

*Nota de Investigación/Research Note*Dinámica del epifitismo en *Padina concrescens* (Dictyotales: Phaeophyta)
en el suroeste de la Península de Baja California, MéxicoDynamics of epiphytism on *Padina concrescens* (Dictyotales: Phaeophyta)
from the southwestern coast of the Baja California Peninsula, Mexico

C Ortuño-Aguirre*, R Riosmena-Rodríguez

Programa de Investigación en Botánica Marina, Departamento de Biología Marina, Universidad Autónoma de Baja California Sur, Apartado postal 19-B, La Paz 23080, Baja California Sur, México. * E-mail: cortuno@uabcs.mx

Resumen

Se estudió la dinámica de la comunidad de epifitos algales en función del área disponible sobre *Padina concrescens* en Los Cerritos, Baja California Sur (México). Se realizaron muestreos mensuales a lo largo de diez meses. Adicionalmente se colocaron estructuras experimentales con el objetivo de evaluar la sincronía y afinidad epifito-hospedero. Los resultados rechazan la hipótesis de una aparición sincrónica, sino que los epifitos están presentes todo el tiempo, colonizando el espacio disponible. Éstos cubren 60% del área total del hospedero al final de la temporada. Los ambientes muestreados muestran diferencias en cuanto a la estructura de epifitos, pero la tendencia de su desarrollo sobre el hospedero es similar. La colonización exclusiva por algas coralinas sobre el sustrato artificial se atribuye al comportamiento mismo de este tipo de epifitos.

Palabras clave: epifitos, interacciones, *Padina*, dinámica, experimentos.

Abstract

The community dynamics of algal epiphytes was studied in relation to the area available on *Padina concrescens* at Los Cerritos, Baja California Sur (Mexico). Monthly surveys were conducted over ten months. Experimental structures were also deployed in order to assess epiphyte-host synchrony and affinity. The results rejected the hypothesis of a synchronous appearance, showing that epiphytes were present all the time and occupied the space available. By the end of the season they covered 60% of all the host's area. The environments from where samples were taken revealed differences in the structure of epiphytes, though their development trend over the host was similar. The exclusive colonization of the artificial substrate by coralline algae is attributed to the behavior of this type of epiphyte.

Key words: epiphytes, interactions, *Padina*, dynamics, experiments.

Introducción

Entre los principales factores ambientales que limitan la distribución de las especies destacan temperatura, luz y disponibilidad de sustrato (Faucci y Boero 2000). Una de las estrategias comunes adoptada por los organismos para evitar competencia por espacio es el epifitismo. Los epifitos pueden ocupar el espacio de manera permanente o sólo por una etapa de su desarrollo. En general, se caracterizan por crecimiento rápido, reproducción temprana, tallas pequeñas y ciclo de vida corto (Coma *et al.* 1992, Williams y Seed 1992). La interacción consecuente que se genera entre epifito y hospedero presenta efectos tanto negativos como positivos, entre los que sobresalen la reducción de energía lumínica, traducida en la reducción de la actividad fotosintética del hospedero (Dixon *et al.* 1981, Hurd *et al.* 2000). Entre los aspectos positivos destaca la limpieza y protección del tejido por parte de los epifitos hacia el hospedero (Franschetti *et al.* 2002). De acuerdo con González y Goff (1989), la relación entre epifito y hospedero se fundamenta en bases químicas, físicas y ecológicas, donde el epifito

Introduction

The main environmental factors limiting the distribution of species are temperature, light and substrate availability (Faucci and Boero 2000). One common strategy adopted by organisms to avoid competition for space is epiphytism. Epiphytes can occupy a space either permanently or only during a stage of their development; in general, they are characterized by rapid growth, early reproduction, small sizes and a short life cycle (Coma *et al.* 1992, Williams and Seed 1992). The interaction generated between epiphyte and host can have negative and positive effects. One of the main negative effects is the reduction of luminic energy, and consequently a decrease in the photosynthetic activity of the host plant (Dixon *et al.* 1981, Hurd *et al.* 2000). One of the main positive aspects is the cleaning and protection of the host tissue by epiphytes (Franschetti *et al.* 2002). According to González and Goff (1989), the relationship between epiphyte and host is based on chemical, physical and ecological bases, the former looking for a set of conditions provided by the latter for its suitable development.

busca un conjunto de condiciones que el hospedero le proporciona para su conveniente desarrollo.

