

Editores de estilo: Elisa Serviere Zaragoza, Rafael Riosmena Rodríguez, Esteban Fernando Félix Pico, José Luis León de La Luz.

Diseño editorial: Edgar Yuen Sánchez.

Diseño de portada: Gerardo Rafael Hernández García.

Imagen de portada: Fotografía aérea del estero El Chivo, Bahía Magdalena, BCS. Tomada por Charles Chandler.

Los Manglares de la Península de Baja California.

Editado por Esteban Fernando Félix Pico, Elisa Serviere Zaragoza, Rafael Riosmena Rodríguez, José Luis León de La Luz.

Primera edición 2011

D.R. © Publicación de divulgación del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., Mar Bermejo No. 195, Col. Playa Palo de Santa Rita. La Paz, Baja California Sur, México, 23090

ISBN 978-607-7634-06-5

Impreso y hecho en México / Printed in Mexico.

“Las opiniones expresadas por los autores (textos, figuras y fotos) no necesariamente reflejan la postura de las instituciones editoras de la publicación”.

Ninguna parte de esta obra puede ser reproducida o transmitida, mediante ningún sistema o método electrónico o mecánico sin autorización por escrito de los editores.

Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Universidad Autónoma de Baja California Sur.



CAPÍTULO 6

MICROALGAS ASOCIADAS A SISTEMAS DE MANGLAR

David A. Siqueiros-Beltrones¹, Francisco O. López-Fuerte^{1,2}, Oscar U. Hernández-Almeida¹
y Uri Argumedo-Hernández^{1,2}

¹ Dpto. Plancton y Ecología Marina, CICIMAR-IPN. Av. Instituto Politécnico Nacional S/N,
Col. Playa Palo de Santa Rita. C.P. 23096. La Paz, B.C.S., México. dsiquei@ipn.mx

² Dpto. Economía, UABCS. km 5.5. Carretera al sur, 23081. La Paz, B.C.S., Mexico.

RESUMEN

Entre las algas más abundantes en las lagunas costeras caracterizadas por bosques de manglar, destacan las diatomeas y cianofíceas. Ambos grupos taxonómicos en el bentos forman películas o tapetes conspicuos que estabilizan sedimentos y evitan la erosión. En este capítulo se presentan los resultados de dos investigaciones, una sobre asociaciones de diatomeas que habitan los sedimentos adyacentes al manglar de la zona Noroeste (NW) del Sistema Lagunar Magdalena-Almejas (SLMA) y otra sobre protrombolitos, estructuras generadas por tapetes de cianofíceas, asociados a manglar, descubiertas en la laguna de La Paz (B.C.S.), México. En el primer estudio se identificaron 308 taxa de diatomeas, entre especies, variedades y formas, pertenecientes a 75 géneros. Los géneros con mas especies fueron: *Amphora* (31), *Navicula* (29), *Nitzschia* (28), *Mastogloia* (17), *Cocconeis* (16), *Diploneis* (12) y *Lyrella* (9). Sobresalieron *Lyrella* y *Mastogloia*, tanto en presencia como en abundancia, lo que permite distinguir este ambiente bentónico de otros estudiados en el NW mexicano en donde el número de taxa rebasa los 670 taxa. La elevada riqueza de especies de diatomeas bentónicas en SLMA, superior a la de otros ambientes bentónicos y de manglar, se asocia a la presencia de especies tropicales y subtropicales, y permiten identificarlo como un oasis o “hot-spot” de diversidad de diatomeas. Por otra parte, tapetes de cianofíceas se extienden ampliamente aledaños a los bosques de manglar de lagunas costeras de B.C.S., México. Los protombolitos se hallan asociados a los mismos, los cuales son generados a partir de dichos tapetes y se asocian al sustrato en que se anclan los mangles. Las principales cianofíceas que forman los tapetes y cubiertas protrombolíticas son *Microcoleus chthonoplastes* y el complejo *Oscillatoria limnetica/Lyngbya aestuarii*. La flora diatomológica que utiliza las plataformas protrombolíticas como sustrato está representada por 150 taxa, en su mayoría de ambientes de manglar y/o asociadas a tapetes de cianofíceas. Dichos protrombolitos fueron descritos recientemente por vez primera en el mundo y podrían ser responsables de la formación de lagunas costeras mediante la promoción del nacimiento y progradación de la barra arenosa, como El Mogote en la laguna de La Paz. Se propone también su posible papel en la formación de suelos costeros con asentamientos urbanos. De acuerdo con el proceso de crecimiento de los protrombolitos y a su asociación con mangles, debe reevaluarse la importancia atribuida a los manglares como trampas de sedimentos vs. el papel de protrombolitos en la formación y estabilización de suelos, y considerar la consecuente relación entre ambos sistemas.

Palabras clave: diatomeas, cianofíceas, protrombolitos, laguna costera, Baja California Sur.

MICROALGAE ASSOCIATED TO MANGROVE SYSTEMS

ABSTRACT

It is likely that diatoms and cyanophytes are the most conspicuous algal life forms in coastal lagoons that are characterized by mangrove forests. In benthos both taxonomic groups stand up by forming films or mats that stabilize sediments and preclude erosion. This chapter shows the results of two investigations: one is about diatom associations that inhabit the outlying mangrove sediments in the NW Magdalena-Almejas Lagoon System (SLMA); the other one is on pro-thrombolites, sedimentary structures generated by cyanophyte mats, which are associated to mangrove forests discovered in the La Paz lagoon (B.C.S.), México. In a previous study, 308 diatom taxa associated to sediments were identified within 75 genera at species, variety, and form levels. The highest numbers of species belonged to *Amphora* (31), *Navicula* (29), *Nitzschia* (28), *Mastogloia* (17), *Cocconeis* (16), *Diploneis* (12), and *Lyrella* (9). *Lyrella* and *Mastogloia* species are varieties that stand out and distinguish this system from other environments that have been studied in the northwestern (NW) region of Mexico, where over 670 taxa have been recorded. The high species richness, diversity, and abundance of benthic diatoms in this and other mangrove environments identify SLMA as a hot spot or oasis. We hypothesize that the high number of species and diversity in SLMA, which is higher than other environments and similar ones, is due to the presence of tropical and subtropical taxa. On the other hand, extensive cyanophyte mats occur outlying the mangrove forests of coastal lagoons in B.C.S., México. Alongside these mats, we found pro-thrombolites that are generated by the former and are closely associated to the substratum used by mangrove trees, which were described worldwide for the first time ever. The main cyanophytes that form the mats and pro-thrombolitic sheaths are *Microcoleus chthonoplastes* and the complex *Oscillatoria limnetica*/*Lyngbya aestuarii*. The diatom flora inhabiting the pro-thrombolite platforms is represented by at least 150 taxa, mostly pennate forms from mangrove environments and/or associated to cyanophyte mats. Pro-thrombolites could be responsible for the formation of coastal lagoons by promoting birth and progradation of sand bars such as El Mogote in the La Paz lagoon. Likewise, we propose their role in the generation of populated coastal land. Based on the pro-thrombolite growth process described, the importance attributed to mangrove forests as sediment traps vs. the role of pro-thrombolites in the formation of coastal ground should be reassessed, and the relationship between both systems should be considered.

Key words: diatoms, cyanophytes, pro-thrombolites, costal lagoon, Baja California Sur.

INTRODUCCIÓN

Los sistemas de manglar son ambientes costeros característicos de las zonas tropicales y subtropicales del mundo que aportan grandes cantidades de material orgánico e inorgánico hacia los océanos adyacentes (Baltzer *et al.* 2004). La rizosfera de los mangles presenta un hábitat propicio para el desarrollo de comunidades con una gran variedad de micro y macroorganismos, incluyendo algas. Quizá las formas de vida algal más conspicuas en las lagunas costeras con sistemas de manglar sean diatomeas

(Bacillariophyceae) y cianofíceas (Cyanobacteria o Cyanophyceae). En el bentos ambos grupos se manifiestan formando películas o tapetes más o menos conspicuos que estabilizan sedimentos y evitan la erosión, una función que se ha atribuido los bosques de manglar y respecto a la cual se ha argumentado su conservación. Sin embargo, antes de abordar las posibles relaciones sinérgicas entre estos grupos de productores primarios es necesario describir el escenario: primero, desde el punto de vista florístico (diatomeas) que permita conocer a los responsables probables de fenómenos no aparentes como la elevada producción primaria de estos sistemas; segundo, el ecológico, partiendo de las manifestaciones gruesas que evidencian la importancia de otros, como las cianofíceas.

