, es importante resaltar que ambos métodos, junto con el menor criterio de selección de Akaike's seleccionan la misma colección de elementos estructurales. Por otro lado, no se identificó un porcentaje significativo de aporte en el resto de atributos ecológicos (H' , J' y S).

Se utilizó la longitud como un indicador, ya que ha sido señalado como un buen predictor de variables demográficas descritas para el género (Ang, 1991) (Fig. 23). Cuando el talo es adulto se pueden observar receptáculos y a las ramas secundarias como característica preponderante, talos que se encuentran en la primera etapa de senescencia aún conservan un tamaño considerable; sin embargo, el volumen que ocupan es mínimo, lo anterior se corrobora en L1 2012; esta localidad presentó la etapa de edad mas avanzada. Su estado senescente explica porqué la abundancia de anfípodos fue menor en ésta localidad que en el resto.

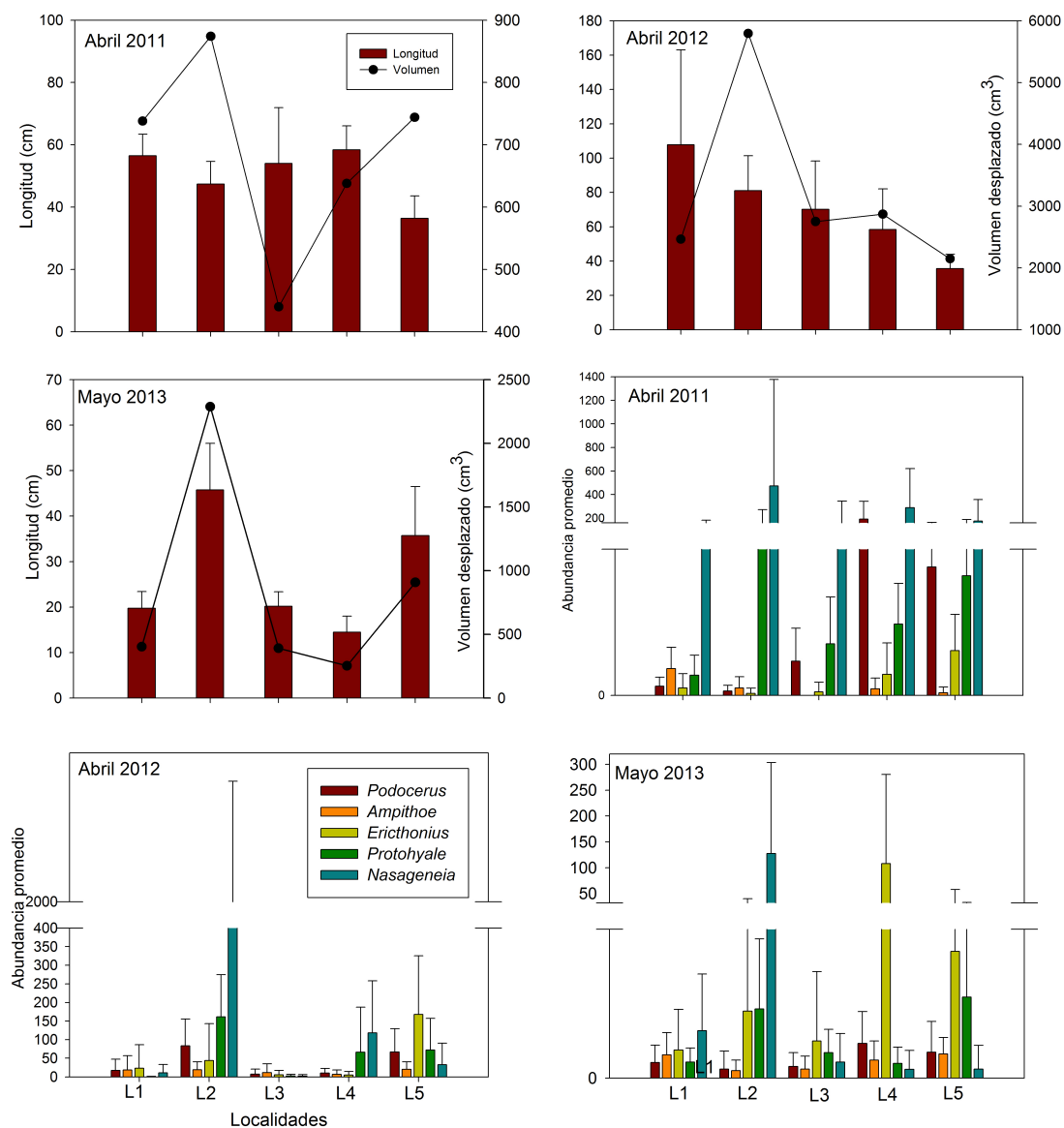


Figura 23: Comparación entre la talla y volumen desplazado de *Sargassum* en distintas localidades y fechas, así como la abundancia promedio de las 5 especies de anfípodos mas abundantes representadas en ambas fechas.

Tabla 3: Resultado del Análisis de Componentes Principales (CPA) aplicado a las variables predictor en talos adultos y jóvenes, el resultado indica la varianza que explica cada componente.

Variables	Adultos	Jóvenes
Volumen desplazado	9.71	49.37
Epífitas	16.21	16.45
Dimensión fractal	14.66	11.97
Receptáculos	4.61	9.41
Fauna sésil	9.97	7.19
Ramas secundarias	38.14	3.69
Longitud	6.68	1.90

Tabla 4: Selección de predictores utilizando Modelos Lineales Generalizados (GLM).

Predictores	GLM Dev 12	GLM AIC 12	GLM Dev 13	GLM AIC 13
L, D, Vd, E, Re, Rs, Se	42.20	37749	35.83	6482
D, Vd, E, Re, Rs, Se	39.18	37593	33.56	6695
L, D, Vd, E, Re, Se	41.94	35904	33.97	6656
L, D, Vd, Re	38.73	37863	33.90	6659
L, Vd, E, Rs, Se	31.46	42320	30.35	6696
D, E, Re, Rs, Se	34.91	40197	28.69	7154

Tabla 5: Selección de predictores utilizando Modelos Aditivos Generalizados (GAM).

Predictores	GAM Dev 12	GAM AIC 12	GAM Dev 13	GAM AIC 13
L, D, Vd, E, Re, Rs, Se	72.98	10776	70.51	1535
D, Vd, E, Re, Rs, Se	69.83	11957	65.55	1711
L, D, Vd, E, Re, Se	72.86	10804	61.97	1841
L, D, Vd, Re	45.32	21279	51.12	2224
L, Vd, E, Rs, Se	60.95	15341	62.43	1815
D, E, Re, Rs, Se	62.33	14811	58.68	1853

Epifitas

Se registraron 16 especies de algas epífitas adheridas desde el sujetador, estípites y a lo largo de toda la fronda del alga, colonizando incluso filoides y aerocistos. Entre ellas destaca *Rosenvingea floridana*, presente en 2012 cuando los talos eran adultos e *Hypnea spinella* en 2013 con talos jóvenes, ambas se registraron en todas las localidades (Fig. 24). Se sugiere que una de las razones por las que *Protohyale yaqui* habita en *Sargassum* es porque utiliza a *H. spinella* e *H. valentiae* como refugio y posiblemente a *Sphacelaria* sp. como alimento. Esta hipótesis se reforzó al identificar que en 2012 las localidades sin *Hypnea* spp. exhiben una abundancia casi nula de *P. yaqui*, la correlación entre la abundancia de *P. yaqui* e *Hypnea* resultó significativa (Spearman's $r = 0.54$, $p < 0.05$), otras especies herbívoras que dependen de la presencia de algas epífitas son *Ampithoe plumulosa* y *Pariphinotus* cf. *galapagoanus*, por otro lado se les observó bajo el estereoscopio alimentándose de *Polysiphonia* e *Hypnea* respectivamente.

Geometría fractal

Una características distintivas de la familia Sargassaceae es que cada nivel de ramificación con filoides insertos se origina desde un eje principal, posteriormente los receptáculos a partir de ramas secundarias (Bernard 1974; Paul-Chávez 2005) (Fig. 1), aunque las macroalgas no son fractales perfectos (McAbendroth et al., 2005), debido a la variación morfológica entre ramas, esta propiedad sugiere un acercamiento que permitió la selección de ramas secundarias con la certeza de que son representativas.

La dimensión fractal presentó diferencias significativas entre localidades y fechas ($p < 0.001$), con este valor distinguimos las etapas de madurez entre localidades (Fig. 25). En L1 y L3 de 2012 se registraron individuos maduros b, en L2 maduros a, en L4 y L5 la mayoría de los talos recolectados fueron maduros a, de acuerdo al criterio de Núñez-López & Casas-Valdéz (1996), las últimas estaciones presentaron talos con filoides co-

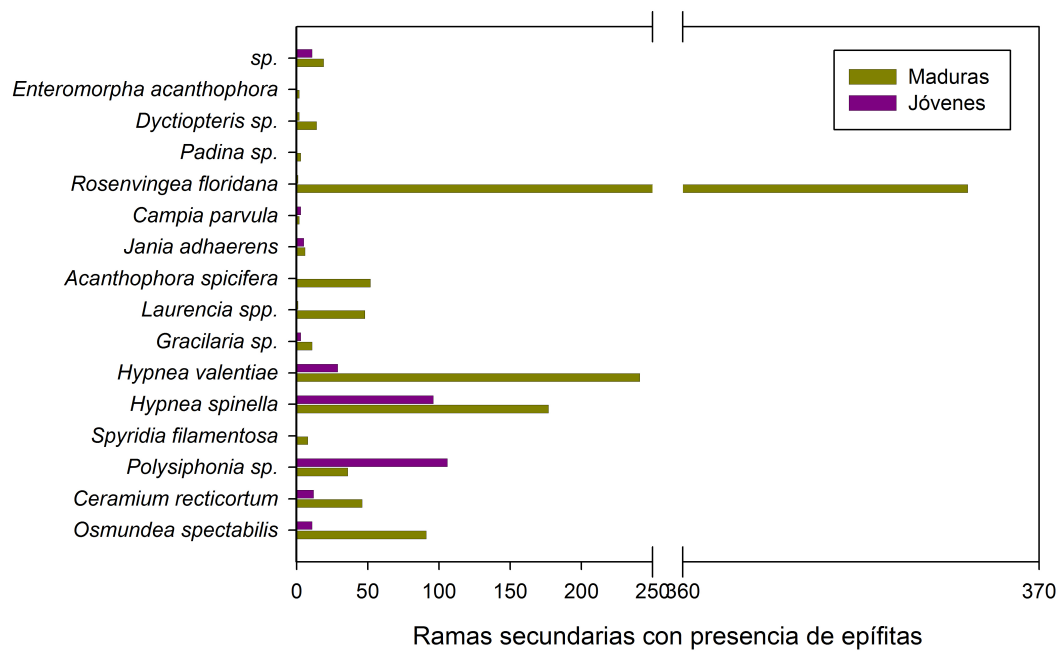


Figura 24: La densidad se refiere al número de ramas secundarias de *Sargassum* colonizadas por algas epífitas.

rrugados. En 2013 los individuos recolectados en L1 fueron juveniles, a diferencia de L2 y L5 en donde se encontraron talos maduros a, y jóvenes b respectivamente; en L3 y L4 los mantos contenían talos jóvenes a con filoides altamente crispados. Entre transectos y distancias no se detectaron diferencias significativas en D para ninguna fecha ($p > 0.05$).

