



**UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA**  
**FACULTAD DE CIENCIAS**  
**POSTGRADO EN ECOLOGÍA**



**Seminario de Grado de Doctorado**

**ECOLOGÍA DEL MICROFITOBENTOS MARINO**

**Elaborado por:**

MSc. Carlos Julio Pereira Ibarra

**Tutores:**

Dra. Evelyn Zoppi De Roa (UCV)

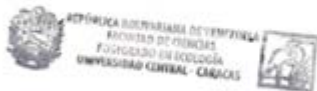
Dr. José Vicente García Díaz (INTEVEP)

**Jurados:**

Dr. Santiago Gómez (UCV)

Dr. Federico González (UMC)

Dr. Rubén Torres (UCV)



## TABLA DE CONTENIDO

LISTA DE FIGURAS	iv
RESUMEN	vi
INTRODUCCIÓN	1
Antecedentes	3
COMPOSICIÓN DEL MICROFITOBENTOS	5
IMPORTANCIA DEL MICROFITOBENTOS MARINO	8
Importancia ecológica	8
Importancia como indicadores de calidad ambiental	9
Producción primaria microfitobentónica	10
Formación de biopelículas en el microfitobentos marino	11
FACTORES AMBIENTALES QUE DETERMINAN LA VARIABILIDAD DE LA ESTRUCTURA DEL MICROFITOBENTOS	14
Luz	15
Temperatura	19
Salinidad	20
Tipo de sedimento	20
Corrientes, olas y mareas	21
Oxígeno y dióxido de carbono	22
Nutrientes	23
Xenobióticos	28
Factores biológicos	28
INTERACCIONES ECOLÓGICAS EN EL MICROFITOBENTOS	30
Facilitación	30
Heterotrofia	31
Competencia	31
Interacción fitoplancton – fitobentos	32
Herbivoría	34
VARIACIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL DEL MICROFITOBENTOS	39

Variación espacial de la composición y abundancia del microfitobentos	39
Variación temporal de la composición y abundancia del microfitobentos	43
LINEAMIENTOS DE LA INVESTIGACIÓN ENMARCADA EN EL PROYECTO DE LA TESIS DOCTORAL	46
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	49

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1.	Hábitats del microfitobentos marino	2
Figura 2.	Número de publicaciones relacionadas a la ecología del microfitobentos por años	4
Figura 3.	Proporción del número de publicaciones relacionadas al estudio del microfitobentos de acuerdo a diferentes ambientes de estudio	4
Figura 4.	Componentes del microfitobentos marino	6
Figura 5.	Especies de diatomeas representativas del microfitobentos marino: A) <i>Talaroneis</i> , B) <i>Synedrosphenia</i> , C) <i>Oestrupia</i> , D) <i>Petroneis</i> , E-F) <i>Climaconeis</i> , G) <i>Navicula gregaria</i> , H) <i>Nitzschia</i> , I) <i>Neidium ampliatum</i> , J) <i>Amphora tenuissima</i> , K) <i>Gyrosigma fasciola</i> , L-M) <i>Cocconeis</i> , N) <i>Diploneis</i> , O) <i>Actinocyclus</i> , P) <i>Cosmioneis</i> , Q) <i>Thalassiosira eccentrica</i> , R) <i>Nitzschia vermicularis</i>	7
Figura 6.	Red trófica de los fondos marinos	9
Figura 7.	Interacciones biológicas y químicas del microfitobentos en los sistemas marinos y costeros	13
Figura 8.	Biomasa de microalgas bentónicas estimada en un ecosistema estuarino localizado en Suráfrica	14
Figura 9.	Variación de la intensidad de luz (a), la abundancia y biomasa del microfitobentos (b) durante dos años de estudio en el golfo de Trieste en el Mar Adriático	16
Figura 10.	Abundancia de las diatomeas: <i>Navicula</i> (a), <i>Nitzschia</i> (b), <i>Diploneis</i> (c; d), <i>Paralia</i> (e) y <i>Gyrosigma</i> (f) en el estudio realizado en el golfo de Trieste en Italia y su relación con la radiación solar diaria	18
Figura 11.	Abundancia de los géneros: <i>Nitzschia</i> (a; b), <i>Pleurosigma</i> (c) y <i>Navicula</i> (d) en estudio realizado en el golfo de Trieste en Italia y su relación con temperatura de los sedimentos	19
Figura 12.	Concentración de oxígeno disuelto en el sedimento	23
Figura 13.	Diagrama conceptual de las interacciones del microfitobentos en su ambiente y el flujo de nutrientes	25
Figura 14.	Distribución de las concentraciones de nutrientes en un perfil vertical de los sedimentos	26
Figura 15.	Abundancia de microalgas representantes del plancton, tichoplancton y bentos en el sedimento superficial (a), el agua de fondo (b) y la superficie de la columna de agua (c) de un arrecife en Louisiana en julio de 2006,	33

2007 y 2008

Figura 16.	Relación entre la abundancia del microfitobentos y algunos géneros de microalgas con la de la meiofauna (a), kinorricos (b) y copépodos (c)	36
Figura 17.	Ciliados herbívoros más importantes en los sedimentos arenosos superficiales	38
Figura 18.	Heterogeneidad espacial en la distribución de la biomasa del microfitobentos a una microescala	40
Figura 19.	Distribución vertical de la biomasa de microalgas bentónicas en los sedimentos	42
Figura 20.	Modelo de capas microbianas en los sedimentos	42
Figura 21.	Biomasa del microfitobentos marino en diferentes estaciones del año y durante 8 años en un estudio realizado en el estuario de Santa Lucía en Sudáfrica	44
Figura 22.	Ciclo anual medio de los géneros más representativos del microfitobentos del golfo de Trieste en Italia	45
Figura 23.	Imagen satelital de la zona marino costera del municipio Brión, estado Miranda, mostrando la situación relativa nacional, regional y las zonas de muestreo	48

## RESUMEN

El microfitobentos es un término que agrupa a las microalgas eucariotas, cianobacterias y otras bacterias fotosintéticas que colonizan el sustrato bentónico (MacIntyre *et al.* 1996). Sus hábitats son muy variados e incluyen marismas, praderas de vegetación acuática sumergida, sedimentos intermareales y submareales, incluyendo playas y bahías; así como concretos y otros sustratos artificiales. Su distribución depende del alcance de la luz solar, por lo que puede encontrarse en todas las zonas marinas y costeras del mundo (Colijn y de Jonge 1984, MacIntyre *et al.* 1996).

Este grupo de organismos tiene una gran relevancia para los ecosistemas marinos y costeros, debido a su alta productividad, comparable con la del fitoplancton marino (van der Wal *et al.* 2010). Asimismo, son una fuente de alimento importante para los organismos que habitan los fondos, aumentan considerablemente la fijación de carbono dentro de la red trófica bentónica y son capaces de modificar el flujo de carbono y de nutrientes en el sedimento y las capas más profundas de la columna de agua (Bartoli *et al.* 2003). Por otra parte, son excelentes indicadores de calidad ambiental (Blanco *et al.* 2008) y participan en la dinámica de los fondos marinos a partir de los procesos de estabilización con la secreción de sustancias poliméricas extracelulares que forman biopelículas (Yallop *et al.* 2000).

En Venezuela, este grupo ha sido escasamente estudiado, por lo que se realiza una revisión sobre el estudio de la ecología del microfitobentos marino, su estructura comunitaria, sus interacciones ecológicas y los mecanismos de regulación. Este seminario se divide en cinco temas. El primero de ello incluye características generales del microfitobentos, tales como su definición y la descripción general de su composición, en la cual destaca la presencia de las algas eucariotas: crisofitas o diatomeas, euglénidos y dinoflagelados, así como cianobacterias y otras bacterias fotosintéticas que colonizan el sustrato bentónico (MacIntyre *et al.* 1996). El segundo trata sobre su importancia en los ciclos biogeoquímicos, la formación de biopelículas que estabilizan los sedimentos, su aporte a la productividad de los ecosistemas marinos y su uso como bioindicadores. El tercero sobre los factores físicos, químicos y biológicos que regulan su dinámica comunitaria en los que se menciona el efecto de la luz, el tipo de sedimentos, la disponibilidad de nutrientes y la presión de pastoreo como las variables más determinantes en su distribución. El cuarto sobre las interacciones ecológicas e incluye aspectos sobre la facilitación, heterotrofia, competencia, interacción fitoplancton – fitobentos y herbivoría, siendo los tres últimos los más estudiados por sus efectos sobre la estructura de las redes tróficas y el quinto incluye aspectos relacionados a la variación espacial y temporal de la abundancia del microfitobentos, en lo cual destaca su variabilidad espacial en parches de pocos centímetros y la similitud de la composición a escalas superiores a los kilómetros de distancia. Finalmente, el seminario concluye con algunos aspectos relevantes sobre la ecología de estos microorganismos y se presentan las líneas generales de acción a seguir en el proyecto de Tesis Doctoral.

## INTRODUCCIÓN

Los ambientes sedimentarios de aguas poco profundas que bordean las costas marinas son hábitats de plantas no vasculares, tales como las algas eucariotas (diatomeas, dinoflagelados, clorofitas y euglenofitas), cianobacterias y otros procariotas fotosintéticos. Estos organismos suelen ser poco visibles, pero son componentes importantes de las zonas intermareales e infralitorales someras, incluyendo marismas, estuarios, playas arenosas y plataformas rocosas (Sullivan y Currin 2000).

El término “alga” agrupa un vasto conjunto de organismos vegetales sin estructura vascular, que dependen del agua para su sustento, pueden vivir en ambientes acuáticos o terrestres húmedos y varían en tamaños que van desde células microscópicas, tales como las cianobacterias hasta grandes laminarias que pueden alcanzar tamaños de hasta 10 m de longitud (Campbell *et al.* 1996).

En la actualidad, el concepto de algas carece de valor científico como grupo taxonómico, debido a que abarca componentes de linajes u orígenes filogenéticos diferentes, incluyendo organismos procariotas y eucariotas con una gran variabilidad de formas, tamaños, estructuras, pigmentos y hábitats. Las microalgas o algas con tamaños inferiores a 1 mm, pueden ser componentes del plancton o del bentos. Las planctónicas se desplazan inercialmente a expensas de la dinámica costera, debido a que poseen movimientos débiles en relación a los que prevalecen en el medio del cual forman parte. El bentos incluye a los organismos asociados a un sustrato sumergido, generalmente el fondo marino (Margalef y Vives 1972, Rodríguez 1972).

Otros términos de interés, son el fitobentos, el cual se refiere a los organismos autótrofos bentónicos e incluye a las microalgas, macroalgas y macrófitos (Currin y Paerl 1998). Por su parte, el microfitobentos es un término genérico que agrupa a las algas eucariotas (crisofitas o diatomeas, euglénidos y dinoflagelados), cianobacterias y otras bacterias fotosintéticas que colonizan el sustrato bentónico y su uso está más relacionado al tamaño de las microalgas asociadas al fondo marino (MacIntyre *et al.* 1996).

El microfitobentos frecuentemente se acumula en la superficie de los sedimentos u otros fondos, que incluyen marismas, manglares, estuarios, praderas de vegetación acuática sumergida y macroalgas, sedimentos intermareales y submareales o infralitorales en sistemas costeros y oceánicos; así como concretos y otros sustratos artificiales (Colijn y de Jonge 1984, MacIntyre *et al.* 1996, Boogert *et al.* 2006) (Figura 1).

Estas microalgas juegan un papel importante en los ecosistemas marinos, debido a que son unos de los productores primarios más esenciales y cambios en su estructura comunitaria tienen repercusiones notables sobre los niveles tróficos superiores y el ecosistema (Madigan *et al.* 1999). El estudio del microfitobentos para evaluar la calidad del agua es una práctica habitual en muchos países y existe bibliografía al respecto. No obstante, los ríos han sido objeto preferente de estudio, mientras que en los ecosistemas marinos, el uso de las microalgas bentónicas como bioindicadores es más reciente. Asimismo, la mayoría de los estudios realizados se refieren a las diatomeas y existe poca información sobre los grupos de algas restantes (Cibic *et al.* 2012).

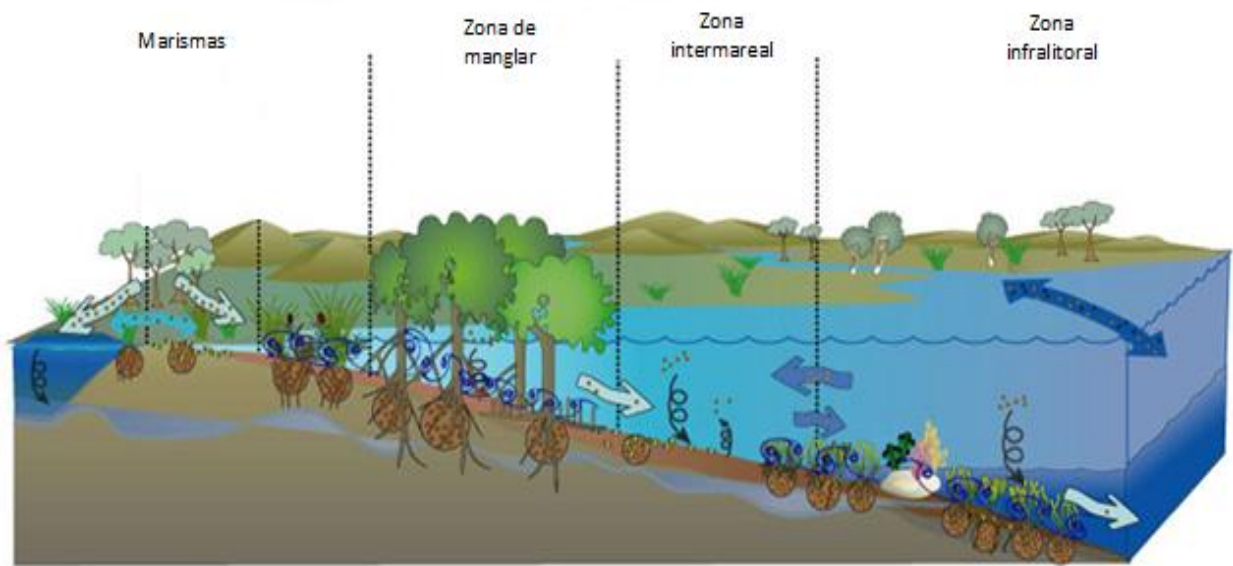


Figura 1. Hábitats del microfítobentos marino

Fuente: Australian Online Coastal Information (2015)

En las últimas décadas, los ecólogos han comenzado a reconocer la amplitud de las funciones ecológicas del microfítobentos y su posición clave dentro del mosaico funcional de los ecosistemas costeros (Janousek 2005). Las microalgas bentónicas son organismos autótrofos, aunque pueden comportarse como heterótrofos en presencia de concentraciones altas de materia orgánica. Asimismo, el microfítobentos controla el balance de oxígeno entre el agua y el sedimento mediante la fotosíntesis, permitiendo la degradación aeróbica y la regulación del flujo de la materia orgánica y la liberación de nutrientes de los sedimentos a la columna de agua (Shaffer y Onuf 1983). Estos cambios se observan en la variación de su composición, de forma tal que cuando la masa de agua se eutrofiza, los sustratos aparecen recubiertos de alfombras verdes o pardas de estas microalgas (Cambra *et al.* 2008).

Otro aspecto a considerar es el papel del microfítobentos en la estabilización de los sedimentos. Aunque las microalgas forman una matriz mucilaginosa sobre la superficie de los sedimentos, llamada biopelícula para mantener una fuente de energía y como mecanismo de transporte, este fenómeno favorece la deposición de sedimentos, disminuye la erosión, inmoviliza compuestos tóxicos y protege a los otros microorganismos de la herbivoría y de la acción de bacterias patógenas (Stal *et al.* 2010).

Aunque el microfítobentos se trata comúnmente como un solo componente en estudios ecológicos, sus comunidades representan una rica diversidad filogenética con variación sustancial de sus características metabólicas, fisiológicas y de comportamiento, en la que su composición es el resultado de una interacción compleja de factores tanto biológicos como ambientales (Van der Grinten *et al.* 2004, Janousek 2005, Jesus *et al.* 2006). La dispersión de la información disponible sobre la ecología de este grupo motiva a realizar una revisión



bibliográfica sobre los aspectos generales de su ecología en ecosistemas marino costeros y un análisis sobre los estudios más relevantes.

### **Antecedentes**

En Venezuela, se han realizado trabajos escasos sobre el microfitobentos marino. En esta revisión, se encontraron dos publicaciones en las que se han estudiado los dinoflagelados epifitos potencialmente tóxicos presentes en las praderas de *Thalassia testudinum* de las costas nororientales de Venezuela (Valerio y Díaz 2007) y en la isla La Tortuga, la bahía de Mochima y el Golfo de Cariaco (Valerio y Díaz 2008). En ambos trabajos, concluyen que las praderas de estas fanerógamas representan un ambiente con condiciones ideales para el crecimiento de estos microorganismos.

Adicionalmente, se puede citar una tesis de pregrado sobre la composición, abundancia y estructura comunitaria del microfitobentos asociado a la comunidad de corales de la bahía de Puerto Real, en el archipiélago de Los Frailes en el que se encontró que el tipo de coral ejerce un efecto en la composición del mismo y sugiere la existencia de una relación directa entre la variable biológica y la turbulencia (Cavada 2005).

Debido a la escasez de información en el ámbito nacional, se realizó una revisión para conocer como ha sido el estudio de este tema a nivel mundial. Al analizar, el esfuerzo de publicaciones, se obtuvo que en los países europeos, incluyendo Francia, Portugal, Inglaterra, Suecia, Italia y Alemania, se ha realizado mayor cantidad de estudios relacionados al tema, aunque hay una importante contribución por los Estados Unidos de Norteamérica, Australia y algunos países asiáticos. La contribución menor se obtiene en los países latinoamericanos, caribeños y africanos. Estos estudios se iniciaron a finales de la década de los 70' en EEUU, Rusia, Holanda, Alemania y los Países Bajos, aunque en Pomeroy (1959) había señalado la importancia de las microalgas bentónicas como productores primarios en los ecosistemas costeros.

En cuanto a los años en que se han realizado la mayor cantidad de publicaciones relacionadas a la ecología del microfitobentos, se observa una curva típica de Gauss con máximos entre 2002 y 2012, lo cual indica un crecimiento en el número de publicaciones en los últimos años. Sin embargo, probablemente haya una disminución en los años siguientes u ocurran cambios en los temas relacionados a este tópico (Figura 2).

La mayoría de las publicaciones relacionadas al estudio del microfitobentos marino, se ha realizado en la zona marina y costera con representación mayor en la zona intermareal, seguida de la supralitoral. Otros estudios se han efectuado en proporción mayor en estuarios, laboratorios, zonas oceánicas y el resto con valores inferiores a 10 % (Figura 3). Con referencia al tipo de fondo, la mayoría de las investigaciones han estudiado las comunidades asociadas a los arenosos y fangosos, omitiéndose otros tipos de hábitats, tales como las hojas de plantas superiores, rocas e incluso macroalgas y otros organismos de gran tamaño (Aberle 2004).

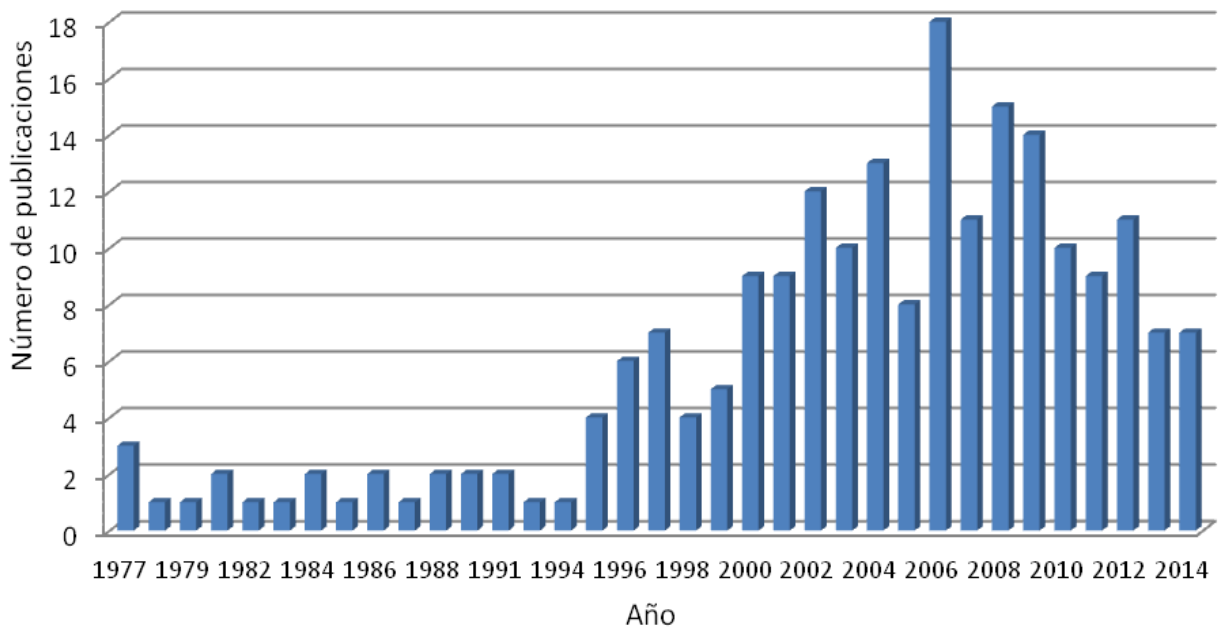


Figura 2. Número de publicaciones relacionadas a la ecología del microfitobentos por años

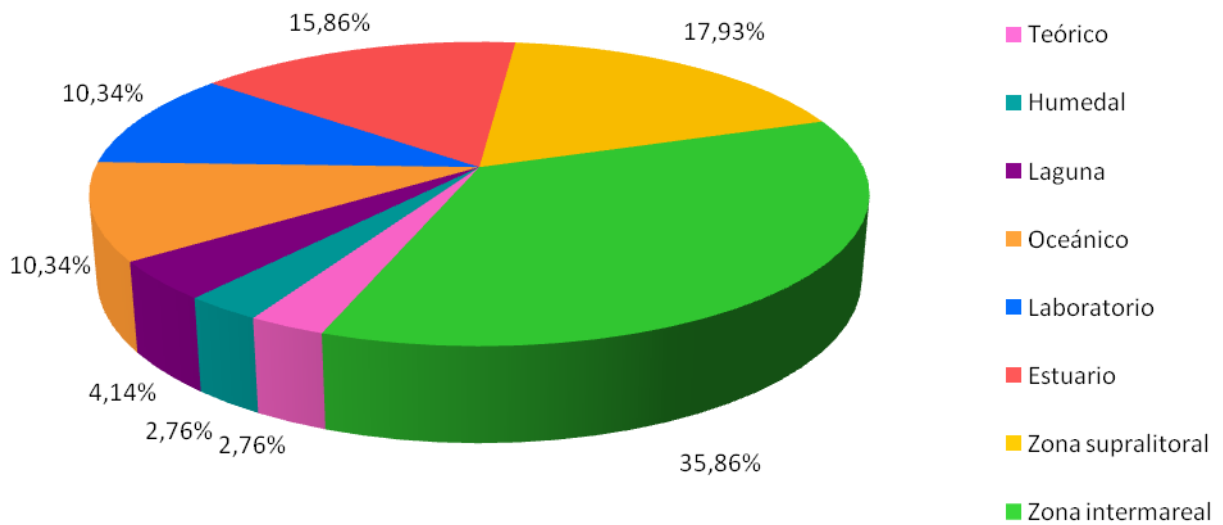


Figura 3. Proporción del número de publicaciones relacionadas al estudio del microfitobentos de acuerdo a diferentes ambientes de estudio

Finalmente, los aspectos más estudiados han sido los factores ambientales que inciden sobre la ecología del microfitobentos, la producción primaria, su composición, interacciones ecológicas y aspectos relacionados a la bioquímica.

### COMPOSICIÓN DEL MICROFITOBENTOS

El microfítobentos marino y costero incluye una variedad de microorganismos con mayor representación de diatomeas, dinoflagelados y cianobacterias. Las euglenofitas y las clorofitas suelen encontrarse esporádicamente aunque estas últimas suelen ser sésiles y asociadas a macroalgas y otras superficies (MacIntyre y Cullen 1995).

Las diatomeas, las cuales son las microalgas más representativas del microfítobentos, son organismos fotosintéticos unicelulares microscópicos que se distribuyen en los ambientes marinos, oceánicos, estuarinos y continentales lóticos y lénticos de los diferentes hemisferios terrestres (Feio *et al.* 2012). Su diversidad es relativamente constante en el tiempo, sin considerar su variación estacional, aunque su variabilidad está relacionada a los cambios de las condiciones físicas y químicas de su ambiente (Soininen 2010).

En el caso de los humedales, los cuales se caracterizan por niveles relativamente bajos de diversidad, el microfítobentos también es dominado por diatomeas, las cuales probablemente representan la mayor parte de su productividad (Janousek 2005). En ambientes costeros, existen gradientes altitudinales en la composición del microfítobentos, aunque un estudio a nivel de especies sugiere que los taxa del microfítobentos se distribuyen uniformemente a lo largo de las elevaciones intermareales, con diferencias solamente en la abundancia, lo que sugiere una amplia dispersión y tolerancia de las especies a una variedad de condiciones, características de la zona intermareal (Underwood y Kromkamp 1999).