En las comunidades marinas, los sustratos vegetales más requeridos son fanerógamas y macroalgas, gracias a ventajas que ofrecen para el epifito tales como espacio, refugio y alimento (Borowitzka y Lethbridge 1989, Aguilar-Rosas y Machado-Galindo 1990). La mayoría de los estudios sobre epifitismo se han concentrado en la relación entre epifitos animales sobre fanerógamas marinas o macroalgas, particularmente Laminariales (Dixon *et al.* 1981, Freile-Pelegrin *et al.* 1999, Norderhaug *et al.* 2002). Pocos han abordado el tema desde la perspectiva de macroalgas epifitas o han explorado la utilización de experimentos para evaluar sus observaciones (Buschmann *et al.* 1997, Sánchez-Lizaso y Riosmena-Rodríguez 1997). En general, se conoce bien el elenco de especies de algas epifitas sobre fanerógamas marinas, siendo los principales grupos algas rojas, principalmente coralinas costrosas, y algas cafés, especialmente formas filamentosas (Harlin 1980). En contraste, en muchos estudios descriptivos sobre macroalgas, las especies epifitas son comúnmente ignoradas, subestimando la riqueza específica de cada zona. De manera particular, se conoce cómo es la distribución de epifitos sobre por área (Lavery y Vanderklift 2002), algunos de los mecanismos de fijación, preferencia de epifitos sobre un determinado tejido, especie o sustrato. En años recientes muchos de los estudios sobre epifitos se han enfocado a buscar defensas en contra de ellos para combatirlos en cultivos de especies comerciales como *Gracilaria*, *Gelidium* y *Kapaphycus* (Kuschel y Buschmann 1991, Freile-Pelegrin *et al.* 1999, Dawes *et al.* 2000, Friedlander *et al.* 2001). A pesar del conocimiento con que se cuenta, el debate continúa acerca de si existe sincronía entre la aparición del huésped y el hospedero, y se discute ampliamente si huésped y hospedero aparecen de manera casual sirviendo este último solamente como sustrato físico para los epifitos o, si existen interacciones entre ambos (Sánchez-Lizaso y Riosmena-Rodríguez 1997) al grado de que la presencia de uno es consecuencia de la presencia del otro. Esto resulta importante desde para entender la estructura comunitaria hasta para el diseño de estrategias en el manejo de epifitos en cultivos comerciales. La realización de experimentos en el campo paralelos al análisis de muestras recolectadas podría ayudar a contestar esta interrogante.

Los objetivos del presente estudio, por lo tanto, son determinar el elenco de la comunidad de epifitos y su variación espacial y temporal, así como establecer si existe una relación entre la cobertura de epifitos en función del desarrollo de la alga parda *Padina concrescens* (Thivy).

Materiales y métodos

El estudio se realizó en Los Cerritos, Baja California Sur (México) (23°19'79" N, 110°10'69" W) (fig. 1). En 2003, se realizaron muestreos mensuales de una población de *P. concrescens* presente en un ambiente de poza de marea y en uno de canal de marea, recolectando el azar en cinco cuadrantes de

In marine communities, phanerogams and macroalgae are the most commonly used vegetal substrates because they provide space, refuge and food for epiphytes (Borowitzka and Lethbridge 1989, Aguilar-Rosas and Machado-Galindo 1990). Most of the studies on epiphytism have dealt with the relationship between epiphytic animals and marine phanerogams or macroalgae, especially Laminariales (Dixon *et al.* 1981, Freile-Pelegrin *et al.* 1999, Norderhaug *et al.* 2002). Few have tackled the subject from the point of view of epiphytic macroalgae or have considered the use of experiments to assess the observations (Buschmann *et al.* 1997, Sánchez-Lizaso and Riosmena-Rodríguez 1997). The species of epiphytic algae growing on marine phanerogams are well known, and they belong primarily to the groups of red (mainly encrusting coralline) algae and brown (mainly filamentous) algae (Harlin 1980). Many descriptive studies on macroalgae, however, ignore the epiphytic species and underestimate the specific richness of the area. Information is available regarding the distribution of epiphytes (Lavery and Vanderklift 2002), some settlement mechanisms, and preference of epiphytes for a certain tissue, species or substrate. In recent years, considerable research has focused on finding ways to combat epiphytes in cultures of commercial species such as *Gracilaria*, *Gelidium* and *Kapaphycus* (Kuschel and Buschmann 1991, Freile-Pelegrin *et al.* 1999, Dawes *et al.* 2000, Friedlander *et al.* 2001). Despite the knowledge available, the debate continues over whether epiphyte and host appear synchronously. Do epiphyte and host appear casually, the latter serving solely as a physical substrate for the other, or do interactions occur between them (Sánchez-Lizaso and Riosmena-Rodríguez 1997), to the extent that the presence of one depends on the presence of the other? This widely discussed topic is important for determining from the community structure to designing strategies for managing epiphytes in commercial cultures. Parallel field and laboratory experiments may help to answer this question.