El Sistema Lagunar Bahía Magdalena-Bahía Almejas (SLMA) puede considerarse un sistema de manglar típico, por lo que constituye una referencias comparable con otros manglares conformados por *Rhizophora mangle* L., *Avicennia germinans* (L.) Stearn, *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertner. Las diferencias con estudios actuales (que son pocos) o potenciales representarían rasgos particulares de carácter florístico o fitogeográfico. En este tipo de sistemas el microfitobentos suele estar compuesto principalmente por diatomeas, aunque se conoce poco sobre la manera en la cual el ambiente rico en materia orgánica las puede afectar, ya sea en términos de su riqueza u otros parámetros comunitarios o del taxoceno que conforman. Asimismo, las cianofíceas se manifiestan formando tapetes más o menos gruesos y extensos que, como se observó recientemente, pueden generar estructuras sedimentarias identificadas como protrombolitos. A diferencia de los protrombolitos, los manglares son un rasgo mucho mejor reconocido de las lagunas costeras subtropicales y tropicales. En los márgenes de la laguna de La Paz en particular los manglares se distribuyen irregularmente y al igual que los del SLMA, han sido poco estudiados. Aunado a esto, los protrombolitos en la Bahía de La Paz fueron descubiertos muy recientemente (Siqueiros-Beltrones *et al.* 2006), por lo que la relación entre ambos sistemas se desconoce. Consecuentemente, es necesario primero contar con una descripción de las estructuras protrombolíticas de la Ensenada (laguna) de La Paz y de su distribución que permitan sustentar científicamente las hipótesis al respecto.

DIATOMEAS ASOCIADAS A SEDIMENTOS DE MANGLAR

Antecedentes

Las diatomeas que se desarrollan en los distintos sustratos bentónicos de los sistemas de manglar han sido poco estudiadas y mucha de la investigación presenta un enfoque florístico (Foged 1975, Reyes-Vásquez 1975, Maples 1983, Navarro y Torres 1987, Siqueiros Beltrones y Sánchez-Castrejón 1999, Siqueiros-Beltrones y Morzaria-Luna 1999, Siqueiros Beltrones *et al.* 2005, Siqueiros Beltrones y López Fuerte 2006). No

obstante, estos estudios en conjunto sugieren que en los sistemas de manglar existen taxocenosis no solamente ricas sino también diversas de diatomeas bentónicas; la constancia de ciertos taxa de diatomeas conduce a la hipótesis de que existen floras particulares representativas de estos ambientes. También, con base en la riqueza y abundancia de diatomeas bentónicas y en particular de determinados taxa (especies o géneros), se intuye que los sistemas de manglar considerados sitios prioritarios de conservación, albergan “hot spots” u oasis de diatomeas bentónicas.

El extenso ambiente de manglar del SLMA presenta una flora diatomológica bentónica casi desconocida hasta ahora, a diferencia del fitoplancton que ha sido mejor investigado (Nienhuis y Guerrero 1985, Gárate-Lizárraga y Siqueiros-Beltrones 1998, Gárate-Lizárraga *et al.* 2001). Parte del fitoplancton presente en las aguas adyacentes del SLMA es ticoplancton que proviene del interior del sistema lagunar. Dicha influencia puede servir de base para estudios de carácter oceanográfico, ecológico y biogeográfico; ello obliga a contar con una base florística confiable (comprensiva y precisa). Sin ésta, cualquier intento por desarrollar teoría ecológica o biogeográfica carecerá de las bases para la elaboración de inferencias objetivas. De acuerdo con lo anterior, el objetivo fue conformar el inventario florístico de diatomeas que se desarrollan en sedimentos adyacentes a manglar en el SLMA para sumar al inventario total del NW Mexicano y determinar la proporción de taxa en común con otros manglares.

MATERIAL Y MÉTODO

En todo el SLMA (Fig. 1) el manglar presenta distribución irregular y es de tipo arbustivo; está integrado por *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans* y *Laguncularia racemosa*. El estudio comprendió principalmente la Zona de Canales al NW del sistema lagunar. Se hicieron muestreos en abril y en octubre de 2002 en seis puntos; con cajas de Petri como nucleadores, se tomaron muestras de sedimentos por duplicado, separadas entre 5 y 10 metros. Las muestras se procesaron según Siqueiros Beltrones (2002); se montaron tres preparaciones por muestra (con Pleurax) que se examinaron bajo un microscopio con contraste de fases. Para la identificación se utilizó literatura clásica y reciente: Navarro (1982), Foged (1975, 1984), Moreno *et al.* (1996), Siqueiros-Beltrones y Morzaria Luna (1999), Witkowski *et al.* (2000), Siqueiros-Beltrones (2002) y Round *et al.* (1990).

Florística de diatomeas de sedimentos

Se registraron 308 taxa, entre especies, variedades y formas, pertenecientes a 75 géneros (Apéndice 1). Los géneros con más especies fueron formas pennadas: *Amphora*

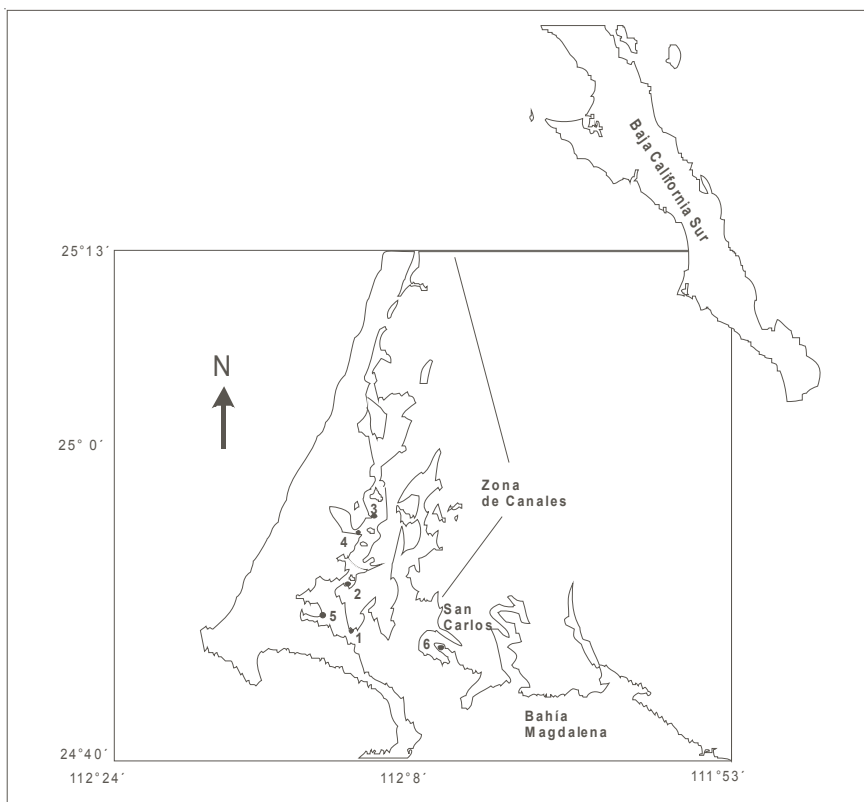


Figura 1.- Área de estudio y localización de los sitios de muestreo.

(31), *Navicula* (29), *Nitzschia* (28), *Mastogloia* (17), *Cocconeis* (16), *Diploneis* (12) y *Lyrella* (9). Algunos taxa ticoplanctónicos y planctónicos, *e. g.*, especies de los géneros *Actinoptychus*, *Auliscus*, *Coscinodiscus*, se presentaron con baja frecuencia. Así, el catálogo de diatomeas bentónicas, representativo de ambientes de manglares subtropicales en México estaría rebasando los 670 taxa entre especies y variedades recolectadas, tanto en sedimentos intermareales como raíces aéreas de *Rhizophora mangle* y en las macroalgas epifitas de las raíces, además de formas del ticoplancton, en cuatro sistemas de manglar del NW Mexicano para los que existen estudios: Ensenada de La Paz, Balandra y Bahía Magdalena en BCS, así como de la laguna de Navachiste, Sinaloa.

Como flora representativa de la zona NW de Bahía Magdalena se propone una combinación de las formas más frecuentes, con aquellas que sobresalieron ya sea por su tamaño, o su ausencia en otras listas florísticas del NW de México. La composición florística de diatomeas en los sedimentos adyacentes al manglar (Apéndice 1) es similar

a la determinada en investigaciones similares, debido quizá a la homogeneidad ambiental característica de los ambientes de manglar que se atribuye a la baja fluctuación de las variables físicas y químicas típicamente tropical. La florística en el SLMA comparte 36 % de los taxa con la de Siqueiros-Beltrones y Sánchez-Castrejón (1999) para el manglar de Balandra (BCS) en el sur del Golfo de California, el 28 % con la elaborada por Navarro (1982) para manglares de Florida y un 44 % con la de Wah y Wee (1988) para manglares de Malasia. Resalta la baja similitud de especies entre Balandra y Magdalena-Almejas, *i.e.*, son pocos los taxa compartidos, si se considera la cercanía entre éstos sistemas de manglar; parece determinante que Balandra se esté dentro del Golfo de California, mientras que el segundo en la costa occidental de la península.