En la Figura 4, se muestran ejemplos de los componentes del microfítobentos, incluyendo una clasificación de las diatomeas, en epipsámicas y epipélicas, de acuerdo a su capacidad de movimiento. Las primeras, por lo general son inmóviles y se encuentran unidas a las partículas del sedimento a través de una biopelícula mucilaginosa. Están representadas por especies arrafídeas, monorafídeas, birrafídeas o centrales de pequeño tamaño y por lo general, dominan ambientes de alta energía. Las epipélicas se mueven activamente a través del sedimento mediante la secreción mucilaginosa de sus raves, están constituidas por especies birrafídeas y son características de zonas más protegidas (Round 1971, Miller *et al.* 1987). Sin embargo, las diferencias entre estas dos categorías no es absoluta, ya que hay diatomeas epipsámicas móviles, aunque más lentas que las epipélicas (Harper 1969). De hecho, muchos géneros de diatomeas, tales como: *Nitzschia*, *Navicula* y *Amphora* tienen representantes en ambos grupos (Wolff 1979). Estos géneros se muestran en la Figura 5 con otros representativos de los fondos marinos y costeros.

Existe otra clasificación de las diatomeas de acuerdo a su posición: prostradas y erectas. Las formas prostradas o acostadas son típicas de ambientes variables en los que las perturbaciones, predominantemente por la acción del oleaje o las corrientes, juegan un papel importante en la estructuración de la comunidad. Por lo tanto, los sedimentos inestables generalmente son colonizados por este tipo de diatomeas (Miller *et al.* 1987). Aparte de estas formas, algunas diatomeas pueden formar cadenas monoespecíficas en abundancia considerable (Aberle 2004).

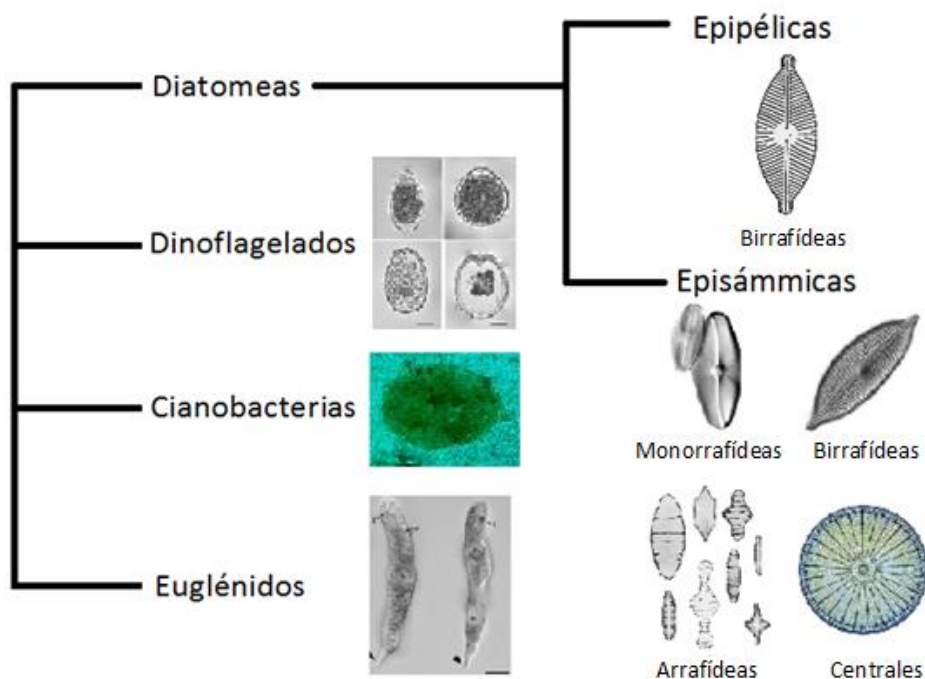


Figura 4. Componentes del microfítobentos marino

Otro grupo de importancia en el microfítobentos marino es el de las cianobacterias, las cuales pueden vivir libremente en el fondo marino formando parte de las biopelículas que cubren los sedimentos o en asociaciones simbióticas con esponjas y otros organismos bentónicos sésiles. Las cianobacterias juegan un papel crítico en la biogeoquímica global y el ciclo de nutrientes, siendo responsables cerca de la mitad de la producción primaria global. En las biopelículas, son responsables de la fijación de nitrógeno, supliendo cerca del 25 % del nitrógeno requerido por los productores primarios en los arrecifes coralinos (Charpy *et al.* 2012).

De acuerdo a unas estimaciones de diversidad a partir de análisis de ARNr, Rothrock y García-Pichel (2002) encontraron una diversidad menor de cianobacterias en las elevaciones de mareas más altas. Sin embargo, en hábitats con vegetación, los cuales tienden a caracterizarse por una mayor diversidad taxonómica, hay una proporción mayor de biomasa de cianobacterias en relación a las diatomeas (Janousek 2005).

Los dinoflagelados bentónicos pueden ser abundantes en hábitats menos expuestos y son un componente importante en los sedimentos tropicales. Aunque han sido menos estudiados que las diatomeas, la necesidad del estudio florístico de los dinoflagelados ha incrementado debido a que son organismos que presentan una gran variedad morfológica con interacciones ecológicas importantes con organismos que conforman los niveles superiores de la red trófica y por su capacidad de producir toxinas que afectan a los seres humanos de manera directa o indirecta a partir de las floraciones algales nocivas, comúnmente llamadas mareas rojas (Aguilar *et al.* 2014). En los sedimentos pueden encontrarse en su forma libre pero son más comunes en sus formas quísticas.

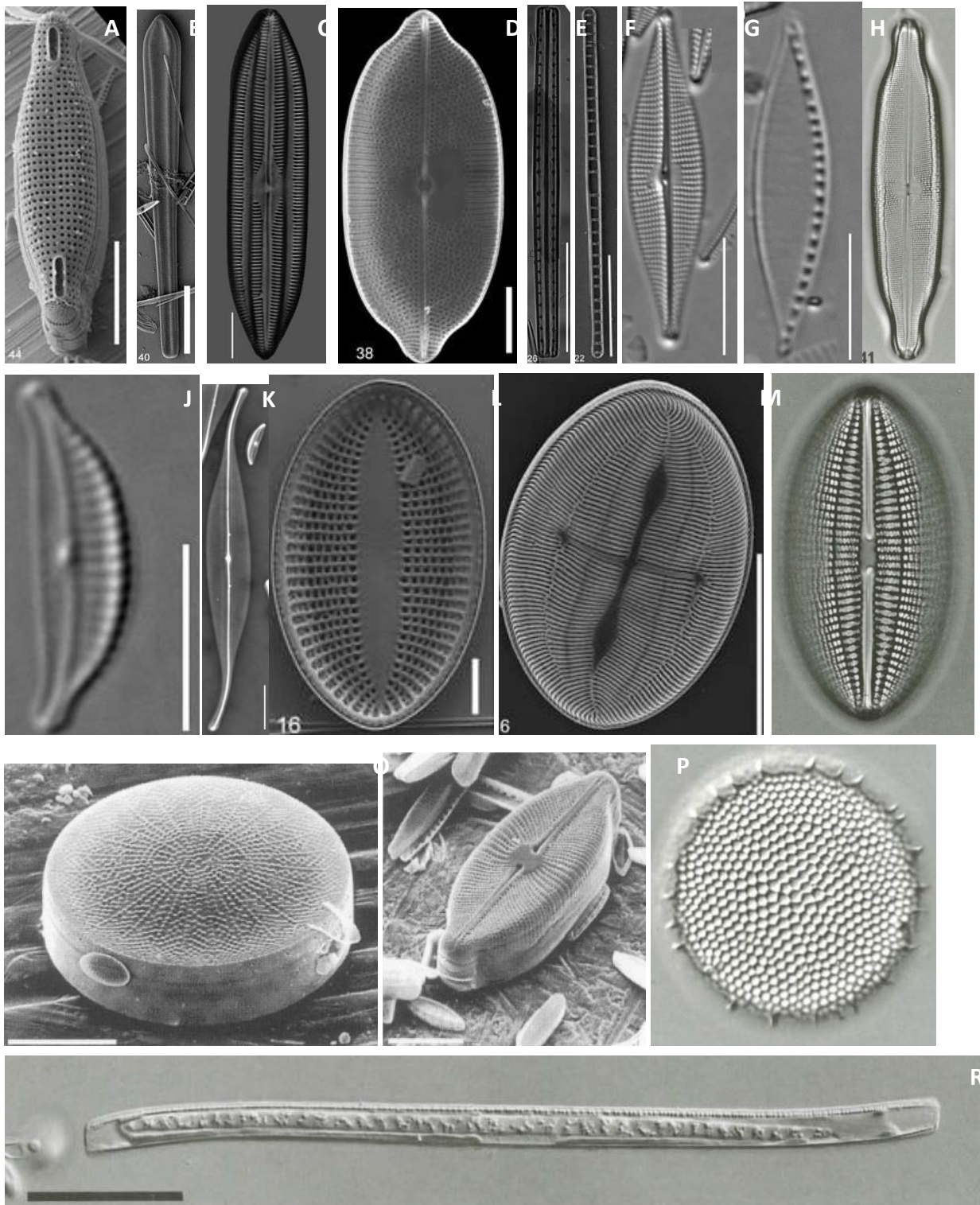


Figura 5. Especies de diatomeas representativas del microfitorbentos marino: A) *Talaroneis*, B) *Synedrosphenia*, C) *Oestrupia*, D) *Petroneis*, E-F) *Climaconeis*, G) *Navicula gregaria*, H) *Nitzschia*, I) *Neidium ampliatus*, J) *Amphora tenuissima*, K) *Gyrosigma fasciola*, L-M) *Cocconeis*, N) *Diploneis*, O) *Actinocyclus*, P) *Cosmoneis*, Q) *Thalassiosira eccentrica*, R) *Nitzschia vermicularis*

Fuente: Mann (1999), Jesus *et al.* (2009), Battarbee *et al.* (2012), Baustian *et al.* (2013), Hernández-Almeida *et al.* (2013)

## IMPORTANCIA DEL MICROFITOBENTOS MARINO

### Importancia ecológica

Las algas bentónicas son un eslabón fundamental en el ciclo del carbono de las aguas poco profundas, ya que su productividad anual contribuye a unos 500 millones de toneladas de carbono y constituyen una fuente primaria de este elemento en las redes tróficas marinas (van der Wal *et al.* 2010).

De igual manera, el microfitobentos es capaz de modificar el flujo de carbono desde el sedimento a la columna de agua (Bartoli *et al.* 2003). La fotosíntesis microfitobentónica aumenta el pH del agua intersticial como consecuencia de la absorción de CO<sub>2</sub>, lo cual genera un aumento del estado de saturación del carbonato de calcio en el agua intersticial, promoviendo su precipitación. Esto es importante para todos los organismos que usan el carbonato de calcio para el desarrollo de sus estructuras, incluyendo a los corales (Werner *et al.* 2008).

Otro mecanismo de interés mediado por el microfitobentos es la oxigenación de la capa superficial de los sedimentos, lo cual promueve la descomposición aeróbica microbiana en este compartimiento. Asimismo, el microfitobentos tiene un efecto secundario sobre la captación de detritos por parte de los organismos bentónicos, lo cuales mediante el pastoreo, pueden aumentar la tasa de captación en un 35 % si se compara con el que ocurre en un fondo sin microalgas (Blackford 2002).

Asimismo, el microfitobentos participa en la regulación de los nutrientes. En aguas oligotróficas, los sedimentos reciben pocas cantidades de nutrientes y como consecuencia, su metabolismo depende principalmente de la eficiencia en el ciclaje de los nutrientes, por lo que a bajas concentraciones de nitrógeno, aumenta drásticamente la capacidad de retención de nutrientes por parte del microfitobentos (Sundbäck *et al.* 2004).

En estos ecosistemas, el intercambio de nutrientes entre la columna de agua y los sedimentos es controlado por un balance entre la autotrofia y la heterotrofia (estado trófico), siendo el microfitobentos un factor clave en su regulación. Cuando el sedimento es colonizado por el microfitobentos, puede existir un desbalance en las proporciones de nutrientes en los compartimientos: agua y sedimentos (Hochard *et al.* 2012). Así, las microalgas bentónicas son capaces de mantener reservas importantes de nutrientes en los sedimentos, que quedan luego disponibles para el resto de los organismos (Wiltshire *et al.* 1996).

Otro de los aspectos que le da relevancia ecológica a las microalgas bentónicas es que son una fuente de alimento importante para la meiofauna y la macrofauna, sirviendo a toda la red alimentaria de las zonas costeras de poca profundidad (Alsterberg *et al.* 2007). En la Figura 6, se observa una red trófica típica de fondos marinos con algunos representantes de la meiofauna y la macrofauna que consumen microalgas bentónicas.

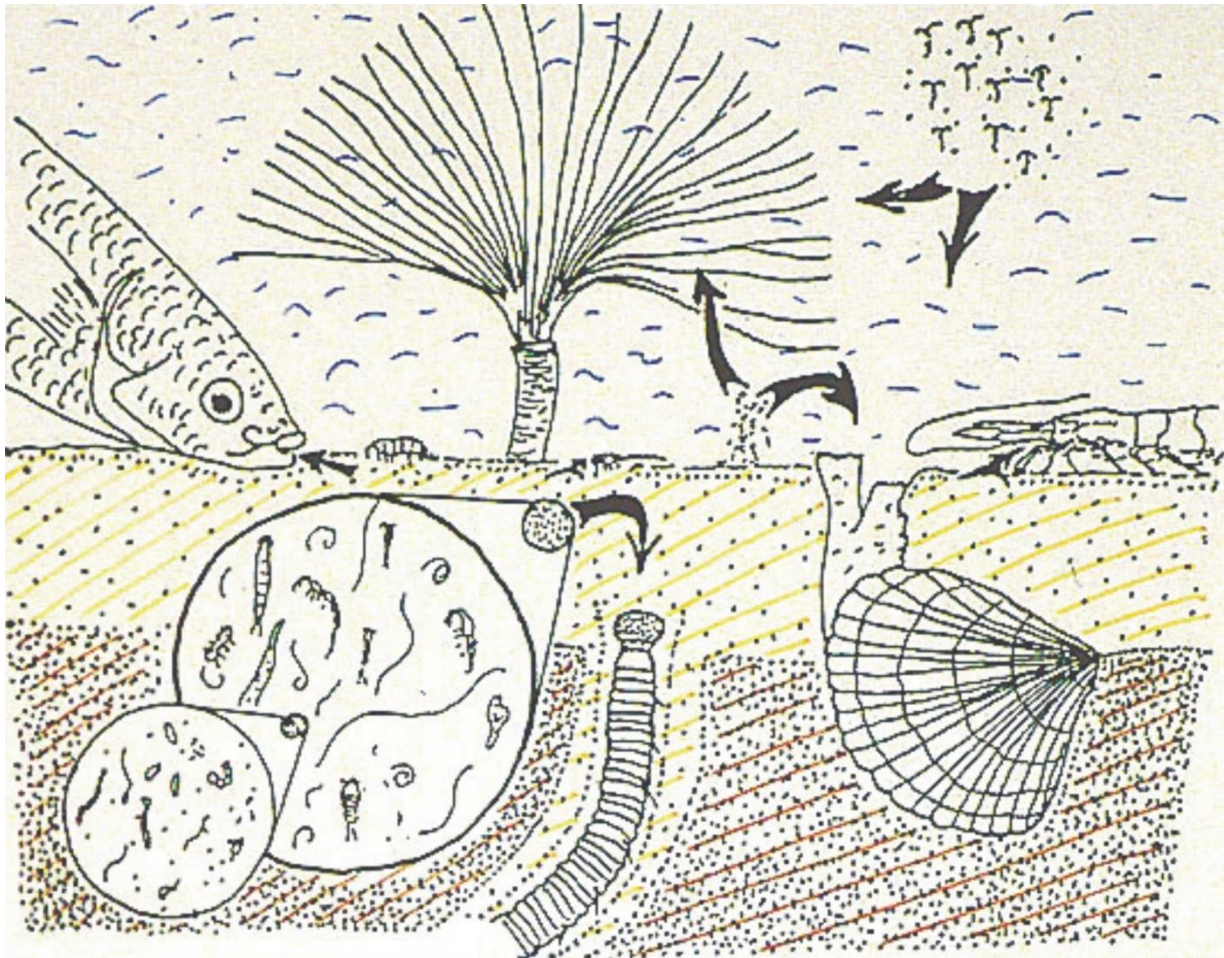


Figura 6. Red trófica de los fondos marinos

Fuente: Flanders Marine Institute (2004)

### Importancia como indicadores de calidad ambiental

El microfitorbentos ha sido empleado como indicador de calidad ambiental y vinculado a problemas de contaminación de los sedimentos, debido a que las microalgas responden a cambios en las condiciones ambientales (por ejemplo: disponibilidad de nutrientes, regímenes de sedimentación, hidrología, radiación y temperatura) en una gama amplia de escalas temporales que van de horas a años (Blanco *et al.* 2008).

Por otra parte, la clorofila *a* ha sido ampliamente utilizada como indicador de biomasa. Al respecto, se ha documentado que en algunos lugares, durante ciertas épocas del año, la biomasa microfitorbentónica puede ser equivalente a la fitoplanctónica. De hecho, a profundidades menores a los 2 m y ciertas zonas profundas con una columna de agua inferior a los 140 m, la biomasa fitobentónica puede exceder la planctónica (MacIntyre y Cullen 1995). Por ejemplo, Neely (2008) encontró que la clorofila *a* del microfitorbentos excedía sustancialmente a la de la columna de agua en un estudio realizado en la bahía de Florida.

Los patrones de distribución de la clorofila son muy variables y dependen de muchos factores, tales como la hidrografía, presencia de herbívoros, tamaño del grano del sedimento, contenido orgánico y características fisiológicas de las microalgas, incluyendo sus ritmos de migración (MacIntyre *et al.* 1996). Sin embargo, un dato de interés es que la biomasa en áreas protegidas y sustratos fangosos es mayor que en hábitats arenosos expuestos, aunque los organismos en sustratos fangosos frecuentemente tienen tasas mayores de respiración que afectan la tasa neta de producción (Sundbäck *et al.* 1991, MacIntyre *et al.* 1996). En general, se han obtenido valores de clorofila *a* que varían de menos de 1 mg m<sup>-2</sup> a 560 mg m<sup>-2</sup> (Aberle 2004).

Asimismo, concentraciones excesivas de clorofila *a* en agua y sedimentos pueden usarse como indicador de eutrofización y la relación entre la clorofila *a* y los feopigmentos del estado fisiológico de la comunidad microalgal, en el que valores altos representan una comunidad estresada o en declinación; mientras que bajos indican una comunidad que está creciendo activamente (Bidigare *et al.* 1986). Esta relación ha sido también utilizada como un indicador de herbivoría en los que valores altos se asocian a presiones mayores de pastoreo (Shuman y Lorenzen 1975).

Es importante considerar que la clorofila *a* proporciona información limitada que debe ser utilizada con precaución. Para solventar esta situación, varios estudios han sugerido el uso de grupos funcionales de microalgas como indicadores de la condición de los ecosistemas costeros (Blanco *et al.* 2008). Dada la combinación única de características bioquímicas, fisiológicas y de comportamiento que posee cada grupo funcional del microfitobentos, los cambios en la composición y la diversidad de estas comunidades pueden indicar estados de calidad ambiental distintos (Pinckney *et al.* 1995). En comunidades mantenidas por especies clave, la pérdida de un solo taxón puede relacionarse con grandes cambios ambientales (Janousek 2005).

En este orden de ideas, las diatomeas se han empleado como excelentes bioindicadores por su respuesta rápida ante cambios en las características fisicoquímicas del agua (Feio *et al.* 2012). Esto ha permitido su uso en diferentes programas de seguimiento de ambientes marinos, tanto de la columna de agua como de los sedimentos (Cibic *et al.* 2012).

### **Producción primaria microfitobentónica**

La producción primaria de las microalgas bentónicas en los ecosistemas marinos, representa la mayor fuente de energía disponible para los niveles tróficos más altos que habitan en el fondo (Blanchard *et al.* 2001). Algunos estudios indican que la producción del microfitobentos puede ser igual o exceder a la de la columna de agua (Neely 2008). En la zona infralitoral, la productividad primaria bentónica es frecuentemente menor que la de la columna de agua, incluso donde la biomasa microfitobentónica es mayor que la del fitoplancton. En cambio, en la zona intermareal domina la productividad microfitobentónica, de tal manera que en los sistemas estuarinos, puede contribuir con la tercera parte o la mitad de la producción primaria total de los ecosistemas, tal como se ha demostrado en las marismas saladas de los Estados Unidos de Norteamérica y otros ambientes (Sullivan y Moncreiff 1988, MacIntyre y Cullen 1995, Underwood y Kromkamp 1999, Sullivan y Currin 2000) e incluso, en los sitios con mayor abundancia de macroalgas, puede contribuir con más del 90% de la producción primaria anual



bentónica (van der Wal *et al.* 2010).

La producción primaria global del microfítobentos se ha estimado entre 0,34 y 0,5 Gt C año<sup>-1</sup>, basado en un intervalo de productividad a una profundidad de 50 m (Charpy y Sournia 1990). Los sedimentos estuarinos contienen grandes cantidades de biomasa de microalgas bentónicas, alcanzando valores superiores a los 160 mg Chl m<sup>-2</sup> (Sullivan y Moncreiff 1988). Sin embargo, estos valores no son homogéneos, incluso dentro de la misma zona, debido a su distribución en forma de parches (MacIntyre *et al.* 1996).

Por otro lado, Cadée y Hegeman (1974) establecen una tasa de producción anual total de 10 a 600 g C m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup> y una tasa de producción diaria de 0 a 900 mg C m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>, alcanzándose tasas de productividad más altas en las zonas tropicales, con valores cercanos a los 527 g C m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup> y valores de biomasa entre 90 y 350 mg Chl m<sup>-2</sup> (Cahoon 2006). En términos generales, se ha obtenido una productividad primaria entre menos de 1 mg C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> a 115 mg C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> (Aberle 2004).

En la revisión de McIntyre y Moore (1977) se observa que la productividad primaria general en la zona intermareal está entre 100 y 400 g C m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup> y la de las playas arenosas por debajo de 10 g C m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>, por lo que la productividad en los sedimentos fangosos es al menos 10 veces mayor que en los arenosos. De hecho, los ambientes intermareales arenosos, por lo general, no son considerados muy productivos debido a que las medidas absolutas de biomasa por unidad de superficie están delimitadas entre 1,9 y 27,15 mg Chl m<sup>-2</sup> (Seuront y Spilmont 2002). Neely (2008) estimó una productividad en la bahía de Florida de 400 a 800 toneladas métricas de C día<sup>-1</sup>.

### **Formación de biopelículas en el microfítobentos marino**

La bio-estabilización de los sedimentos es un proceso que implica la formación de biopelículas en la que los microorganismos, incluyendo las microalgas, a través de su crecimiento y su actividad metabólica, interactúan con el sustrato y la columna de agua, precipitando y cementando minerales que permiten aumentar la estabilidad del sustrato (Stal *et al.* 2010). Este mecanismo disminuye las tasas de resuspensión y erosión, minimiza la turbidez en la interfase agua-sedimento e inhibe la difusión de nutrientes en el agua intersticial (Sundbäck y McGlathery 2005).

La microcapa o biopelícula que cubre y compacta los sedimentos superficiales está constituida por sustancias poliméricas extracelulares o exopolímeros (SPE) producidos por las diatomeas bentónicas, por lo general por las epipélicas, los cuales pueden considerarse análogos a los macroagregados gelatinosos que producen las diatomeas planctónicas. Aunque en los sedimentos otros organismos también la producen en menor proporción, incluyendo a la meiofauna, otras microalgas y bacterias (Welker *et al.* 2002).

Estos exopolímeros son componentes estructurales de las biopelículas y están constituidos principalmente por carbohidratos coloidales carboxilados y polisacáridos sulfatados, con una pequeña fracción de proteínas, lípidos y lipopolisacáridos. Estos carbohidratos coloidales

representan alrededor del 60 % de los carbohidratos totales de los sedimentos. De hecho, se ha encontrado una correlación positiva entre las concentraciones de carbohidratos coloidales de los sedimentos y la biomasa de diatomeas bentónicas, por lo que se puede usar como indicador de biomasa, tal como se utiliza la concentración de clorofila *a* (Underwood *et al.* 1995, Stal *et al.* 2010).

También, se ha observado una relación entre el contenido exopolímeros y el tamaño del grano de los sedimentos. Cuando el tamaño del grano es menor que el de la arena, la cantidad de exopolímeros es alta. Es posible que en sedimentos de grano fino, haya más organismos productores de exopolímeros o que este tipo de sedimento sea capaz de retener mayor cantidad de exopolímeros y se impida de alguna forma su degradación (Stal *et al.* 2010).

La naturaleza y composición compleja de los exopolímeros los hacen recalcitrantes a la degradación, evitando que sean consumidos por otros microorganismos. La hidrólisis de un polímero de este tipo depende de un conjunto de enzimas específicas producidas por los mismos organismos que generan la biopelícula (Dyer *et al.* 2000). Sin embargo, cuando ocurre una perturbación que genera rompimiento de la biopelícula, las microalgas son capaces de restaurarla rápidamente, incluso en pocas horas; aunque la rapidez de este proceso depende del tipo de sedimento y de las especies que componen la matriz (Amspoker y McIntyre 1978).