This study therefore aims to analyze the epiphyte community structure and its spatial and temporal variation, as well as to determine whether a relationship exists between epiphyte coverage and the development of the brown alga *Padina concrescens* (Thivy).

Material and methods

Monthly surveys of a population of *P. concrescens* in a tide pool environment and in a tide channel environment were conducted 2003 at Los Cerritos, on the southwestern coast of the Baja California Peninsula, Mexico (23°19'79" N, 110°10'69" W) (fig. 1). Samples were collected from five quadrats in each environment to determine epiphyte coverage in relation to the area of *P. concrescens*. The samples were transported to the laboratory where they were cleaned to remove excess sediment, fixed in a solution of 4% formaldehyde and seawater, and placed in labeled plastic flasks. To

cada ambiente, para obtener la cobertura de epifitos en relación al área de *P. concrescens*. Las muestras fueron trasladadas al laboratorio donde se limpiaron del exceso de sedimento, se fijaron en una solución de formaldehído con agua de mar al 4% y se colocaron en frascos de plástico debidamente etiquetados. Para evaluar si existe sincronía entre la presencia de epifitos y el hospedero de interés, en este caso macroalgas, se llevó a cabo un experimento con estructuras de plástico. El experimento consistió en hacer clareos entre la población, e instalar estructuras de plástico de morfología y tamaño similares a los de frondas naturales de *P. concrescens*, que fueron colocadas sobre una tapadera de botella de plástico con pegamento epóxico Z-par, y que recibieron el nombre de frondas experimentales. Se colocaron en total 360 (180 por cada sitio) frondas experimentales que permanecieron durante un periodo de cuatro meses.

El tamaño de muestra se determinó mediante el método de la curva de rarefacción (Brower *et al.* 1998), y éste fue de 60 frondas mes⁻¹, las cuales fueron elegidas al azar (datos y descripción en Ortuño-Aguirre 2004). Posteriormente, se midió la relación largo-ancho con un vernier manual (± 0.25 mm de margen de error) para obtener el área total de la fronda. La evaluación de la cobertura de epifitos sobre las frondas se realizó colocando dos transectos (vertical y horizontal) en ambos lados de la fronda (dorsal y ventral). Sobre los transectos se ubicaron 20 puntos equidistantes, separando los epifitos convenientemente por grupos tales como algas verdes, algas pardas, algas rojas filamentosas, algas coralinas y "otros". Las frondas experimentales fueron procesadas en su totalidad y la cobertura fue evaluada como cobertura total, no separada por grupos, debido a que estas frondas fueron epifitadas sólo por algas coralinas, las cuales no se pueden separar como individuos.

Finalmente, se realizó la determinación de los epifitos al nivel de género (ya que los ejemplares no presentaron las características de especie) con la ayuda de las claves propuestas por Abbott y Hollenberg (1976). Para la determinación de los epifitos de las frondas experimentales, se aplicó la técnica histológica para algas coralinas estandarizada por Riosmena-Rodríguez *et al.* (1999); en este caso las determinaciones se realizaron a nivel específico con base en las claves propuestas por Riosmena-Rodríguez (2002, datos no publicados).

Resultados

Los resultados muestran que los epifitos están presentes durante toda la temporada ocupando el espacio disponible, y no existe una sincronía en la aparición epifito-hospedero; sin embargo, en ambos ambientes los epifitos incrementan en función de la superficie que ofrece el hospedero (figs. 2, 3). Aunque existen esporas de epifitos, se encontró que las frondas experimentales sólo fueron colonizadas por algas rojas coralinas hasta en más de 60% de su área, en contraste a una cobertura menor a 5% en las frondas naturales. En mayo se observa un marcado incremento en el área de las frondas en ambos ambientes (figs. 2a, 3a); sin embargo, aunque en la poza



Figura 1. Localización del área de estudio.