En este estudio esta medida tuvo una fluctuación considerable, se identificó una correlación menor en 2013 y significativa en 2012 (Spearman s ; $r=0.80$ $p= 0.00$) con la abundancia total de anfípodos, pero no se detectó correlación con el resto de atributos ecológicos, salvo las abundancias particulares de *P. nassa* y *P. yaqui*.

11.7. Discusión

En el ambiente acuático existen procesos de selección activa de micrositios relacionados con la complejidad estructural del hábitat, benéficos para el desarrollo larval de peces, como sustrato preferencial de fijación o refugio (Eckman 1983; Fonseca & Fisher 1986). Los estudios actuales utilizan el termino *complejidad* con carácter cualitativo, y unos cuantos cuantitativo. En este estudio los resultados se abordaron aplicando un criterio matemático de agregación, Manson (2001) definió *complejidad agregada* como la interacción de elementos (las estructuras secundarias del alga en este caso) que dan como resultado un comportamiento complejo (los atributos ecológicos de la taxocenosis de anfípodos), aunque en este caso la abundancia fue el único descriptor de este tipo de complejidad.

Uno de los puntos a resaltar en este estudio es la selección de predictores que posteriormente se expresaron como variables estructurales para definir la complejidad agregada del hábitat, este tipo de estudios no se había realizado antes con *Sargassum*. Aproximaciones de la fenología del género han corroborado que a lo largo de un ciclo anual las estructuras de los talos varían (Sánchez-Rodríguez 1995; Núñez-López & Casas-Valdéz 1996) y no depende de la longitud ni volumen de los talos, estos aciertos refuerzan la

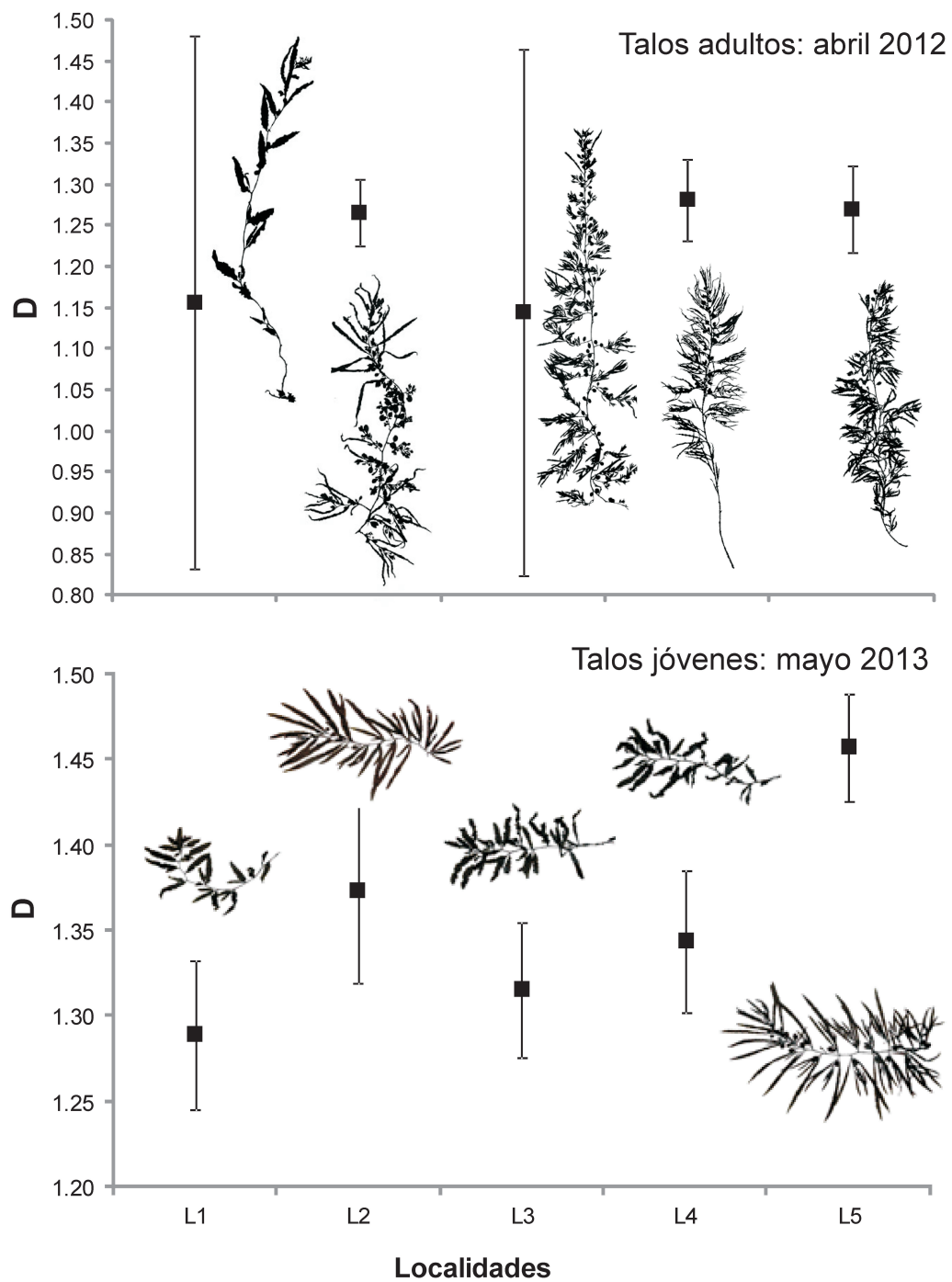


Figura 25: Promedio de la dimensión fractal en cada localidad para talos jóvenes.

selección de otras variables para una descripción mas certera, ya que probablemente encontraremos talos muy altos pero en estado senescente o muy pequeños con muchas ramas o filoides, que resultará en un mayor volumen. Con estos antecedentes se propone la descripción de la complejidad agregada de *Sargassum* utilizando una serie de variables, y aunque no se consideran totalmente independientes, si son características intrínsecas del micrositio.

Distribución y morfología de *Sargassum*

Se decidió llevar a cabo el estudio de *Sargassum* hasta género, debido a la inestabilidad en su taxonomía, precisamente por la diferencia entre patrones morfológicos intraespecíficos, otra de las razones fue la controversia taxonómica generada desde sus descripciones originales (Ang & Trono 1987; Paul-Chávez 2005), por este motivo no fue posible la identificación con rasgos morfológicos en campo. Sin embargo, Taylor & Colle (1994) llevaron a cabo una comparación de la epifauna entre especies de algas dentro de la misma localidad y presentaron diferentes asociaciones de epifauna móvil, otros estudios no corroboran esta hipótesis (Viejo, 1999), pero atribuyeron la ausencia a la presencia de las mismas algas epífitas, situación en la que se encuentra *Sargassum* en la bahía.

Particularmente en especies del género, estudios alternos reportaron que el incremento en su complejidad estructural benefició a la fauna huésped (Hacker & Steneck 1990; Holmlund *et al.* 1990; Ayala & Martín 2003), quienes compararon diferentes especies del género en la misma localidad y concluyeron que *Sargassum platycarpum* fue la que contenía mayor riqueza pero menor diversidad de fauna asociada, atribuido a su forma mas heterogénea, aunque en este estudio fue difícil distinguir entre especies debido a su morfología similar, los mismos autores rechazaron la existencia de relaciones comunes entre especies con respecto a las variables biométricas de las algas y los atributos de la taxocenosis de anfípodos. Los estudios mencionados utilizan metodologías

alternas interespecíficas que involucran al talo como un objeto con menor o mayor grado de complejidad estructural, utilizan propiedades biométricas. Modificar éste criterio para percibir al individuo como un conjunto agregado de elementos estructurales es una de las principales implicaciones que pretende generar este estudio.

Se logró corroborar que la complejidad agregada aumenta con la edad (Núñez-López & Casas-Valdéz, 1996), entre otras observaciones que realiza Paul-Chávez (2005), quien documentó una amplia variabilidad en todas las estructuras de *Sargassum horridum*, indica que cuando los talos presentan mas de una rama primaria, no todas tienen las mismas características, pero existe una principal que define la talla máxima del talo, y ésta presenta la mayor complejidad estructural. Como complemento, este estudio enfatiza un decremento de la complejidad conforme los individuos se acercan a la etapa senescente.

Según Paul-Chávez (2005), el número de ramas es independiente del estado de desarrollo en el que se encuentra el alga, este autor identificó hasta seis tipos de morfología, sin embargo, en este estudio se seleccionaron tres, el resultado que expresa D sugiere suficiencia para denotar diferencias significativas entre localidades y edades considerando tres. Aunque este estudio es únicamente de tipo espacial, permitió corroborar lo que Sánchez-Rodríguez (1995) declara en un estudio temporal llevado a cabo en la bahía, este autor indica que de 16 a 26 cm los talos de *Sargassum* mantienen una morfología poco variable. En el análisis espacial se observó que de 16 a 30 cm la variabilidad en las estructuras disminuye, mas no ocurre así con la cantidad de epibiontes.

Paul-Chávez (2005) menciona que la variabilidad se incrementa cuando además del número de ramas, se consideran las estructuras secundarias, lo que refuerza la decisión de tomar en cuenta la densidad de estructuras individualmente, y además un componente dimensional (D) para describir la sinuosidad. En el análisis se identificaron hasta tres tipos de ramas secundarias, además de talos completamente diferentes en las mismas localidades. Reviers (2002) sugiere que cada región del talo esta sometido a diferentes condiciones de luz, la forma de los filoides es diferente entre ramas por su disposición a

distintas condiciones de sombreado, por lo que es difícil encontrar talos semejantes.