Adicionalmente, algunas biopelículas son formadas por cianobacterias filamentosas que excretan una matriz de exopolímeros que atrapa los granos de sedimento. Las cianobacterias por lo general, habitan en sedimentos de partículas finas de estuarios, bahías y deltas, debido a que las arenas gruesas se depositan principalmente en las zonas de alta energía, que impide que este tipo de organismos colonicen el sedimento. Por esta razón, estas microalgas suelen combatir con penetración de la luz muy baja y tasas altas de sedimentación (Dyer *et al.* 2000).

En general, los sedimentos limosos contienen altos contenidos de nutrientes y al estar las cianobacterias adaptadas a concentraciones bajas, muestran una disminución en sus tasas de crecimiento en la que otras microalgas de crecimiento rápido suelen aprovechar y dominar la comunidad. Por esto, las cianobacterias prefieren los sedimentos con tamaño de grano intermedio, aunque ellas suelen adaptarse a condiciones extremas, tales como: fluctuaciones en la intensidad de luz, intervalos altos de temperatura y salinidad y sequía temporal (Dyer *et al.* 2000).

Finalmente, para ilustrar la importancia global del microfitobentos en los ecosistemas marinos, se muestra como estas microalgas forman una biopelícula en los sedimentos que mantiene la estabilidad de este sustrato y una forma simplificada de una red compleja de interacciones del microfitobentos con las microalgas planctónicas, sus consumidores y degradadores. Adicionalmente, se muestran las interacciones químicas, donde el microfitobentos absorbe la luz solar y el dióxido de carbono para transformarlo en oxígeno y energía, los cuales son posteriormente utilizados por el resto de los organismos y las transformaciones químicas, absorción y movilización de los nutrientes (Figura 7).

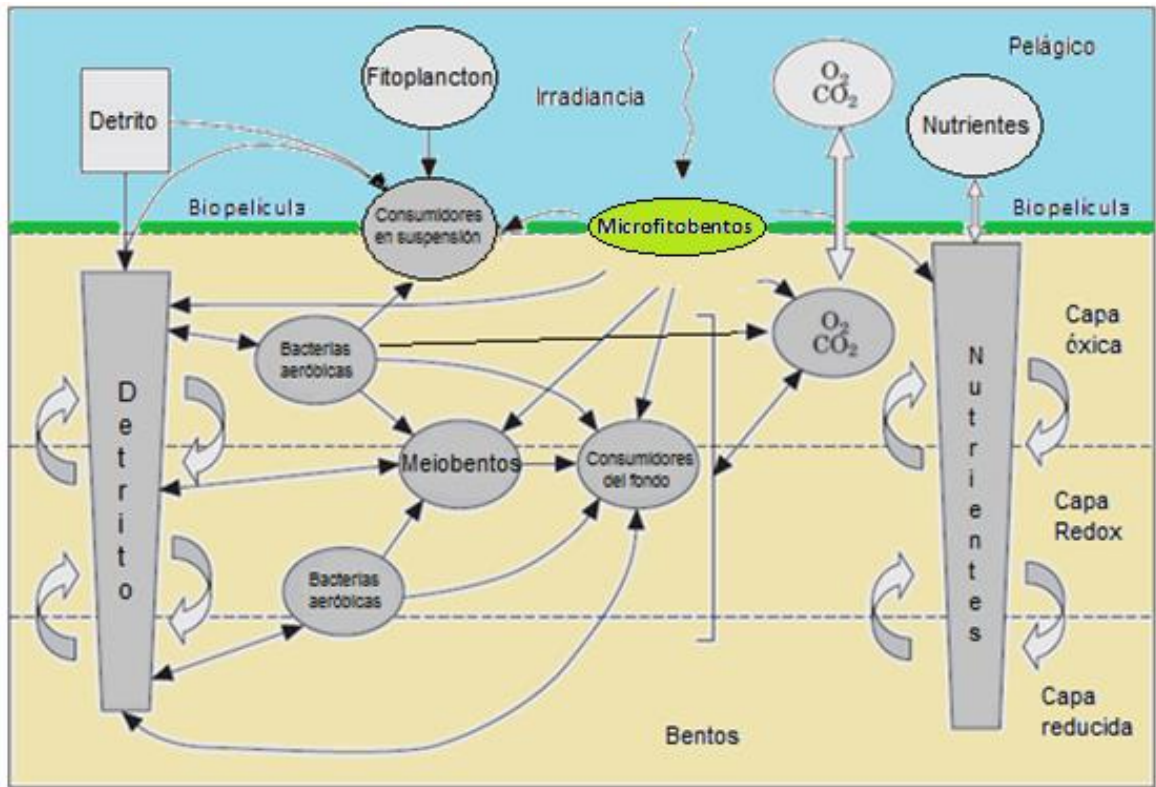


Figura 7. Interacciones biológicas y químicas del microfitobentos en los sistemas marinos y costeros

## FACTORES AMBIENTALES QUE DETERMINAN LA VARIABILIDAD DE LA ESTRUCTURA DEL MICROFITOBENTOS

A nivel global y regional, las tendencias climáticas incluyen cambios graduales de la temperatura, el nivel del mar, la amplitud de las mareas, las precipitaciones, los caudales de los ríos, la turbidez y la frecuencia e intensidad de tormentas, los cuales son factores con efectos potenciales sobre la biomasa y la composición microfítobentónica a largo plazo. Parte de la variación interanual opera a gran escala espacial, demostrando una sincronía regional, la cual es regulada principalmente por el clima, donde los vientos y el oleaje tienen un efecto negativo sobre la biomasa de estas comunidades, siendo más pronunciada en la zona intermareal (van der Wal *et al.* 2010).

A pesar que los eventos climáticos como la lluvia o la sequía son reconocidos por influir fuertemente sobre las condiciones ambientales y por ende sobre los organismos, en muchos casos, las interacciones tróficas pueden influir aún más sobre la dinámica de las microalgas (Tirok y Scharler 2013). A partir de un análisis de series temporales de microalgas en los sistemas costeros, incluyendo lagunas y estuarios, no se pudo identificar patrones estacionales recurrentes, concluyendo que los sistemas costeros están impulsados por eventos estocásticos en función de su ubicación y sus características locales (Cloern y Jassby 2010). Este mismo evento fue encontrado por Perissinotto *et al.* (2013), quienes estimaron la biomasa de microalgas bentónicas desde 2004 hasta 2011 en el estuario de Santa Lucía en Sur África, encontrando diferencias notables en 2004, relacionado a un ciclón regional, vientos fuertes provenientes del continente y mareas altas de primavera (Tirok y Scharler 2013). En la Figura 8, se observa como la biomasa en términos de clorofila varía año a año, con un patrón temporal definido por eventos climatológicos estocásticos como lo son los ciclones y tormentas.

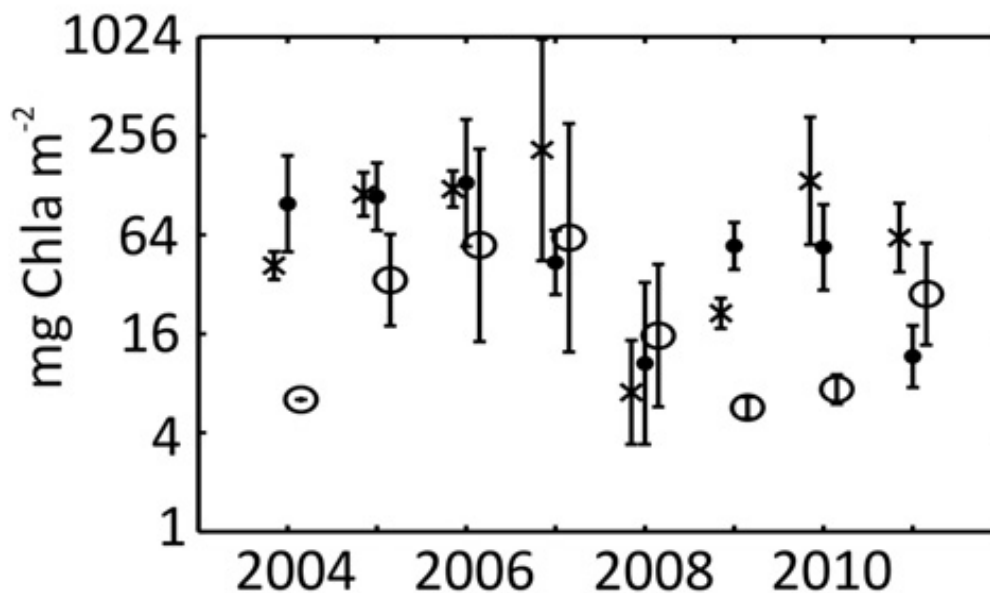


Figura 8. Biomasa de microalgas bentónicas estimada en un ecosistema estuarino localizado en Suráfrica

Fuente: Tirok y Scharler (2013)

Sin embargo, a nivel local, muchos estudios evidencian la importancia de los factores ambientales, sugiriendo que la composición taxonómica del microfitobentos es el resultado de una interacción compleja de factores tanto biológicos como ambientales; siendo los más importantes: la luz, la temperatura, la salinidad, el tipo de sedimento, las corrientes, las mareas, los gases disueltos y los nutrientes (Underwood 1994, Van der Grinten *et al.* 2004, Jesus *et al.* 2006). De hecho, Neely (2008) encontró que la variación temporal del microfitobentos en la bahía de Florida, es regulada en primer lugar por la luz y luego por la temperatura, aunque otros factores inciden también durante ciertos momentos del año. Kelly *et al.* (1995) no encontraron correlación de las variables ambientales con la composición de las diatomeas a nivel de género o especie. Sin embargo, existen otros trabajos en los que se reportan diferencias en función al nivel taxonómico (Agatz *et al.* 1999). A continuación, se describe como los factores ambientales influyen sobre las comunidades microfitobentónicas.

## Luz

Uno de los factores más influyentes en la distribución del microfitobentos es la luz, por lo que la producción primaria bentónica es limitada efectivamente a los primeros milímetros del sedimento o a la profundidad a la cual la luz puede penetrar y permitir que ocurra la fotosíntesis (Colijn y de Jonge 1984, Serôdio *et al.* 1997). De hecho, un requisito para que ocurra este proceso es un nivel de iluminación mínimo del 1 % (Baillie 1987). A pesar de esto, se han encontrado células fotosintéticamente viables a varios centímetros de profundidad, lo cual mantiene a los sedimentos oxigenados (MacIntyre y Cullen 1995). Esto es característico de sedimentos arenosos bien mezclados en sistemas de alta energía (MacIntyre *et al.* 1996).

En sedimentos fangosos, estas microalgas son limitadas al primer milímetro, por lo que la zona fotosintéticamente activa varía en función de la granulometría y el contenido de materia orgánica, aunque el microfitobentos exhibe adaptaciones locales en la composición de pigmentos para ajustarse a estas variaciones en las condiciones de luz (Kühl y Jørgensen 1994, Billerbeck *et al.* 2007).

Muchos investigadores han observado que la luz, bajo niveles de saturación, es el factor que más contribuye a la variabilidad de la producción primaria del microfitobentos dentro de la zona intermareal y supralitoral. De hecho, Cibic *et al.* (2007) encontraron una relación lineal entre la intensidad de luz (Figura 9a) y la abundancia y biomasa de las microalgas (Figura 9b) en un estudio realizado en 2003 y 2004 en el golfo de Trieste en el noreste del mar Adriático en el que se obtienen valores máximos de las variables entre junio y agosto y mínimos entre noviembre y diciembre de ambos años (Figura 9). Sin embargo, estas relaciones dependen del intervalo de intensidad de luz y de la radiación a la cual la fotosíntesis es saturada, alcanzándose esta saturación a intensidades de luz entre 30 y 360  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (MacIntyre *et al.* 1996). Aunque, Cahoon (1999) indica que la producción fotosintética de las microalgas bentónicas puede mantenerse a intensidades bajas entre 5 y 10  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

De tal manera, que estas comunidades ocupan una variedad amplia de espectros de luz que van desde condiciones de luz intensa hasta oscuridad. Cuando la intensidad de la luz es muy alta, puede ocurrir inhibición de la fotosíntesis como consecuencia de daños físicos en los

cloroplastos, que involucra efectos sobre el fotosistema II. Este fenómeno no ha sido frecuentemente propuesto para estos organismos, probablemente debido a las condiciones limitantes de luz promovidas por la turbidez de la interfase agua-sedimento, la escasa capacidad de penetración de la luz en los primeros milímetros del sedimento y la capacidad de migración de las microalgas hacia el interior de los sedimentos y de tolerar intensidades de luz muy altas (Neely 2008).

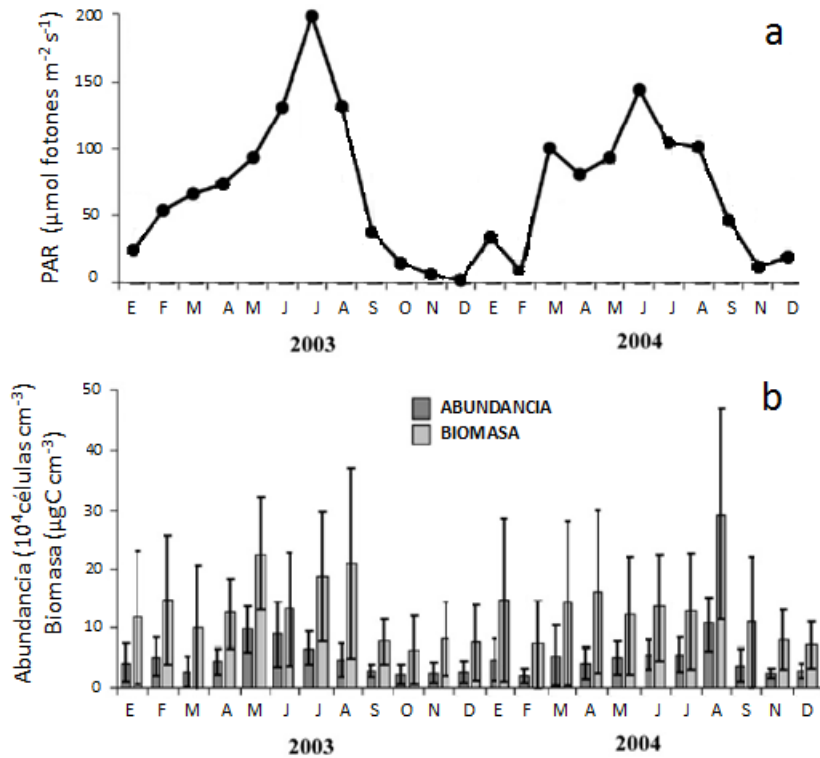


Figura 9. Variación de la intensidad de luz (a), la abundancia y biomasa del microfitobentos (b) durante dos años de estudio en el golfo de Trieste en el Mar Adriático

Fuente: Cibic *et al.* (2007)

Por lo general, las microalgas bentónicas son capaces de fotoaclimatarse mediante cambios en el tamaño o el número de unidades fotosintéticas (Perry *et al.* 1981). Asimismo, la presencia de ritmos migratorios en oscuridad puede ser indicativo de una adaptación a la escasez de luz en ensamblajes epipélicos (Jesus *et al.* 2009) y la ausencia de ritmos endógenos en los ensamblajes epipsámmicos sugiere que estas microalgas están adaptadas a ambientes con intensidades altas de luz, en las que existen procesos de fotoregulación vía ciclo de la xantofila, en lugar de migraciones verticales (Wiltshire *et al.* 1997, Serôdio *et al.* 2005).

Al respecto, Jesus *et al.* (2009) proponen que relaciones altas de fucoxantina/clorofila *a* y de fucoxantina/clorofila *b* son el resultado de una aclimatación de las microalgas a condiciones

bajas de luz en sedimentos fangosos. De manera contraria, la luz en sedimentos arenosos promueve aclimatación a condiciones altas de luz, por lo que debe evitarse el uso de la concentración de fucoxantina como indicador de biomasa. Sin embargo, estos pigmentos fotosintéticos tienen rendimientos más eficientes que la clorofila *a* y capacidades de absorción de luz que les permiten crecer bajo condiciones de poca luz (Wiltshire *et al.* 1997).

Por ejemplo, la diatomea *Paralia sulcata* puede sobrevivir en oscuridad por períodos largos de tiempo, probablemente por su capacidad de consumir compuestos orgánicos disueltos (Totti 2003, Tuchman *et al.* 2006). Por lo tanto, el crecimiento heterótrofo facultativo puede ser una adaptación importante para muchas diatomeas bentónicas que están expuestas a períodos largos de oscuridad (Welker *et al.* 2002). Asimismo, Hobson y McQuoid (1997) sugirieron que esta especie se puede encontrar en la columna de agua durante el invierno, debido a una ventaja competitiva en condiciones de poca luz o como resultado de un aumento de la mezcla vertical.

Otra adaptación que tiene el microfitobentos son los cambios en la composición de especies (Jesus *et al.* 2009). Por ejemplo, una reducción del flujo de luz y un mayor contenido de materia orgánica en la superficie de los sedimentos puede favorecer el crecimiento de las cianobacterias en lugar de diatomeas. De hecho, los sedimentos ricos en materia orgánica tienen más probabilidades de tener proporciones más altas de bacterioclorofila que de clorofila, debido a que permiten el establecimiento de comunidades que soportan condiciones de deficiencia de oxígeno. Estos sedimentos muestran mayor densidad de invertebrados y plantas vasculares, por lo que el contenido de materia orgánica tiene efectos a nivel del ecosistema (Janousek 2005).

Por otra parte, algunas especies presentan una estratificación de acuerdo a diferentes tallas de sus células, encontrándose las de mayor tamaño en las zonas más profundas del sedimento. En este orden de ideas, las microalgas epipélicas tienen estrategias *r* mientras que las encontradas en las zonas más profundas son *k* (Baillie 1987). Por ejemplo, los géneros *Navicula* y *Nitzschia* (Figura 10a y b) tienen requerimientos altos de luz para su desarrollo y por lo tanto, tienden a acumularse en los primeros milímetros de los sedimentos y a aumentar sus densidades en función de esta variable de acuerdo a lo obtenido en un estudio realizado por Cibic *et al.* (2012) en el Golfo de Trieste en Italia, mientras que *Diploneis* incrementa dependiendo de la incidencia de otras variables, aprovechando la disminución de la abundancia de otros géneros cuando lo hace la intensidad de luz (c y d), mientras que *Paralia* y *Gyrosigma* no se relacionan con esta variable (e y f).

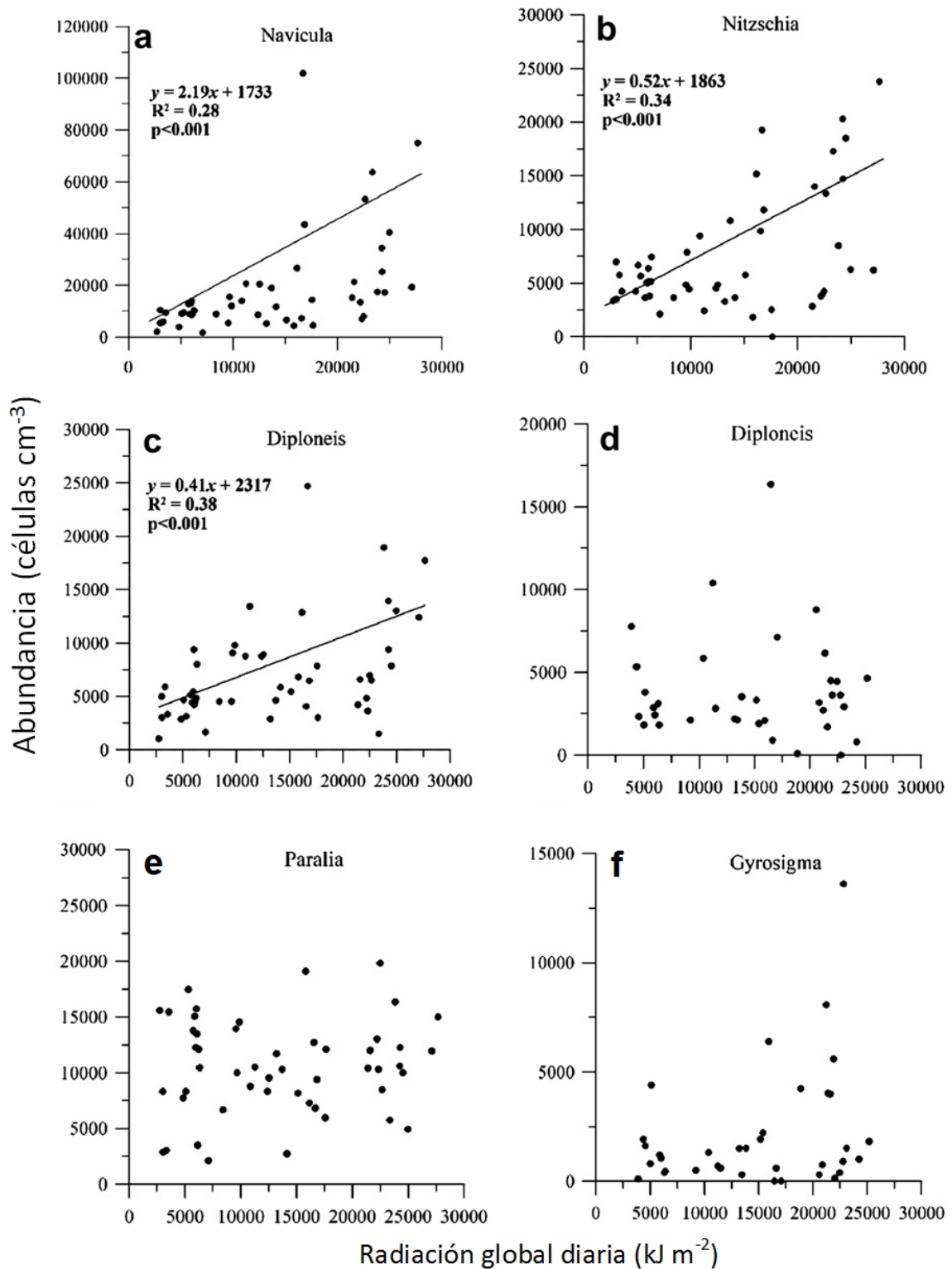


Figura 10. Abundancia de las diatomeas: *Navicula* (a), *Nitzschia* (b), *Diploneis* (c; d), *Paralia* (e) y *Gyrosigma* (f) en el estudio realizado en el golfo de Trieste en Italia y su relación con la radiación solar diaria

Fuente: Cibic *et al.* (2012)



## Temperatura

En cuanto a la temperatura, se ha observado que esta variable tiene un fuerte efecto en las tasas de producción, respiración y pastoreo. Por ejemplo, se ha demostrado que en los arrecifes de coral, la temperatura puede determinar hasta el 70 % de la variabilidad de las poblaciones microfitorbentónicas (Blackford 2002) y temperaturas más cálidas parecen promover la productividad (Pinckney 1992).

Al respecto, los géneros *Nitzschia*, *Gyrosigma*, *Navicula* y *Amphora*, los cuales se encuentran ampliamente distribuidos en las zonas costeras de todo el mundo, se asocian a temperaturas altas, llegando a dominar durante el verano (Figura 11) (Cibic *et al.* 2009, 2012). Según Hunter (2007), el género *Gyrosigma* se relaciona con aguas cálidas con altos contenidos de materia orgánica.

Las especies del género *Diploneis* prefieren temperaturas más bajas por lo que su densidad disminuye durante el verano (Cibic *et al.* 2012). También se ha observado que mientras la abundancia de la mayoría de los géneros de diatomeas aumenta con la temperatura, los géneros *Pleurosigma*, *Pinnularia* y *Diploneis* prefieren temperaturas bajas. En la Figura 11, se muestra las relaciones de los géneros *Nitzschia* (a; b), *Pleurosigma* (c) y *Navicula* (d) con la temperatura (Cibic *et al.* 2007, 2012). A gran escala, la temperatura del aire puede afectar el patrón de distribución de las diatomeas (Potapova y Charles 2002) y mejorar o inhibir su crecimiento y riqueza de especies a escalas espaciales más pequeñas (Cetin 2008).

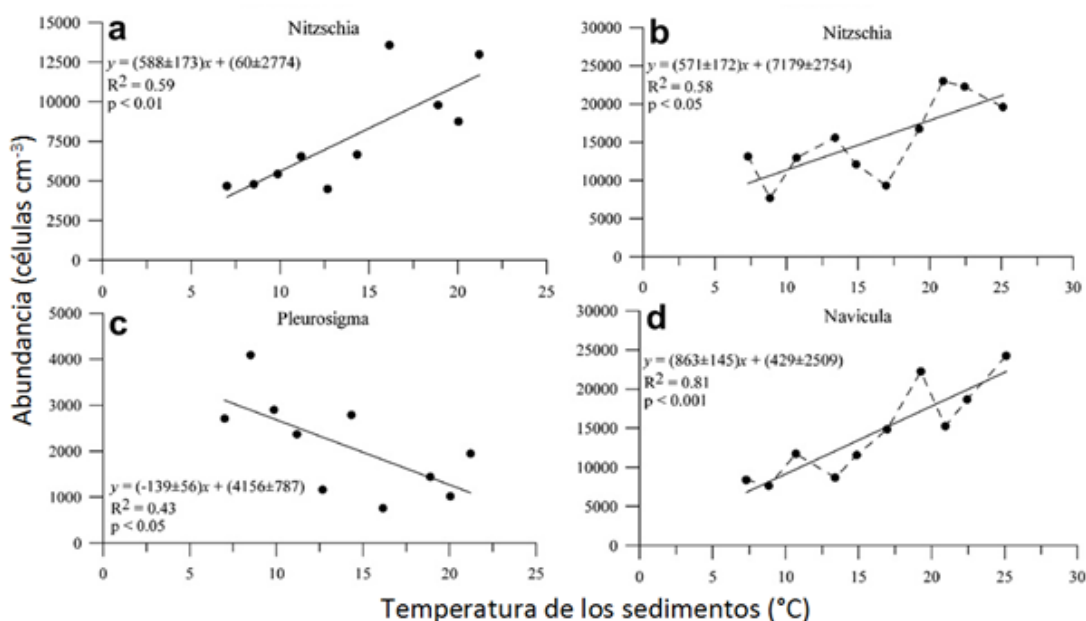


Figura 11. Abundancia de los géneros: *Nitzschia* (a; b), *Pleurosigma* (c) y *Navicula* (d) en estudio realizado en el golfo de Trieste en Italia y su relación con temperatura de los sedimentos

Fuente: Cibic *et al.* (2012)

## Salinidad

Con respecto a la salinidad, cambios de esta variable en apenas 1 o 2 unidades no deberían afectar a las comunidades de microalgas eurihalinas. Sin embargo, su efecto dependerá de la capacidad de adaptación de cada una de las especies, lo cual varía incluso entre especies del mismo género (Cibic *et al.* 2012).