Figure 1. Location of the study area.

determine whether synchrony existed between the presence of epiphytes and the host of interest (macroalgae), an experiment was carried out using plastic structures. Clearings were made among the population and plastic structures of similar morphology and size as the natural fronds of *P. concrescens*, glued to the base of a bottle top using epoxy Z-par adhesive, were installed. Henceforth these structures will be referred to as experimental fronds. A total of 360 (180 per site) experimental fronds were placed and left for four months.

Rarefaction curves (Brower *et al.* 1998) were used to obtain sample size (60 fronds month⁻¹). Samples were chosen at random (data and description in Ortuño-Aguirre 2004). The length and width of the frond were measured with a manual vernier caliper (margin of error ± 0.25 mm) to calculate the total area. Epiphyte coverage on the fronds was evaluated by marking two transects (vertical and horizontal) on both sides of the frond (dorsal and ventral). Twenty equidistant points were established and the epiphytes were conveniently separated into five groups: green algae, brown algae, red filamentous algae, coralline algae and other. All the experimental fronds were processed and the coverage was evaluated as total coverage, not separated by groups, since these fronds were epiphytized only by coralline algae, which cannot be separated as individuals.

Finally, the epiphytes were identified to genus level (since specimens did not show species characteristics) using the taxonomic keys of Abbott and Hollenberg (1976). To determine the epiphytes of the experimental fronds, the histological technique for coralline algae standardized by Riosmena-Rodríguez *et al.* (1999) was applied; in this case, epiphytes were identified to species level based on the keys proposed by Riosmena-Rodríguez (2002, unpublished data).

de marea la cobertura de epifitos se dispara (fig. 2a), no ocurre lo mismo en el canal, donde el aumento es moderado y se dispara hasta junio (fig. 3a), y a partir de entonces se observa un incremento gradual. Al final de la temporada, los epifitos cubrieron las frondas en un 60%. Al evaluar la cobertura de epifitos por intervalos de área entre frondas experimentales y frondas de *P. conrescens* se observa una tendencia inversa a la descrita anteriormente, cuando el área de fronda aumentó, la cobertura de epifitos disminuyó (figs. 2b, 3b). Cabe mencionar que no se tomaron muestras durante septiembre y octubre ya que el sitio de muestreo fue inaccesible debido a un huracán. Continuando el muestreo en noviembre, ya para entonces la población de *P. conrescens* había desaparecido de la poza de marea y sólo se encontró en el canal, donde se observó una considerable pérdida de área de las frondas; sin embargo, los epifitos cubrían más de 95% del área total de la fronda.

Se identificaron cinco grupos de epifitos: entre las algas verdes se encontró el género *Ulva* Linnaeus; entre las algas pardas los géneros *Ectocarpus* Lyngbye y *Ralfsia* Berkeley; entre las algas rojas filamentosas los géneros *Acrochaetium* Nägeli y *Erythrotrichia* Areschoug; entre las algas rojas coralinas estuvieron *Pneophyllum coronatum* (Rosanoff) Penrose,