Las poblaciones del alga en las distintas localidades presentaron etapas de madurez desfasadas (Fig.23), posiblemente esto se deba a las particularidades ambientales de cada zona que influyen en el desarrollo de las especies (Sánchez-Rodríguez 1995; Engelen *et al.* 2005); incluso en un sitio e intraespecíficamente se observaron individuos con desarrollo desfasado, fenómeno ya documentado en la bahía (Espinoza & Rodríguez, 1989). Núñez-López & Casas-Valdéz (1996) también llegaron a esta conclusión, analizando las etapas de desarrollo de *Sargassum sinicola* en bahía Concepción.

Estudios recientes documentaron la misma estructura de tallas en la Bahía de La Paz (Suarez-Castillo *et al.*, 2013), estos autores explican que aunque existe una estructura en la edad, no es evidente en cuanto a la densidad que se registra en los mantos. Para comprender la distribución de *Sargassum* en la bahía, y posteriormente inferir acerca de su estado de madurez y morfología identificada en las localidades, es importante mencionar los factores documentados que influyen en su crecimiento, arquitectura, supervivencia y reproducción.

a) Disponibilidad de sustrato: Las especies de *Sargassum* son afines al ambiente rocoso (Fajardo León, 1994), cabe mencionar que en Bahía de La Paz la zona noroeste es la que mejor cumple con esta característica (Velasco García, 2009), en esta localidad se ubicaron las dos primeras estaciones con las mayores longitudes de talos. A diferencia de las últimas dos localidades en las que el sustrato es de tipo arenoso con pequeños parches de rocas, mas somero y la tasa de depositación es mayor, lo que probablemente afecta el reclutamiento de los talos, y explica la ausencia del manto en L4 2013.

b) Temperatura: Espinoza & Rodríguez (1989) mencionan que las bajas temperaturas favorecen el reclutamiento y desarrollo de *S. sinicola* en la bahía del La Paz. Estudios hidrográficos mostraron meses con agua superficial de menor temperatura desde Punta Mechudo hasta Punta Coyote (localidades L1 y L2), y temperaturas mas altas en El Quelele (L5) (Obeso-Nieblas, 2003). Con respecto a la morfología, se ha reportado que en

Sargassum muticum la temperatura está relacionada con cambios morfológicos en las estructuras de flotación (Critchley, 1983).

d) Elementos disponibles: El crecimiento de las macroalgas no solo depende de la disponibilidad de nutrientes en el medio (Dring, 1982), sino también de mecanismos que regulen su incorporación, entre ellos destaca el movimiento del agua (Norton & Neushul, 1981), debido a que el coeficiente de difusión molecular en un líquido sin movimiento es menor, y los talos agotan los nutrientes en sus intermediaciones rápidamente, a diferencia de sitios con alto oleaje, en donde constantemente existe un aporte de nutrientes (Neushul, 1972), como sucede en las localidades norteñas de la bahía. Las macroalgas han desarrollado diversos mecanismos para generar turbulencia en sus intermediaciones y de esta manera mejorar la incorporación de los nutrientes: la forma corrugada de los filoides y la cantidad de espinas son un ejemplo (Norton & Neushul 1981, Koehl & Alberte 1988), este mecanismo permite la modificación del micrositio, tanto su forma como la hidrodinámica. Estas características de forma crispada se identificaron en las últimas dos localidades cuando los talos eran jóvenes y en la última en talos maduros.

e) Movimiento del agua: Obeso-Nieblas (2003) realizó un análisis de las corrientes superficiales e indica que en Punta Mechudo (L1) se registran velocidades de hasta 57.49 cm/s, mientras que en Punta Coyote (L3) disminuyen a 23.55 cm⁻¹ en la misma fecha y 28.78 en San Juan de la Costa (L4) respectivamente, también menciona que los patrones de circulación se modifican temporal y espacial por influencia del viento, esto sucede principalmente en zonas someras, sin embargo, en invierno-primavera (fechas de recolecta) predominan vientos del noroeste y en verano-otoño del sureste. Norton & Neushul (1981) hizo una revisión de los estudios que hasta ese momento se dedicaron a evaluar cambios en la morfología de las algas por efecto de factores ambientales, entre los que destacó la exposición al oleaje, en integrantes de la clase Phaeophyceae se ha documentado que la velocidad de la corriente influye en la morfología de sus estructuras.

Existen diversos estudios que demuestran el efecto del incremento en el movimiento

del agua: pequeña talla, filoides gruesos en zonas de alto oleaje (Wernberg & Thomsen, 2005); aunque también hay registros que demuestran un incremento en biomasa (Engelen *et al.*, 2005), mayor longitud (Andrew & Viejo, 1998), área que cubre el sujetador (Engelen *et al.*, 2005), incremento en el grosor del estípite (Wernberg & Thomsen 2005; Fowler-Walker *et al.* 2006).

En contraste con las últimas localidades, en donde los mantos exhibieron un desarrollo menor, probablemente por ser zonas someras, cuentan con menor movimiento del agua, lo que limita la cantidad de nutrientes biológicamente disponibles (Cousens, 1982). Para el análisis del impacto que provoca el movimiento del agua se consideró a L1 y L2 como zonas expuestas, L3 como intermedia y L4 L5 protegidas. Andrew & Viejo (1998) realizaron un estudio con *S. muticum* y reportó un crecimiento inicial acelerado en zonas expuestas, aunque no fue evidente en la etapa adulta, debido al rompimiento de ápices por el alto impacto hídrico. Los aerocistos en *Ascophyllum nodosum*, son más grandes y gruesos a mayor profundidad en donde las condiciones de movimiento fueron mínimas (Damant 1937; Cousens 1982), de esta manera las estructuras secundarias de los talos estarían siendo modeladas por influencia de las corrientes.

f) Metales pesados: Existen descripciones de concentración de metales traza en los sedimentos de la bahía, Rodríguez-Castañeda (2001) muestra un gradiente de concentración, y divide a la bahía en tres regiones de acuerdo al origen sedimentario, describe a la región noroeste como la de menor concentración para la mayoría de elementos que analiza (L1 y L2) Las macroalgas son consideradas excelentes bioindicadores pues absorben metales existentes en el medio (Foster, 1976).

Rodríguez-Meza (2004) reportó una correlación positiva entre el contenido de metales en tejidos de *Sargassum* con la disponibilidad en el sedimento del área circundante. En el periodo de mayor crecimiento y reproducción *S. sinicola* presentó menor concentración de elementos, pero en general correspondió a las algas con mayor capacidad de bioacumulación. Este potencial se atribuyó a la presencia de un talo ramificado y filoides

delgados, área de exposición ideal para adsorción y absorción, así como la presencia de ácido algínico, necesario para incorporación en las células (Rodríguez-Meza, 2004). Por el momento, no existen estudios del efecto de los metales sobre el crecimiento y desarrollo de *Sargassum* en la bahía, pero se sugiere tomar en cuenta la disponibilidad de los metales en estudios de crecimiento.

Predictores de la complejidad agregada

El criterio de selección de Akaike's expresó la mejor colección de predictores que se ajustan a un modelo lineal y no lineal para explicar el mayor porcentaje de variabilidad en la abundancia de los anfípodos, las variables seleccionadas fueron: dimensión fractal, volumen desplazado, receptáculos, ramas secundarias, fauna sésil y algas epífitas; estos elementos en conjunto explicaron mas del 35 % de la variabilidad en talos adultos jóvenes. Es decir, que el resto de la variabilidad es causa de factores ajenos a la complejidad agregada.

A continuación se explica el criterio biológico que justifica esta selección, aunque las variables en los modelos varían con el método y la etapa de madurez (Anexo III;12.3), se seleccionaron los predictores que coincidieron en orden de importancia, también se observó que no concuerdan con el resultado de las variables que arrojó el CPA. Cabe mencionar que las estructuras planteadas como predictores son una sugerencia para aplicar en estudios posteriores de interacción entre organismos móviles y complejidad agregada de *Sargassum*: isópodos, tanaidáceos, cumáceos, copépodos, carídeos, poli-quetos y gasterópodos.

a) Dimensión fractal: se considera una medida de la irregularidad en el alga, relacionada con el área de superficie si la técnica se aplica correctamente.

b) Fauna sésil: no pertenecen a la especie hospedador pero son parte del hábitat en el momento de la extracción del organismo, pueden ser utilizadas como refugio o alimento.

Y únicamente deberían eliminarse si el estudio es experimental.

c) Epifitas: se utiliza el mismo criterio que para fauna sésil.

d) Receptáculos: son estructuras muy rugosas, existe la posibilidad de que esta cualidad beneficie a las especies de vida libre, que encuentran mayor oportunidad de refugiarse y construir estructuras como nidos.

e) Ramas secundarias: su número es muy variable en cada talo y se incrementa con la edad. Además sustituye la densidad de filoides, que no se registró en este estudio.

f) Longitud: Considerado uno de los mejores atributos para estimar la edad del hospedador.

g) Volumen desplazado: ofrece una idea de la biomasa en cada talo, y el área disponible para el establecimiento de organismos móviles, ya sea como refugio o alimento.

Es evidente que con una tabla de correlación no es posible identificar cómo interviene el conjunto de variables estructurales en la presencia y abundancia de la fauna epibionte, pero estas no deben ser consideradas como entes separados, es por ello que se identificó una correlación con mas de dos variables (Anexo II; 12.2), justificación para la aplicación de un conjunto de elementos como predictores (GLM y GAM).

El volumen puede ser alto debido a la fauna sésil adherida, o a la densidad de estructuras como los receptáculos, que pesan mas que los filoides, pero los aerocistos ocupan mas volumen que estos. La falta de correlación entre las variables estructurales y la abundancia no significa que alguna, o todas ellas no afecten de manera significativa a la taxocenosis de anfípodos; es decir, únicamente se utilizó la abundancia como descriptor, sin embargo, es el resultado de una serie de procesos y mecanismos que es necesario evaluar experimentalmente.

Epífitas como predictores de la complejidad agregada

Estudios en macroalgas con diferente arquitectura concluyeron que formas mas complejas soportan una biomasa mayor de algas epífitas (Tessier *et al.*, 2008), por su relación con la superficie que proporciona el hospedador, estas a su vez proveen de alimento y espacio para construcción de tubos o funcionan como trampas de sedimento (Johnson & Scheibling 1987; Schneider & Mann 1991). Algunos autores han reportado una correlación entre la abundancia de algas epífitas y la de anfípodos (Edgar 1983; Johnson & Scheibling 1987); otros no llegan al mismo resultado con la totalidad de las especies de anfípodos (Poore *et al.*, 2000), este autor atribuye la ausencia de correlación al parecido taxonómico entre hospedador y a que tanto las algas epífitas como el hospedador son consumidos por epibiontes. El beneficio de epibiontes para su hospedador ha sido ampliamente abordado, en particular se sabe que su contribución es sustancial para el sistema, llegan a aportar de 20 a 60 % de la producción total (Mazzella & Ott, 1984).