Diversos estudios taxonómicos han demostrado composiciones de especies muy diversas con variaciones temporales en el dominio de especies, lo que indica una competencia intensa en esas comunidades. Las adaptaciones fisiológicas a las fluctuaciones de salinidad, pueden condicionar interacciones competitivas entre las especies, favoreciendo a unas o a otras (Admiraal 1984). Por ejemplo, *Cylindrotheca closterium* se ha asociado a salinidades altas, las cuales están relacionadas a su vez con una diversidad baja de diatomeas (Janousek 2005). Mientras que en ambientes de baja salinidad, *Amphora* y *Navicula* son los géneros más abundantes, de acuerdo a lo obtenido en estudios realizados en ecosistemas costeros de todos los continentes (Du *et al.* 2009).

## Tipo de sedimento

Uno de los factores que condiciona la resuspensión de las microalgas y en muchos casos, explica la variabilidad de la composición del microfítobentos, es el tipo de sedimento (Cahoon 1999, MacIntyre *et al.* 1996). Los sedimentos fangosos son característicos de zonas costeras protegidas con baja energía y deposición de limos y arcillas (partículas más pequeñas que 63  $\mu\text{m}$ ), tales como los estuarios y bahías. Debido a su naturaleza cargada, estas partículas interactúan entre sí, resultando en un sedimento con propiedades cohesivas. Los limos y arcillas tienen grandes cantidades de nutrientes y a menudo están recubiertos con materia orgánica. Los microorganismos que habitan dichos sedimentos y sus actividades metabólicas hacen que estas matrices sean muy complejas, de tal manera que los procesos de transporte de las partículas y de erosión son poco conocidos (Dyer *et al.* 2000).

Al comparar los tipos de sedimento, algunos estudios demuestran que los fangosos son más productivos que los arenosos. Sin embargo, la productividad alta de los sedimentos fangosos se ha asociado a concentraciones extraordinarias de nutrientes. Otros estudios demuestran pequeñas diferencias en la productividad de sistemas arenosos y fangosos o incluso mayor productividad en los arenosos (Billerbeck *et al.* 2007).

En términos generales, los sustratos arenosos exhiben una diversidad mayor por incluir diferentes grupos taxonómicos de microalgas que incluyen diatomeas monorrafídeas o birrafídeas muy pequeñas con escasa capacidad de movimiento, mientras que los fangosos por lo general, son colonizados solamente por diatomeas birrafídeas (Admiraal 1984, Jesus *et al.* 2009). Los sedimentos arenosos aunque muestran mayor diversidad, se encuentran dominados por células pequeñas (7 – 10  $\mu\text{m}$ ), mientras que los fangosos tienen mayor diversidad de tamaños celulares debido a que proveen más espacio de nicho potencial. Cuando los euglénidos y las cianobacterias son incluidos en el análisis, estas diferencias desaparecen, debido a que ambos grupos tienen un intervalo alto de tallas y en sustratos arenosos pueden ocupar nichos

ecológicos equivalentes a los utilizados por diatomeas de gran tamaño en el fango (Jesus *et al.* 2009).

En cuanto a los patrones estacionales, los ensamblajes de sustratos fangosos no muestran un patrón claro; mientras que en sitios arenosos, se observa un dominio de cianobacterias en verano y de diatomeas en el resto del año, debido a que las cianobacterias tienden a dominar cuando las temperaturas son altas y la relación N:P es baja (Defew *et al.* 2004). Asimismo, los sedimentos arenosos son ambientes más estables, que responden a los cambios de estacionalidad, mientras que los fangosos, están más expuestos a eventos impredecibles de perturbación (Jesus *et al.* 2009).

El tipo de sedimento también condiciona la distribución de la biomasa del microfitobentos en profundidad. Por ejemplo, Aberle (2004) encontró patrones diferentes en la distribución vertical del contenido de clorofila en fondos arenosos y fangosos del lago Schöhsee en Alemania. En el sustrato fangoso, las concentraciones de clorofila en la capa superficial fueron similares a las encontradas en capas subsuperficiales. En cambio, en sustratos arenosos si se observaron variaciones en las concentraciones, siendo mayores en la superficie. Este mismo fenómeno se observa en la densidad celular, siendo mayor en las capas subsuperficiales de los sedimentos arenosos que en los fangosos, en los que su distribución se limita sólo a los primeros milímetros (Jesus *et al.* 2006).

A pesar de que estudios anteriores han encontrado una correlación negativa entre la biomasa de microalgas bentónicas y la proporción de sedimentos finos (limos y arcillas) a diferentes escalas espaciales, se ha observado que la carga antropogénica de sedimentos finos provenientes de la erosión, puede afectar la cantidad y distribución de la biomasa de microalgas bentónicas (Du *et al.* 2009).

### **Corrientes, olas y mareas**

Con relación a los factores físicos que afectan al microfitobentos, el aumento de la velocidad del viento puede inducir movimientos de las masas de aguas y por lo tanto, la resuspensión de las algas bentónicas, reduciendo drásticamente su biomasa, aunque generalmente ocurre un proceso de recuperación que dura de una a pocas semanas (van der Wal *et al.* 2010).

La comunidad microfitobentónica puede ser afectada por turbulencias generadas por las olas y las corrientes. El grado de perturbación depende de factores diversos que incluyen el tipo de sedimento y la estabilidad de su superficie, la profundidad de la columna de agua, la altura de marea, la magnitud de las corrientes, la altura de las olas, la abundancia y actividad de la macrofauna, actividades humanas relacionadas al dragado y tráfico de embarcaciones y de la intensidad, frecuencia y acción sinérgica de estos factores (MacIntyre *et al.* 1996).

Al respecto, varios estudios indican que la altura de las mareas es la variable ambiental que más explica la variabilidad de la biomasa microfitobentónica (Brotas *et al.* 1995, Jesus *et al.* 2009). Sin embargo, el hecho de una variable influya sobre las otras, indica que las condiciones locales afectan fuertemente la distribución de la biomasa microalgal (Defew *et al.* 2004, Van der

Grinten *et al.* 2004).

La resuspensión puede ser un proceso cuantitativamente importante que influye sobre la ecología de los sistemas costeros someros. Si se considera una resuspensión del 1 % sobre el primer centímetro más superficial en un centímetro cúbico de sedimento que pesa alrededor de 1,5 g, se resuspenden 15 mg. En una columna de agua de 1 m de profundidad se obtiene un volumen de 100 ml, lo cual da como resultado una tasa de resuspensión de 150 mg l<sup>-1</sup> (MacIntyre *et al.* 1996).

Este fenómeno causa una reducción en la penetración de la luz debido al incremento de la turbidez, un incremento de la cantidad de clorofila suspendida y una disminución de la tasa fotosintética en el bentos por aumento del contenido de sulfuros en el fondo y agotamiento del oxígeno disuelto en el agua (Minh *et al.* 2009). De esta manera, el microfitobentos resuspendido puede contribuir de manera importante a la productividad primaria de la columna de agua (MacIntyre *et al.* 1996).

Por lo general, la resuspensión y el asentamiento del sedimento ocurren a una escala temporal de minutos a horas y se estima que el efecto de mezcla por el viento y las olas ocurre entre los 3 y 5 cm más superficiales del sedimento (MacIntyre *et al.* 1996). Sin embargo, este fenómeno puede durar varios días e incluso semanas en función de cambios en el patrón e intensidad de los vientos.

### **Oxígeno y dióxido de carbono**

Algunos estudios han identificado a la disponibilidad de CO<sub>2</sub> como factor de gran importancia que influye sobre la dinámica del microfitobentos (Admiraal *et al.* 1982, MacIntyre *et al.* 1996, Barranquet *et al.* 1998). Cuando las microalgas asimilan intensamente al CO<sub>2</sub>, el pH de la interfase agua-sedimento puede alcanzar valores por debajo de 8, desencadenando variaciones en procesos ambientales diferentes, mientras que ambientes con concentraciones reducidas de CO<sub>2</sub> limitan la producción primaria (Cook y Roy 2006).

En cuanto a otros gases, existe una variación diurna en la concentración de oxígeno en la que se pueden alcanzar valores de sobresaturación durante el día y condiciones de anoxia en la noche (Baillie 1987). El consumo constante de oxígeno por los sedimentos durante el período de iluminación indica ingresos altos de materia orgánica, que controlan los procesos respiratorios en la columna de agua. Los incrementos en la turbidez pueden limitar la disponibilidad de luz y por lo tanto, la fotosíntesis, restringiendo la productividad primaria en los sedimentos durante el período de marea baja. Sin embargo, esta producción pudiera no contribuir a la reoxigenación de la columna de agua (Dunn *et al.* 2013).

En términos generales, la concentración de oxígeno disuelto suele ser mayor que en la columna de agua por efecto de la producción microfitobentónica pero su concentración disminuye drásticamente en los próximos milímetros menos superficiales (Figura 12) (Stal *et al.* 1985). Algunos sedimentos son sumideros de oxígeno bajo condiciones de luz y oscuridad. Esta dinámica del oxígeno es típica de sedimentos que reciben una carga alta de materia orgánica,

los cuales pueden convertirse en una matriz con condiciones heterotróficas, cuando el consumo de oxígeno es superior a la producción local (Viaroli *et al.* 2004). Sin embargo, sedimentos sobresaturados con este gas disuelto pueden limitar la producción microfitorbentónica (de Jong *et al.* 1988).

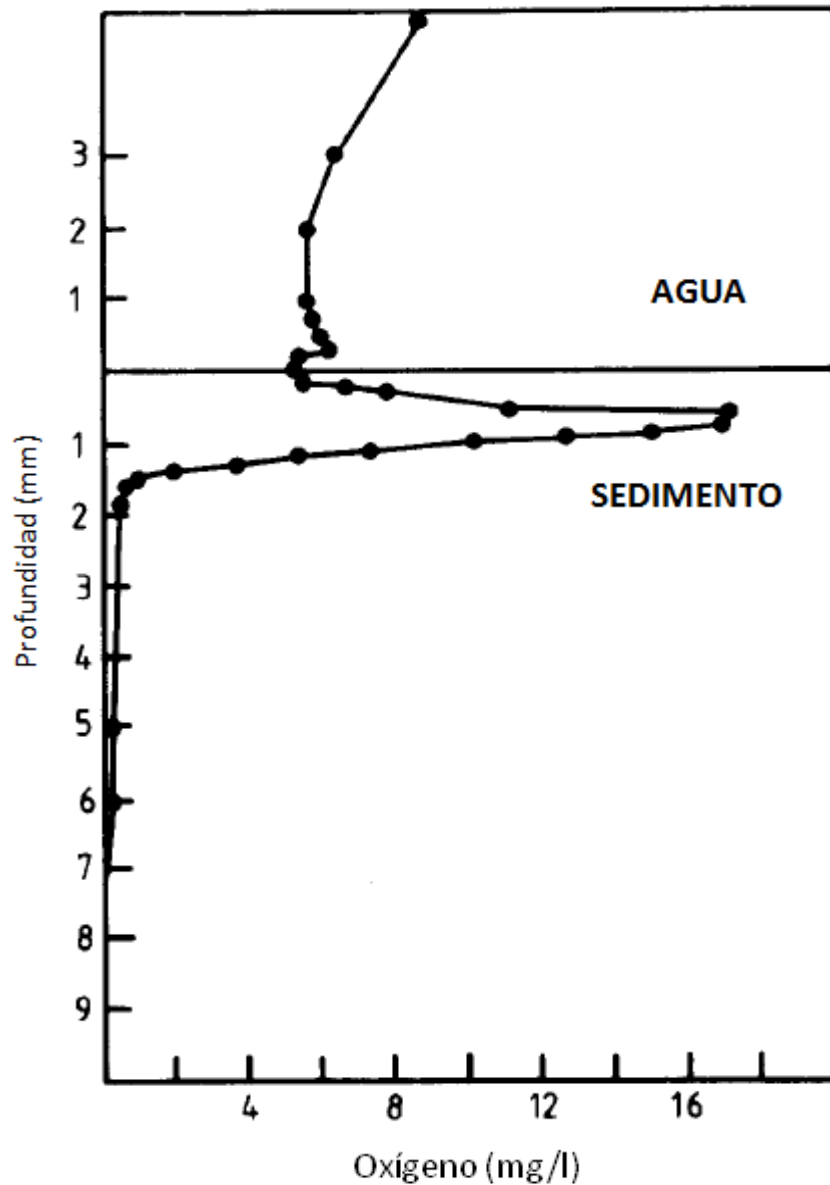


Figura 12. Concentración de oxígeno disuelto en el sedimento

Fuente: Stal *et al.* (1985)

## Nutrientes

En cuanto al metabolismo bentónico y al flujo de nutrientes, la biogeoquímica costera es influida por muchos factores, tanto fisicoquímicos como biológicos, que interactúan y compiten

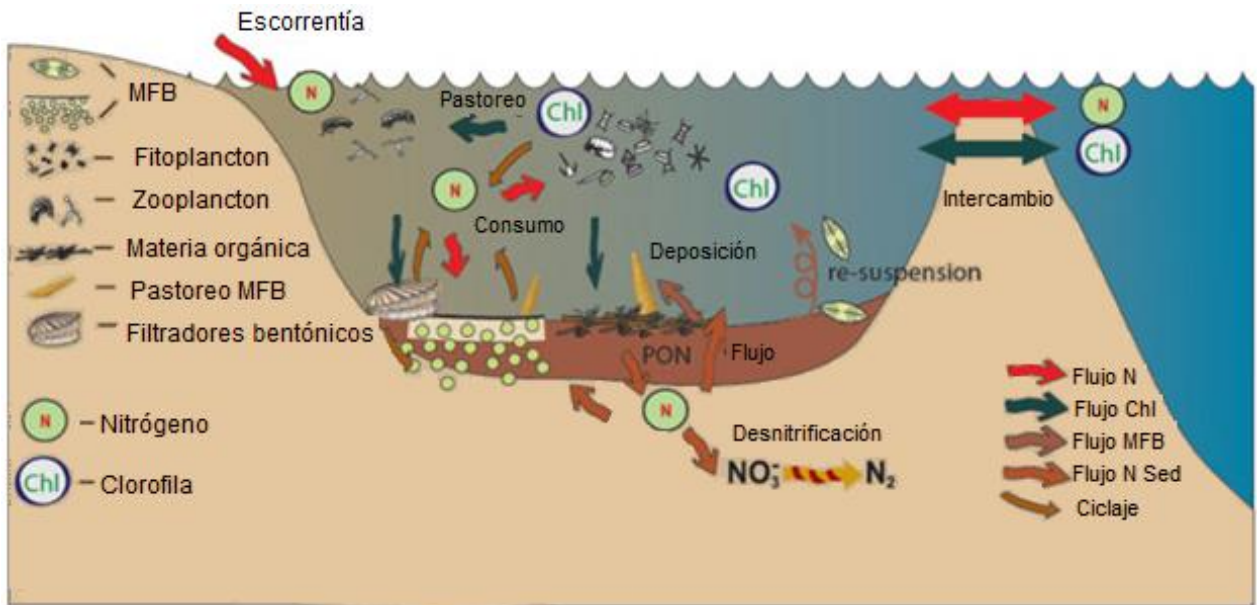
entre sí, resultando en variaciones espaciales y temporales de los procesos bentónicos. De esta manera, la superficie de los sedimentos juega un papel importante en la transformación química del nitrógeno y de la materia orgánica (Dunn *et al.* 2013).

El ingreso de aguas continentales a la costa influye sobre la tasa de respiración bentónica y las concentraciones y formas químicas de los nutrientes. Cuando estas descargas son excesivas, se puede generar eutrofización de los cuerpos de agua (Nixon 1995), induciendo cambios en los flujos de oxígeno y nutrientes a través de la interfase agua-sedimento, influyendo sobre el potencial redox y por ende, sobre las especies químicas de los nutrientes (Fenchel *et al.* 1998).

Se conoce muy poco acerca de las interacciones geoquímicas entre el microfitobentos y los nutrientes del agua intersticial (Sundbäck *et al.* 1991). Sin embargo, se sabe que el microfitobentos, al afectar las concentraciones de oxígeno, influye indirectamente sobre los procesos de transformación y movilización del nitrógeno y del fosfato en esta interfase (Welker *et al.* 2002). De esta manera, las microalgas adquieren los nutrientes de los sedimentos, los hacen biodisponibles en el agua intersticial, los toman de este compartimento y los ingresan a las células, por lo que, el flujo de nutrientes bentónico es el resultado de una interacción de procesos celulares y los fenómenos de transformación y transporte que ocurren en el agua intersticial de los sedimentos, siendo este componente biológico una fuente importante y reserva de nutrientes en los sistemas costeros y estuarinos (Figura 13) (Sundbäck y McGlathery 2005, Brito *et al.* 2011).

Un suministro continuo de nutrientes puede incrementar las tasas de crecimiento de las microalgas y beneficiar la formación de cadenas de diatomeas, permitiéndoles ser mejores competidores y resistir el efecto de pastoreo (Aberle 2004). En aquellos sistemas oligotróficos en los que no hay variaciones temporales en las concentraciones de nutrientes, las comunidades microfitobentónicas están dominadas por diatomeas que cuentan con mecanismos eficaces para acceder a los nutrientes en la interfase agua-sedimento (Hillebrand y Kahlert 2002). Por otra parte, las apariciones masivas de algas verdes filamentosas o cianobacterias, están directamente relacionadas a las cargas de nutrientes en la columna de agua (Nozaki *et al.* 2003).

En estos sistemas, el flujo de nutrientes se lleva a cabo sólo por procesos de difusión que pueden representar la menor parte del intercambio entre el sedimento y la columna de agua. De acuerdo a la naturaleza de los sedimentos, los procesos dominantes pueden ser la erosión o la advección. Asimismo, la macro y megafauna pueden generar cambios fisicoquímicos de los sedimentos, mediante el pastoreo y la excreción (Figura 13) (Yahel *et al.* 2002).



(N: nitrógeno, Chl: clorofila, MFB: microfitobentos, PON: nitrógeno orgánico particulado)

Figura 13. Diagrama conceptual de las interacciones del microfitobentos en su ambiente y el flujo de nutrientes

Fuente: Brito *et al.* (2011)

Aunque el sedimento es considerado una fuente inagotable de nutrientes inorgánicos para el microfitobentos, en la que el agua intersticial puede contener concentraciones de nutrientes inorgánicos mayores en varios órdenes de magnitud que las de la columna de agua y la concentración de los nutrientes aumenta con la profundidad del sedimento (Figura 14), el microfitobentos puede estar limitado por nutrientes y por lo tanto, compite por ellos (Welker *et al.* 2002, Cibic *et al.* 2007).

Esta limitación de recursos puede ocurrir de formas diferentes. En el nivel más básico, el nitrógeno y el fósforo son componentes necesarios de los procesos celulares que regulan la producción primaria y la formación de ácidos nucleicos y ATP. Las especies pueden diferir en su tasa de asimilación, permitiendo a algunas acumular rápidamente los nutrientes disponibles o diferir en su tasa de crecimiento, permitiendo que las de crecimiento rápido dominen la comunidad y utilicen más recursos, siendo la competencia el centro de ambos escenarios (Neely 2008).

Por lo general, el nitrógeno es el nutriente limitante en los sedimentos marinos y esto se debe a que el sedimento libera constantemente el fósforo retenido en el agua intersticial o los sedimentos durante las reacciones de oxido-reducción bajo condiciones anóxicas en las cuales el hierro unido al fósforo es absorbido por las partículas (Neely 2008).

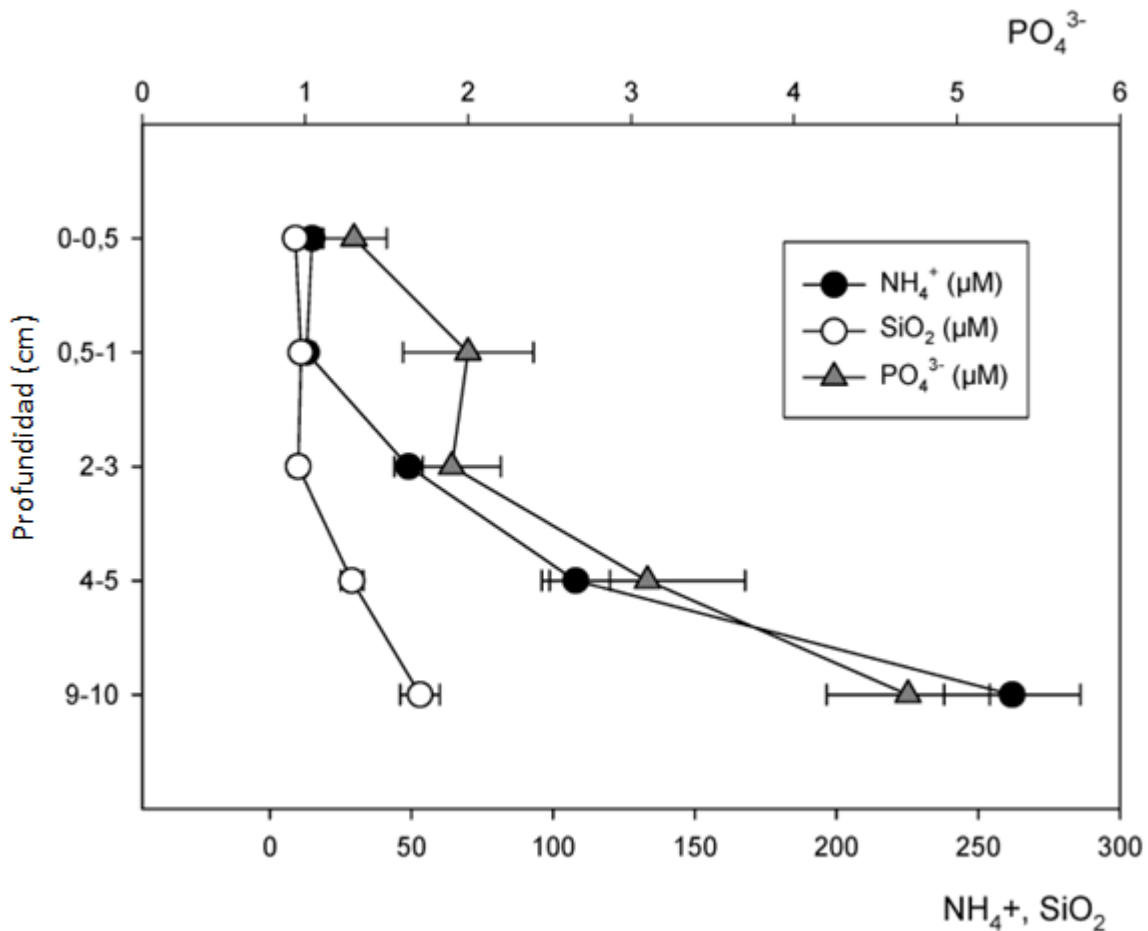


Figura 14. Distribución de las concentraciones de nutrientes en un perfil vertical de los sedimentos

Fuente: Bartoli *et al.* (2003)

Un cambio en la limitación de nitrógeno por sílice para el crecimiento de las diatomeas puede influir tanto en la abundancia y la biomasa, como en la composición de estas comunidades. El ácido silícico es esencial para la formación de los frústulos de las diatomeas y su agotamiento inhibe la división celular y suprime la actividad metabólica de las células. Si la relación Si:N es  $\leq 0,79$ , existe una limitación de sílice (Cibic *et al.* 2007). De hecho, el silicio es probablemente consumido por microalgas bentónicas en una relación molar Si:C de 1 (Welker *et al.* 2002).

En cuanto a los nutrientes mayoritarios, algunos experimentos de laboratorio han destacado que las microalgas obtienen tasas óptimas de crecimiento cuando existe una relación de C:N:P de 119:17:1, cercana a la establecida por Redfield (Welker *et al.* 2002). Una relación de N:P, aproximadamente de 13:1 puede considerarse como una proporción equilibrada capaz de sostener un crecimiento notable del microfitorbentos. Si la relación N:P es  $> 22$ , hay limitaciones de fósforo para el crecimiento de las microalgas bentónicas (Cibic *et al.* 2007).

Cuando ocurre una limitación de cualquiera de los nutrientes, incluyendo los elementos trazas,



las microalgas pueden mejorar la eficiencia en la captura de nutrientes, de tal manera, que las comunidades alcanzan mayor biomasa. Específicamente, las diatomeas y las algas verdes pueden beneficiar a las cianobacterias en condiciones de concentraciones bajas de nitrógeno biodisponible debido a su capacidad de fijar nitrógeno atmosférico (Janousek 2005).