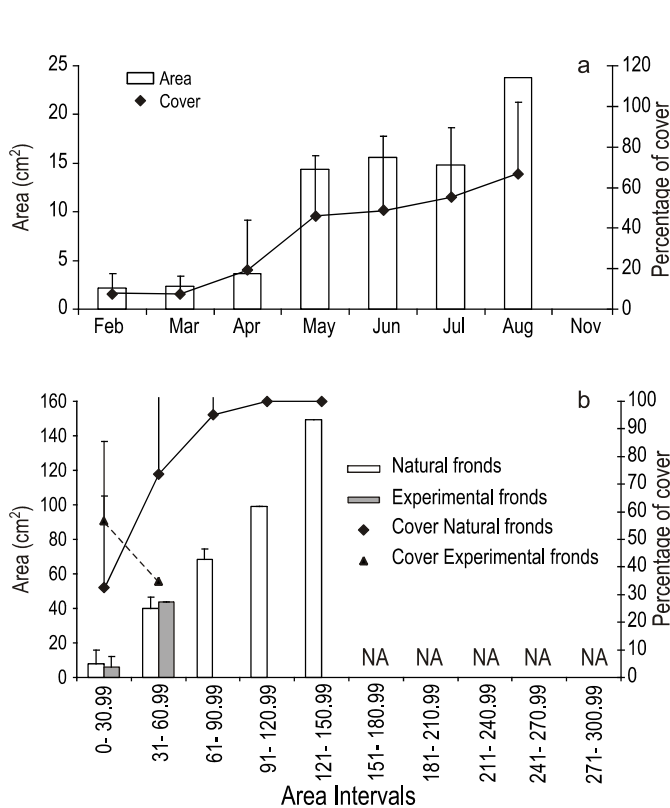


Figura 2. Porcentaje de cobertura (media y desviación estándar) de epifitos vs. área de la fronda disponible en la poza de marea. (a) Cobertura a través del tiempo sobre sustrato natural. (b) Comparación de cobertura de epifitos entre sustrato natural y artificial.

Figure 2. Percent coverage (mean and standard deviation) of epiphytes vs available frond area in the tide pool. (a) Coverage over time on natural substrate. (b) Comparison of epiphytic coverage of natural and artificial substrates.

Results

The results showed that epiphytes occurred throughout the study, occupying the space available, and that there was no synchrony in the epiphyte-host appearance; however, epiphytes increased in relation to the area offered by the host at both sites (figs. 2, 3). Even though epiphyte spores were observed, the experimental fronds were only colonized by red coralline algae, which covered up to 60% of the area, in contrast to their coverage of less than 5% on natural fronds. In May, the area of the fronds increased in both environments (figs. 2a, 3a), but whereas epiphyte coverage in the tide pool increased abruptly (fig. 2a), in the tide channel the increase was more moderate and then abrupt in June (fig. 3a), after which the increases were gradual. At the end of the season, epiphytes covered 60% of the fronds. The evaluation of epiphyte coverage by areal ranges between experimental fronds and *P. conrescens* fronds showed an inverse trend to that described above: when the frond area increased, epiphyte coverage decreased (figs. 2b, 3b). Note that samples were not taken in

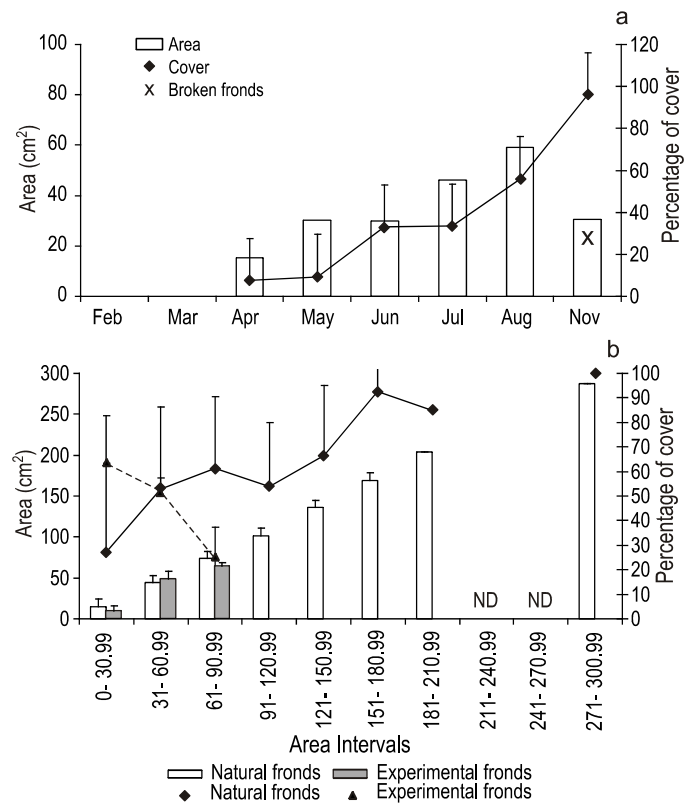


Figura 3. Porcentaje de cobertura (media y desviación estándar) de epifitos vs. área de la fronda disponible en el canal de marea. (a) Cobertura de epifitos a través del tiempo sobre sustrato natural. (b) Comparación de cobertura de epifitos entre sustrato natural y artificial.