En hospedadores transitorios como *Sargassum*, quizás la mayor desventaja para los epibiontes alojados sea el sustrato efímero. Por su parte, las algas adheridas proveen un hábitat acondicionado, sobre todo para los anfípodos que construyen tubos, y en menor medida para los de vida libre (Aikins & Kikuchi, 2001). Estudios realizados en la bahía, reportaron que la carga de algas epífitas en *Sargassum* llega hasta el 50 % de su peso total, y una de las algas mas presentes es *Hypnea* (Núñez-López, 1993).

El resultado de CPA para ambas fechas sugiere que el componente que corresponde a la carga de algas explica el 16 % de variabilidad, por otro lado, el orden de importancia que arroja el modelo lo ubica en los primeros lugares (Anexo III; 12.3). El resultado se argumenta con la evidencia que diversos estudios reportaron con respecto al uso del hábitat de los anfípodos: se sabe por ejemplo, que algunos construyen nidos doblando hojas de *Macrocystis* (Thiel, 2009); en el campo se observó a *Ampithoe plumulosa* alimentarse de *Sphyridia*.

Martin-Smith (1993) registró a *Polysiphonia* y *Ceramium* como fuente de alimento de amphitoidos; al igual que Viejo (1999), quien revisó contenido estomacal de varias especies y encontró en mayor proporción *Sphacelaria* y *Ceramium*, algas epífitas filamentosas presentes en este estudio (Fig.24).

Por otro lado, se sabe que la alimentación de los anfípodos es de carácter facultativo, especies en las que predomina la alimentación por filtración, en condiciones de escasez también practican hábitos detritívoros, carroñeros, y ramoneadores de su propio tubo, como el caso de *Lembos websteri* y *Corophium bonnelli* (Shillaker & Moore, 1987). Se ha documentado que los anfípodos del género *Erichthonius*, *Corophium* y *Lembos* viven en tubos que construyen con secreciones y sedimento, ingieren partículas suspendidas, pero también capturan organismos pequeños como nematodos, copépodos o incluso anfípodos conespecíficos, al igual que algas filamentosas como *Ceramium* (Dixon & Moore, 1997).

Geometría fractal

Por sus cualidades morfológicas, se puede decir que la forma de *Sargassum* se acerca a un multifractal que se modifica con el estado fenológico, por lo tanto presenta mas de un diseño. Se ha sugerido que el mejor parámetro para describir el grado de complejidad estructural en una macroalga es D (Ayala & Martín, 2003), ya que se basa en la morfología a través del grado de ramificación y es independiente del tamaño. Al igual que los demás resultados, D exhibió una mayor variabilidad en talos adultos, conforme pasa el tiempo las características morfológicas en un sitio se vuelven poco predecibles. A medida de que un alga posee mayor grado de ramificación se incrementan los nichos y refugio disponible, pero un mayor tamaño no significa que sea mas compleja, puede estar asociado a una gran biomasa o volumen desplazado (Ayala & Martín, 2003).

Para estimar la dimensión fractal se adaptó la metodología propuesta por Sugihara & May (1990), y se sugiere hacer lo mismo para cualquier especie de macroalga, de-

pendiendo de su morfología, ya que los estudios actuales no toman en cuenta el área de superficie cuando aplican el método de conteo de cajas (box counting) (McAbendroth *et al.* 2005; Ferreiro *et al.* 2011). La técnica consiste en colocar una imagen y analizar el objeto en dos dimensiones, sin embargo, al hacer esto las estructuras filamentosas o de menor dimensión quedan sobrepuestas, situación que ocurre principalmente en especies filamentosas o frondosas, una pérdida de información o subestimación del valor.

Se encontraron diferencias significativas entre localidades, evidencia para establecer una clasificación fractal de la fenología de *Sargassum*. Pese a lo que documenta Paul-Chávez (2005) cuando se refiere a la amplia variabilidad estructural en las ramas primarias, se evaluaron ambas, finalmente el análisis estadístico aportó información para seleccionar las ramas secundarias como mejor predictor, y por medio de D se documentó la variabilidad en la arquitectura de talos jóvenes y adultos. Otros autores indican la existencia de correlación entre la abundancia de anfípodos y el grado de ramificación de las algas (Edgar 1983; Chavanich & Wilson 2000).

En cuanto a la ausencia de correlación entre D y los atributos ecológicos, otros autores han documentado resultados similares: Ferreiro *et al.* (2011) no encontró correlación entre D comparada con la riqueza y diversidad de fauna asociada; Ayala & Martín (2003) entre D y la abundancia, pero si entre D y diversidad. Coinciden con otros autores que sugieren una tendencia a mayor diversidad de anfípodos en aquellas algas cuyas complejidades estructurales son mayores (Dean & Connell 1987; Edgar 1983; Hacker & Steneck 1990).

Al realizar correlaciones independientes por especie, se identificaron relaciones significativas particularmente en *Protohyale yaqui* y *Pontogeneia nassa*, por lo que se sugiere que ésta selección se debe al uso de hábitat. (Véase 10.4). El resultado permite recomendar la aplicación de esta técnica para el estudio de las interacciones entre fauna epibionte y algas fucales.

11.8. Conclusiones y recomendaciones

El desarrollo desfasado de *Sargassum* es el resultado de múltiples factores ambientales: entre ellos el movimiento del agua, la disponibilidad de sustrato, profundidad y temperatura parecen ser los más documentados.

Los predictores de la complejidad agregada seleccionados fueron: volumen desplazado, longitud, número de ramas secundarias, densidad de receptáculos, número de ramas secundarias colonizadas por algas epífitas y/o fauna sésil, y dimensión fractal. Se recomienda su aplicación para estudios de la arquitectura, morfología o complejidad estructural en relación con la fauna asociada.

Se sugiere que la complejidad agregada del hábitat está definida por la interacción de las estructuras del alga, sus propiedades físicas y elementos bióticos como presencia de algas epífitas que ofrecen alimento y refugio a especies de anfípodos.

Se propone el concepto de complejidad agregada como un estudio estructural-funcional en fucales, en el que los elementos estructurales interaccionan para dar como resultado la abundancia de organismos epibiontes. Otros atributos ecológicos están sujetos a factores diversos.

Se consideró a D como una medida dimensional de la complejidad estructural que estuvo relacionada con la abundancia en talos adultos y con dos especies (*Pontogeneia nassa* y *Protohyale yaqui*), se sugiere que esta correlación tiene que ver con el uso de hábitat. Se recomienda su aplicación para la diferenciación del estado fenológico en macroalgas fucales, con su respectiva adaptación.

La abundancia fue el único rasgo que respondió a la complejidad agregada, tanto espacial como temporalmente. Se sugiere que para reconocer diferencias entre atributos, el estudio de la complejidad es eficiente a escala espacial, ya que los factores que influyen en la biología de las poblaciones son más fluctuantes temporalmente.

Bibliografía

- Abbot, I. (Ed.) . 1988. *Taxonomy and Economic Seaweeds to some Pacific and Caribbean Species*, tomo 2. California Sea Grant College Program, 5-21. p.
- Adl, S. M., A. G. Simpson, M. A. Farmer, R. A. Andersen, O. R. Anderson, J. R. Barta, S. S. Bowser, G. Brugerolle, R. A. Fensome, S. Fredericq *et al.* 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 52(5):399–451.
- Aikins, S. & E. Kikuchi. 2001. Studies on habitat selection by amphipods using artificial substrates within an estuarine environment. *Hydrobiologia*, 457(1-3):77–86.
- Aikins, S. & E. Kikuchi. 2002. Grazing pressure by amphipods on microalgae in Gamo Lagoon, Japan. *Marine Ecology Progress Series*, 245:171–179.
- Alfaro, A. C., W. L. Zemke-White & W. Nainoca. 2009. Faunal composition within algal mats and adjacent habitats on Likuri Island, Fiji Islands. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89(02):295–302.
- Andrew, N. & R. Viejo. 1998. Effects of wave exposure and intraspecific density on the growth and survivorship of *Sargassum muticum* (Sargassaceae: Phaeophyta). *European Journal of Phycology*, 33(3):251–258.
- Ang, P. 1991. Age-and size-dependent growth and mortality in a population of *Fucus distichus*. *Marine Ecology Progress Series*, 78:173–187.

- Ang, P. & G. Trono. 1987. The genus *Sargassum* (Phaeophyta, Sargassaceae) from Balibago, Calatagan, Philippines. *Botanica marina*, 30(5):387–398.
- Antonio, C. 1985. Epiphytes on the rocky intertidal red algae *Rhodomela latrrix* (Turner): negative effects on the host and food for herbivores? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 86:197–218.
- Ayala, Y. & A. Martín. 2003. Relaciones entre la comunidad de anfípodos y las macroalgas a las que están asociados, en una plataforma rocosa del litoral central de Venezuela. *Boletín. Instituto Español de Oceanografía*, 19(1-4):171–182.
- Barnard, J. 1958. Amphipoda crustaceans as fouling organisms, in Los Angeles-Long Beach harbors, with reference to the influence of seawater turbidity. *Calif Fish Game*, 44:161–170.
- Barnard, J. 1962. Benthic marine Amphipoda of Southern California: Families Aoridae. Photidae. Ischyroceridae. Corophiidae. Podoceridae. *Pacific Naturalist*, 3:1–72.
- Barnard, J. 1964. Marine Amphipoda of Bahía de San Quintín. Baja California. *Pacific Naturalist*, 4:55–139.
- Barnard, J. 1979. Littoral Gammaridean Amphipoda from the Gulf of California and the Galapagos Islands. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 271:1–149.
- Barnard, J., T. J. D. & K. B. Sandved. 1988. *Behavior of Gammaridean Amphipoda: Corophium, Grandidierella, Podocerus, and Gibberosus (American Megaluropus) in Florida*. 13. BRILL Article Stable URL. Studies on Amphipoda : Proceedings of the VIth International Colloquium on Amphipod Crustaceans, Ambleteuse, France, 28 June-3 July 1985.
- Barnard, J. L. 1959a. *Ecology of Amphipoda and Polychaeta of New Port Bay, California*, cap. Estuarine Amphipoda, página 106. . Occasional Paper of the Allan Hancock Foundation.