En cuanto a su variabilidad diaria, el microfitobentos sostiene un crecimiento balanceado de nutrientes durante el día mientras que alcanza su máxima capacidad de almacenamiento de nutrientes durante la noche, siendo estos ciclos suficientes para aumentar la disponibilidad de nutrientes en la columna de agua y estimular al fitoplancton y la producción bacteriana. El microfitobentos tiene crecimiento mixotrófico en oscuridad, por lo que tiene habilidad de adquirir carbono durante la noche o largos períodos de oscuridad, confiriéndole mayor estabilidad al sistema (Hochard *et al.* 2012).

Asimismo, la absorción de nutrientes por las microalgas bentónicas puede atenuar la regeneración neta a la columna de agua y resultar en una trampa temporal de nitrógeno inorgánico, fósforo y silicio. Junto a este efecto directo, las microalgas pueden mejorar indirectamente la retención de fósforo a través de la reoxidación del Fe(II) (Bartoli *et al.* 2003).

Una relación inversa entre la disponibilidad de nutrientes y la luz sugiere que la actividad fotosintética de las diatomeas bentónicas en primavera y verano puede ser uno de los procesos que controle los flujos de nutrientes en la interfase agua-sedimento. Los resultados obtenidos por Cibic *et al.* (2007) corroboran la hipótesis de que los nutrientes tienen un papel clave en el desarrollo del microfitobentos y que el metabolismo de las diatomeas bentónicas es importante en la regulación de la concentración de nutrientes en la capa de agua que cubre los sedimentos.

En cuanto a las formas químicas del nitrógeno, las microalgas prefieren el amonio en lugar del nitrito y el nitrato como fuentes de nitrógeno, aunque estas especies son típicamente utilizadas (Welker *et al.* 2002). Adicionalmente, la actividad de las microalgas en la interfase puede subir el pH del agua intersticial a valores por encima de 9, lo cual puede inducir a la aparición de amoníaco libre, tóxico para las bacterias (Bartoli *et al.* 2003).

Un factor que incide sobre el flujo de los nutrientes y en consecuencia sobre la desnitrificación es el tipo de sedimento. Tasas bajas de desnitrificación son típicas de los sedimentos autótrofos con concentraciones bajas de las formas inorgánicas del nitrógeno, debido a que las microalgas bentónicas tienden a suprimir la desnitrificación pero cuando las concentraciones de estas formas son altas, ocurre mayor desnitrificación, sobre todo en fondos arenosos (Sundbäck *et al.* 2006).

En fondos limosos, una alta producción de oxígeno fotosintético en combinación con tasas bajas de mineralización, disminuyen la desnitrificación. En la zona intermareal, la retención de nitrógeno por el microfitobentos también es importante, pero la desnitrificación lo es más. En la zona no influenciada por las mareas, el microfitobentos puede incorporar hasta el 100 % o más de la cantidad estimada de nitrógeno remineralizado; siendo esta retención, un proceso de mayor importancia que la desnitrificación. Se estima que la desnitrificación es frecuentemente un orden de magnitud menor que la captación de nitrógeno por parte del microfitobentos

(Sundbäck *et al.* 2006).

Finalmente, la producción de oxígeno en la interfase agua-sedimento se puede expandir a la capa oxigenada de los sedimentos y estimular la remoción de nitrógeno a través de los procesos de nitrificación y desnitrificación. Al mismo tiempo, la absorción de amonio y la sustracción de CO<sub>2</sub> del agua intersticial podrían resultar en una competencia con los organismos nitrificadores (Bartoli *et al.* 2003).

### **Xenobióticos**

En cuanto a los factores antropogénicos que afectan a las microalgas bentónicas, el ingreso de sustancias químicas producto de las actividades humanas es capaz de generar cambios importantes en la composición de especies. Aunque se ha evidenciado que las diatomeas bentónicas son organismos sensibles a los hidrocarburos aromáticos policíclicos y a los metales pesados, varios estudios demuestran que las comunidades de diatomeas bentónicas se recuperan rápidamente después de eventos de exposición a sustancias tóxicas, incluyendo sulfuros producidos por la deficiencia de oxígeno. Debido a que la comunidad de microalgas bentónicas es altamente resistente, tiene un papel amortiguador en los sedimentos de aguas poco profundas, ayudando a incrementar la tasa de recuperación después de eventos de perturbación (Sundbäck *et al.* 2010).

Debido a que la respuesta de los organismos ante múltiples factores generadores de estrés puede variar considerablemente a nivel de individuos (funcionales o estructurales), a nivel trófico (productores primarios, consumidores y descomponedores) y a nivel objetivo (población / comunidad / ecosistema) es difícil establecer cuáles son las variables clave a considerar para determinar los factores que afectan a la comunidad microbentónica. Teniendo en cuenta el carácter común de las interacciones tróficas que producen efectos indirectos, se debe evaluar varios niveles tróficos y algunas funciones de integración del sistema (Sundbäck *et al.* 2010).

Por ejemplo, el microfitobentos es más resistente que la meiofauna ante a las perturbaciones y una de las razones es, que al haber una perturbación sobre el sedimento, se afectan los animales, disminuyendo la tasa de pastoreo, el cual es uno de los principales factores que regula al microfitobentos (Alsterberg *et al.* 2007).

Aunque ha sido poco estudiado, altas concentraciones de metales en los sedimentos puede explicar las bajas tasas de productividad primaria encontradas en algunos estuarios, ya que es bien conocido que los metales inhiben el metabolismo de los microorganismos de estos sistemas (Pringault *et al.* 2008). Sin embargo, no existe mucha información que explique como el microfitobentos es afectado por el ingreso de sustancias xenobióticas a los sistemas marinos y costeros.

### **Factores biológicos**

Es importante considerar el efecto del componente biológico sobre las características fisicoquímicas de los sedimentos. Las actividades metabólicas, especialmente las reacciones

redox realizadas por los microorganismos, pueden alterar las propiedades de los sedimentos. Los metabolitos orgánicos e inorgánicos pueden adsorber las partículas de limos y arcillas o revertir la adsorción de otros componentes de ellos. El sedimento contiene grandes cantidades de exopolímeros de origen biológico por lo que su equilibrio es el resultado de procesos biológicos y físicos fuertemente interrelacionados (Dyer *et al.* 2000).

Los componentes bióticos tienen funciones complejas. En primer lugar, determinan si la erosión o deposición es el proceso dominante. Por ejemplo, una variedad de microorganismos en el sedimento producen exopolímeros que puede unirse a las partículas de limo y arcillas, sirviendo como floculantes. Asimismo, los consumidores pueden destruir la estructura del sedimento mediante el pastoreo, disminuyendo de ese modo el umbral de erosión. Sin embargo, el efecto neto de todos estos procesos es la mejora de la estabilización de los sedimentos (Dyer *et al.* 2000).

## INTERACCIONES ECOLÓGICAS EN EL MICROFITOBENTOS

La complejidad de la red trófica aumenta con la biodiversidad. Un número alto de especies induce a una complejidad funcional mayor de las comunidades, en las que algunos gremios basados, por ejemplo, en el tipo de alimentación o la movilidad, están representados por muchas especies. En las comunidades bentónicas más diversas, la energía se transfiere a través de las vías tróficas que contienen más especies. En consecuencia, se tienen interacciones tróficas más complejas que tienden a aumentar la estabilidad de la red y por ende, su capacidad de resiliencia (Sokolowski *et al.* 2012).

De acuerdo con la teoría de estabilidad-complejidad, un número alto de especies y su resultante conectividad trófica mayor, tiene un efecto estabilizador sobre el ecosistema. Este tipo de redes depende del mantenimiento de la heterogeneidad de los diferentes canales de energía. Por el contrario, las comunidades menos complejas, basadas en un número pequeño de poblaciones, mantienen una estructura comunitaria con redes tróficas más simples con interacciones más débiles y menos frecuentes que las hacen más vulnerables a las perturbaciones (Sokolowski *et al.* 2012).

En los sedimentos marinos, además de la diversidad relacionada con la microflora, habitan incontables especies de invertebrados marinos, los cuales presentan interacciones múltiples que configuran una red trófica compleja. Según Plante-Cuny y Plante (1984) en Aberle (2004), los organismos que habitan en los sedimentos pueden clasificarse de acuerdo a su talla en microfauna, constituida por los ciliados, copépodos harpaticoides, nematodos y ostrácodos y en macrofauna, que agrupa a los anfípodos, isópodos, poliquetos y moluscos. Muchos de estos grupos pueden ser definidos como consumidores obligatorios o facultativos de las microalgas o consumidores de herbívoros, influyendo de igual manera sobre las microalgas.

Por otra parte, los organismos bentónicos más pequeños también pueden desempeñar un papel modulador como vínculos tróficos con la macrofauna consumidora. Aparte del detrito y las bacterias, la producción secundaria en los sistemas acuáticos poco profundos depende en gran medida de la productividad primaria de las microalgas bentónicas. De hecho, muchos estudios sobre las interacciones entre los organismos herbívoros y las microalgas han demostrado la importancia relativa de la microflora como fuente de alimento para los consumidores bentónicos (Moncreiff y Sullivan 2001).

A continuación, se describen algunas de las interacciones entre las microalgas bentónicas con el resto de los organismos que habitan en el fondo marino o que están relacionados con ellas.

### **Facilitación**

La facilitación es un tipo de relación interespecífica en la que las dos especies resultan beneficiadas. Sobre este tipo de interacción ecológica no se encontraron muchos trabajos disponibles. Sin embargo, Janousek (2005) menciona que las interacciones positivas entre las especies de microalgas bentónicas aumentan la diversidad biológica.

Se conoce que la presencia de plantas macrófitas pueden mejorar la productividad mediante la creación de un hábitat protegido que disipa los efectos de las corrientes y las olas. Asimismo, la actividad animal también puede afectar positivamente al microfitobentos mediante la herbivoría, la bioperturbación y la excreción de nutrientes, ya que permite la renovación de la comunidad cuando estos procesos ocurren en tasa bajas (Sundbäck y McGlathery 2005).

El aumento de las concentraciones de nutrientes durante el pastoreo puede ocurrir por diferentes vías: los herbívoros pueden aumentar la difusión de nutrientes, mientras destruyen físicamente la estructura de la capa más superficial del sedimento, facilitando la liberación de nutrientes atrapados en capas más profundas de los sedimentos o pueden causar la remoción de células senescentes cuando la eliminación es no selectiva y agregar nutrientes a través de sus productos de excreción (Aberle 2004).

### **Heterotrofia**

Algunas especies bentónicas utilizan componentes orgánicos como suplemento a la autotrofia (Admiraal 1984). En zonas ricas de materia orgánica, como las ciénagas, el metabolismo heterotrófico puede contribuir al crecimiento de las microalgas en los sedimentos por debajo de la zona eufótica (Pomeroy 1959). Se ha demostrado que varias especies de diatomeas son capaces de crecer en oscuridad total usando sustratos carbonosos como acetatos, glucosa, lactato o malato, que les permite soportar períodos largos en ausencia de luz (Hellebust y Lewin 1977). Cadée y Hegeman (1974) sugieren que la heterotrofia es una adaptación para vivir por debajo de la zona fótica en sedimentos anaeróbicos.

Esta adaptación es muy importante, debido a que cuando las diatomeas migran a la superficie del sedimento durante el día en busca de luz y CO<sub>2</sub>, el nitrógeno y otros nutrientes esenciales se agotan rápidamente y ellas deben migrar a profundidades mayores en busca de nutrientes (Stal *et al.* 2010).

### **Competencia**

Los resultados de algunas investigaciones sugieren que la distribución del microfitobentos puede estar controlada por factores bióticos como la competencia (Pinckney 1992). De hecho, existen interacciones competitivas complejas entre las especies de microalgas bentónicas y que la heterogeneidad de hábitats y los micronichos pueden explicar la diversidad de estas especies (de Jong y Admiraal 1984).

Un mecanismo potencial para la formación de parches, es la competencia entre las especies. Si la competencia es una fuerza estructuradora de la comunidad microfitobentónica, se espera que la presión competitiva sea mayor en los parches con densidades altas, como sucedería, por ejemplo, cuando una serie de especies fitoplanctónicas comparten el mismo recurso nutritivo (Seuront y Spilmont 2002).

Las comunidades microfitobentónicas pueden auto-regular su productividad a través de su propia biomasa. De hecho, la biomasa microalgal puede permanecer estable a través de los

años, debido a una baja presión de pastoreo y a la baja ocurrencia de resuspensión. Esta biomasa puede representar un factor limitante para los procesos de migración de las diatomeas dentro de los primeros milímetros de los sedimentos (Migné *et al.* 2009). Finalmente, las microalgas que componen el microfítobentos no sólo compiten por los nutrientes entre sí, sino que lo hacen con macroalgas y plantas vasculares sumergidas, aunque se sugiere que las microalgas probablemente no están limitadas por nutrientes en los sedimentos fangosos (Sundbäck *et al.* 1991).

### **Interacción fitoplancton - microfítobentos**

A pesar de las características distintivas de las comunidades microfítobentónicas, las algas que las componen no son estrictamente bentónicas y las planctónicas tampoco, ya que pueden estar temporalmente en los sedimentos (de Jong y de Jonge 1995). De hecho, cuando estos organismos son resuspendidos por acción del viento o de las corrientes marinas, forman parte del plancton y son alimento de organismos pelágicos (MacIntyre y Cullen 1995). Bajo condiciones de calma, el fitoplancton puede asentarse en los sedimentos e incorporarse al microfítobentos (de Jonge y van Beusekom 1992).

Con respecto a esto, de Jonge (1985) encontró una proporción mayor de organismos bentónicos en la columna de agua debido a procesos físicos que ocurren en los primeros 0,5 cm del sedimento. Este mismo fenómeno fue reportado por Pereira (2012), en el que además de las especies netamente planctónicas, se detectaron especies bentónicas, las cuales sugieren la ocurrencia de fenómenos de mezcla de la columna de agua, que ejercen un intercambio fuerte de especies bentónicas y pelágicas. De igual manera, Facca *et al.* (2002) encontraron que más del 30 % de la clorofila de la columna de agua provenía del microfítobentos suspendido, el cual una vez resuspendido, quedaba disponible para el pastoreo por el zooplancton. Para ilustrar este fenómeno, se muestra como en ciertas épocas del año, algunos componentes del microfítobentos forma parte del fitoplancton (Figura 15a) y el fitoplancton forma parte de la comunidad bentónica en un arrecife en Louisiana (Figura 15b y c) (Baustian *et al.* 2013).

Al respecto, MacIntyre *et al.* (1996) sugieren que la columna de agua y los sedimentos no deben ser tratados como ambientes exclusivos debido a que su interfase es un área dinámica con influencia en ambos sistemas. Las mismas clases de algas pueden ser encontradas tanto en el fitoplancton como en el fitobentos y la base de separación de ambas comunidades son algunas características morfológicas de las especies y las características del hábitat (de Jong y de Jonge 1995).

Esta distinción en algunos casos ha sido considerada artificial, ya que se ha observado un intercambio intenso entre las especies que habitan en ambos compartimientos (de Jonge y van Beusekom 1992). Por ejemplo, las especies *Skeletonema costatum* y *Cylindrotheca closterium* son típicas de la columna de agua y raras en el sedimento, aunque se han detectado en los fondos, mientras que las de los géneros *Navicula*, *Nitzschia* y *Thalassiosira* son características de ambos hábitats (Facca *et al.* 2002).

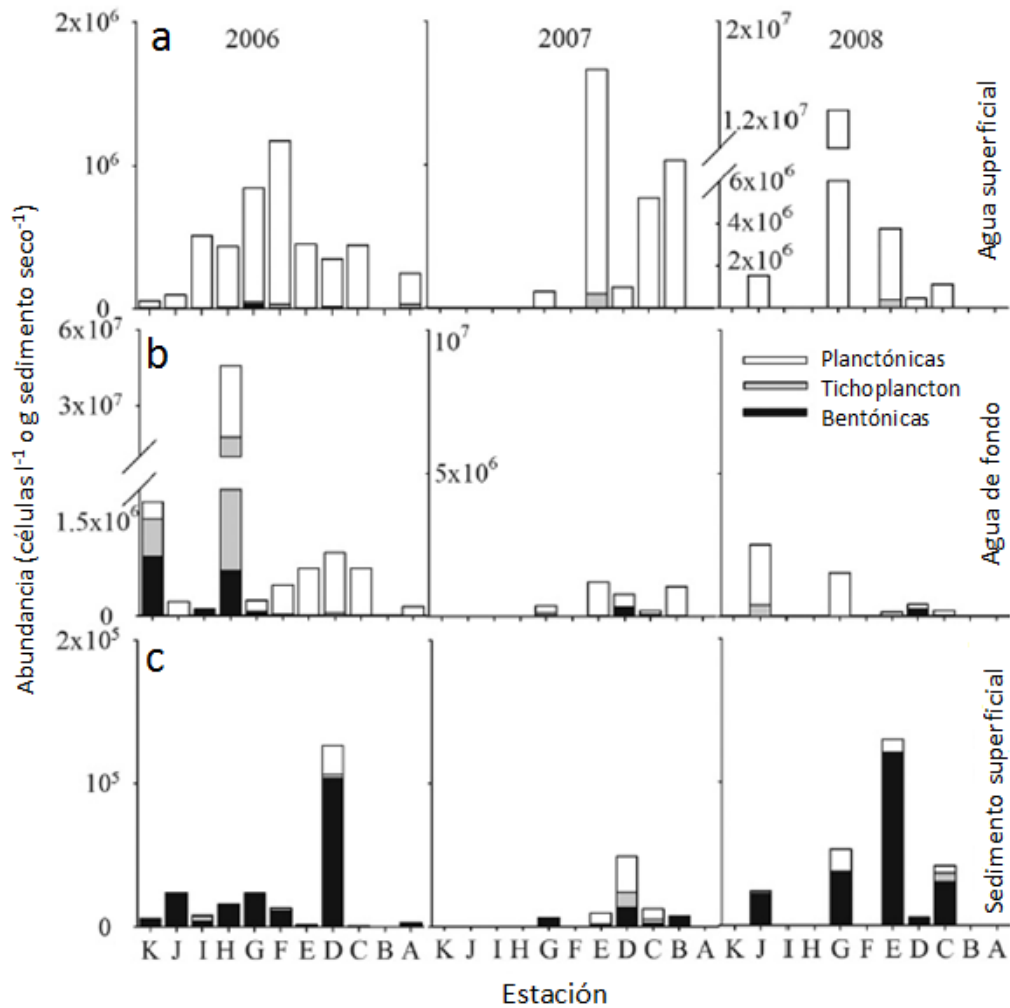


Figura 15. Abundancia de microalgas representantes del plancton, tichoplancton y bentos en el sedimento superficial (a), el agua de fondo (b) y la superficie de la columna de agua (c) de un arrecife en Louisiana en julio de 2006, 2007 y 2008

Fuente: Baustian *et al.* (2013)

Por otra parte, los géneros *Fragilaria* y *Melosira* tienen ciclos de vida bento-pelágico en los que por efecto de los procesos hidrodinámicos, son resuspendidos formando parte de la comunidad planctónica. Por lo tanto, se encuentran en los sedimentos durante un período de tiempo corto, llegando en algunas ocasiones a dominar las comunidades bentónicas (Round 1971).

Una de las diferencias más notables entre las microalgas de ambos sistemas es que la biomasa bentónica puede llegar a ser hasta 15 veces mayor que la del fitoplancton. Esto no es sorprendente ya que las concentraciones de clorofila *a* en los sedimentos por unidad de volumen en los primeros 8 cm de los sedimentos es 100 veces mayor que la de la columna de agua al sur del mar Amarillo en China (Meng *et al.* 2011).

Estas diferencias pueden estar relacionadas a las diferencias en el hábitat. El entorno planctónico es típicamente pobre en nutrientes, mientras que el fitobentos experimenta un entorno que puede ser abundante en nitrógeno, fósforo y carbono inorgánico disuelto, hasta tres órdenes de magnitud más altos que en la columna de agua (Bonilla *et al.* 2009). Al comparar la abundancia y composición de las comunidades del fitoplancton y el microfitobentos de diferentes áreas, se evidencia que su distribución espacial y temporal es afectada por variables ambientales diferentes. El fitoplancton se rige principalmente por las condiciones meteorológicas, mientras que el microfitobentos depende principalmente de las características fisicoquímicas del sedimento, sobretodo del tamaño del grano que lo constituye (Facca *et al.* 2002).

### **Herbivoría**

El pastoreo o herbivoría juega un papel importante en la productividad de las microalgas. Los herbívoros obtienen parte de ellas y las transforman en detrito, el cual es descompuesto en el sedimento a compuestos orgánicos disueltos y posteriormente, a materia inorgánica utilizable nuevamente por las microalgas y las bacterias (Minh *et al.* 2009).

Aunque la biomasa microfitobentónica puede ser menor en comparación con la de las plantas vasculares en ciertos hábitats, las microalgas suelen ser más atractivas y nutritivas para los consumidores bentónicos (Miller *et al.* 1996). De hecho, el microfitobentos es una fuente de carbón fácilmente asimilable para los herbívoros, ya que proveen una fuente de alimento abundante y fácilmente utilizable para los herbívoros durante los meses de invierno cuando la productividad de las plantas vasculares es baja (Sullivan y Moncreiff 1988, Pinckney 1992).

En algunas épocas del año, cuando la producción del fitoplancton no es lo suficiente para abastecer las necesidades metabólicas del zooplancton, los organismos descienden al fondo para consumir grandes proporciones de microalgas bentónicas (Perissinotto *et al.* 2003). De este mismo modo, cuando las diatomeas se resuspenden en la columna de agua, constituyen un importante componente de la dieta de muchos consumidores planctónicos (Delgado *et al.* 1991).

Las microalgas bentónicas, particularmente las diatomeas, constituyen la mayor porción de la dieta de la microfauna, meiofauna y algunas veces de la macrofauna (Admiraal 1984). Aunque la producción microfitobentónica puede incrementar en presencia de herbívoros, una herbivoría intensa puede afectar negativamente la productividad (Connor *et al.* 1982). Las variaciones en la presión de pastoreo pueden producir fluctuaciones anuales de la productividad microfitobentónica (Hargrave 1970). Los depredadores macrobentónicos regulan a las comunidades de la infauna y meiofauna, afectando indirectamente a la comunidad microfitobentónica. Además, las perturbaciones producidas por la meio y macrofauna pueden tener un efecto estimulador del crecimiento algal y de la diversidad de especies a niveles intermedios de pastoreo, aunque el barrido diario de los sedimentos superficiales inhibe la fotosíntesis y la respiración, incluso en aquellos sistemas ricos en nutrientes (Pinckney 1992).

En la búsqueda de las relaciones tróficas entre los consumidores y los recursos, el enfoque



estándar parece ser el de buscar correlaciones positivas significativas entre ambos componentes. A nivel de ecosistemas, esto es una suposición válida cuando el sistema está en equilibrio. Sin embargo, la abundancia relativa de los consumidores y los recursos son medidos en una escala menor que la del ecosistema, donde por lo general, los consumidores y los recursos no están presentes en proporciones fijas y en consecuencia, los análisis de correlación conducen a resultados no significativos (Pinckney 1992).

Por esta razón, existen discrepancias entre los resultados obtenidos. Varios estudios han obtenido correlaciones significativas entre la biomasa de las microalgas bentónicas y la meiofauna herbívora, mientras que en otros, no se han encontrado estas correlaciones, sugiriendo que estos consumidores utilizan alguna fuente de alimento alternativa (Pinckney 1992). Como ejemplo de estas discrepancias, Blanchard (1990) encontró que la abundancia de copépodos se correlaciona significativamente con el microfitobentos pero no con el nanofitobentos. Cibic *et al.* (2009) encontraron que el microfitobentos presentaba un patrón similar al de la meiofauna en términos de abundancia en algunos meses del año (Figura 16a) y que los géneros de diatomeas más abundantes presentaban variaciones de sus densidades en función de grupos de depredadores específicos, tales como ocurren entre las diatomeas *Navicula* y *Diploneis* con los kinorincos (Figura 16b) y *Nitzschia* con los copépodos (Figura 16c).

Una característica notable de las comunidades bentónicas es que la meiofauna y las microalgas exhiben una distribución de parches en escala de centímetros. Una posible explicación de la distribución de la meiofauna observada puede estar vinculada a la de sus recursos alimentarios. Si las comunidades de microalgas se distribuyen irregularmente, entonces se espera una distribución irregular de sus consumidores (Admiraal 1984). Al respecto, se ha encontrado una variabilidad alta en el tamaño de los parches que va de 0,5 cm<sup>2</sup> a 191 cm<sup>2</sup> en función del tipo de ambiente, siendo mayores en los sustratos arenosos que en los fangosos (Blanchard 1990, Fleeger *et al.* 1990 y Pinckney 1992).

Otro aspecto a considerar es la adaptación de los organismos consumidores a los ritmos de migración del microfitobentos. Muchos de ellos se han adaptado a realizar el pastoreo durante el día cuando la marea es baja y las microalgas son más abundantes (Pinckney 1992). Algo notable es que la relación entre la meiofauna y su alimento es muy compleja y difiere en función de su entorno. Por lo que la respuesta de la meiofauna no sólo depende de la disponibilidad y abundancia de alimentos, sino también de la capacidad del consumidor para digerir este material (Cibic *et al.* 2009).