La similitud taxonómica entre estas localidades con ambientes de manglar permite que se refuerce el supuesto de que las diatomeas bentónicas de manglar constituyen taxocenosis con elevadas riquezas de especies. Para el SLMA se propone que ello es consecuencia de su localización en una zona de transición oceanográfica (Gárate-Lizárraga y Siqueiros-Beltrones 1998). Por otra parte, la presencia de ciertos taxa conlleva consecuencias de tipo ecológico, ya que algunos (principalmente formas grandes) pueden ser influidos de manera negativa o positiva por la proximidad al material en descomposición proveniente del manglar, *e.g.*, *Navicula cancellata* Donkin, *Stauroneis* spp., *Tropidoneis vitrea* (Wm. S.) Cleve. En particular, las especies de *Lyrella* (Lámina 1, Apéndice 2) son consideradas indicadoras de ambientes marinos limpios, *i.e.*, con bajos contenidos de materia orgánica (Hendey 1964). Sin embargo, dado que en el SLMA existen altas concentraciones de materia orgánica (López Fuerte y Siqueiros Beltrones 2006), el registro de nueve taxa representantes de este género en algunos sitios de muestreo obliga a reconsiderar su uso como indicadores de poca materia orgánica.

Por otra parte, la riqueza de especies de *Mastogloia* (Lámina 2, Apéndice 2) es de interés ficogeográfico, ya que todas las especies son nuevos registros para la zona; coincide con lo registrado por Reyes-Vásquez (1975) y Sullivan (1981), quienes proponen este género como de característico de los ambientes de manglar. Las especies de *Mastogloia* han sido identificadas con “hot-spots” cuando: a) no se presentan especies de este género, ó b) se presenta un elevado número de especies de este género (Witkowski *et al.* 2000), como ocurre en el SLMA, ya que en algunos sitios se presentan muchas (y abundantes) especies de *Mastogloia*, mientras que en el sitio de San Carlos no se registró ninguna (López Fuerte y Siqueiros Beltrones 2006).

La importancia de las diatomeas del bentos como producción primaria exportada a sistemas adyacentes a lagunas costeras puede ser variable en términos generales, ya que ello depende de varios factores como: advección horizontal, turbulencia, oleaje y vientos, así como de la granulometría del sedimento (MacIntire *et al.* 1996). Así, la influencia del microfítobentos lagunar en el océano adyacente, requiere de mayor investigación oceanográfica y florística, aunque ya se tienen bases para dirigir nuevos

estudios (Nienhuis y Guerrero 1985). La descripción precisa de una taxocenosis representativa permite detectar zonas de influencia de los sistemas lagunares y manglares en los mares adyacentes (Martínez López *et al.* 2004, Moreno *et al.* 1996). De la misma manera, la información sobre cambios en las asociaciones de diatomeas bentónicas podría utilizarse para detectar alteraciones naturales o antropogénicas que pudieran presentarse en estos sistemas.

Con base en el análisis anterior se refuerza la hipótesis de que existen asociaciones representativas de manglares caracterizadas, tanto por *Lyrella* y *Mastogloia*, como por elevadas riqueza y diversidad de especies de diatomeas en general. Asimismo, los sistemas de manglar que son considerados sitios prioritarios de conservación con base en la riqueza y abundancia de determinados taxa (especies o géneros) en general, albergan también “hot spots” u oasis particulares de diatomeas bentónicas.

CIANOFÍCEAS; PROTROMBOLITOS ASOCIADOS A MANGLARES

Antecedentes

Observaciones recientes revelaron que gran parte de las playas en la laguna costera conocida como Ensenada de La Paz, BCS (Fig. 1 y Fig. 2, Apéndice 3) están cubiertas por tapetes de cianofíceas. Paradójicamente, a pesar de la abundancia de las cianofíceas en el área, son muy escasos los estudios sobre éstas. Las investigaciones que aquí se sintetizan se complementan únicamente con otro estudio *ex profeso* que aborda diversidad y distribución de cianofíceas en la Ensenada y Bahía de La Paz (García Maldonado 2005). En marea baja se pueden apreciar gruesos tapetes que cubren grandes extensiones, mientras que en el submareal se han detectado hasta a unos 50 m de la orilla (Fig. 2, Apéndice 3). En ciertas temporadas, los tapetes pueden estar cubiertos por arena y en otras se hallan desprendidos, flotando o varados. Observaciones en varias lagunas costeras con sistemas de manglar indican que tal característica podría ser la generalidad; la presencia común de barras arenosas que constriñen la comunicación con el mar abierto y propician incrementos en salinidad estarían propiciando mayor desarrollo de los tapetes de cianofíceas.

Bajo estas condiciones, asociados a y generados por los tapetes de cianofíceas se hallan formaciones sedimentarias con mayor o menor compactación pero sin llegar a litificar; estas se identificaron como trombolitos recientes o vivos (Siqueiros Beltrones 2006, Siqueiros Beltrones *et al.* 2006); posteriormente se les denominó protrombolitos.

Durante millones de años las cianofíceas han construido estructuras rocosas llamadas en general microbialitos, *i.e.*, estructuras carbonatadas originadas por actividad microbiana, principalmente cianofíceas; los más conocidos son los estromatolitos que



Figura 2.- Localidades en donde se han registrado protrombolitos y/o trombolitos asociados a manglares dentro de la Ensenada de La Paz, B.C.S., México.

se caracterizan por presentar capas o láminas. Los trombolitos son microbialitos cuya formación en el intermareal marino requiere condiciones similares a las de los estromatolitos, pero su crecimiento no es laminado. El término trombolito se relaciona con el término “grumo hecho piedra” y con su estructura conglomerada (Stal 2000, Charpy *et al.* 1999). Trombolitos y protrombolitos se describieron por primera vez para la región y el país recientemente (Siqueiros Beltrones *et al.* 2006). Las estructuras identificadas como protrombolitos representan el proceso intermedio en la formación de trombolitos. El paso inicial sería la formación de gruesos y extensos tapetes de cianofíceas; el final, las formas litificadas (trombolitos).

A diferencia de los protrombolitos, los manglares son un rasgo mucho mejor reconocido dentro de la Ensenada de La Paz; lo mismo se puede decir para otras lagunas costeras subtropicales y tropicales. En los márgenes de la laguna de La Paz, los protrombolitos se distribuyen irregularmente y se hayan mejor representados en ciertas localidades, *v.gr.*, El Conchalito, la antigua zona de descarga de aguas negras, Estero Zacatecas y El Mogote. Asociados a estos se pueden encontrar tapetes de cianofíceas, protrombolitos y trombolitos. Sin embargo, la relación que existe entre ambos sistemas se desconoce, por lo que es necesario contar primero con una descripción de las estructuras trombolíticas de la Ensenada de La Paz y de su distribución que permitan elucubrar al respecto.

MATERIAL Y MÉTODO

La laguna (Ensenada) de La Paz está separada de la Bahía de La Paz por la barra arenosa El Mogote (20° 06' y 24° 11' N; y 110° 18' y 110° 26' O, Fig. 1). Presenta mareas semidiurnas; el reflujo entre pleamar superior y bajamar inferior ocasiona corrientes que evitan el azolve de los canales de la laguna. En la playa El Conchalito se observó un sustrato aparentemente rocoso rodeado por tapetes de cianofíceas (Siqueiros-Beltrones *et al.* 2006). Un examen rápido reveló que ese sustrato consistía en sedimentos envueltos por tapetes de cianofíceas, sugiriendo que se trataba de estructuras trombolíticas; posteriormente esto se confirmó (Siqueiros Beltrones 2006, Siqueiros Beltrones 2008). Así, buscando conocer la distribución de estas estructuras, entre agosto y noviembre de 2005 se localizaron cuatro sitios en la laguna con formaciones trombolíticas. Posteriormente se hicieron exploraciones en El Conchalito, El Mogote y Balandra (fuera de la laguna), para conocer extensión, distribución y grado de asociación con el sistema de manglar.

En todos los sitios se recolectaron fragmentos de trombolitos y en algunos se hicieron mediciones de los arrecifes y se tomaron mediciones de temperatura y salinidad. Asimismo, se hizo una extensa documentación fotográfica de las distintas formaciones representadas. En el laboratorio, las cianofíceas se desprendieron de los fragmentos de trombolitos con agujas de disección y se identificaron en fresco. Se identificaron con base en Charpy y Larkum (1999) y Whiton y Potts (2000). Se examinaron petrológicamente láminas delgadas de trombolitos.