- Barnard, J. L. 1959b. Estuarine Amphipoda. En: *Ecology of Amphipoda and Polychaeta of Newport Bay, California.*, tomo 21. Occasional Paper of the Allan Hancock Foundation.
- Barnard, J. L. 1959c. Liljeborgiid amphipods of Southern California coastal bottoms, with a revision of the family. *Pacific Naturalist*, 1:12–28.
- Barnard, J. L. 1965. Marine Amphipoda of the family Ampithoidae from southern California. *Proceedings of the United States National Museum*, 118:1–46.
- Barnard, J. L. 1969. A biological survey of Bahia de los Angeles Gulf of California. Mexico. IV. Benthic Amphipoda. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 15:175–228.
- Barnard, J. L. 1991. *Galapagos Marine Invertebrates*, cap. Chapter 9. Amphipoda of the Galapagos, página 193.206. . Plenum, press New York.
- Barnard, J. L. & G. S. Karaman. 1991. The families and genera of marine gammaridean Amphipoda (except marine gammaroids). *Records of the Australian Museum, supplement*, 13(2):1–866.
- Bernard, T. L. 1974. *Morfological studies in cystoseiraceae and Sargaceae (Phaeophyceae) with special reference to apical organization*, tomo 68. University of California Publications in Botany, USA.
- Bousfield, E. & E. A. Hendrycks. 2002. The talitroidean amphipod family Hyalidae revised, with emphasis on the Nort Pacific fauna: systematic and distributional ecology. *Amphipacifica*, 2:67–139.
- Bousfield, E. L. H. P. 1997. The amphipod superfamily Corophioidea on the Pacific Coast of North America. part V. family Coriophiidae. Corophiinae. new subfamily. Systematics and distributional Ecology. *Amphipacifica*, 2:67–139.
- Brawley, S. 1992. *Plant-animal interactions in the marine benthos*, cap. Mesoherbivores, p. 235–263. . Clarendon Press, Oxford.

- Brawley, S. & W. Adey. 1981. The effect of micrograzers on algal community structure in a coral reef microcosm. *Marine Biology*, 61(2-3):167–177.
- Bronmark, C. 1989. Interactions between epiphytes, macrophytes and freshwater snails: a review. *Journal of Molluscan Studies*, 55(2):299–311.
- Brusca, R. & M. Hendricks. 2005. *Listado y distribución de la macrofauna del Golfo de California, México. Parte I. Invertebrados.*, cap. Crustacea 4: Peracarida: Lophogastrida, Mysida. Amphipoda, Tanaidacea & Cumacea, p. 139–154. . Arizona-Sonora Desert Museum, USA.
- Burnham, K. & A. D.R. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference*. New York.
- Byers, J., W. J.T. & G. P.E. 2010. Variable direct and indirect effects of a habitat-modifying invasive species on mortality of native fauna. *Ecology*, 6(91):1787–1798.
- Cacabelos, E., C. Olabarria, M. Incera & T. J.S. 2010a. Do grazers prefer invasive seaweeds? *Journal of experimental marine Biology and Ecology*, 393:182–187.
- Cacabelos, E., C. Olabarria, M. Incera & J. S. Troncoso. 2010b. Effects of habitat structure and tidal height on epifaunal assemblages associated with macroalgae. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 89(1):43–52.
- Casas-Valdez, M., I. Sánchez-Rodríguez & G. Hernández-Carmona. 1993. Evaluación de *Sargassum* spp en la costa oeste de Bahía Concepción. B.C.S.. México. *Investigaciones Marinas CICIMAR*, 8:61–9.
- Castro Reyes, M. 1997. Actividad antibacteriana de *Sargassum sinicola* (Sargassaceae, Phaeophyta) y *Laurencia johnstonii* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) de Bahía de La Paz, B.C.S., México. Tesis de maestría, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.
- Chavanich, S. & K. Wilson. 2000. Rocky intertidal zonation of Gammaridean Amphipods in Long island sound, Connecticut. *Crustaceana*, 73(3):835–846.

- Conell, J. 1963. Territorial behaviour and dispersion in some marine invertebrates. *Research on Population Ecology*, 5:87–101.
- Conklin, E. & J. Smith. 2005. Abundance and spread of the invasive red algae, *Kappaphycus* spp., in Kane'ohe Bay, Hawai'i and an experimental assessment of management options. *Biological Invasions*, 7:1029–1039.
- Conland, K. E. & E. L. Bousfield. 1982. The amphipod superfamily Corophioidea in the Northeastern Pacific region: I. Family Ampithoidae. Systematics and distributional ecology. *Publications in Biological Oceanography, National Museum of Canada*, 10:41–75.
- Conradi, M. & P. López-González. 2001. Relationships between environmental variables and the abundance of peracarid fauna in Algeciras Bay (Southern Iberian Peninsula). *Ciencias marinas*, 27(4):481–500.
- Cousens, R. 1982. The effect of exposure to wave action on the morphology and pigmentation of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis in south-eastern Canada. *Botanica Marina*, 25(4):191–196.
- Critchley, A. 1983. The Establishment and Increase of *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt Populations Within the Solent Area of Southern Britain II. An Investigation of the Increase in Canopy Cover of the Alga at Low Water. *Botanica Marina*, 26(12):547–552.
- Damant, G. 1937. Storage of oxygen in the bladders of the seaweed *Ascophyllum nodosum* and their adaptation to hydrostatic pressure. *Journal of Experimental Biology*, 14(2):198–209.
- Dana, J. D. 1853. Crustacea. Part II. *United States Exploring Expedition*, 14:689–1618.
- Davenport, J., A. Butler & A. Cheshire. 1999. Epifaunal composition and fractal dimensions of marine plants in relation to emersion. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 79(2):351–355.
- de Lamarck, J.-B. d. M. 1801. *Système des animaux sans vertèbres*. Deterville.

- Dean, R. L. & J. H. Connell. 1987. Marine invertebrates in algal succession. II. Tests of hypotheses to explain changes in diversity with succession. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 109:217–247.
- Della Valle, A. 1893. *Gammarini del Golfo di Napoli: monografia*, tomo 20. R. Friedländer & Sohn.
- den Hartog, C. 1982. *Studies on Aquatic Vascular Plants.*, cap. Architecture of macrophyte-dominated aquatic communities, página 222–234. . R. Bot. Soc. Belgium. Brussels.
- Dixon, I. M. T. & P. G. Moore. 1997. A comparative study on the tubes and feeding behaviour of eight species of corophioid Amphipoda and their bearing on phylogenetic relationships within the Corophioidea. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 352(1349):93–112.
- Dring, M. J. 1982. *The biology of marine plants*. Contemporary Biology.
- Duffy, J. 1990. Amphipods on Seaweeds: Partners or Pests? *Oecologia*, 83:267–276.
- Duffy, J. & K. Hay. 1994. Herbivore resistance to seaweed chemical defense: the roles of mobility and predation risk. *Ecology*, 75(5):1304–1319.
- Duffy, J. & M. Hay. 2000. Strong impacts of grazing amphipods on the organization of a benthic community. *Ecological Monographs*, 70:237–263.
- Duffy, J. E. & M. E. Hay. 1991. Food and shelter as determinants of food choice by an herbivorous marine amphipod. *Ecology*, 72(4):1286–1298.
- Eckman, J. 1983. Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. *Limnology and Oceanography*, 28(2):41–57.
- Eckman, J. E., D. O. Duggins & A. T. Sewell. 1989. Ecology of under story kelp environments. I. Effects of kelps on flow and particle transport near the bottom. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 129(2):173–187.

- Edgar, G. 1987. Dispersal of faunal and floral propagules associated with drifting *Macrocystis pyrifera* plants. *Marine Biology*, 95(4):599–610.
- Edgar, G. 1991. Artificial algae as habitats for mobile epifauna: factors affecting colonization in a Japanese *Sargassum* bed. *Hydrobiologia*, 226:111–118.
- Edgar, G. & D. Klumpp. 2003. Consistencies over regional scales in assemblages of mobile epifauna associated with natural and artificial plants of different shape. *Aquatic Botany*, 75:275–291.
- Edgar, G. L. 1983. The ecology of south-east Tasmanian phytal animal communities. III. Patterns of species diversities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 70:181–203.
- Engelen, A. H., P. Åberg, J. L. Olsen, W. T. Stam & A. M. Breeman. 2005. Effects of wave exposure and depth on biomass, density and fertility of the fucoid seaweed *Sargassum polyceratum* (Phaeophyta, Sargassaceae). *European Journal of Phycology*, 40(2):149–158.
- Espinoza, J. & H. Rodríguez. 1989. Crecimiento de *Sargassum sinicola* Setchell y Gardner (Phaeophyta) en la parte sur del Golfo de California, México. *Ciencias Marinas*, 15:141–149.
- Fajardo León, C. 1994. Evaluación de biomasa y determinación de especies de los mantos del género *Sargassum* spp. Agardh, 1821 (Fucales; Phaeophyta) en La Bahía de La Paz, B. C. S., México, en primavera de 1988. Tesis de maestría, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.
- Ferreiro, N. S., C. Feijoó, A. Giorgi & L. Leggieri. 2011. Effects of macrophyte heterogeneity and food availability on structural parameters of the macroinvertebrate community in a Pampean stream. *Hydrobiologia*, 664:199–211.

- Flynn, M. N. & M. T. Valerio-Berardo. 2009. Depth-associated patterns in the development of Amphipoda (Crustacea) assemblages on artificial substrata in the Sao Sebastiao Channel, Southeastern Brazil. *Nauplius*, 17(2):127–134.
- Fonseca, M. S. & J. Fisher. 1986. A comparison of canopy friction and sediment movement between four species of seagrass with reference to their ecology and restoration. *Marine Ecology Progress Series*, 29(3):51–64.
- Foster, M., L. McConnico, L. Lundsten, T. Wadsworth, T. Kimball, L. Brooks, M. Medina-López, R. Riosmena-Rodríguez, G. Hernández-Carmona, R. Vásquez-Elizondo, J. S. & S. D.L. 2007. Diversity and natural history of a *Lithothamnion mulleri*-*Sargassum horridum* community in the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 33:367–384.
- Foster, P. 1976. Concentration and concentration factors of heavy metals in brown algae. *Environment Pollution*, 10:45–53.
- Fowler-Walker, M. J., T. Wernberg & S. D. Connell. 2006. Differences in kelp morphology between wave sheltered and exposed localities: morphologically plastic or fixed traits? *Marine Biology*, 148(4):755–767.
- García-Madrigal, M. 2007. *Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans*, tomo 4, cap. Annotated checklist of the amphipods (Peracarida: Amphipoda) from the tropical eastern Pacific. [Contribuciones al estudio de los Crustáceos del Pacífico Este, p. 63–195. . Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM.
- García Madrígala, M. d. S. 2010. Sistemática y patrones de distribución de algunas familias de Gamáridos (Amphipoda: Gammaridea) litorales del Golfo de Tehuantepec, con una síntesis y claves a familia de los Anfípodos del Pacífico Oriental Tropical. Tesis de doctorado, Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Gee, J. M. & R. M. Warwick. 1994. Metazoan community structure in relation to the fractal dimensions of marine macroalgae. *Marine Ecology Progress Series*, 103:141–150.