Al respecto, Decho y Castenholz (1986) demostraron que dos especies de copépodos se alimentaban sólo de diatomeas o de bacterias, mientras una tercera especie que ingería diatomeas, solo asimilaba bacterias y excretaba los frústulos enteros. Los copépodos harpacticoides se alimentan preferiblemente de diatomeas cuando están disponibles; de lo contrario, ingieren bacterias, ciliados o materia orgánica, dependiendo también de su etapa de vida (Duffy *et al.* 2001).

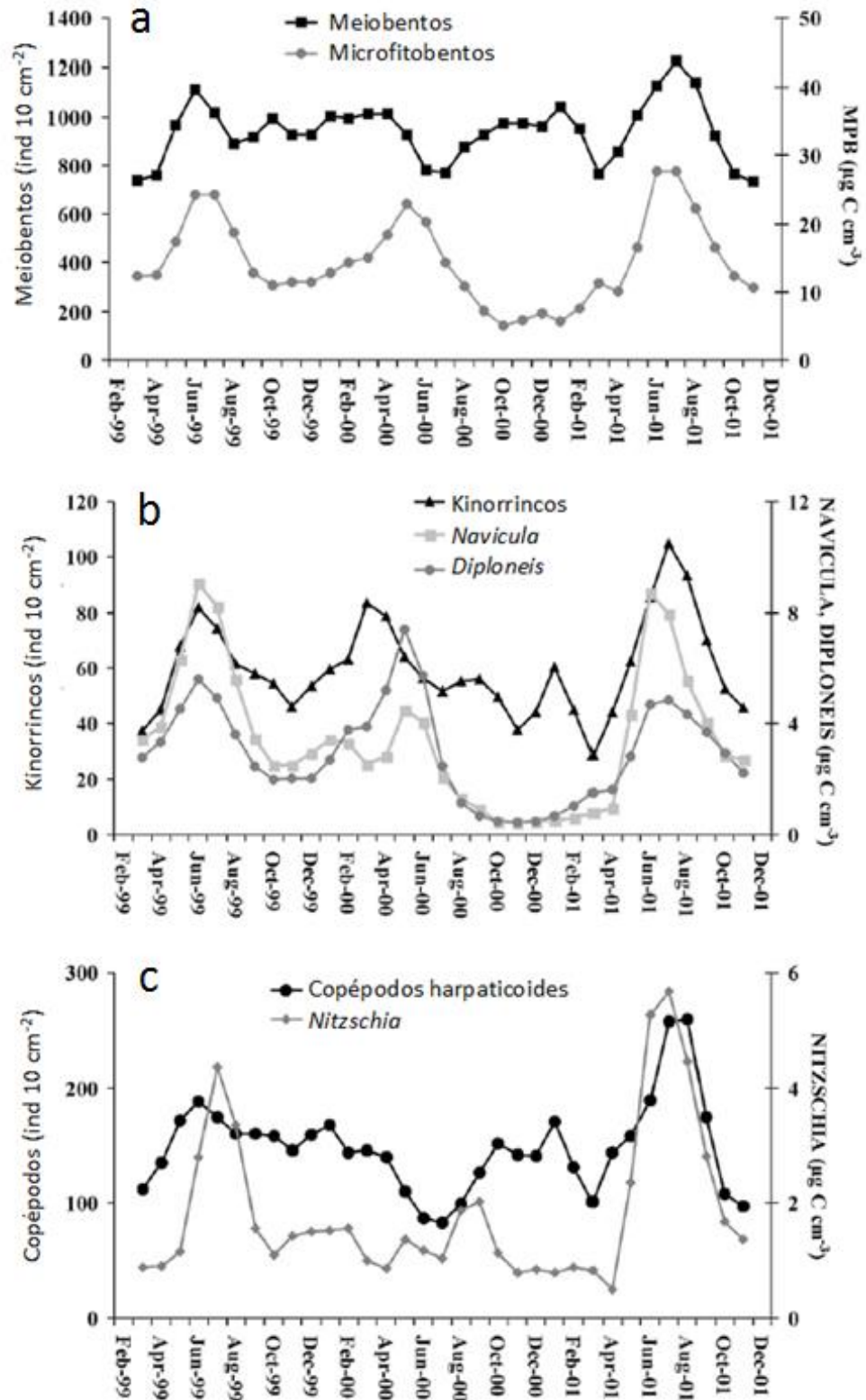


Figura 16. Relación entre la abundancia del microfitobentos y algunos géneros de microalgas con la de la meiofauna (a), kinorrincos (b) y copépodos (c)

Figura: Cibic *et al.* (2009)

En este sentido, el tamaño del alimento es un factor importante para determinar las preferencias alimenticias en los nemátodos bacteriófagos, ya que algunas especies de diatomeas pueden ser muy grandes para ser ingeridas con éxito. La meiofauna probablemente prefiere alimentarse de diatomeas grandes que de numerosas diatomeas pequeñas, donde el aporte energético por esfuerzo realizado es mayor. La ingestión completa de diatomeas no es un requisito previo para el consumo, por ejemplo, muchos nemátodos tienen la capacidad de perforar el frústulo de las diatomeas y remover el contenido intracelular (Cibic *et al.* 2009).

Los isópodos y anfípodos tienen estructuras bucales específicas que les permiten triturar partículas más grandes y seleccionar entre las algas y el detrito. Los anfípodos tienen la capacidad de explotar una amplia variedad de alimentos, formas y tamaños, aunque son consumidores selectivos con una preferencia por material alimenticio más suave (Duffy *et al.* 2001). Esto indica que en organismos selectivos en su alimentación, las variaciones temporales en la biomasa de diatomeas bentónicas son factores importantes que pueden afectar su abundancia, aunque existe una tasa máxima de consumo que se alcanza a una biomasa determinada, lo cual sugiere que las tasas de pastoreo de la meiofauna son respuestas funcionales a los cambios ambientales (Montagna *et al.* 1995, Cibic *et al.* 2009).

En cuanto a organismos menos selectivos, los gastrópodos son herbívoros muy eficientes en las biopelículas, ya que son capaces de reducir la biomasa de algas con sus rádulas en una escala espacial más grande. Estas diferencias en la selectividad trófica están probablemente relacionadas con el tipo de alimentación y las diferentes morfologías de las piezas bucales de los invertebrados. Las especialidades de alimentación no sólo existen entre grupos, sino también dentro de ellos. Por ejemplo, algunos nemátodos tienen piezas bucales especializadas que van desde una boca con forma de pipeta para succionar bacterias y microalgas pequeñas, hasta una faringe dentada con el fin de romper alimentos más grandes (Aberle 2004).

Por otra parte, las microalgas también pueden mostrar adaptaciones ligadas a la depredación. Por ejemplo, las especies del género *Navicula* son células postradas ampliamente extendidas en las planicies intermareales que sirven de alimento preferente de varios organismos constituyentes de la meiofauna, por lo que las variaciones en su densidad pueden relacionarse con un pastoreo eficiente y altamente selectivo (Admiraal *et al.* 1983, Agatz *et al.* 1999). El género *Synedra* tiene la capacidad de adherirse a las superficies formando biopelículas mucilaginosas que les permite crecer en sustratos inestables y evitar ser depredado tan fácilmente. De hecho sus mayores depredadores son los caracoles por su capacidad de raspar sustratos duros (Aberle 2004).

Finalmente, se muestra una red trófica en la que ciliados de sistemas arenosos consumen una variedad de microalgas con cierta selectividad de acuerdo al tamaño. A pesar de la complejidad observada en esta figura, no se consideran otros tipos de organismos consumidores de microalgas bentónicas, los cuales aumentarían considerablemente la magnitud y diversidad de relaciones tróficas, típicas de estos ecosistemas (Fenchel 1969) (Figura 17).

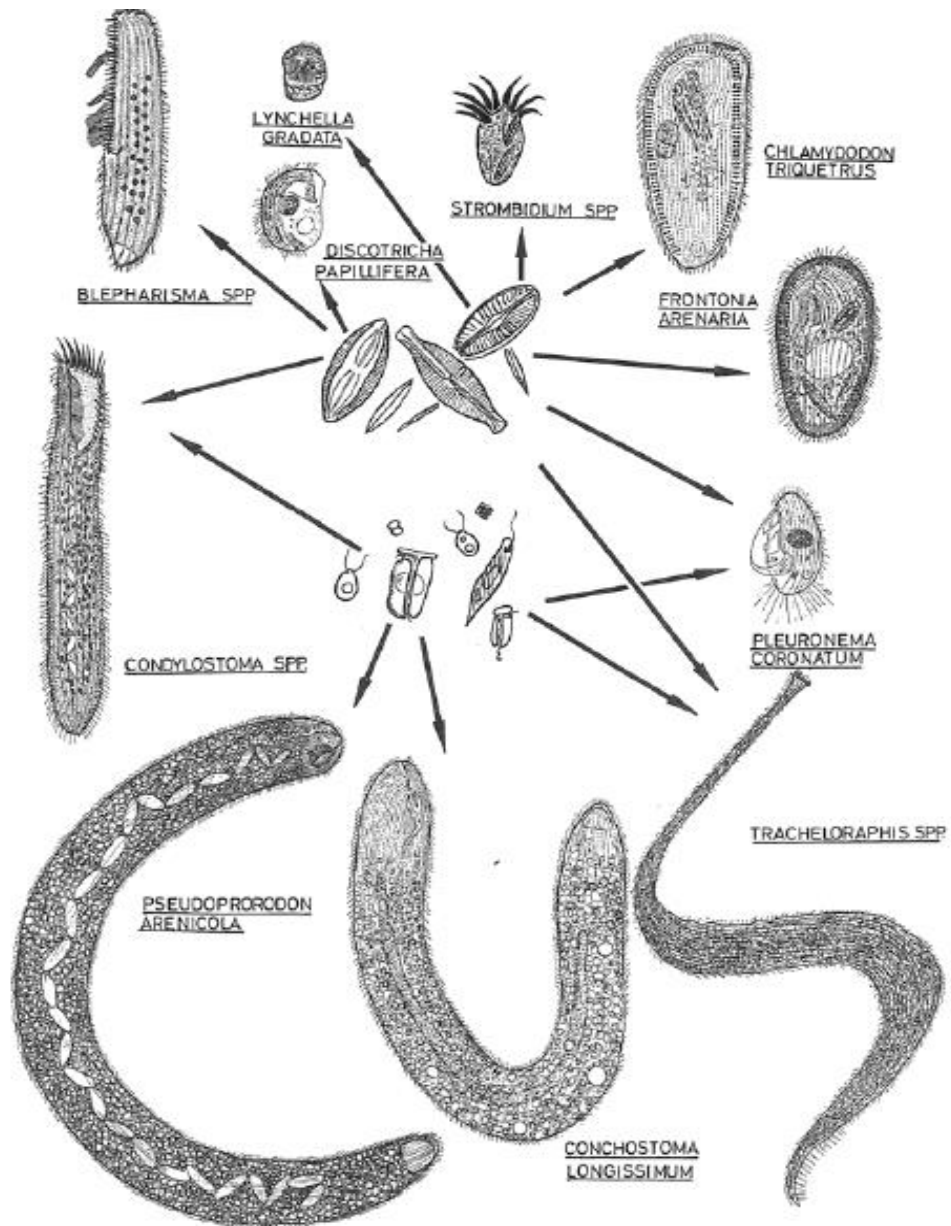


Figura 17. Ciliados herbívoros más importantes en los sedimentos arenosos superficiales

Fuente: Fenchel (1969)

## VARIACIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL DEL MICROFITOBENTOS

### Variación espacial de la composición y abundancia del microfitobentos

Tanto la abundancia como la composición del microfitobentos tienen variaciones a diferentes escalas temporales y espaciales. En general, ellos se distribuyen en los primeros 5 y 10 mm de los sedimentos con una variación media de  $10^5$  células/cm<sup>3</sup> a  $10^7$  células/cm<sup>3</sup>, llegando a alcanzar una densidad de  $10^9$  células/cm<sup>3</sup> (Schmidt *et al.* 1998).

La mayoría de los estudios sobre la variación espacial del microfitobentos se ha concentrado exclusivamente en el grupo taxonómico más dominante, el de las diatomeas. Esto se debe a que tienen tasas moderadas de producción de biomasa específica y relativamente bajas de fijación de nitrógeno, por lo que todavía no se conoce bien cómo es la distribución espacial de la abundancia relativa del resto de los componentes de esta comunidad (Janousek 2005).

El microfitobentos muestra una estructura espacial tanto horizontalmente en la superficie del sedimento, que va de milímetros a miles de kilómetros como verticalmente, a través de las capas del sedimento (de  $\mu\text{m}$  a mm) (Janousek 2005). Horizontalmente, a escalas inferiores al metro, la agregación es una característica importante, en el que las comunidades se distribuyen en parches que forman un mosaico a escalas superiores (Janousek 2005). Estos parches son altamente variables en talla y frecuencia, por lo que las comunidades bentónicas forman mosaicos complejos que interactúan con grados de intensidad variable (Pinckney 1992, Spilmont *et al.* 2011).

En la Figura 18 A, B, C y D, se observan la concentración de clorofila estimada en varias muestras dentro de cuatro cuadratas de 1 m<sup>2</sup> separadas entre sí por una distancia de 4 m, los cuales indican la heterogeneidad espacial en la distribución de la biomasa del microfitobentos. Se observan pequeños parches con concentraciones de clorofila variable entre 0 y 58 mg m<sup>-2</sup> dentro de cada cuadrata y diferencias notables entre cada área a pesar de su cercanía. Estos patrones espaciales proporcionan información importante sobre los mecanismos que regulan la biodiversidad de estos organismos que deben ser considerados en el diseño de los estudios ecológicos del microfitobentos (Seuront y Spilmont 2002, Cerná 2010).

Otros ejemplos son el estudio de Varela y Penas (1985), quienes encontraron que la biomasa varió entre 6 y 18  $\mu\text{g cm}^{-2}$  de clorofila en un área de 0,25 m<sup>2</sup> y el de Shaffer y Onuf (1985), los cuales encontraron un coeficiente de variación entre 35 % y 63 %, al estimar la producción por unidad de área en 28 núcleos separados entre sí por 15 cm de distancia en un área de 0,25 m<sup>2</sup> en diferentes sedimentos en Ventura County en California (EEUU). Estos estudios demuestran la distribución heterogénea de estos organismos a esta escala espacial.

El patrón de parches a esta escala espacial es el resultado de la relación de factores endógenos como: el crecimiento, la migración, el reclutamiento y la muerte del microfitobentos con procesos exógenos como: las mareas, el hidrodinamismo, la microtopografía, el tipo de sedimento, la competencia interespecífica e intraespecífica por nutrientes y el pastoreo, los cuales pueden actuar para disminuir y aumentar su biomasa (Aller *et al.* 2001, Seuront y

Spilmont 2002, Cerná 2010).

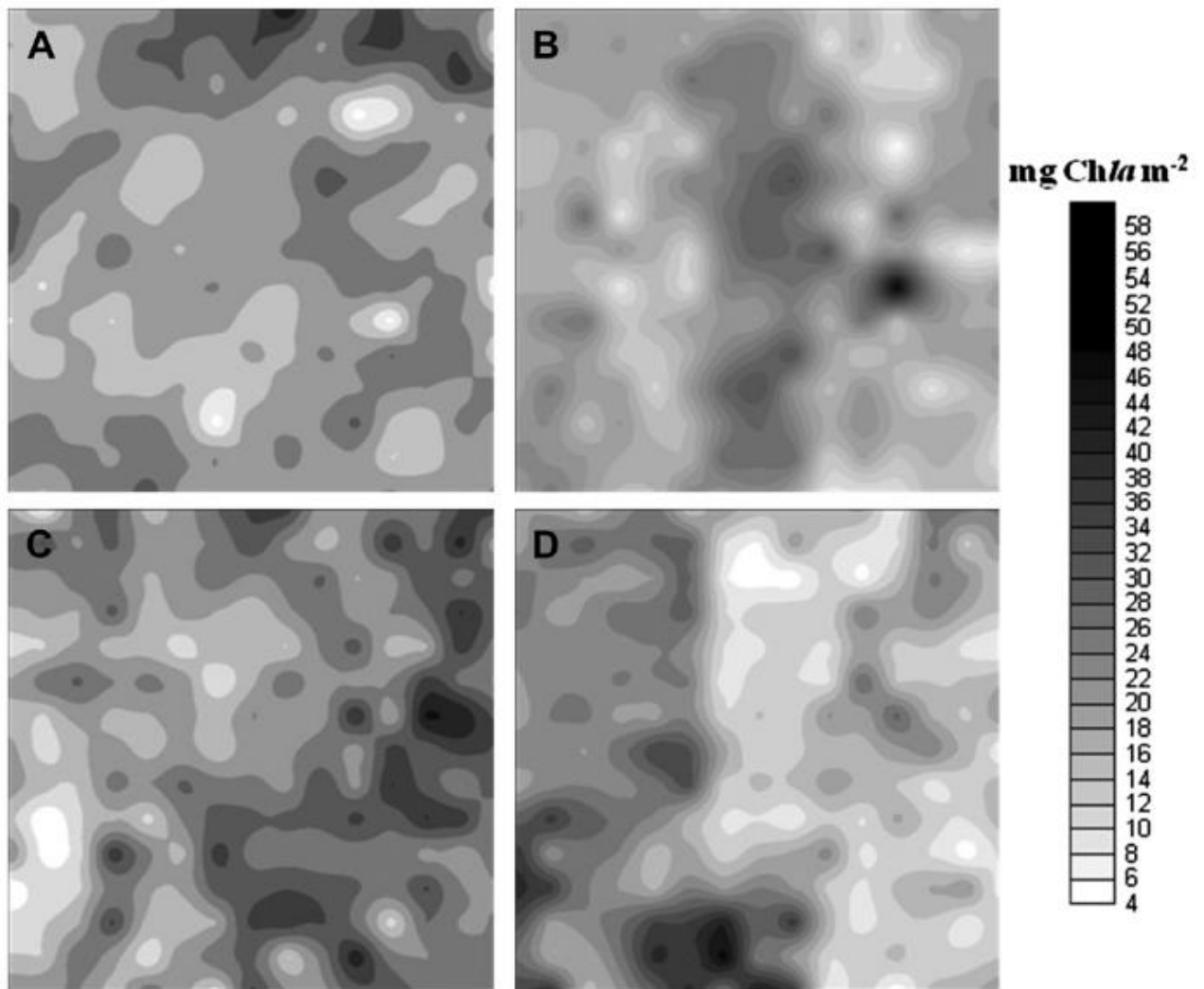


Figura 18. Heterogeneidad espacial en la distribución de la biomasa del microfitobentos a una microescala

Fuente: Spilmont *et al.* (2011)

En una mesoescala que varía de metros a decenas de metros, investigaciones diversas sugieren que las causas de la variabilidad de su biomasa y composición de especies son las variaciones de la textura y el relieve de la superficie de los sedimentos o de los nutrientes, la radiación y los gradientes de salinidad, no estando relacionado con las interacciones ecológicas como en el caso de la microescala (Wolff 1979, van der Wal *et al.* 2010).

En una macroescala (100 a 1000 km), las diferencias están principalmente influidas por la hidrodinámica, la textura y la composición del sustrato rocoso (Cerná 2010). El estudio realizado por van der Wal *et al.* (2010) pone en evidencia patrones a gran escala de la biomasa

microfitobentónica, que demuestran que la duración de emersión por las mareas y el tipo de sedimento explica en gran medida su variabilidad espacial dentro de los ecosistemas a esta escala. En escalas espaciales aún más grandes, los efectos de la latitud, así como los gradientes de temperatura y la duración del día pueden ser factores importantes en su distribución.

Además de la variabilidad demostrada en esta escala, algunas investigaciones sugieren un grado alto de superposición de la composición taxonómica entre zonas geográficas separadas por cientos de miles de kilómetros (Sullivan y Currin 2000). De hecho, variaciones en la biomasa del microfitobentos en hábitats distintos pero adyacentes pueden ser más intensas que en áreas con distancias geográficas muy largas (Moncreiff y Sullivan 2001).

Tal homogeneidad en la composición florística refleja índices altos de dispersión entre hábitats a escalas espaciales grandes producidos por el efecto de las corrientes marinas y de la fauna que funciona como vector (Finlay y Clarke 1999). Por otra parte, la similitud florística aparente a gran escala desde una perspectiva morfológica puede enmascarar verdaderas diferencias regionales en los genotipos de microalgas, debido a que la morfología puede sobreestimar la diversidad genética (Janousek 2005).

Además de la variación horizontal de estas comunidades, se han realizado estudios sobre su distribución en microgradientes verticales en las capas más superficiales de los sedimentos. Su distribución está relacionada a los límites de migración vertical, los cuales dependen del tipo de sedimento y la localidad. Aunque por lo general, se reportan migraciones a una profundidad cercana los 2 mm, también se han encontrado microalgas a 15 mm de profundidad en sedimentos fangosos y a 15 cm en arenosos, aunque muchas veces, las microalgas que se encuentran por debajo del primer milímetro más superficial son incapaces de realizar fotosíntesis (Joint *et al.* 1982). En los sedimentos fangosos del estuario North Inlet, la migración disminuía a medida que aumentaba la profundidad, encontrándose el menor componente migratorio a los 5 mm (Pinckney 1992).

Las microalgas y bacterias fotosintéticas habitan en los primeros milímetros de los sedimentos debido al agotamiento rápido del oxígeno y la luz, por lo que su biomasa se reduce drásticamente a partir del primer milímetro (Figura 19). Estos microgradientes proveen capas estratificadas con condiciones fisicoquímicas diferentes que determinan la zonificación del microfitobentos. Por ejemplo, en un perfil de profundidad genérico de los sedimentos marinos, se obtiene una capa superficial de diatomeas y de otros grupos taxonómicos en menor abundancia, un estrato más profundo de cianobacterias, seguido por un estrato final del fotobacterias anóxicas que pueden vivir en un ambiente con niveles bajos de oxígeno y presencia de sulfuros (Stal *et al.* 1985, Underwood y Kromkamp 1999) (Figura 20).

Además de lo anteriormente expuesto, Janousek (2005) considera una división de la columna del sedimento en tres zonas verticales discretas: una primera zona epibentónica en la interfase agua-sedimento, una capa superior de sedimento aeróbico que no tiene más de unos pocos milímetros de espesor y una sub-superficial anóxica pero fótica, rica en sulfuros.

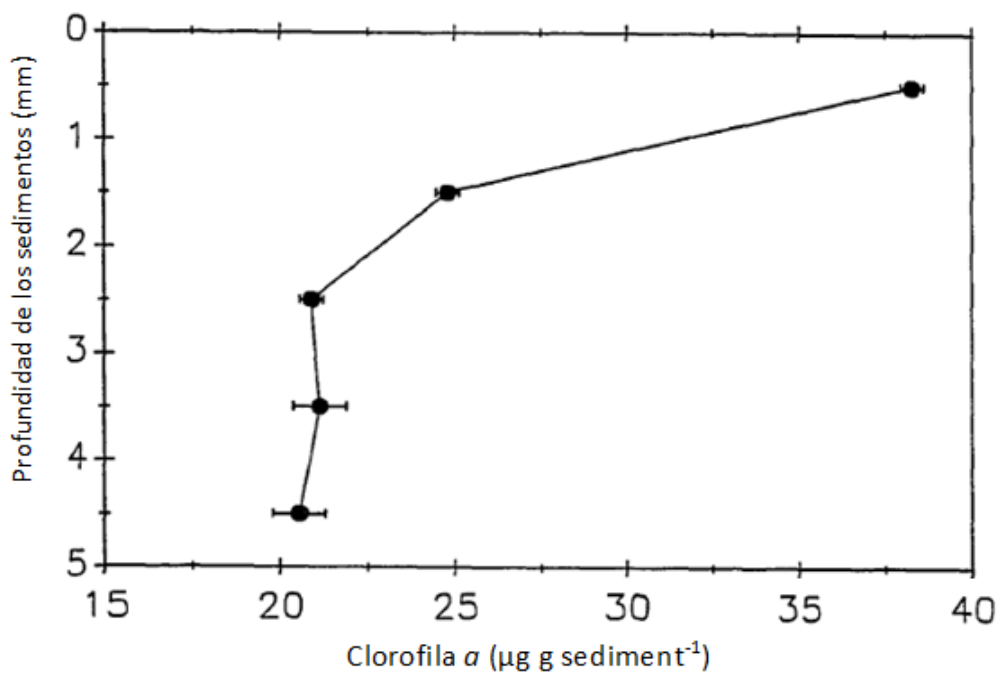


Figura 19. Distribución vertical de la biomasa de microalgas bentónicas en los sedimentos

Fuente: Pinckney (1992)

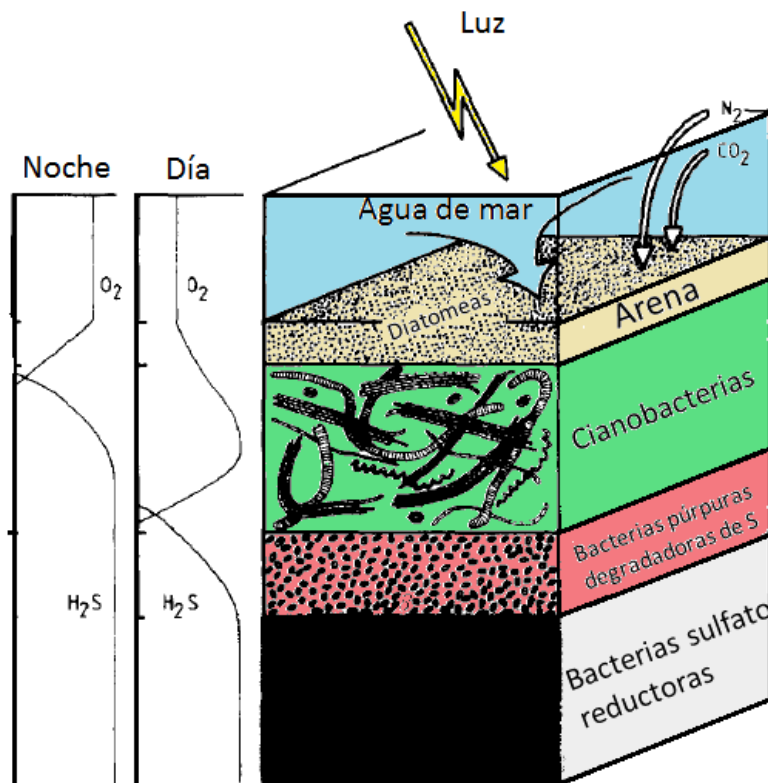


Figura 20. Modelo de capas microbianas en los sedimentos

Fuente: Stal *et al.* (1985)



## Variación temporal de la composición y abundancia del microfítobentos

Al igual que en la distribución espacial del microfítobentos, existen variaciones en la composición y abundancia de estos organismos a diferentes escalas temporales, que van de interdiaria a anuales. Su abundancia a una microescala, está relacionada con la migración vertical diaria de las microalgas a las capas subsuperficiales de los sedimentos (Pinckney 1992), que ocurre a una velocidad en el orden de 10 a 90 mm h<sup>-1</sup>, lo cual es suficiente para generar cambios en la biomasa a nivel superficial durante el día (Round 1971, Pinckney y Zingmark 1993).