Descripción de las formaciones protrombolíticas

Los protrombolitos están rodeados por una cubierta de cianofíceas fuertemente adheridas al sedimento atrapado, principalmente *Microcoleus chthonoplastes*; éstas presenta filamentos multiseriados largos con una funda mucilaginosa conspicua (Fig. 3, Apéndice 3) que domina un complejo que incluye *Oscillatoria limnetica*/Lyngbya *aestuarii* y otras oscillatoriales más delgadas que se fragmentan en hormogonios; también son comunes *Spirulina* sp., *Oscillatoria* spp. delgadas, *Calothrix* spp. y formas unicelulares como *Chroococcus turgidus* y *Aphanotece* sp. (Siqueiros Beltrones 2008). Alrededor de los trombolitos (y otros puntos de la ensenada) se desarrollan gruesos tapetes de cianofíceas que, dependiendo de la época del año, tienden a desprenderse, flotar y vararse. Estos se componen básicamente de las mismas especies filamentosas que conforman los protrombolitos, aunque se desconoce si en las mismas proporciones; una lista más completa fue elaborada por García Maldonado (2005) quien sugiere diferencias debidas a impacto antropogénico.

Los protrombolitos de la laguna de La Paz consisten en estructuras conglomeradas,

a base de arena y otros sedimentos compactados, entre los que se aprecian abundantes fragmentos de conchas y rocas atrapados; se encuentran formando estructuras continuas (plataformas) o arrecifes, así como en fragmentos de tamaños variados que, en conjunto, alcanzan dimensiones muy distintas. La primera formación protrombolítica reconocida se ubica en la punta de la península de El Conchalito en la playa norte del campus del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR – IPN); esta formación define una punta, y sirve de sustrato a plantas de marisma como *Salicornia* sp. (Siqueiros-Beltrones 2006). En otras se anclan mangles: *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertner (mangle blanco) y *Avicennia germinans* (L.) Stearn (mangle negro); en estos casos se trata de ejemplares aislados (Fig. 4, Apéndice 3). En El Conchalito, algunos protrombolitos afloran a la altura de donde ya hay asentamientos urbanos; otros se hallan cubiertos por lodos o tierra en diversa zonas. Mientras que en los bajos lodosos del CICIMAR, detrás de la línea de manglar afloran en algunas partes placas petrificadas o trombolitos *sensu stricto*. En otros sitios se evidencia su presencia por la ausencia de galeras (hoyos) de cangrejos violinistas, abundantes en el sistema de manglar.

En la playa El Centenario, no se registraron trombolitos, pero sí evidencias de los procesos iniciales, extensos tapetes de cianofíceas; algunos ya formaban promontorios de finos sedimentos atrapados (Fig. 2, Apéndice 3). El área está flanqueada por bosques de manglar que se hacen más extensivos conforme se alejan de los asentamientos humanos.

Al norte del campus del CIBNOR las formaciones son plataformas extensas y proyecciones mar adentro que semejan roca, similares a los estromatolitos de Bahamas (Siqueiros Beltrones 2008). En su mayor parte son sedimentos consolidados con crecimientos delgados de cianofíceas expuestos a desecación. Solamente en algunos sitios se hallan pequeños bosques de mangle. Más al norte (Los Bajos) se hayan protrombolitos sobre planicies lodosas; estos son de consistencia semisólida y se rompen con cierto esfuerzo manual. Ahí sobresalen tapetes de cianofíceas, y otros formados por diatomeas. En esta localidad no se hallan mangles. Mientras que en el Estero Zacatecas donde se supone el origen de la barra El Mogote el extenso bosque de manglar se halla bordeado por protrombolitos continuos, colonizados por plantas de marisma (*Salicornia* sp.) y bloques aislados consolidados; también resaltan placas litificadas en una zona de inundación de ca. 500 m² (Fig. 5, Apéndice 3).

En una playa de El Mogote, frente al CICIMAR se presentan todas las fases del proceso trombolítico: formadas, en formación, así como tapetes gruesos de cianofíceas en acreción por acumulación de sedimentos. Junto a estas estructuras sobresalen gruesas placas litificadas en la parte superior del intermareal (Siqueiros-Beltrones 2008), así como trombolitos gruesos con formas caprichosas y placas con rizolitos (raíces litificadas) de mangle (Fig. 6, Apéndice 3).

Finalmente, en el bosque de manglar de Balandra (fuera de la laguna de La Paz) crecen extensos tapetes de cianofíceas formando promontorios de sedimentos arenosos

y aunque no se encontraron protrombolitos, detrás de la línea de manglar se hallan placas litificadas que evidencian la actividad trombolítica de los tapetes de cianofíceas.

Protrombolitos como sustrato

En el primer estudio sobre protrombolitos (Siqueiros Beltrones 2006) se exploró la flora diatomológica que utiliza las plataformas protrombolíticas como sustrato; se registraron al menos 150 taxa de diatomeas, en su mayoría formas pennadas de ambientes de manglar y/o asociadas a tapetes de cianofíceas. Las diatomeas arráfidas y centrales fueron frecuentes, sobresaliendo cuatro especies de *Actynoptychus*. Observaciones en fresco mostraron diatomeas vivas y abundantes, deduciéndose que forman una asociación que se desarrolla sobre los trombolitos y no son sólo depósito de células muertas (Siqueiros-Beltrones 2006). Empero, las condiciones ambientales que propician el crecimiento protrombolítico merman la proliferación de diatomeas que son mucho más abundantes en bajos lodosos adyacentes.

Algunos investigadores consideran que existe una relación sinérgica entre taxocenosis de cianofíceas, diatomeas y bacterias que determinan el desarrollo microbialítico (Stal 2000), sin embargo, hacen falta estudios *ex profeso* para dilucidar las posibles interacciones sugeridas; incluyendo el papel de pasturedores macroscópicos que son abundantes, particularmente caracoles de la especie *Cerithidia mazatlanica* sobre y alrededor de los protrombolitos.

Las formaciones protrombolíticas pueden ser determinantes en el establecimiento de individuos de mangle que no suelen anclarse en la arena suelta. Así, mientras no exista consolidación de los sedimentos, las raíces de los mangles pueden penetrar los protrombolitos, como se observa con los neumatóforos de *Avicennia germinans*. Conforme estos crecen y se multiplican van ocultando las formaciones sedimentarias, aunado a la subsecuente deposición de sedimentos finos característicos de los bosques de manglar. Cuando los protrombolitos litifican pueden incluir raíces de mangle también litificadas. Así, la función atribuida a los manglares como trampas de sedimentos debe ser analizada nuevamente bajo la perspectiva del crecimiento previo de los tapetes de cianofíceas y las formaciones protrombolíticas generadas, las cuales parecen ser los iniciadores de la formación de sustratos sedimentarios que luego permiten el establecimiento de los mangles (Fig. 7, Apéndice 3).

Al contrario de las funciones que se han atribuido a los manglares como trampas de sedimentos y la aceptación consecuente de su importancia en la protección de los sistemas costeros que caracterizan, prácticamente nada se había descrito sobre la función de estructuras protrombolíticas; estas son las primeras formas marinas recientes registradas en México; dado que parecen rocas cubiertas por algas habían pasado desapercibidas. Casi todo lo que se había investigado acerca de éstas tiene enfoque paleontológico, *i.e.*,

cómo se generaron en tiempos pasados y la analogía con estromatolitos. Sin embargo, aquí se muestran evidencias de que los protrombolitos tienen impacto en procesos de progradación ganando terreno al mar, lo que finalmente ocasiona el origen pero también el asolvamiento de las lagunas costeras.

CONCLUSIÓN

La elevada riqueza taxonómica de diatomeas bentónicas en ambientes de manglar en el NW Mexicano parece obedecer, tanto a la mezcla de formas tropicales y subtropicales, como a factores locales que marcan diferencias entre las floras diatomológicas de manglares distintos, incluso de una misma región. El desarrollo de trombolitos generados por tapetes de cianofíceas es determinante en la evolución geomorfológica de ensenadas primitivas, propiciando la deposición de sedimentos que generan las barras arenosas que finalmente definen a las lagunas costeras. Los protrombolitos mantienen un crecimiento activo mar adentro (acreción), permitiendo en el proceso el reclutamiento de mangles y consecuentemente el establecimiento de los manglares. Por otra parte, las plataformas protrombolíticas constituyen un sustrato que es aprovechado por muchos taxa de diatomeas afines al manglar; estas podrían utilizarse como referencia ecológica una vez que su distribución haya sido precisada con base en la lista de especies del sistema de manglar. La información sobre cambios en asociaciones de diatomeas podría utilizarse para detectar y evaluar alteraciones naturales o antropogénicas en estos sistemas.

AGRADECIMIENTOS

El estudio sobre diatomeas fue apoyado por los proyectos CGPI-20010319 y 20020373 y el de protrombolitos por los proyectos CGPI-20040024, 20050069 y 20080010, ambos del I.P.N. Se agradece la colaboración de Avryl Acevedo González, Guillermina Valenzuela Romero y Sergio González Carrillo en campo. Janett Murillo de Nava brindó asesoría geológica. Se agradecen también las revisiones de Eberto Novelo y Elisa Serviere Zaragoza a un manuscrito previo.