- Georgina-Rivera, M. 2003. Estructura y dinámica poblacional de *Sargassum lapazeanum* (Phaeophyceae, Fucales) del suroeste del golfo de California, México. Tesis de maestría, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN.
- Gestoso, I., C. Olabarria & J. S. Troncoso. 2012. Effects of macroalgal identity on epifaunal assemblages: native species versus the invasive species *Sargassum muticum*. *Helgoland marine research*, 66(2):159–166.
- Gunnill, F. 1984. Differing distributions of potentially competing amphipods, copepods and gastropods among specimens of the intertidal alga *Pelvetia fastigiata*. *Marine Biology*, 82(3):277–291.
- Hacker, S. & R. Steneck. 1990. Habitat architecture and the abundance and body-size-dependent habitat selection of a phytal amphipod. *Ecology*, 71:2269–2285.
- Hacker, S. & R. Steneck. 1991. Why habitat architecture and color are important to shrimps living in pelagic *Sargassum*: use of camouflage and plant-part mimicry. *Marine Ecology Progress Series*, 70:143–155.
- Hay, K., A. Poore & C. Lovelock. 2011. The effects of nutrient availability on tolerance to herbivory in a brown seaweed. *Journal of Ecology*, 99:1540–1550.
- Hay, M. & P. Steinberg. 1992. The chemical ecology of plant-herbivore interactions in marine versus terrestrial communities. *Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites*, 2:371–413.
- Hendrickx, M. E. 2012. *Invertebrados marinos exóticos en el Pacífico Mexicano*, cap. Crustacea, p. 9–24. . Geomare, A. C. and INESEMARNAT, México.
- Hernández-Carmona, G., M. Casas Valdez, C. Fajardo-León, I. Sánchez-Rodríguez & E. Rodríguez Montesinos. 1990. Evaluación de *Sargassum* spp. en la Bahía de La Paz. B.C.S.. México. *Investigaciones Marinas CICIMAR*, 5:11–18.

- Hinojosa-Arango, G. & R. Riosmena-Rodríguez. 2004. Influence of Rhodolith-Forming Species and Growth-Form on Associated Fauna of Rhodolith Beds in the Central-West Gulf of California. México. *Marine Ecology*, 25(2):109–127.
- Holmes, S. 1901. Observations on the habits and natural history of *Amphithoe longimana* Smith. *Biological Bulletin*, 2:165–193.
- Holmlund, M., C. Peterson & M. Hay. 1990. Does algal morphology affect amphipod susceptibility to fish predation? *Journal of Ex*, 139:65–83.
- Huang, Y. M., M. O. Amsler, J. B. McClintock, C. D. Amsler & B. J. Baker. 2007. Patterns of gammaridean amphipod abundance and species composition associated with dominant subtidal macroalgae from the western Antarctic Peninsula. *Polar Biology*, 30(11):1417–1430.
- Imada, K., A. Hirayama, S. Nojima & T. Kikuchi. 1981. The microdistribution of phytal amphipods on *Sargassum* seaweeds. *Research Crustacean*, 11:124–137.
- Irigoyen, A. J., G. Trobbiani, M. P. Sgarlatta & M. P. Raffo. 2011. Effects of the alien algae *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) on the diversity and abundance of benthic macrofauna in Golfo Nuevo (Patagonia, Argentina): potential implications for local food webs. *Biological Invasions*, 13(7):1521–1532.
- Jacobucci, G. & F. Leite. 2008. Effect of temporal variation and size of herbivorous amphipods on consumption levels of *Sargassum filipendula* (Phaeophyta. Fucales) and their main epiphyte. *Hypnea musciformis*. *Neotropical Biology and Conservation*, 3:78–85.
- Jacobucci, G., M. Tanaka & F. Leite. 2009. Temporal variation of amphipod assemblages associated with *Sargassum filipendula* (Phaeophyta) and its epiphytes in a subtropical shore. *Aquatic Ecology*, 43:1031–1040.
- Jeong, S., O. Yu & H. Suh. 2004. Seasonal variation and feeding habits of amphipods inhabiting *Zostera marina* beds in Gwangyang bay, Korea. *Korean Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37:122–128.

- Johnson, J. & K. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 19:101–108.
- Johnson, S. & R. Scheibling. 1987. Structure and dynamics of epifaunal assemblages on the intertidal macroalgae *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus* in Nova Scotia, Canad. *Marine Ecology Progress Series*, 37:209–227.
- Kikvidze, Z. & M. Ohsawa. 2002. Measuring the number of co-dominants in ecological communities. *Ecological Research*, 17:519–525.
- Koehl, M. & R. Alberte. 1988. Flow, flapping, and photosynthesis of *Nereocystis leutkeana*: a functional comparison of undulate and flat blade morphologies. *Marine Biology*, 99(3):435–444.
- Kottek, M., C. Grieser, R. B. Brck. & F. Rubel. 2006. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 153:259–263.
- Krapp-Schickel, T. & N. E. Jarret. 2000. The amphipod Melitidae on the Pacific coast of North America. II The Maera-Ceradocus complex. *Amphipacifica*, 2:23–62.
- Kuak, S., G. Baeck & K. D.W. 2005. Comparative feeding ecology of two sympatric greenling species, *Hexagrammos otakii* and *Hexagrammos agrammus* in eelgrass *Zostera marina* beds. *Environmental biology of fishes*, 74:129–140.
- Lancellotti, D. & R. Trucco. 1993. Distribution patterns and coexistence of six species of the amphipod genus *Hyale*. *Marine Ecology Progress Series*, 93:131–131.
- Leach, W. 1814. *Crustaceology*, tomo 7. The Edimburg Encyclopedia.
- Leite, F., T. M.O. & R. Gebara. 2007b. Structural variation in the brown alga *Sargassum cymosum* and its effects on associated amphipod assemblages. *Brazilian Journal of Biology*, 67:215–221.

- Leite, F. P. P. 2002. Life cycle observations on *Amphilocus neapolitanus* (Della Valle, 1853) (Crustacea: Amphipoda) associated with *Sargassum cymosum* C. Agardh, 1820 in Ubatuba, (SP), Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 45(3):355–363.
- Ludwing, J. & J. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology*. New York, 337 p.
- Mandelbrot, B. B. 1983. *The fractal geometry of nature*. Macmillan.
- Manson, S. 2001. Simplifying complexity: a review of complexity theory. *Geoforum*, 32:405–414.
- Martin, J. W., G. E. Davis *et al.* 2001. An updated classification of the recent Crustacea. *Science Series*, (39):1–124.
- Martin-Smith, K. 1993. Abundance of mobile epifauna: the role of habitat complexity and predation by fishes. *Journal of Experimental Biology and Ecology*, 174:243–260.
- Martínez-López, A., D. Cervantes, S. Reyes & H. Valdéz. 2001. Cambio estacional de clorofila a en la Bahía de la Paz. B.C.S.. México. *Hidrobiologica*, 11:45–52.
- Mazzella, L. & J. Ott. 1984. *International workshop on Posidonia oceanica beds*, tomo 119-127 de *Marseilles, France*, cap. Seasonal changes in some features of *Posidonia oceanica* (L.) Delile leaves and epiphytes at different depths, p. 19–27. . GIS Posidonite, MS.
- McAbendroth, L., P. Ramsay, A. Foggo, S. Rundle & D. Bilton. 2005. Does macrophyte fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions? *Oikos*, 111(2):279–290.
- McCourt, R. M. 1984. Seasonal patterns of abundance, distributions, and phenology in relation to growth strategies of three *Sargassum* species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 74(2):141–156.
- Morse, D., J. Lawton, M. Dodson & M. Willarnson. 1985. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body length. *Nature*, 314:731–733.

- Muñetón-Gómez, M. & G. Hernández-Carmona. 1993. Crecimiento estacional de *Sargassum horridum* (Setchell y Gardner) Phaeophyta. en la Bahía de La Paz. B.C.S. México. *Investigaciones Marinas CICIMAR*, 8:23–31.
- Nelson, W. G. 1979. Experimental studies of selective predation on amphipods: Consequences for amphipod distribution and abundance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 38(3):225–245.
- Neushul, M. 1972. Functional interpretation of benthic marine algal morphology. *Contributions to the systematics of benthic marine algae of the North Pacific*, ed. I.A. Abbott & M. Kurogi, p. 47–74.
- Núñez-López, R. 1993. Biomasa estacional específica de *Sargassum* (Sargassaceae, Phaeophyta) en tres zonas de Bahía Concepción, B.C.S. Tesis de maestría, Universidad Autónoma Metropolitana, México.
- Núñez-López, R. & M. M. Casas-Valdéz. 1996. Fenología de las especies de *Sargassum* (Fucales: Sargassaceae) en tres zonas de Bahía Concepción, B. C. S., México. *Revista de Biología Tropical*, 44(2):455–464.
- Norton, T.A., M. A. & M. Neushul. 1981. *Morphology and environment*. In: *The Biology of Seaweeds*. University of California Press, Berkeley, 421-451 p.
- Norton, T. & M. Benson. 1983. Ecological interactions between the brown seaweed *Sargassum muticum* and its associated fauna. *Marine Biology*, 75:169–177.
- Obeso, N. & A. Jiménez. 1989. . Propagación de la constituyente M2 de la marea en la Bahía de La Paz, B.C.S., México, mediante un modelo bidimensional hidrodinámico numérico. *Investigaciones Marinas CICIMAR*, 4(2):241–256.
- Obeso-Nieblas, M. 2003. Variabilidad espacio-temporal de las condiciones oceanográficas de la Bahía de La Paz. B. C. S. México. Tesis de doctorado, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas- IPN., La Paz B. C. S. México.