En la zona intermareal, esta variación interdiaria en función de la migración está condicionada al fotoperíodo y a los ciclos de marea (Pinckney 1992). Cuando los sedimentos quedan expuestos en marea baja, las microalgas móviles representadas en mayor proporción por las diatomeas epipélicas, se desplazan hacia la superficie y descienden hacia el interior de los sedimentos cuando comienza el periodo de marea alta. Esto les permite evitar su resuspensión y reducir la depredación, aunque se ha demostrado la sincronización con la migración de los copépodos depredadores (Joint *et al.* 1982).

La porción no migratoria de la comunidad, que oscila cerca del 60 %, está representada por las diatomeas epipsámmicas, las cianobacterias y las clorofitas. Esta porción aunque no presenta cambios durante el día, presenta variaciones estacionales en el año, relacionadas con otros factores ambientales (Pearse 1977).

Al respecto, en las zonas tropicales, la biomasa de microfítobentos es mayor en la época de sequía y menor en la de lluvias (Neely 2008). En regiones templadas, que está condicionada a la estacionalidad, la biomasa microfítobentónica muestra máximos en primavera y verano seguido por un declive a niveles relativamente constantes durante la primavera tardía y el otoño, similares a los que presenta el fitoplancton (de Jonge y Cojin 1994, Nozaki *et al.* 2003), aunque en algunos ecosistemas templados no se ha encontrado variación estacional alguna o se evidencia un patrón distinto, tal como el observado por Tirok y Scharler (2013) en un estuario en Sudáfrica, donde los niveles más altos de biomasa se obtienen en otoño y los más bajos en verano (Figura 21).

Por su parte, se ha observado que cuando ocurre una perturbación, la sucesión comienza con microalgas de los géneros: *Navicula*, *Fragilaria* y *Synedra* en primavera y culminan en verano con la dominancia de especies de otros géneros, tales como: *Amphora* y *Gyrosigma* (Aberle 2004).

Estas variaciones estacionales no sólo ocurren en términos de biomasa sino también han sido demostradas en términos de composición. Por ejemplo, se ha conseguido la dominancia de grupos particulares de diatomeas, clorofitas y cianofitas en áreas costeras diferentes durante el verano (Yallop *et al.* 1994, Nozaki *et al.* 2003). de Jonge y Colijn (1994) demostraron la ocurrencia de fluctuaciones interanuales en los niveles taxonómicos de género y especie relacionados al proceso de sucesión estacional. De hecho, Cibic *et al.* (2012) en su estudio realizado en los sedimentos del golfo de Trieste en Italia, obtuvieron abundancias superiores en

verano representadas por los géneros *Nitzschia* y *Navicula* (Figura 22a) pero cuando estas disminuyeron, aumentaron las de otros géneros, tales como *Diploneis*, *Amphora* y *Pleurosigma* (Figura 22b).

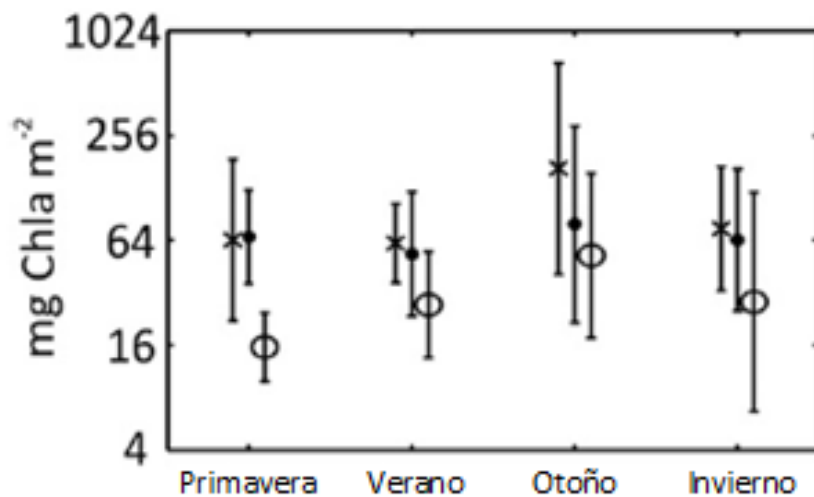


Figura 21. Biomasa del microfitobentos marino en diferentes estaciones del año y durante 8 años en un estudio realizado en el estuario de Santa Lucía en Sudáfrica

Fuente: Tirok y Scharler (2013)

Asimismo, Currin y Paerl (1998) encontraron cambios estacionales en la composición taxonómica de cianobacterias presentes en las praderas de *Spartina* (Magnoliophyta, Poaceae). A pesar de que la variación estacional en la composición de los grupos funcionales es menos conocida, Pinckney *et al.* (1995) observaron durante el transcurso de un año, un aumento de la abundancia relativa de cianobacterias durante los meses de verano y mayor dominancia de diatomeas durante los meses de invierno. Sin embargo, varios estudios han demostrado que los inviernos tienden a caracterizarse por densidades mayores de diatomeas y algas verdes, mientras que las cianobacterias y euglénidos son más comunes en el verano (Janousek 2005).

A escalas temporales mayores a un año, se han realizado pocos estudios sobre la variación de estas comunidades. Sin embargo, Stal *et al.* (1985) observaron un cambio en la composición de la comunidad de cianobacterias, dominada en el primer año por *Oscillatoria* y en el segundo por *Microcolens* en un estudio realizado en el mar del Norte durante 2,5 años. Peletier (1996) encontró cambios a largo plazo en la composición de especies de la comunidad de diatomeas en una marisma con poca riqueza de especies en el centro de Europa, después de una reducción de los aportes de nutrientes antropogénicos al estuario.

A escalas temporales superiores a los 5 años, no se han publicado investigaciones. Sin embargo, a pesar que las poblaciones microfitobentónicas experimentan un crecimiento muy rápido y se espera que los cambios en su estructura comunitaria ocurran principalmente a escalas de tiempo cortas, no se debe ignorar la variación temporal de estas comunidades a largo plazo

para entender los procesos de los ecosistemas (Underwood y Paterson 1993).

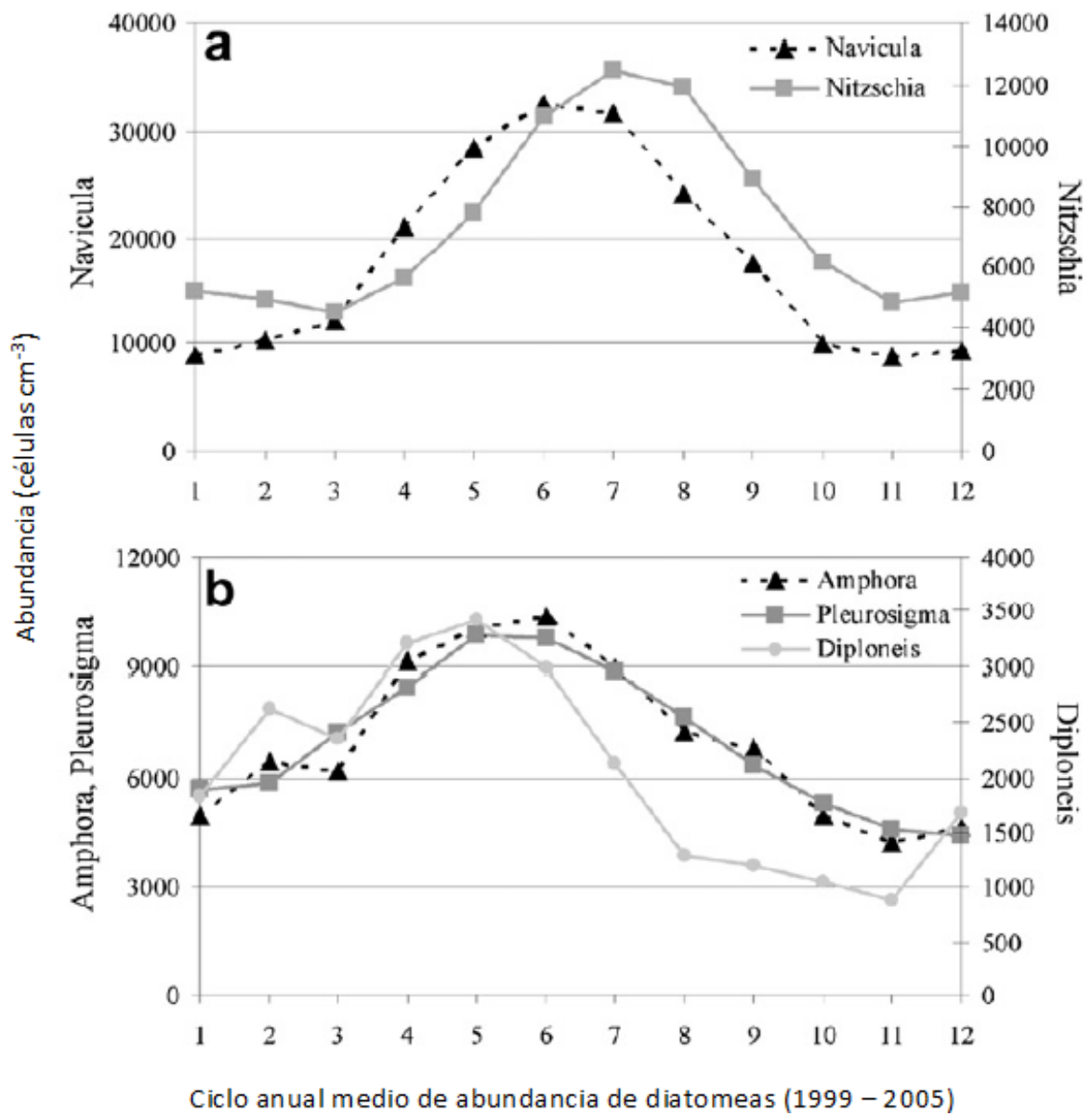


Figura 22. Ciclo anual medio de los géneros más representativos del microfítobentos del golfo de Trieste en Italia

Fuente: Cibic *et al.* (2012)

## LINEAMIENTOS DE LA INVESTIGACIÓN ENMARCADA EN EL PROYECTO DE LA TESIS DOCTORAL

El microfítobentos marino y costero incluye todos los productores primarios microscópicos descritos para los ecosistemas marinos y costeros, tales como las diatomeas, dinoflagelados, cianobacterias, euglenofitas y clorofitas (MacIntyre y Cullen 1995). Estos organismos viven en la interfase agua-sedimento, una zona en la cual existen fuertes gradientes de las variables fisicoquímicas, los cuales regulan su biomasa y composición y se acumulan en los primeros milímetros de los sedimentos u otros fondos, incluyendo sustratos artificiales (Colijn y de Jonge 1984, MacIntyre *et al.* 1996, Boogert *et al.* 2006).

Estas microalgas juegan un papel importante en estos ambientes, debido a que son la base de las redes tróficas bentónicas y transforman la energía química en biomasa a partir de la fotosíntesis, aunque pueden comportarse como heterótrofos en presencia de concentraciones altas de materia orgánica (Madigan *et al.* 1999). De hecho, la producción primaria de las microalgas bentónicas en los ecosistemas marinos, representa la mayor fuente de energía disponible para los niveles tróficos más altos que habitan en el fondo, excediendo en algunos casos la del fitoplancton (Blanchard *et al.* 2001).

Otro aspecto a considerar es el papel del microfítobentos en la estabilización de los sedimentos. Aunque las microalgas forman una matriz mucilaginosa sobre la superficie de los sedimentos, para mantener una fuente de energía y como mecanismo de transporte, este fenómeno favorece la deposición de sedimentos, disminuye la erosión, inmoviliza compuestos tóxicos y protege a los otros microorganismos de la herbivoría y de la acción de bacterias patógenas (Stal *et al.* 2010).

Su composición y abundancia depende de múltiples variables ambientales y biológicas, siendo los más importantes: la luz, la temperatura, la salinidad, el tipo de sedimento, las corrientes, las mareas, los gases disueltos, los nutrientes y las interacciones ecológicas, tales como la competencia y la herbivoría (Underwood 1994, Van der Grinten *et al.* 2004, Jesus *et al.* 2006).

Estas variables causan cambios en la abundancia y composición del microfítobentos a diferentes escalas temporales y espaciales (Schmidt *et al.* 1998). Espacialmente, el microfítobentos muestra una estructura tanto horizontal en la superficie del sedimento, que va de milímetros a miles de kilómetros como vertical, a través de las capas del sedimento que va de  $\mu\text{m}$  a mm (Janousek 2005). Una de las particularidades en su distribución es la agregación, donde las comunidades se distribuyen en parches, altamente variables en talla y frecuencia, que forman un mosaico a escalas superiores (Pinckney 1992, Janousek 2005, Spilmont *et al.* 2011).

Temporalmente, la composición y abundancia de estos organismos varía a diferentes escalas, que van de interdiaria a anuales (Round 1971, Pinckney y Zingmark 1993). En la zona intermareal, esta variación interdiaria está condicionada al fotoperíodo y a los ciclos de marea (Pinckney 1992). A una escala anual, en las zonas tropicales, la biomasa de microfítobentos es mayor en la época de sequía y menor en la de lluvias, mientras que en las regiones templadas, las cuales están condicionadas a la estacionalidad, la biomasa microfítobentónica muestra máximos en primavera y verano seguido por un declive durante la primavera tardía y el otoño,

similares a los que presenta el fitoplancton (de Jonge y Cojin 1994, Nozaki *et al.* 2003, Neely 2008).

Para conocer la variabilidad de la producción microbentónica y de su composición de especies es necesario establecer una escala espacial y temporal adecuada durante su estudio. Asimismo, es importante determinar un intervalo amplio de variables ambientales, que incluya las fisicoquímicas y las biológicas, para determinar cuáles son los factores que regulan su dinámica comunitaria. De esta manera, conocer los cambios en la diversidad y la composición de las comunidades permite la comprensión de los patrones espaciales y temporales de los procesos de los ecosistemas.

En función de esto, Janousek (2005) plantea que los estudios ecológicos de estos organismos deben responder lo siguiente: (1) ¿Cuál es la magnitud de la variación espacial y temporal en la composición y la diversidad a diferentes escalas? (2) ¿Qué factores biológicos y ambientales estructuran la composición y la diversidad de las comunidades? (3) ¿Cuáles son las respuestas fisiológicas y ecológicas de los grupos funcionales individuales a la variación ambiental? (4) ¿Cuáles son las principales interacciones biológicas entre las especies y grupos funcionales que definen la composición de la comunidad? (5) ¿Qué efectos hacen cambios en la diversidad y en los procesos a nivel de ecosistema? y (6) ¿Cómo los patrones espaciales y temporales, las respuestas fisiológicas a los cambios ambientales y las respuestas funcionales interactúan para dar forma a la dinámica de todo el ecosistema?

En virtud de lo antes expuesto y considerando que se han realizado pocos estudios sobre el microfitobentos marino en el Mar Caribe y el Atlántico Occidental, e incluso en el país, se propone una investigación enmarcada en el proyecto de tesis doctoral para conocer la composición de especies del microfitobentos y su variabilidad espacial y temporal relacionada a variables fisicoquímicas de interés. Se propone, estudiar su interacción con el fitoplancton y con los organismos consumidores en una porción de las costas marinas del estado Miranda donde pueda estudiarse estos fenómenos a diferentes escalas espaciales durante un año.

El área de estudio se localiza en la zona marina y costera del estado Miranda que comprende desde Chirimena hasta Puerto Francés, que es influida por la descarga del río Tuy. Esta zona se encuentra en la región centro-Norte de la República Bolivariana de Venezuela, en el municipio Brión, sub-región de Barlovento, estado Miranda (Figura 23). La costa mirandina se extiende unos 165 km y limita al Occidente con el estado Vargas y al Oriente con el estado Anzoátegui. Es un área heterogénea porque presenta costas profundas, someras, lagunas costeras y la desembocadura de ríos.

Fisiográficamente, esta zona se asienta en las estribaciones finales de la Cordillera de la Costa y se caracteriza por ser una zona costera con numerosas ensenadas formadoras de playas por desembocaduras de ríos y quebradas. La geología está representada por rocas metamórficas, fuertemente plegadas, con fallas normales de dirección noreste – sureste y la vegetación está representada por una diversidad de formaciones vegetales, que incluye: bosques tropicales siempre verde, matorrales, espinares, herbazales, palmares y manglares. Los vientos predominantes son los vientos alisios (dirección NE-SW). La precipitación media anual está

entre 2.000 y 3.000 mm y su temperatura promedio en el agua es de 25 °C en abril y 28 °C en octubre.

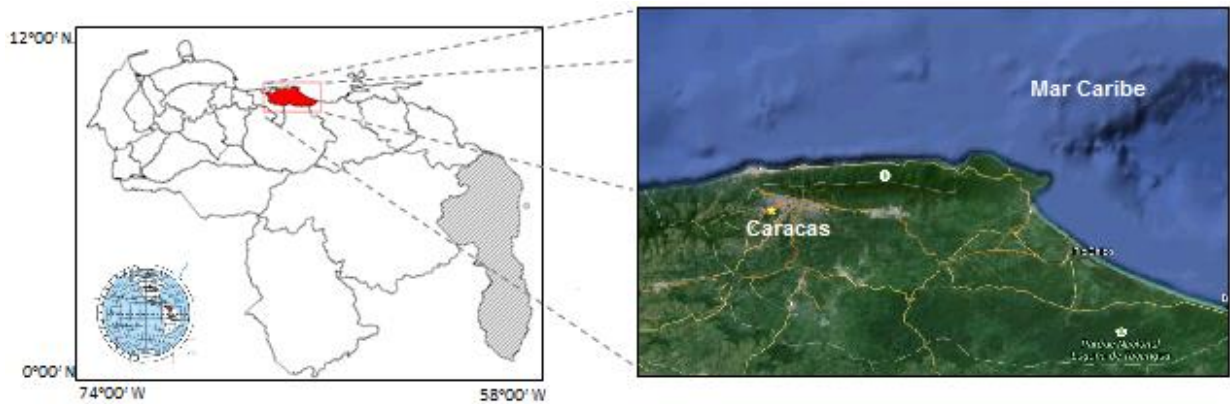


Figura 23. Imagen satelital de la zona marino costera del municipio Brion, estado Miranda, mostrando la situación relativa nacional, regional y las zonas de muestreo

En cuanto a las corrientes marinas, éstas presentan un patrón diferencial debido al accidente topográfico de Cabo Codera, aunque por lo general, el patrón de corriente es en dirección Este-Oeste (Viale-Rigo *et al.* 1999). Esta región presenta una alta carga sedimentaria proveniente de los ríos Unare y Tuy, además de fondos fangosos, formaciones de manglar y playas arenosas (Capobianco *et al.* 2008).

Esta investigación representaría el inicio de una nueva línea de investigación en el país en cuanto a la dinámica comunitaria del microfitorbentos y sus interacciones con otros organismos, incluyendo los niveles tróficos superiores que dependen de ellas.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aberle, N. 2004. The microphytobenthos and its role in aquatic food webs. Tesis de doctorado. der Christian-Albrechts-Universität. 150 pp.
- Admiraal, W., Peletier, H. y Zomer, H. 1982. Observations and experiments on the population dynamics of epipelagic diatoms from an estuarine mudflat. *Estuar. Coastal Shelf Sci.* 14: 471 – 487.
- Admiraal, W., Bouwman, L., Hoekstra, L. y Romeyn, K. 1983. Qualitative and quantitative interactions between microphytobenthos and herbivorous meiofauna on a brackish intertidal mudflat. *Znt. Rev. Ges. Hydrobiol.* 68: 175 – 191.
- Admiraal, W. 1984. The ecology of estuarine sediment inhabiting diatoms. *Prog. Phycol. Res.* 3: 269.
- Agatz, M., Asmus, R. y Deventer, B. 1999. Structural changes in the benthic diatom community along an eutrophication gradient on a tidal flat. *Helgoland Mar. Res.* 53: 92 - 101.
- Aguilar, A., Okolodkov, Y., Merino, F., Osorio, I. y Herrera, J. 2014. Variación espacial de dinoflagelados bentónicos/epifíticos en aguas costeras del norte de Yucatán (agosto de 2011). En: Botello, A., von Osten, J., Benítez, J. y Gold, G. (eds). Golfo de México. Contaminación e impacto ambiental: diagnóstico y tendencias. UAC, UNAM-ICMYL, CINVESTAV-Unidad Mérida. p. 147 - 160.
- Aller, R., Aller, Y. y Kemp, P. 2001. Effects of particle and solute transport on rates and extent of remineralization in bioturbated sediments. En: Aller, J., Woodin, S. y Aller, R. (eds.). *Organism – Sediment Interactions*. University of South Carolina Press. pp. 315 – 333.
- Alsterberg, C., Sundbäck, K. y Larson, F. 2007. Direct and indirect effects of an antifouling biocide on benthic microalgae and meiofauna. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 351: 56 – 72.
- Amspoker, M. y McIntyre, C. 1978. Distribution of intertidal diatoms associated with sediments in Yaquina estuary, Oregon. *J. Phycol.* 14: 387 – 395.
- Australian Online Coastal Information. 2015. Sediment trapping and stabilisation. Disponible en: [http://www.ozcoasts.gov.au/conceptual\\_mods/processes/sediment.jsp](http://www.ozcoasts.gov.au/conceptual_mods/processes/sediment.jsp) [04-04-2015]
- Baillie, P. 1987. Diatom size distributions and community stratification in estuarine intertidal sediments. *Est. Coast. Shelf Sci.* 25: 193 – 209.
- Barranguet, C., Kromkamp, J. y Peene, J. 1998. Factors controlling primary production and photosynthetic characteristics of intertidal microphytobenthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 173: 117 – 126.
- Bartoli, M., Nizzoli, D. y Viaroli, P. 2003. Microphytobenthos activity and fluxes at the sediment-water interface: interactions and spatial variability. *Aquatic Ecol.* 37: 341 – 349.
- Baustian, M., Rabalais, N., Morrison, W. y Turner, E. 2013. Microphytobenthos along the

Louisiana continental shelf during mid-summer hypoxia. *Continental Shelf Research*. 52: 108 – 118.

Bidigare, R., Kennicutt II, M. y Brooks, J. 1985. Rapid determination of chlorophylls and their degradation products by high-performance liquid chromatography. *Limnol. Oceanogr.* 30: 432 – 435.

Billerbeck, M., Roy, H., Bosselmann, K. y Huettel, M. 2007. Benthic photosynthesis in submerged Wadden Sea intertidal flats. *Estuar. Coastal Shelf Sci.* 71: 704 – 716.

Blackford, J. 2002. The influence of microphytobenthos on the Northern Adriatic ecosystem: a modelling study. *Estuar. Coastal Shelf Sci.* 55: 109 – 123.

Blanchard, G. 1990. Overlapping microscale dispersion patterns of meiofauna and microphytobenthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 68: 101 – 111.

Blanchard, G., Guarini, J., Orvain, F. y Sauriau, P. 2001. Dynamic behavior of benthic microalgal biomass in intertidal mudflats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 264: 85 – 100.

Blanco, A., Nadaoka, K. y Yamamoto, T. 2008. Planktonic and benthic microalgal community composition as indicators of terrestrial influence on a fringing reef in Ishigaki Island, Southwest Japan. *Mar. Environ. Res.* 66: 520 – 535.

Bonilla, S., Rautio, M. y Vincent, W. 2009. Phytoplankton and phytobenthos pigment strategies: implications for algal survival in the changing Arctic. *Polar Biol.* 32: 1293 – 1303.

Boogert, N., Paterson, D. y Laland, K. 2006. The implications of niche construction and ecosystem engineering for conservation biology. *Biosciences*. 57(7): 570 – 578.

Brito, A., Newton, A., Fernandes, T. y Tett, P. 2011. The role of microphytobenthos on shallow coastal lagoons: a modelling approach. *Biogeochemistry*. 106: 207 – 228.

Brotas, V., Cabrita, T., Portugal, A., Serôdio, J. y Catarino, F. 1995. Spatio-temporal distribution of the microphytobenthic biomass in intertidal flats of Tagus Estuary (Portugal). *Hydrobiologia*. 300/301(1): 93 – 104.