LITERATURA CITADA

Baltzer F, Allison M, Fromard F (2004) Material exchange between the continental shelf and mangrove-fringed coasts with special reference to the Amazon–Guyanas coast. *Marine Geology* 208:115-126.

- Charpy L, Larkum AWD (eds) (1999) Marine Cyanobacteria. Bulletin de l'Institut Océanographique, Musée Océanographique, Monaco. Numéro spécial 19. 624 p.
- Foged N (1975) Some littoral diatoms from the coast of Tanzania. *Biblioth Phycol* 47:225
- Foged N (1984) Freshwater and littoral diatoms from Cuba. Cramer J. Germany. 243 p.
- Gárate-Lizárraga I, Siqueiros-Beltrones DA (1998) Time variations in phytoplankton assemblages in a subtropical lagoon system after the 1982/83 El Niño event (1984/86). *Pacific Science* 52(1):79-97.
- Gárate-Lizárraga I, Verdugo-Díaz G, Siqueiros-Beltrones DA (2001) Variation in phytoplankton assemblages under normal and anomalous conditions in a subtropical lagoon system on the west coast of México. *Océánides* 16(1):1-16.
- García-Maldonado JQ (2005) Diversidad y distribución de cianobacterias en la Ensenada y Bahía de La Paz, BCS, México: indicadores de actividad humana. Tesis de Licenciatura, Departamento de Biología Marina, UABCS. 72 p.
- Hendey NI (1964) An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part V: Bacillariophyceae (Diatoms). Fisheries Invest. Series IV: HMSO. Londres 317 p.
- Jiménez-Illescas AR, Obeso-Nieblas M, Salas-de León D (1997) Oceanografía física de la Bahía de La Paz. En: Urbán-Ramírez J, Ramírez-Rodríguez M (eds) 1997. La Bahía de La Paz; investigación y conservación. UABCS-CICIMAR-SCRIPPS. 343 p.
- López-Fuerte FO, Siqueiros-Beltrones DA (2006) Distribución y estructura de asociaciones de diatomeas en sedimentos de un sistema de manglar. *Hidrobiológica* 16(1):283-292.
- MacIntire HL, Geider RJ, Miller DC (1996) Microphytobenthos: the ecological role of the "Secret Garden" of unvegetated, shallow-water marine habitats. I. Distribution, abundance and primary production. *Estuaries* 19:186-201.
- Maples RS (1983) Community structure of diatoms epiphytic on pneumatophores of the black mangrove *Avicennia germinans* in a Louisiana USA salt marsh. *Gulf Res Rep* 7:225-260
- Martínez-López A, Siqueiros-Beltrones DA, Silverberg N (2004) Transport of benthic diatoms across the continental shelf of southern Baja California Península. *Ciencias Marinas* 30(4):503-513.
- Moreno JL, Licea S, Santoyo H (1996) Diatomeas del Golfo de California. Universidad Autónoma de Baja California Sur-SEP-FOMES-PROMARCO. México. 273 p.
- Navarro NJ (1982) Marine Diatoms Associated with Mangrove Prop Roots in the Indian River, Florida, U.S.A. J. Cramer. Alemania. 151 p.
- Navarro NJ, Torres R (1987) Distribution and community structure of marine diatoms associated with mangrove prop roots in the Indian River, Florida, U.S.A. *Nova Hedwigia* 45:101-112.
- Nienhuis H, Guerrero R (1985) A quantitative analysis of the annual phytoplankton cycle of Magdalena lagoon complex (México). *Journal of Plankton Research* 7(4):427-441.
- Reyes-Vásquez G (1975) Diatomeas litorales de la Familia Naviculaceae de la Laguna La Restinga, Isla de Margarita, Venezuela. *Bol Inst Oceanog Univ Ori* 14:199-225.
- Round FE, Crawford RM, Mann (1990) The Diatoms; Biology and Morphology of the Genera. Cambridge University Press. 747 p.
- Siqueiros-Beltrones DA (2002) Diatomeas bentónicas de la península de Baja California; diversidad y potencial ecológico. Centro de Interdisciplinario de Ciencias Marinas I.P.N. - Universidad Autónoma de Baja California Sur, México. 102 p.

- Siqueiros-Beltrones DA (2006) Diatomeas bentónicas asociadas a trombolitos recientes registrados por primera vez en México. *CICIMAR-Océánides* 21(1,2):113-144.
- Siqueiros-Beltrones DA (2008) Role of pro-thrombolithic processes in the geomorphology of a coastal lagoon. *Pacific Science* 62(2):257-269.
- Siqueiros-Beltrones DA, Morzaria-Luna HN (1999) New records of marine benthic diatom species for the northwestern Mexican region. *Océánides* 14(2):89-95.
- Siqueiros-Beltrones DA, Sánchez-Castrejón E (1999) Structure of benthic diatom assemblages from a mangrove environment in a Mexican subtropical lagoon. *Biotropica* 31(1):48-70.
- Siqueiros-Beltrones D, López-Fuerte FO (2006) Benthic diatoms associated to red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) prop roots in Bahía Magdalena, B.C.S, México. *Biología Tropical* 54(1):287-297.
- Siqueiros-Beltrones DA, López-Fuerte FO, Gárate-Lizárraga I (2005) Structure of Diatom Assemblages Living on Prop Roots of the Red Mangrove *Rhizophora mangle* L. from the West Coast of Baja California Sur, México. *Pacific Science* 59(1):79-96.
- Siqueiros-Beltrones DA, Argumedo-Hernández U, Hernández-Almeida OU (2006) Trombolitos litificados dentro de la Ensenada de La Paz, B.C.S., México. *CICIMAR- Océánides* 21 (1,2):155-158.
- Stal LJ (2000) Cyanobacterial mats and stromatolites. p 61-120. En: Whitton BA, Potts M (eds) *The ecology of cyanobacteria; their diversity in time and space*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Holanda. 669 p.
- Sullivan MJ (1981) Community structure of diatoms epiphytic on mangroves and *Thalassia* in Bimini Harbour, Bahamas. En: (Ross R, ed) *Proc. Sixth Symp Living and Fossil Diatoms*, Budapest, 1980. Koeltz Sci Pub, Koenigstein. p 385-389.
- Wah TT, Wee C (1988) Diatoms from mangrove environments of Singapore and southern peninsular Malasia. *Botánica Marina* 31:317-327.
- Whitton BA, Potts M (eds) (2000) *The ecology of cyanobacteria; their diversity in time and space*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Holanda. 669 p.
- Witkowski A, Lange-Bertalot H, Metzeltin D (2000) *Diatom flora of marine coasts I.A.R.G.* Gantner Verlag, Königstein, Alemania. 925 p.

Apéndice 1.- Diatomeas bentónicas asociadas a sedimentos de manglar en la zona noroeste de Bahía Magdalena, B.C.S., México.

1. *Achnanthes angusta* Greville
2. *Achnanthes brevipes* Agardh
3. *Achnanthes brevipes* var. *intermedia* (Kütz.) Cleve
4. *Achnanthes* cf. *fimbriata* (Brun) Ross
5. *Achnanthes cuneata* (Grun.) Grunow
6. *Achnanthes curvirostrum* Brun
7. *Achnanthes fimbriata* (Grun.) Ross
8. *Achnanthes lemmermannii* Hustedt
9. *Achnanthes yaquinensis* McIntire & Reimer
10. *Actinopterychus adriaticus* Grunow
11. *Actinopterychus aster* J.J. Brun
12. *Actinopterychus senarius* (Ehr.) Ehrenberg
13. *Actinopterychus splendens* (Shadbolt) Ralfs ex Pritchard
14. *Actinopterychus vulgaris* Schumann
15. *Adlafia suchlandtii* (Hust.) Moser, Lange-Bertalot & Metzeltin
16. *Amphora acutiuscula* Kützing
17. *Amphora angusta* var. *angusta* Gregory
18. *Amphora angusta* var. *ventricosa* Gregory
19. *Amphora arenaria* Donkin
20. *Amphora beaufortiana* Hustedt
21. *Amphora bigibba* Grunow
22. *Amphora bigibba* var. *interrupta* (Grun.) Grunow
23. *Amphora caroliniana* Giffen
24. *Amphora catarinaria* Cholnoky
25. *Amphora* cf. *amoena* Hustedt
26. *Amphora* cf. *coffeaeformis* (Ag.) Kützing
27. *Amphora* cf. *ostrearia* var. *lineolata* Cleve
28. *Amphora* cf. *pannucea* Giffen
29. *Amphora cingulata* Cleve
30. *Amphora coffeaeformis* var. *salina* (Wm. Sm.) Cleve
31. *Amphora cymbifera* Gregory
32. *Amphora eunotia* Cleve
33. *Amphora graeffeana* Hendey
34. *Amphora laevissima* Gregory
35. *Amphora obtusa* var. *oceanica* Castracane
36. *Amphora ocellata* Donkin
37. *Amphora ostrearia* Brébisson fo.
38. *Amphora ostrearia* var. *vitrea* Cleve
39. *Amphora proteus* Gregory
40. *Amphora proteus* var. *contigua* Cleve
41. *Amphora proteus* var. *kariana* Grunow