- Pacheco-Ruíz, I., J. Zertuche-González, C.-B. A. & B.-B. R. 1998. Distribution and quantification of *Sargassum* beds along the west coast of the Gulf of California. Mexico. *Botanica Marina*, 41:203–8.
- Parker, J., J. Duffy & R. Orth. 2001. Plant species diversity and composition: experimental effects on marine epifaunal assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 224:55–67.
- Paul-Chávez, L. 2005. Taxonomía y dinámica poblacional del complejo sinicola (FUCALES: PHAEOPHYTA) para el suroeste del Golfo de California. Tesis de maestría, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN.
- Phillips, N. 1992. *Taxonomy and Economic Seaweeds. California sea Grant.*, tomo III, cap. Biogeography of *Sargassum* (Phaeophyta) in the Pacific Basin, p. 95–116. .
- Platell, M.E., G. S. . I. P. 1997. The diets of two co-occurring marine teleosts, *Parequula melbournensis* and *Pseudocaranx wrighti*, and their relationships to body size and mouth morphology, and the season and location of capture. *Environmental biology of fishes*, 49:361–376.
- Platell, M. & I. Potter. 2001. Partitioning of food resources amongst 18 abundant benthic carnivorous fish species in marine waters on the lower west coast of Australia. *Journal of Experimental Biology and Ecology*, 261:31–54.
- Poore, A., M. Watson, R. Nys, L. J.K. & S. P.D. 2000. Patterns of host use among alga- and spongeassociated amphipods. *Marine Ecology Progress Series*, 208:183–196.
- Poore, A. G., N. A. Hill & E. E. Sotka. 2008. Phylogenetic and geographic variation in host breadth and composition by herbivorous amphipods in the family Ampithoidae. *Evolution*, 62(1):21–38.
- Reyes-Salinas, A., R. Cervantes-Duarte, R. Morales-Pérez & J. Valdez-Holguín. 2003. Variabilidad estacional de la productividad primaria y su relación con la estratificación vertical en la Bahía de la Paz. B. C. S. *Hidrobiológica*, 13:103–110.

- Riosmena-Rodríguez, R. 2009. *Recursos marinos y servicios ambientales en el desarrollo regional. La Paz: Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. Universidad Autónoma de Baja California Sur*, cap. Servicios ambientales de las comunidades marinas vegetales: una primera aproximación, p. 119–138. . Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.
- Roberts, D. & A. Poore. 2005. Habitat configuration affects colonisation of epifauna in a marine algal bed. *Biological Conservation*, 127:18–26.
- Rodríguez-Castañeda, A. 2001. Elementos mayores y traza en sedimentos y macroalgas de la bahía de La Paz. Tesis de maestría, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN.
- Rodríguez-Meza, G. 2004. Caracterización geoquímica por componentes mayores y elementos traza de sedimentos de los ambientes marinos costeros adyacentes a la península de Baja California. Tesis de maestría, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.
- Sainte-Marie, B. 1991. A review of the reproductive bionomics of aquatic gammaridean amphipods: variation of life history traits with latitude, depth, salinity and superfamily. *Hydrobiologia*, 223(1):189–227.
- Sala, E. O., G. Aburto-Oropeza, I. Paredes, J. Parra, Barrera & P. Dayton. 2002. A general model for designing networks of marine reserves. *Science*, 298:1991–1993.
- Schmidt, A. & S. R.E. 2007. Effects of native and invasive macroalgal canopies on composition and abundance of mobile benthic macrofauna and turf-forming algae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 341:110–130.
- Schneider, F. & K. Mann. 1991. Species specific relationships of invertebrates to vegetation in a seagrass bed I. Correlational studies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 145:101–117.

- Shannon, C. & W. Weaver. 1949. *The mathematical theory of communication*. Illinois, 109–107 p.
- Shillaker, R. & P. Moore. 1987. The feeding habits of the amphipods *Lembos websteri* Bate and *Corophium bonnellii* Milne Edwards. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 110(2):93–112.
- Shoemaker, C. 1938. Three new species of the amphipod genus *Ampithoe* from the west coast of America. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 28:15–25.
- Shoemaker, C. R. 1926. Amphipods of the family Bateidae in the collection of the United States National Museum.
- Shoemaker, C. R. 1942. Amphipod crustaceans collected on the Presidential Cruise of 1938. Moluscos anfípodos colectados en el Crucero Presidencial de 1938. *Smithsonian*, 101(11):1–52.
- Skutch, A. F. 1926. On the habits and ecology of the tubebuilding amphipod *Amphithoe rubricata* Montagu. *Ecology*, 7:481–502.
- Sánchez-Moyano, J. E., I. G.A. & J. C. García-Gómez. 2007. Effects of temporal variation of the seaweed *Caulerpa prolifera* cover on the associated crustacean community. *Marine Ecology*, 28:324–337.
- Sánchez-Rodríguez, I. 1995. Fenología de *Sargassum sinicola* (Setchell y Gardner) en Bahía Magdalena, B.C.S., México. Tesis de maestría, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.
- Sánchez-Rodríguez, I. & G. Hernández-Carmona. 1998. Factores biológicos que afectan el crecimiento del alga café *Sargassum sinicola* (Fucales. Phaeophyta) en Bahía Magdalena. B.C.S. México. En: *Anais do IV congresso Latino-americano. II Reuniao Ibero-americana. VII reuniao Brasileira de ficología*, página 299–308. Sociedade de ficológica da América Latina e Caribe. Sociedade Brasileira de Ficología.

- Stebbing, T. R. R. 1906. Amphipoda. 1. Gamaridea. *Das Tierreich*, 21:1–806.
- Steele, D. 1991. Is the oostegite structure of amphipods determined by their phylogeny or is it an adaptation to their environment? En: *VIIth International Colloquium on Amphipoda*, p. 27–34. Springer.
- Steller, D. L., R. Riosmena-Rodríguez, M. Foster & C. Roberts. 2003. Rhodolith bed diversity in the Gulf of California: the importance of rhodolith structure and consequences of disturbance. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 13(S1):S5–S20.
- Steneck, R. S. 1983. Quantifying herbivory on coral reefs: just scratching the surface and still biting off more than we can chew. En: *Symp Ser Undersea Res*, tomo 1, p. 103–111.
- Stoner, A. 1980. Perception and choice of substratum by epifaunal amphipods associated with seagrasses. *Marine Ecology Progress Series*, 3:105–111.
- Stoner, A. & H. Greening. 1984. Geographic variation in the macrofaunal associates of pelagic *Sargassum* and some biogeographic implications. *Marine Ecology*, 20:185–192.
- Suarez-Castillo, A., R. Riosmena-Rodríguez, G. Hernández-Carmona, M. d. C. Méndez-Trejo, J. López-Vivas, J. Sánchez-Moyano, C. E. Sánchez-Ortíz, M. Lara-Uc & J. Torres-Cosío. 2013. *Invertebrates: Classification, Evolution and Biodiversity*, cap. Biodiversity Associated to *Sargassum* forest at the Gulf of California, página 251. . Nova Science Publishers.
- Sugihara, G. & R. M. May. 1990. Applications of fractals in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 5(3):79–86.
- Tamburello, L., L. Benedetti-Cecchi, L. Masini & F. Bulleri. 2013. Habitat heterogeneity promotes the coexistence of exotic seaweeds. *Oecologia*, p. 1–9.

- Tanaka, M. & F. Leite. 1998. The effect of sieve mesh-size on the abundance and composition of macrophyte-associated macrofaunal assemblages. *Hydrobiologia*, 389:21–28.
- Tanaka, M. & F. Leite. 2003. Spatial scaling in the distribution of macrofauna associated with *Sargassum stenophyllum* (Mertens) Martius: analyses of faunal groups, gammarid life habits, and assemblage structure. *Journal of Experimental Biology and Ecology*, 293:1–22.
- Tanaka, M. O. & F. P. Leite. 2004. Distance effects on short-term recolonization of *Sargassum stenophyllum* by mobile epifauna, with an analysis of gammarid life habits. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 84(05):901–910.
- Tararam, A. & Y. Wakabara. 1981. The mobile fauna-Especially Gammaridea of *Sargassum cymosum*. *Marine Ecology Progress Series*, 5:157–163.
- Tararam, A., Y. Wakabara & F. Leite. 1986. Vertical distribution of amphipods living on algae of a Brazilian intertidal rocky shore. *Crustaceana*, 51(2):183–187.
- Taylor, R. & R. Colle. 1994. Mobile epifauna on subtidal brown seaweeds in northeastern New Zealand. *Marine Ecology Progress Series*, 115:271–282.
- Teixeira, R. & J. Musick. 2001. Reproduction and food habits of the lined seahorse, *Hippocampus erectus* (Teleostei: Sygnathidae) of Chesapeake Bay, Virginia. *Revista Brasileira de Biologia*, 61(1):79–90.
- Tessier, C., A. Cattaneo, C. Pinel-Alloul, B. Hudon & D. Borcard. 2008. Invertebrate communities and epiphytic biomass associated with metaphyton and emergent and submerged macrophytes in a large river. *Aquatic Sciences*, 70:10–20.
- Thiel, M. 2003. Rafting of benthic macrofauna: important factors determining the temporal succession of the assemblage on detached macroalgae. p. 49–57. En: *Migrations and Dispersal of Marine Organisms*. Springer.

- Thiel, M. 2009. *Peracárida: Anfípodos, Isópodos, Tanaidáceos y Cumáceos*. 320 p.
- Tudela, S. & I. Palomera. 1997. Trophic ecology of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Catalan Sea (northwest Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, 160:121–134.
- Velasco García, J. 2009. Ambientes geológicos costeros del litoral de la bahía de La Paz. Tesis de maestría, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.
- Viejo, R. 1999. Mobile epifauna inhabiting the invasive *Sargassum muticum* and two local seaweeds in northern Spain. *Aquatic Botany*, 64:131–149.
- Wakabara, Y., A. Tararam & A. Takeda. 1983. Comparative study of the amphipod fauna living on *Sargassum* of two Itanhaém shores. *Journal of Crustacean Biology*, 3(4):602–607.
- Wernberg, T. & M. S. Thomsen. 2005. The effect of wave exposure on the morphology of *Ecklonia radiata*. *Aquatic botany*, 83(1):61–70.
- Wernberg, T., P. Thomsen & M. Pedersen. 2004. Epibiota communities of the introduced and indigenous macroalgal relatives *Sargassum muticum* and *Halydris siliquosa* in Limfjorden Denmark. *Helgoland Marine Research*, 58:154–16.
- Wikström, A. & L. Kautsky. 2004. Invasion of a habitat-forming seaweed: effects on associated biota. *Biological Invasions*, 6:141–150.
- Williams, G. A. & R. Seed. 1992. *Plant-animal Interactions in the marine benthos*, cap. Interactions between macrofaunal epiphytes and their host algae, p. 189–201. . 46. Clarendon Press, Oxford. Systematics Association Special Volumen.
- Williamson, M. & J. Lawton. 1991. *Habitat structure: the physical arrangement of the objects in space*, cap. Fractal geometry of ecological habitats, p. 69–86. . Chapman and Hall, London.