Cadée, G. y Hegeman, J. 1974. Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 8: 260 - 291.

Cahoon, L. 1999. The role of benthic microalgae in neritic ecosystems. *Oceanography and Mar. Biol: An Annual Review*. 37: 47 – 86.

Cahoon, L. 2006. Upscaling primary production estimates: regional and global scale estimates of microphytobenthos production. En: Kromkamp, J., De Brouwer, J. Blanchard, G., Forster, R. y Creach, V. (eds). *Functioning of microphytobenthos in estuaries*. Royal Netherlands Academy of Arts and Science. pp. 99 – 108.

Cambra, J., Ector, L. y Sabater, S. 2008. Protocolos de muestreo y análisis para fitobentos. En:



Duran, C. y Pardos, M. (eds). Metodología para el establecimiento del estado ecológico según la directiva marco del agua en la Confederación Hidrográfica del Ebro. Ministerio de Medio Ambiente, España. 234 pp.

Campbell, J., Graham, M., Irwin, A. y Lockett, J. 1996. The natural history of Nova Scotia: topics & habitats. Capítulo T10.9 Algae. Página en línea. Disponible en: <http://museum.gov.ns.ca/mnh/nature/nhns/t10/t10-9.htm> [20-01-2011].

Capobianco, J., Cardenas, J., Cruz, J., Dubuc, E., Escasans, D., Gil, L., González, J., Klein, E., Laya, E., Lazo, R., Malavé, L., Martínez, R., Miloslavich, P., Papadakis, J., Posada, J., Ramos, A., Sánchez, D., Villalba, C., Walker, G. y Yerena, E. 2008. Prioridades de PDVSA en la conservación de la biodiversidad en el Caribe Venezolano. Petróleos de Venezuela, S.A.- Universidad Simón Bolívar - The Nature Conservancy. Caracas, Venezuela. 72 p.

Cavada, F. 2005. Composición, abundancia y estructura comunitaria del microfítobentos asociado a la comunidad de corales de la bahía de Puerto Real, isla Puerto Real, Archipiélago de Los Frailes durante el período mayo y junio de 2004. Tesis de grado. Universidad de Oriente. Venezuela, 78 pp.

Cerná, K. 2010. Small-scale spatial variation of benthic algal assemblages in a peat bog. *Limnologica*. 40: 315 – 321.

Cetin, A. 2008. Epilithic, epipellic, and epiphytic diatoms in the Goksu stream: community relationships and habitat preferences. *J. Freshw. Ecol.* 23: 143 – 149.

Charpy, C. y Sournia, A. 1990. The comparative estimation of phytoplanktonic microphytobenthic production in the oceans. *Mar. Microb. Food Webs*. 4: 31 – 51.

Charpy, L., Casareto, B., Langlade, M. y Suzuki, Y. 2012. Cyanobacteria in Coral Reef Ecosystems: A Review. *J. Mar. Biol.* 2012: 1 – 9.

Cibic, T., Blasutto, O., Falconi, C. y Umani, S. 2007. Microphytobenthic biomass, species composition and nutrient availability in sublittoral sediments of the Gulf of Trieste (northern Adriatic Sea). *Estuar. Coastal Shelf Sci.* 75: 50 – 62.

Cibic, T., Blasutto, O. y Bettoso, N. 2009. Microalgal–meiofaunal interactions in a sublittoral site of the Gulf of Trieste (northern Adriatic Sea, Italy): A three-year study. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 370: 144 – 154.

Cibic, T., Comici, C., Bussani, A. y Del Negro, P. 2012. Benthic diatom response to changing environmental conditions. *Estuar. Coastal Shelf Sci.* 115: 158 – 169.

Cloern, J. y Jassby, A. 2010. Patterns and scales of phytoplankton variability in estuarine-coastal ecosystems. *Estuaries and Coasts*. 33: 230 – 241.

Colijn, F. y de Jonge, V. 1984. Primary production on microphytobenthos in the Ems-Dollard estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 14: 185 – 196.

- Connor, M., Teal, J. y Valiela, I. 1982. The effect of feeding by mud snails, *Uvanassa obsoleta* (Say), on the structure and metabolism of a laboratory benthic algal community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 65: 29 – 45.
- Cook, P. y Roy, H. 2006. Advective relief of CO<sub>2</sub> limitation in microphytobenthos in highly productive sandy sediments. *Limnol. Oceanogr.* 51: 1594 – 1601.
- Currin, C. y Paerl, H. 1998. Environmental and physiological controls on diel patterns of N<sub>2</sub> fixation in epiphytic cyanobacterial communities. *Microb. Ecol.* 35: 34 – 45.
- Decho, A. y Castenholz, R. 1986. Spatial patterns and feeding of meiobenthic harpacticoid copepods in relation to resident microbial flora. *Em: Hydrobiologia.* 131: 87 – 96.
- Defew, E., Perkins, R. y Paterson, D. 2004. The influence of light and temperature interactions on a natural estuarine microphytobenthic assemblage. *Biofilms* 1(1): 21 – 30.
- De Jong, L. y Admiraal, W. 1984. Competition between three estuarine benthic diatom species in mixed cultures. *Mar. Ecol.* 18: 269 – 275.
- De Jong, S., Hofman, P. y Sandee, A. 1988. Construction and calibration of a rapidly responding pH mini-electrode: application to intertidal sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 45:187 – 192.
- De Jong, D. y de Jonge, V. 1995. Dynamics and distribution of microphytobenthic chlorophyll-a in the Western Scheldt estuary (SW Netherlands). *Hydrobiologia.* 311: 21 – 30.
- De Jonge, V. 1985. The occurrence of epipsammic diatom populations: A result of interaction between physical sorting of sediment and certain properties of diatom species. *Estuarine Coastal and Shelf Science.* 21: 607 – 622.
- De Jonge, V. y Colijn, F. 1994. Dynamics of microphytobenthos biomass in the Ems estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 104, 185 – 196.
- De Jonge, V. y van Beusekom, J. 1992. Contribution of resuspended microphytobenthos to total phytoplankton in the Ems Estuary and its possible role for grazers. *En : Neth. J. Sea Res.* 30: 91 – 105.
- Delgado, M., De Jonge, V. y Peletier, H. 1991. Experiments on resuspension of natural microphytobenthos populations. *Mar. Biol.* 108: 321 – 328.
- Du, G., Son, M., Yun, M., An, S. y Chung, I. 2009. Microphytobenthic biomass and species composition in intertidal flats of the Nakdong River estuary, Korea. *Estuar. Coastal Shelf Sci.* 82: 663 – 672.
- Duffy, J., MacDonald, K., Rhode, J. y Parker, J. 2001. Grazer diversity, functional redundancy, and productivity in seagrass beds: An experimental test. *Ecology.* 82: 2417 – 2434.
- Dunn, R., Robertson, D., Teasdale, P., Waltham, N. y Welsh, D. 2013. Benthic metabolism and nitrogen dynamics in an urbanised tidal creek: Domination of DNRA over denitrification as a

nitrate reduction pathway. *Estuar. Coastal Shelf Sci.* 131: 271 – 281.

Dyer, K., Christie, M. y Wright, E. 2000. The classification of intertidal mudflats. *Cont. Shelf Res.* 20: 1039 – 1060.

Facca, C., Sfriso, A. y Socal, G. 2002. Changes in abundance and composition of phytoplankton and microphytobenthos due to increased sediment fluxes in the Venice Lagoon, Italy. *Estuar. Coastal Shelf Sci.* 54: 773 – 792.

Feio, M., Aguiar, F., Almeida, S. y Ferreira, M. 2012. AQUAFLOA: A predictive model based on diatoms and macrophytes for streams water quality assessment. *Ecological Indicators.* 18: 586 – 598.

Fenchel, T. 1969. The ecology of marine microbenthos IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated protozoa. *Ophelia.* 6: 1: 1 – 182.

Fenchel, T., King, G. y Blackburn, T. 1998. *Bacterial biogeochemistry: the ecophysiology of mineral cycling.* Editado por Academic Press, New York. EEUU. pp.

Finlay, B. y Clarke, K. 1999. Ubiquitous dispersal of microbial species. *Nature.* 400: 828.

Flanders Marine Institute. 2004. Understanding benthic, pelagic and air-borne ecosystem interactions in shallow coastal seas. Disponible en: <http://www.vliz.be/projects/westbanks/objectives.php#benthic-pelagic> [06-06-15].

Fleeger, J., Palmer, M. y Moser, E. 1990. On the scale of aggregation of meiobenthic copepods on a tidal mudflat. *P.S.Z.N.I. Mar. Ecol.* 11: 227 – 237.

Hargrave, B. 1970. The effect of a deposit-feeding amphipod on the metabolism of benthic microflora. *Limnol. Oceanogr.* 15: 21 – 30.

Harper, M. 1969. Movement and migration of diatoms on sand grains. *Brit. Phycol. J.* 4: 97 – 103.

Hellebust, J. y Lewin, J. 1977. Heterotrophic nutrition. *Bot. Monogr.* 13: 169 – 197.

Hernández-Almeida, O., Herrera-Silveira, J. y Merino-Virgilio, F. 2013. Nueve nuevos registros de diatomeas bentónicas de los géneros *Climaconeis*, *Cocconeis*, *Licmophora*, *Talaroneis*, *Oestrupia*, *Petroneis* y *Synedrosphenia* en la costa norte de la Península de Yucatán, México. *Hidrobiológica*, 23 (2): 154 – 168.

Hillebrand, H. y Kahlert, M. 2002. Effect of grazing and water column nutrient supply on biomass and nutrient content of sediment microalgae. *Aquatic Botany.* 72: 143 – 159.

Hobson, L. y McQuoid, M. 1997. Temporal variations among planktonic diatom assemblages in a turbulent environment of the southern Strait of Georgia, British Columbia, Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 150: 263 – 274.

Hochard, S., Pinazo, C., Rochelle, E. y Pringault, O. 2012. Benthic pelagic coupling in a shallow oligotrophic ecosystem: importance of microphytobenthos and physical forcing. *Ecological Modelling*. 247: 307 – 318.

Hunter, J. 2007. Diatoms as environmental indicators: A case study in the bioluminescent bays of Vieques, Puerto Rico. 20th Annual Keck Symposium. <http://keck.wooster.edu/publications>.

Janousek, C. 2005. Functional diversity and composition of microalgae and photosynthetic bacteria in marine wetlands: spatial variation, succession and influence on productivity. Tesis de doctorado. University of California. 245 pp.

Jesus, B., Mendes, C., Brotas, V. y Paterson, D. 2006. Effect of sediment type on microphytobenthos vertical distribution: Modeling the productive biomass and improving ground truth measurements. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 332 (1), 60 – 74.

Jesus, B., Brotas, V., Ribeiro, L., Mendes, C., Cartaxana, P. y Paterson, D. 2009. Adaptations of microphytobenthos assemblages to sediment type and tidal position. *Continental Shelf Res.* 29: 1624 – 1634.

Joint, I., Gee, J. y Warwick, R. 1982. Determination of fine-scale vertical distribution of microbes and meiofauna in an intertidal sediment. *Mar. Biol.* 72: 157 – 164.

Kelly, M., Penny, C. y Whitton, B. 1995. Comparative performance of benthic diatom indices used to assess river water quality. *Hydrobiologia*. 302: 179 – 188.

Kühl, M. y Jørgensen, B. 1994. The light field of microphytobenthic communities: radiance distribution and microscale optics of sandy coastal sediments. *Limnol. Oceanogr.* 39(6): 1368 – 1398.

MacIntyre, H. y Cullen, J. 1995. Fine-scale vertical resolution of chlorophyll and photosynthetic parameters in shallow-water benthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 122: 227 – 237.

MacIntyre, H., Geider, R. y Miller, D. 1996. Microphytobenthos: the ecological role of the “Secret Garden” of unvegetated, shallow-water marine habitats. I. Distribution, abundance and primary production. *Estuaries*. 19 (2A): 186 – 201.

Margalef, R. y Vives, F. 1972. La vida suspendida en el mar. En: Castelvi, J. *et al.* (Eds). *Ecología marina*. Fundación La Salle de Ciencias Naturales. Editorial Dosat S.A., Caracas, Venezuela, pp. 711.

Martins, C., Arantes, N., Faveri, C., Batista, M., Oliveira, E., Pagliosa, P., Fonseca, A., Nunes, J., Chow, F., Pereira, S. y Horta, P. 2012. The impact of coastal urbanization on the structure of photobenthic communities in southern Brazil. *Mar. Pollut. Bull.* 64: 772 – 778.

McIntyre, C. y Moore, W. 1977. Marine littoral diatoms: ecological consideration. En: Oxford D. Werner (Ed.). *The biology of diatoms*, pp. 333 – 371.

Meng, Z., Xu, K. y Lei, Y. 2011. Community composition, distribution, and contribution of

microbenthos in offshore sediments from the Yellow Sea. *Continental Shelf Res.* 31: 1437 – 1446.

Migné, A., Spilmont, N., Boucher, G., Denis, L., Hubas, C., Janquin, M., Rauch, M. y Davoult, D. 2009. Annual budget of benthic production in Mont Saint-Michel Bay considering cloudiness, microphytobenthos migration, and variability of respiration rates with tidal conditions. *Continental Shelf Res.* 29: 2280 – 2285.

Miller, A., Lowe, R. y Rotenberry, J. 1987. Succession of diatom communities on sand grains. *J. Ecol.* 75: 693 – 710.

Miller, D., Geider, R. y MacIntyre, H. 1996. Microphytobenthos: the ecological role of the “secret garden” of unvegetated, shallow-water marine habitats. II. Role in sediment stability and shallow-water food webs. *Estuaries.* 19: 202 – 212.

Minh, N., Cao, N., Araki, H., Yamanishi, H. y Koga, K. 2009. Applications of a new ecosystem model to study the dynamics of phytoplankton and nutrients in the Ariake Sea, west coast of Kyushu, Japan. *J. Mar. Systems.* 75: 1 – 16.

Moncreiff, C. y Sullivan, M. 2001. Trophic importance of epiphytic algae in subtropical seagrass beds: Evidence from multiple stable isotope analyses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 215: 93 – 106.

Montagna, P., Blanchard, G. y Dinet, A. 1995. Effect of production and biomass of intertidal microphytobenthos on meiofaunal grazing rates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 185: 149 – 165.

Neely, M. 2008. Benthic microalgae and nutrient flux in Florida Bay, USA. Tesis de doctorado. University of South Florida. 185 pp.

Nixon, S. 1995. Coastal marine eutrophication: a definition, social causes, and future concerns. *Ophelia.* 41: 199 – 219.

Nozaki, K., Khadbaatar, D., Tetsuji, A., Naoshige, G. y Osamu, M. 2003. Development of filamentous green algae in the benthic algal community in a littoral sand-beach zone of Lake Biwa. *Limnology.* 4: 161 - 165.

Pearse, J. 1977. Radiocarbon tracing of migrating benthic diatoms. Tesis de Maestría. University of South Carolina. Columbia, 61 pp.

Peletier, H. 1996. Long-term changes in intertidal estuarine diatom assemblages related to reduced input of organic waste. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 137: 265 – 271.

Pereira, C. 2012. Estructura comunitaria del fitoplancton y su asociación con las características fisicoquímicas de la zona marino-costera de playa Chirimena, estado Miranda. Tesis de maestría. Universidad Central de Venezuela. Caracas, 133 pp.

Perissinotto, R., Nozais, C., Kibirige, I. y Anandraj, A. 2003. Planktonic food webs and benthic-pelagic coupling in three South African temporarily-open estuaries. *Acta Oecologica.* 24: S307 – S316.

- Perry, M., Talbot, M. y Alberte, R. 1981. Photoadaptation in marine phytoplankton: response of the photosynthetic unit. *Mar. Biol.* 62: 91 - 101.
- Pinckney, J. 1992. Ecology of intertidal benthic microalgal communities in North Inlet estuary, South Carolina. Tesis doctoral. University of South Carolina. 276 pp.
- Pinckney, J. y Zingmark, R. 1993. Modeling the annual production of intertidal benthic microalgae in estuarine ecosystems. *J. Phycol.* 29: 396 – 407.
- Pinckney, J., Paerl, H. y Fitzpatrick, M. 1995. Impacts of seasonality and nutrients on microbial mat community structure and function. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 123: 207 – 216.
- Pomeroy, L. 1959. Algal productivity in salt marshes of Georgia. *Limnol. Oceanogr.* 4: 386 – 397.
- Potapova, M. y Charles, D.F. 2002. Benthic diatoms in the USA rivers: distributions along spatial and environmental gradients. *J. Biogeogr.* 29: 167 – 187.
- Pringault, O., Duran, R, Jacquet, S. y Torr ton, J. 2008. Temporal variation of microbial activity and diversity in marine tropical sediments (New Caledonia Lagoon). *Microb. Ecol.* 55: 247 – 258.
- Rodr guez, G. 1972. Las comunidades bent nicas. En: Castelvi, J. *et al.* (Eds). *Ecolog a marina*. Fundaci n La Salle de Ciencias Naturales. Editorial Dosat S.A., Caracas, Venezuela. 711 pp.
- Rothrock, M. y Garcia-Pichel, F. 2002. Community structure and diversity of cyanobacterial and bacterial populations in intertidal microbial mats along a desiccation gradient. *Astrobiol.* 2: 548.
- Round, F. 1971. Benthic marine diatoms. *Oceanog. Mar. Biol: An Annual Review.* 9: 83 - 139.
- Schmidt, J., Deming, J., Jumars, P. y Keil, R. 1998. Constancy of bacterial abundance in surficial marine sediments. *Limnol. Oceanogr.* 43: 976 – 982.
- Ser dio, J., Marques, J. y Catarino, F. 1997. Nondestructive tracing of migratory rhythms of intertidal benthic microalgae using in vivo chlorophyll a fluorescence. *J. Phycol.* 33: 542 – 553.
- Ser dio, J., Vieira, S., Cruz, S. y Barroso, F. 2005. Short-term variability in the photosynthetic activity of microphytobenthos as detected by measuring rapid light curves using variable fluorescence. *Mar. Biol.* 146(5): 903 – 914.
- Seuront, L. y Spilmont, N. 2002. Self-organized criticality in intertidal microphytobenthos patch patterns. *Physica A.* 313: 513 – 539.
- Shaffer, G. y Onuf, C. 1985. Reducing the error in estimating annual production of benthic microflora: hourly to monthly rates, patchiness in space and time. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 26: 221 – 231.
- Shuman, F. y Lorenzen, C. 1975. Quantitative degradation of chlorophyll by a marine herbivore. *Limnol. Oceanogr.* 20: 580 – 586.

Soininen, J. 2010. Species turnover along abiotic and biotic gradients: patterns in space equal patterns in time?. *Bioscience*. 60: 433 – 439.

Sokolowski, A., Wolowicz, M., Asmus, H., Asmus, R., Carlier, A., Gasiunaité, Z., Grémare, A., Hummel, H., Lesutiené, J., Razinkovas, A., Renaud, P., Richard, P. y Kedra, M. 2012. Is benthic food web structure related to diversity of marine macrobenthic communities?. *Estuar. Coastal Shelf Sci.* 108: 76 – 86.

Spilmont, N., Seuront, L., Meziane, T. y Welsh, D. 2011. There's more to the picture than meets the eye: Sampling microphytobenthos in a heterogeneous environment. *Estuar. Coastal Shelf Sci.* 95: 470 – 476.

Stal, L. 2010. Microphytobenthos as a biogeomorphological force in intertidal sediment stabilization. *Ecol. Eng.* 36. 236 – 245.

Stal, L., van Gemerden, H. y Krumbein, W. 1985. Structure and development of a benthic marine microbial mat. *FEMS Microbiol. Ecol.* 31: 111 – 125.

Sullivan, M. y Moncreiff, C. 1988. Primary production of edaphic algal communities in a Mississippi salt marsh. *J. Phycol.* 24: 49 – 58.

Sullivan, M. y Currin, C. 2000. Community structure and functional dynamics of benthic microalgae in salt marshes. En: Weinstein, M. y Kreeger, D. (Eds.). *Concepts and controversies in tidal marsh ecology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p. 81 – 106.

Sundbäck, K., Enoksson, V., Graneli, W. y Pettersson, K. 1991. Influence of sublittoral microphytobenthos on the oxygen and nutrient flux between sediment and water: A laboratory continuous-flow study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 74: 263 – 279.

Sundbäck, K., Linares, F., Larson, F., Wulff, A. y Engelsen, A. 2004. Benthic nitrogen fluxes along a depth gradient in a microtidal fjord: the role of denitrification and microphytobenthos. *Limnol. Oceanogr.* 49: 1095 – 1107.

Sundbäck, K., Miles, A. y Linares, F. 2006. Nitrogen dynamics in nontidal littoral sediments: role of microphytobenthos and denitrification. *Estuaries and Coasts*. 29: 1196 – 1211.

Sundbäck, K. y McGlathery, K. 2005. Interaction between benthic macro- and microalgae in the marine environment. En: Kristensen, E., Kostka, J. y Haese, R. (eds.). *Interactions between macro- and microorganisms in marine sediments*. American Geophysical Union. p. 7 – 29.

Sundbäck, K., Alsterberg, C. y Larson, F. 2010. Effects of multiple stressors on marine shallow-water sediments: Response of microalgae and meiofauna to nutrient–toxicant exposure. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 388: 39 – 50.

Tirok, K. y Scharler, U. 2013. Dynamics of pelagic and benthic microalgae during drought conditions in a shallow estuarine lake (Lake St. Lucia). *Estuar. Coastal Shelf Sci.* 118: 86 – 96.

Underwood, G. 1994. Seasonal and spatial variation in epipellic diatom assemblages in the

severn estuary. *Diatom Res.* 9: 451 – 472.

Underwood, G. y Paterson, D. 1993. Recovery of intertidal benthic diatoms after biocide treatment and associated sediment dynamics. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 73: 25 – 45.

Underwood, G., Paterson, D. y Parkes, R. 1995. The measurement of microbial carbohydrate exopolymers from intertidal sediments. *Limnol. Oceanogr.* 40: 1243 – 1253.

Underwood, G. y Kromkamp, J. 1999. Primary production by phytoplankton and microphytobenthos in estuaries. *Adv. Ecol Res.* 29: 93 – 153.

Valerio, L. y Díaz-Ramos, J. 2007. Dinoflagelados epifitos potencialmente tóxicos presentes en praderas de *Thalassia testudinum* en las costas nororientales de Venezuela. *Rev. Fav. Agron. (LUZ)*. 24 Supl. 1: 39 – 43.

Valerio, L. y Díaz-Ramos, J. 2008. Distribución de dinoflagelados epifitos potencialmente tóxicos asociados a praderas de *Thalassia testudinum* en la isla La Tortuga, la bahía de Mochima y Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela.* 47 (1): 47 – 58.

Van der Grinten, E., Simis, S., Barranguet, C. y Admiraal, W. 2004. Dominance of diatoms over cyanobacterial species in nitrogen-limited biofilms. *Archiv für Hydrobiologie.* 161(1): 98 – 111.

Van der Wal, D., Wielemaker-van den Dool, A. y Herman, P. 2010. Spatial synchrony in intertidal benthic algal biomass in temperate coastal and estuarine ecosystems. *Ecosystems.* 13: 338 – 351.

Varela, M. y Penas, E. 1985. Primary production of benthic microalgae in an intertidal sand flat of the Ria de Arosa, NW Spain. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 25: 111 – 119.

Viale-Rigo, M., Masciangioli, P. y Guttler, W. 1999. Simulación y trayectoria de derrames de gasolina, diesel, y Disolago en la Planta de Distribución Carenero. Informe Técnico de PDVSA Intevap no. INT-6234,1999, p. 124.

Viaroli, P., Bartoli, M., Giordani, G., Magni, P. y Welsh, D. 2004. Biogeochemical indicators as tools for assessing sediment quality/vulnerability in transitional aquatic ecosystems. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems.* 14: S19 - S29.

Welker, C., Sdrigotti, E., Covelli, S. y Faganeli, J. 2002. Microphytobenthos in the Gulf of Trieste (northern Adriatic Sea): relationship with labile sedimentary organic matter and nutrients. *Estuar. Coastal Shelf Sci.* 55: 259 – 273.

Werner, U., Blazejak, A., Bird, P., Eickert, G., Schoon, R., Abed, R., Bissett, A. y de Beer, D. 2008. Microbial photosynthesis in coral reef sediments (Heron Reef, Australia). *Estuar. Coastal Shelf Sci.* 76: 876 – 888.

Wiltshire, K., Schroeder, F., Knauth, H. y Kausch, H. 1996. Oxygen consumption and production rates and associated fluxes in sediment-water systems: A combination of microelectrode, incubation and modelling techniques. *Archiv Fuer Hydrobiologie.* 137: 457 – 486.



Wiltshire, K., Blackburn, J. y Paterson, D. 1997. The cryolander: a new method for fine-scale in situ sampling of intertidal surface sediments. *J. Sediment. Res.* 67(5): 977 – 981.

Wolff, W. 1979. Flora and vegetation of the Wadden Sea. Report 3 (Final Report of the Section Mar. Biol of the Wadden Sea; published by Balkema, A. Rotterdam, The Netherlands), p. 206.

Yahel, R., Yahel, G. y Genin, A. 2002. Daily cycles of suspended sand at coral reefs: a biological control. *Limnol. Oceanogr.* 47: 1071 – 1083.

Yallop, M., Paterson, D. y Wellsbury, P. 2000. Interrelationships between rates of microbial production, exopolymer production, microbial biomass, and sediment stability in biofilms of intertidal sediments. *Microb. Ecol.* 39: 116 – 127.