42. *Amphora salina* var. *tenuisima* Hustedt
43. *Amphora spectabilis* Gregory
44. *Amphora staurophora* Juhlin-Dannfelt
45. *Amphora strigosa* Hustedt
46. *Amphora terroris* Ehrenberg
47. *Amphora ventricosa* Gregory
48. *Amphora wisei* (Sal.) Simonsen
49. *Anaulus minutus* Grunow
50. *Anorthoneis eurystoma* Cleve
51. *Anorthoneis excentrica* (Donk.) Grunow
52. *Anorthoneis hummii* Hustedt
53. *Astartiella punctifera* (Hust.) Witkowski, Lange-Bertalot & Metzeltin
54. *Aulacodiscus insignis* Hustedt
55. *Aulacodiscus sturzii* Kitton
56. *Auliscus caelatus* Bailey
57. *Auliscus punctatus* Bailey
58. *Auliscus sculpus* (Wm. Sm.) Ralfs
59. *Auricula* cf. *intermedia* Cleve
60. *Bacillaria paradoxa* Gmelin
61. *Bacillaria socialis* (Greg.) Ralfs
62. *Bidulphia alternans* Bailey
63. *Bidulphia reticulata* Roper
64. *Biremis ambigua* (Cl.) D. G. Mann
65. *Biremis circumtexta* (Meister ex Hustedt) Lange-Bertalot & Witkowski
66. *Biremis lucens* (Hust.) Sabbe, Witkowski & Vyverman
67. *Biremis ridicula* (Gif.) D. G. Mann
68. *Caloneis* cf. *consimilis* A. Schmidt
69. *Caloneis formosa* (Greg.) Cleve
70. *Caloneis liber* (Wm. Sm.) Cleve
71. *Caloneis linearis* (Grun.) Boyer
72. *Campylodiscus intermedius* Grunow
73. *Campylodiscus ralfsii* W. Smith
74. *Campylodiscus simulans* Gregory
75. *Campylodiscus thuretii* Brébisson
76. *Catenula adherens* Mereschkowsky
77. *Catenula pelagica* Mereschkowsky
78. *Cerataulus californicus* A. Schmidt
79. *Chamaepinnularia calida* (Hen.) Lange-Bertalot
80. *Chamaepinnularia clamans* (Hust.) Witkowski, Lange-Bertalot & Metzeltin
81. *Cocconeopsis fraudulenta* (A. S.) Witkowski
82. *Cocconeopsis orthoneoides* (Hust.) Witkowski, Lange-Bert. & Metzeltin
83. *Cocconeopsis patrickae* (Hust.) Witkowski, Lange-Bert. & Metzeltin
84. *Cocconeis* cf. *britannica* Nägeli
85. *Cocconeis* cf. *distans* Gregory
86. *Cocconeis* cf. *moronensis* A. Schmidt

87. *Cocconeis dirupta* var. *dirupta* Gregory
88. *Cocconeis dirupta* var. *flexella* (J. & R.) Grunow
89. *Cocconeis discrepans* A. Schmidt
90. *Cocconeis discoloides* Hustedt
91. *Cocconeis disculus* (Shum.) Cleve
92. *Cocconeis peltoides* Hustedt
93. *Cocconeis placentula* Ehrenberg
94. *Cocconeis pseudomarginata* Gregory
95. *Cocconeis scutellum* Ehrenberg
96. *Cocconeis scutellum* var. *parva* Grunow ex Cleve
97. *Coscinodiscus radiatus* Ehrenberg
98. *Cyclotella litoralis* Lange & Syvertsen
99. *Cyclotella striata* (Kütz.) Grunow
100. *Cymatoneis circumvallata* Cleve
101. *Delphineis surirella* (Ehr.) Andrews
102. *Delphineis surirella* var. *australis* (Pet.) Andrews
103. *Denticula subtilis* Grunow
104. *Dimeregramma maculatum* Cleve
105. *Dimeregramma minor* (Greg.) Ralfs
106. *Dimeregramma minor* var. *genuina* A. Cleve
107. *Dimeregramma minor* var. *minor* (Greg.) Ralfs
108. *Diploneis caffra* (Gif.) Witkowski, Lange-Bertalot & Metzeltin
109. *Diploneis chersonensis* (Grun.) Cleve
110. *Diploneis crabro* Ehrenberg
111. *Diploneis didyma* (Ehr.) Cleve
112. *Diploneis gruendleri* (A. S.) Cleve
113. *Diploneis incurvata* (Greg.) Cleve
114. *Diploneis notabilis* (Grev.) Cleve
115. *Diploneis obliqua* (Brun) Hustedt
116. *Diploneis papula* var. *constricta* Hustedt
117. *Diploneis smithii* (Bréb) Cleve
118. *Diploneis smithii* var. *recta* (Bréb.) Cleve
119. *Diploneis suborbicularis* Gregory
120. *Diploneis vacillans* (A. S.) Cleve
121. *Donkinia carinata* (Donk.) Ralfs
122. *Ehrenbergia granulosa* Grunow
123. *Entomoneis alata* (Ehr.) Ehrenberg
124. *Entomoneis alata* fo. *minor* Ehrenberg
125. *Entomoneis punctulata* (Grun.) Osada & Kobayasi
126. *Eucampia zodiacus* Ehrenberg
127. *Eunotogramma frauenfeldii* Grunow
128. *Eunotogramma laeve* Grunow
129. *Eupodiscus radiatus* Bailey
130. *Fallacia amphipleuroides* (Hust.) D. G. Mann
131. *Fallacia clypeiformis* (Kön.) D. G. Mann

132. *Fallacia dithmarsica* (Kön.) D. G. Mann
133. *Fallacia forcipata* (Grev.) Stickle & D. G. Mann
134. *Fallacia hummii* (Hust.) D. G. Mann
135. *Fallacia litoricola* (Hust.) D. G. Mann
136. *Fallacia nummularia* (Grev.) D. G. Mann
137. *Fallacia nyella* (Hustedt ex Simonsen) D. G. Mann
138. *Fallacia praetexta* (Ehr.) D. G. Mann
139. *Fallacia vittata* (Cl.) D. G. Mann
140. *Frustulia* cf. *interposita* (Lew.) De Toni
141. *Gephyria media* Arnott
142. *Gomphonemopsis obscurum* (Kras.) Lange-Bertalot
143. *Grammathophora marina* (Lyng.) Kützing
144. *Gyrosigma balticum* (Ehr.) Cleve
145. *Gyrosigma fascicola* var. *arcuata* (Donkin) Cleve
146. *Gyrosigma peisonis* (Grun.) Hustedt
147. *Gyrosigma scalproides* var. *eximium* (Thw.) Cleve
148. *Gyrosigma simile* (Grun.) Boyer
149. *Gyrosigma wansbeckii* (Donk.) Cleve
150. *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grunow
151. *Hantzschia virgata* (Rop.) Grunow
152. *Hyalosynedra laevigata* (Grun.) Williams & Round
153. *Licmophora gracilis* (Ehr.) Grunow
154. *Licmophora remulus* Grunow
155. *Lyrella abruptoides* (Hust.) D. G. Mann
156. *Lyrella aproximatooides* (Hust.) D. G. Mann
157. *Lyrella atlantica* (A. S.) D.G. Mann
158. *Lyrella barbara* (Hied.) D. G. Mann
159. *Lyrella* cf. *spectabilis* (Greg.) D. G. Mann
160. *Lyrella exsul* (A. S.) D. G. Mann
161. *Lyrella impercepta* (Hust.) Moreno
162. *Lyrella irrorata* (Grev.) D. G. Mann
163. *Lyrella lyra* (Ehr.) Karayeva
164. *Mastogloia angulata* Lewis
165. *Mastogloia baldjikian* Grunow
166. *Mastogloia beaufortiana* Hustedt
167. *Mastogloia* cf. *braunii* Grunow
168. *Mastogloia* cf. *pisciculus* Cleve
169. *Mastogloia* cf. *tenuis* Hustedt
170. *Mastogloia citrus* Cleve
171. *Mastogloia descipiens* Hustedt
172. *Mastogloia exigua* Lewis
173. *Mastogloia fallax* Cleve
174. *Mastogloia gieskesii* Cholnoky
175. *Mastogloia macdonaldii* Greville
176. *Mastogloia obliqua* Hagelstein