- Winfield, I., S. Cházaro-Olvera & F. Álvarez. 2007. ¿Controla la biomasa de pastos marinos la densidad de los peracáridos (Crustacea: Peracarida) en lagunas tropicales? *Revista de biología tropical*, 55(1):43–51.
- Withers, R., W. Farnham, S. Lewey, N. Jephson, J. Haythorn & W. Gray. 1975. The Epibionts of *Sargassum muticum* in British Waters. *Marine Biology*, 31:79–86.
- Yu, O., S. Jeong & H. Suh. 2008. Reproductive pattern of the epifaunal amphipod *Potogeneia rostrata* (Crustacea) on Dolsando sandy shore in Korea. *Ocean Science Journal*, 43:127–133.
- Yu, O. H. & H.-L. Suh. 2011. Secondary production of the eusirid amphipod *Pontogeneia rostrata* Gurjanova, 1938 (Crustacea: Peracarida) on a sandy shore in Korea. *Ocean Science Journal*, 46(3):211–217.
- Zar, J. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, New Jersey.

12. ANEXOS

12.1. Anexo I

Tabla 6: Valores de significancia para las distintas variables, con 95 % de confianza

Variable	Fechas	Localidad (12)	(13)	Transectos (12)	13	Distancias 12	13
S	0.71	0.20	0.12	0.43	0.06	0.93	0.52
N	<0.001	<0.001	<0.001	0.85	0.18	0.81	0.82
J	0.15	0.24	0.001	0.48	0.91	0.59	0.95
H	0.56	0.12	0.01	0.52	0.15	0.71	0.65
L	<0.001	<0.001	<0.001	0.41	0.58	0.55	0.98
V	<0.001	0.014	<0.001	0.12	0.08	0.84	0.98
R sec	<0.001	0.01	0.01	0.47	0.14	0.49	0.71
Se	<0.001	<0.001	<0.001	0.34	0.09	0.80	0.36
Res	<0.001	<0.001	<0.001	0.62	0.35	0.29	0.31
E	<0.001	<0.001	0.001	0.62	0.35	0.29	0.31
D	<0.001	0.017	<0.001	0.08	0.71	0.13	0.64

12.2. Anexo II

Tabla 7: Tabla de correlación entre variables para talos adultos (2012)

	Long	Vol	R sec	Sésil	Res	Epi	D	<i>P. fulanus</i>	<i>A. plumulosa</i>	<i>E. brasiliensis</i>	<i>P. yaqui</i>	<i>P. nassa</i>
Long												
Vol	0.50											
R sec	0.47	0.58	0.20									
Sésil	0.33	0.32	0.47	0.26								
Res	0.53	0.56	0.04	0.17	0.17							
Epi	-0.16	0.24	0.13	-0.17	0.05	0.03						
D	-0.20	0.16	-0.01	0.22	0.03	0.36	0.26					
<i>P. fulanus</i>	-0.09	0.33	0.12	0.22	0.13	0.27	0.19	0.67				
<i>A. plumulosa</i>	0.15	0.41	-0.08	0.11	-0.13	0.22	0.18	0.65	0.58			
<i>E. brasiliensis</i>	-0.15	0.17	0.10	0.08	0.12	0.39	0.24	0.58	0.26	0.32		
<i>P. yaqui</i>	0.23	0.22	0.18	-0.13	0.21	0.17	0.30	0.48	0.18	0.13	0.59	
<i>P. nassa</i>	0.01	0.26	0.18	0.01	0.16	0.33	0.39	0.81	0.49	0.50	0.77	0.72

Tabla 8: Tabla de correlación entre variables para talos jóvenes (2013)

	Long	Vol	R sec	Sésil	Res	Epi	D	<i>P. fulanus</i>	<i>A. plumulosa</i>	<i>E. brasiliensis</i>	<i>P. yaqui</i>	<i>P. nassa</i>
Long												
Vol	0.64											
R sec	0.33	0.78										
Sésil	0.23	0.49	0.55									
Res	0.666	0.58	0.39	0.35								
Epi	-0.32	0.10	0.18	-0.11	-0.17							
D	0.48	0.35	0.23	0.34	0.52	-0.25						
<i>P. fulanus</i>	-0.18	0.12	0.32	0.15	0.12	0.22	0.00					
<i>A. plumulosa</i>	-0.03	0.05	0.10	0.01	0.08	0.23	0.16	0.44				
<i>E. brasiliensis</i>	-0.20	0.21	0.37	0.41	0.13	0.20	0.21	0.58	0.37			
<i>P. yaqui</i>	0.54	0.61	0.52	0.48	0.48	-0.04	0.40	0.17	0.07	0.22		
<i>P. nassa</i>	0.38	0.53	0.47	0.012	0.19	0.02	-0.09	0.02	-0.07	0.02	0.29	

12.3. Anexo III

Tabla 9: Modelos lineales generalizados (GLM) para los datos de talos adultos, 2012. * = $P_r(> |z|)$

MODELO	Vd	L	Rs	Re	Se	E	D
1 L, D, Vd, E, Re, Rs, Se * Coeficiente	2.00E-16 6.70E-04	2.00E-16 0.13	2.00E-16 3.00E-03	2.00E-16 0.01	2.00E-16 0.01	2.00E-16 -8.60E-03	2.00E-16 -0.1
2 D, Vd, E, Re, Rs, Se * Coeficiente	<2e-16 7.20E+00	<2e-16 <2e-16	1.40E-03 7.44E-04	<2e-16 1.29E-02	<2e-16 7.98E-03	<2e-16 -6.34E-03	<2e-16 6.43
3 L, D, Vd, E, Re, Se * Coeficiente	<2e-16 6.69E-04	<2e-16 -9.74E-03	<2e-16 <2e-16	<2e-16 1.73E-02	<2e-16 1.75E-02	<2e-16 -1.00E-02	<2e-16 4.65
4 L, D, Vd, Re * Coeficiente	<2e-16 0.67e.02	<2e-16 -0.01	<2e-16 -2.00E-03	0.34 -2.00E-03			<2e-16 5.14
5 L, Vd, E, Rs, Se * Coeficiente	<2e-16 9.20E-04	<2e-16 -9.30E-03	<2e-16 0.01		<2e-16 5.60E-03	<2e-16 3.90E-03	
6 D, E, Re, Rs, Se * Coeficiente			0.05 -4.30E-04	<2e-16 0.01	<2e-16 0.01	<2e-16 -6.00E-03	<2e-16 7.77

Tabla 10: Modelos lineales generalizados (GLM) para los datos de talos jóvenes, 2013.* = $Pr(> |z|)$

MODELO	Vd	L	Rs	Re	Se	E	D
1 L, D, Vd, E, Re, Rs, Se * Coeficiente	<2e-16 4.80E-03	<2e-16 0.02	<2e-16 0.02	1.14E-07 -1	0.00 0.01	0.56 0.00	<2e-16 4.82
2 D, Vd, E, Re, Rs, Se * Coeficiente	<2e-16 3.80E-03		<2e-16 0.01	4.12E-09 -0.01	0.00 -0.01	0.82 0.00	<2e-16 3.85
3 L, D, Vd, E, Re, Se * Coeficiente	<2e-16 6.80E-03	<2e-16 -0.01		-5.30E-04 -5.30E-04	0.02 -0.01	0.33 0.00	<2e-16 5.15
4 L, D, Vd, Re * Coeficiente	2.00E-16 1.92E-03	2.00E-16 -9.55E-03		2.00E-16 7.54E-03			2.00E-16 3.16
5 L, Vd, E, Rs, Se * Coeficiente	<2e-16 4.10E-03	5.30E-04 -4.40E-03	<2e-16 0.01		0.00 -0.01	0.00 -0.01	
6 D, E, Re, Rs, Se * Coeficiente			<2e-16 0.03	<2e-16 -0.02	0.00 0.01	0.03 -0.01	<2e-16 4.13

Tabla 11: Modelos Aditivos Generalizados (GAM) para los datos de talos adultos. $*Pr(> |z|)$.

MODELO	Vd	L	Rs	Re	Se	E	D
1 L, D, Vd, E, Re, Rs, Se $*Pr(> z)$	1.47E-09	0.00	0.00	7.44E-106	3.18E-161	0.00	0.00
Coeficiente	-6.60E-04	-0.00	-0.00	6.90E-03	9.00E-03	0.02	4.93
2 D, Vd, E, Re, Rs, Se *	3.35E-39		0.00	2.55E-102	0	0.00	0.00
Coeficiente	-1.30E-03		-0.00	5.90E-03	0.01	0.02	6.15
3 L, D, Vd, E, Re, Se *	6.53E-28	0.00		2.00E-105	1.83E-105	0.00	0.00
Coeficiente	-1.10E-03	-0.00		0.603-02	0.84e.02	0.02	5.09
4 L, D, Vd, Re *	5.103-72	0.00		1.56E-118			0.00
Coeficiente	1.60E-03	-0.01		6.00E-03			1.50
5 L, Vd, E, Rs, Se *	2.91E-17	0.00	0.00		1	0.00	
Coeficiente	8.50E-04	-0.00	0.00		5.00E-03	0.02	
6 D, E, Re, Rs, Se *			0.00	8.32E-167	0	0.00	0.00
Coeficiente			0.00	8.00E-03	0.01	0.01	7.76

Tabla 12: Modelos Aditivos Generalizados (GAM) para los datos de talos jóvenes, 2013. $*Pr(> |z|)$.

MODELO	Vd	L	Rs	Re	Se	E	D
1 L, D, Vd, E, Re, Rs, Se $*Pr(> z)$	2.81E-03	0.47	0.06	0.00	0.00	0.00	0.29
Coeficiente	1.20E-03	-0.00	-0.00	0.07	-0.02	-0.03	-0.30
2 D, Vd, E, Re, Rs, Se *	3.76E-06		0.01	0.00	0.00	0.00	0.08
Coeficiente	1.50E-03		0.01	0.05	-0.03	-0.03	0.44
3 L, D, Vd, E, Re, Se *	6.47E-16	0.00		0.00	0.65	0.00	0.12
Coeficiente	2.60E-03	-0.01		0.04	-0.00	-0.02	-0.45
4 L, D, Vd, Re *	5.05E-31	0.00		0.00			0.02
Coeficiente	3.50E-03	-0.01		0.03			0.67
5 L, Vd, E, Rs, Se *	3.22E-10	0.00	0.00		0.06	0.00	
Coeficiente	0.23e.02	-0.01	0.01		0.01	-0.02	
6 D, E, Re, Rs, Se *			0.00	0.00	0.00	0.00	0.15
Coeficiente			0.01	0.03	-0.01	-0.02	0.36