177. *Mastogloia pisciculus* Cleve
178. *Mastogloia pseudoexigua* Cholnoky
179. *Mastogloia smithii* Thwaites
180. *Mastogloia smithii* var. *lacustris* Grunow
181. *Meridion circulare* Agardh
182. *Navicula agnita* Hustedt
183. *Navicula ammophila* Grunow
184. *Navicula cancellata* Donkin
185. *Navicula caribaea* Cleve
186. *Navicula* cf. *contenta* Grunow
187. *Navicula cruciculoides* Brackman
188. *Navicula directa* (W. S.) Ralfs
189. *Navicula diversistriata* Hustedt
190. *Navicula eidrigiana* J. Carter
191. *Navicula flagellifera* Hustedt
192. *Navicula gelida* Grunow
193. *Navicula hagelsteinii* Hustedt
194. *Navicula lineola* var. *perlepida* Grunow
195. *Navicula longa* (Greg.) Ralfs
196. *Navicula longa* var. *irregularis* Hustedt
197. *Navicula meniscoides* Hustedt
198. *Navicula parva* (Menegh.) Cleve
199. *Navicula pavillardii* Hustedt
200. *Navicula pennata* Schmidt
201. *Navicula platyventris* Meister
202. *Navicula rostellata* var. *minor* Kützinger
203. *Navicula salinarum* Grunow
204. *Navicula salinicola* Hustedt
205. *Navicula subinflatooides* Hustedt
206. *Navicula vidovichii* Grunow
207. *Navicula vimineoides* Giffen
208. *Navicula yarrensensis* Grunow
209. *Navicula zanardiniana* Grunow
210. *Navicula zostereti* Grunow
211. *Neodelphineis pelagica* Takano
212. *Nitzschia panduriformis* var. *abrupta* Perty
213. *Nitzschia plana* Wm. Smith
214. *Nitzschia* aff. *hybrida* Grunow
215. *Nitzschia amphibia* Grunow
216. *Nitzschia angularis* Wm. Smith
217. *Nitzschia closterium* (Ehr.) Wm. Smith
218. *Nitzschia denticula* Grunow
219. *Nitzschia dissipata* (Kütz.) Grunow
220. *Nitzschia distans* Gregory
221. *Nitzschia frustulum* (Kütz.) Grunow

222. *Nitzschia frustulum* var. *perminuta* Grunow
223. *Nitzschia gracilis* Hantzsch
224. *Nitzschia granulata* var. *hyalina* Amosse
225. *Nitzschia grossestriata* Hustedt
226. *Nitzschia insignis* Grunow
227. *Nitzschia insignis* var. *adriatica* Grunow
228. *Nitzschia lanceolata* Grunow
229. *Nitzschia longissima* fo. *costata* Hustedt
230. *Nitzschia longissima* var. *longissima* (Bréb.) Grunow
231. *Nitzschia lorenziana* Grunow
232. *Nitzschia lorenziana* var. *subtilis* Grunow
233. *Nitzschia marginulata* var. *didyma* Grunow
234. *Nitzschia obtusa* var. *scalpelliformis* Grunow
235. *Nitzschia punctata* var. *coarctata* (Grun.) Hustedt
236. *Nitzschia sigma* (Kütz.) Wm. Smith
237. *Nitzschia spathulata* Brébisson
238. *Nitzschia vitrea* Norman
239. *Nitzschia vitrea* var. *salinarum* Grunow
240. *Odontella aurita* (Lyng.) Agardh
241. *Odontinium marinum* Grunow
242. *Oestrupia musca* (Greg.) Hustedt
243. *Oestrupia powellii* (Lew.) A. Schmidt
244. *Opephora krumbeinii* (Wit-ak) Witak & Stachura
245. *Opephora mutabilis* (Grun.) Sabbe & Vyverman
246. *Opephora olsenii* Möller
247. *Opephora pacifica* (Grun.) Petit
248. *Paralia sulcata* (Ehr.) Cleve
249. *Paralia sulcata* fo. *coronata* Grunow
250. *Paralia sulcata* fo. *radiata* Grunow
251. *Paralia sulcata* var. *crenulata* Grunow
252. *Paralia sulcata* var. *radiata* Grunow
253. *Petrodictyon gemma* (Ehr.) D. G. Mann
254. *Petroneis brasiliensis* Grunow
255. *Petroneis granulata* (Bail.) D. G. Mann
256. *Petroneis marina* (Ral.) D. G. Mann
257. *Pinnularia rectangulata* (Greg.) Rabenhorst
258. *Plagiogramma interruptum* (Greg.) Ralfs
259. *Plagiogramma pulchellum* var. *pygmaeum* (Grev.) Peragallo
260. *Plagiogramma pygmaeum* Greville
261. *Plagiogramma rhombicum* Hustedt
262. *Plagiogramma wallichianum* Greville
263. *Plagiotropis vitrea* var. *genuina* A. Cleve
264. *Planothidium* cf. *delicatulum* (Kütz.) Round & Bukhtyarova
265. *Planothidium* cf. *hauckianum* (Grun.) Round & Bukhtyarova
266. *Planothidium ellipticum* (Cl.) Round & Bukhtyarova

267. *Planothidium heidenii* Schülz
268. *Planothidium lanceolatum* (Bréb.) Round & Bukhtiyarova
269. *Pleurosigma normanii* Ralfs
270. *Pleurosigma rigidum* Wm. Smith
271. *Pleurosigma salinarum* Grunow
272. *Podosira stelliger* (Bail.) D.G. Mann
273. *Proschkinia complanata* (Grun.) D. G. Mann
274. *Psammodiscus nitidus* (Greg.) Round & D. G. Mann
275. *Psammodyction constricta* (Greg.) Grunow
276. *Psammodyction panduriformis* (Greg.) D.G. Mann
277. *Psammodyction panduriformis* var. *continua* Grunow
278. *Rhaphoneis castracanii* Grunow
279. *Rhaphoneis grossepunctata* Hustedt
280. *Rhaphoneis liburnica* Grunow
281. *Rhopalodia* cf. *musculus* Kützing
282. *Rhopalodia gibberula* var. *baltica* O. Müller
283. *Rhopalodia musculus* Kützing
284. *Rhopalodia musculus* var. *constricta* Wm. Smith
285. *Rhopalodia musculus* var. *producta* Grunow
286. *Stauroneis dubitabilis* Hustedt
287. *Stauroneis salina* Wm. Smith
288. *Surirella armoricana* Peragallo
289. *Surirella fastuosa* (Ehr.) Kützing
290. *Surirella fastuosa* var. *suborbicularis* Grunow
291. *Surirella praeclara* A. Schmdit
292. *Synedra affinis* Kützing
293. *Synedra gaillonii* (Bory) Ehrenberg
294. *Tabularia tabulata* (Ag.) Kützing
295. *Terpsinoë americana* (Bail.) Ralfs
296. *Thalassionema nitzschioides* Grunow
297. *Thalassiosira* cf. *decipiens* (Grun.) Jørgensen
298. *Thalassiosira eccentrica* (Ehr.) Cleve
299. *Trachyneis aspera* Ehrenberg
300. *Trachyneis aspera* var. *elliptica* Hendey
301. *Trachyneis velata* (A. S.) Cleve
302. *Trachysphenia acuminata* Peragallo
303. *Triceratium favus* Ehrenberg
304. *Tropidoneis lepidoptera* var. *proboscidea* Cleve
305. *Tropidoneis vitrea* (Wm. S.) Cleve
306. *Tryblionella acuminata* (Wm. S.) Grunow
307. *Tryblionella compressa* (Bail.) Poulin
308. *Tryblionella littoralis* var. *genuina* Grunow

APÉNDICE 2 / LÁMINAS

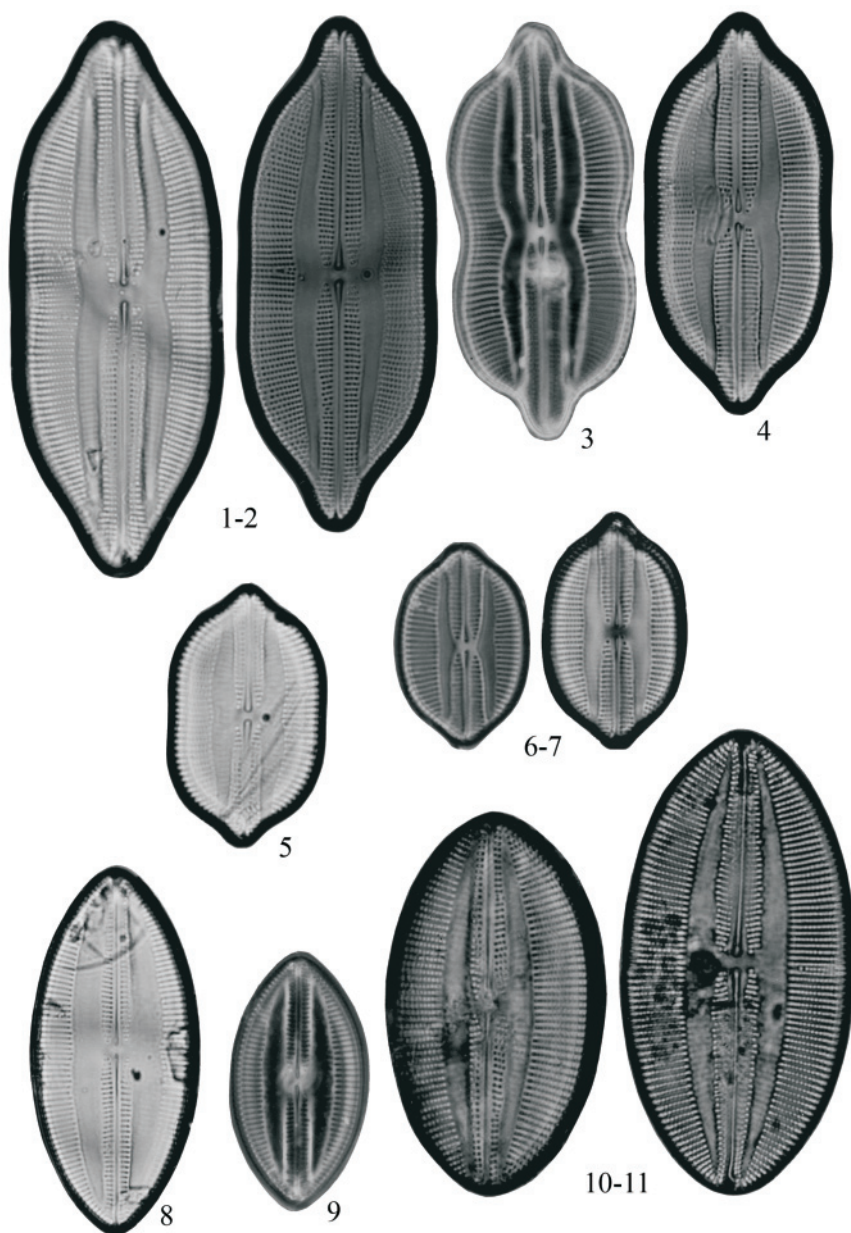


Lámina I.- 1, 2. *Lyrella atlantica*, 3. *Lyrella exsula*, 4. *Lyrella clavata* var. *subconstricta*, 5. *Lyrella clavata*, 6, 7. *Lyrella barbara*, 8. *Lyrella* cf. *spectabilis*, 9. *Lyrella abruptoides*, 10, 11. *Lyrella hennedyi*.

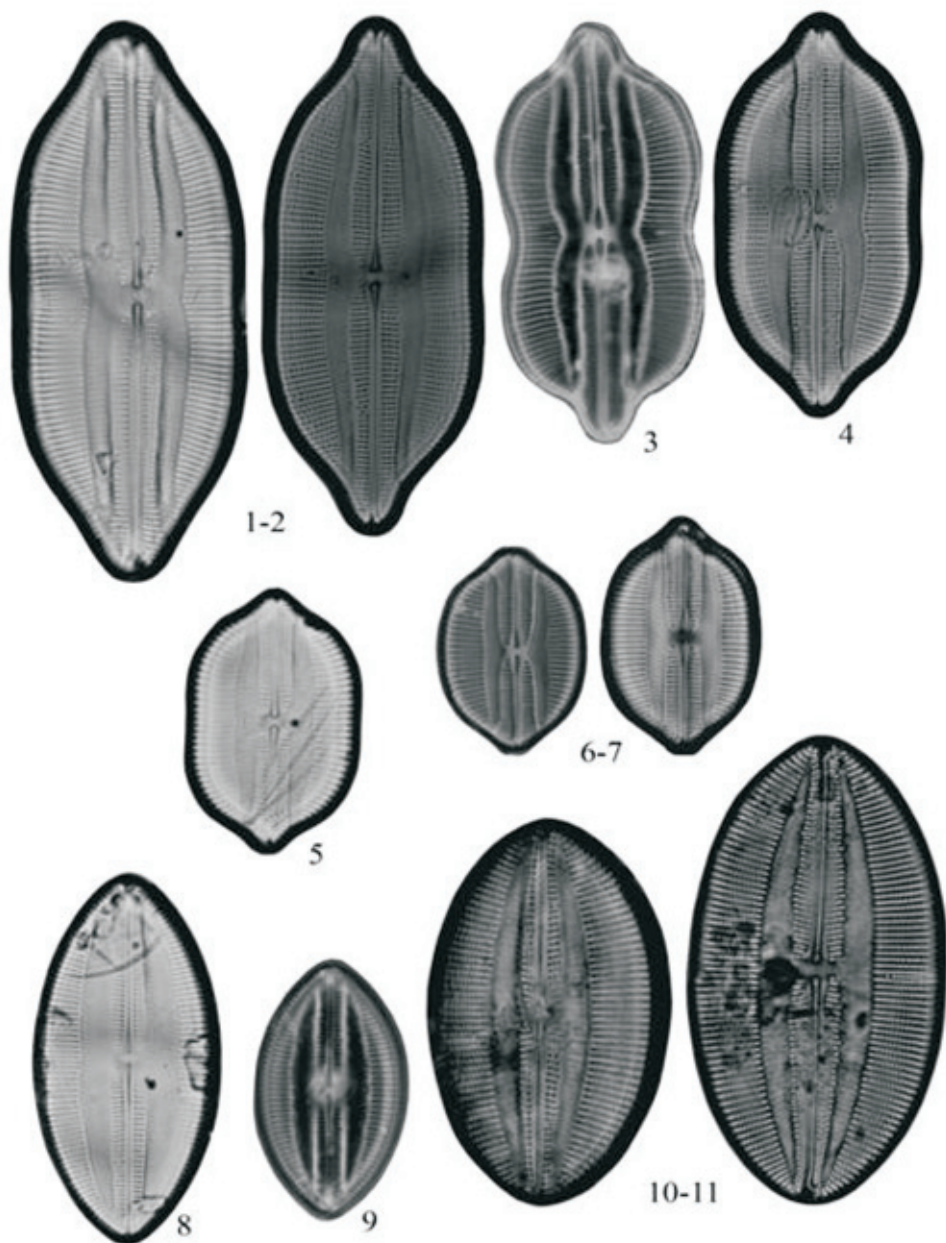


Lámina II. 1-2. *Mastogloia angulata*, 3-4. *Mastogloia smithii* var. *lacustris*, 5-6. *Mastogloia beaufortiana*, 7-8. *Mastogloia* cf. *braunii*, 9-10. *Mastogloia* cf. *pisciculus*, 11-12. *Mastogloia* cf. *smithii*, 13-14. *Mastogloia decipiens*, 15-16. *Mastogloia fallax*, 17-18. *Mastogloia binotata*.

APÉNDICE 3

Láminas de cianofitas y protrombolitos (figuras 2 a 7).



Figura 2.- Tapetes de cianofíceas (conglomerados) que atrapan sedimento y formarán protrombolitos (El Centenario).

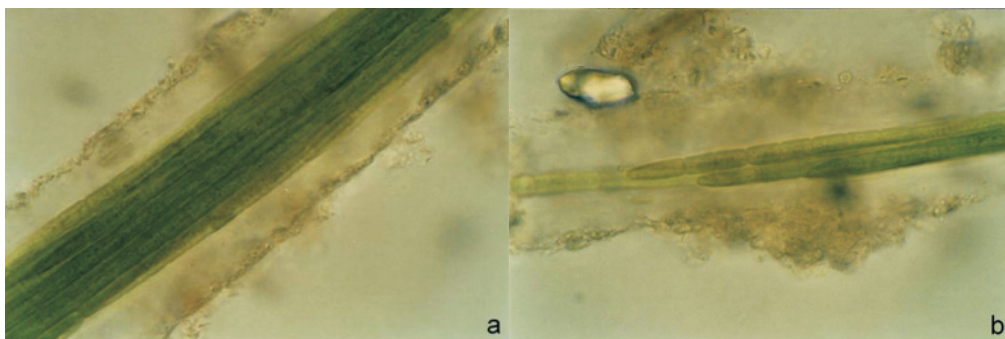


Figura 3.- *Microcoleus chthonoplastes*, principal cianofícea formadora de protrombolitos. a) Filamento multiseriado dentro de una funda mucilaginosa (400X); b) *M. chthonoplastes* los ápices agudos ayudaron a confirmar la especie (1000X).



Figura 4.- Afloramiento protrombolítico en el campus CICIMar-IPN (El Conchalito) y ejemplar de *Avicennia germinans* anclado en el protrombolito.



Figura 5.- Placas trombolíticas casi petrificadas, detrás del manglar, Estero Zacatecas.



Figura 6.- Trombolitos en una playa de El Mogote, mostrando rizolitos, de mangle.



Figura 7.- Juvenil de *Avicennia germinans* anclado en protrombolito de El Mogote