Figure 3. Percent coverage (mean and standard deviation) of epiphytes vs available frond area in the tide channel. (a) Coverage over time on natural substrate. (b) Comparison of epiphytic coverage of natural and artificial substrates.

Lithophyllum pustulatum (Lamouroux) Foslie, *Amphiroa misakiensis* Yendo y *A. beauvoissi* Lamouroux, todos estos en las frondas experimentales; y dentro del grupo “otros” se observó la presencia de briozoarios y huevos de un molusco gasterópodo.

Se observaron diferencias espaciotemporales en la presencia y abundancia de epifitos (fig. 4), notándose un comportamiento competitivo entre éstos. En el ambiente de pozas de marea (fig. 4a) se observaron tres de los cinco grupos, dominando en cobertura algas verdes y pardas, que fueron el grupo dominante la mayor parte del tiempo, excepto en agosto que disminuyen de un 47% a 8% en cobertura sobre la fronda de *P. concrescens*; por el contrario, las algas pardas aumentan de un 3% a 56.5% ocupando el espacio. El grupo denominado “otros” es el que ocurrió con menor proporción a lo largo del tiempo. En contraste, en el ambiente de canal se encontraron representados los cinco grupos de epifitos (fig. 4b), dominando el grupo de algas rojas filamentosas, seguido por el de algas verdes. La cobertura de algas rojas se dispara de un 5% en mayo a 29% en junio; sin embargo, en julio la cobertura de este grupo es menor a 5%, ocupando el espacio disponible las algas verdes, en una tendencia inversa a la disminución del grupo anterior. Finalmente, estos dos grupos de epifitos son desplazados en cobertura por el grupo “otros”, el cual presenta un incremento progresivo a partir del mes de julio y es dominante hacia noviembre.

Discusión

Los resultados muestran que no existe una relación sincrónica entre la aparición de los epifitos y el hospedero *P. concrescens*, ya que aquellos están presentes todo el tiempo y colonizan el espacio disponible, incrementándose en función del área del hospedero. Esto concuerda con lo observado en *Cystoseira* C. Agardh, *Gelidium* Lamouroux y algunas fanerógamas marinas: el nivel de epifitismo es mayor cuando existe la mayor superficie y biomasa del hospedero (Heijs 1987, Arrontes 1990, Reyes y Afonso-Carrillo 1995, Kanamori *et al.* 2004). En estudios como los realizados por McLachlan y Craigie (1966) y Van Alstyne *et al.* (2001), se mencionan resultados similares, lo que se ha atribuido entre otros factores a la disminución de sustancias de defensa en contra de los epifitos a medida que el hospedero se vuelve senescente (Wikstroem y Pavia 2004). Lo anterior es apoyado por lo observado en las frondas experimentales, las cuales fueron colonizadas desde los primeros días demostrando la existencia de esporas en el medio. Esto lleva a que es posible que las diferencias en los tipos de epifitos encontrados en ambos ambientes esté relacionada con la habilidad competitiva de algunos epifitos y por supuesto con las necesidades y preferencia de los mismos (Gacia *et al.* 1999, Kanamori *et al.* 2004).

Aun cuando es diferente la estructura de epifitos entre los ambientes marea, resalta la continua presencia del género *Ulva* en ambos ambientes. Algunos estudios registran especies de este género como epifitos, principalmente en condiciones de

either September or October since the study area was not accessible after the passing of a hurricane. When sampling resumed in November, the population of *P. concrescens* had disappeared from the tide pool and was only found in the tide channel, where we observed considerable loss in frond area; however, epiphytes covered more than 95% of the total area of the frond.

Five groups of epiphytes were identified: green algae, represented by the genus *Ulva* Linnaeus; brown algae, represented by the genera *Ectocarpus* Lyngbye and *Ralfsia* Berkeley; red filamentous algae, represented by the genera *Acrochaetium* Nägeli and *Erythrotrichia* Areschoug; coralline algae, represented by the species *Pneophyllum coronatum* (Rosanoff) Penrose, *Lithophyllum pustulatum* (Lamouroux) Foslie, *Amphiroa misakiensis* Yendo and *A. beauvoissi* Lamouroux (all these on the experimental fronds); and other, which included bryozoans and eggs of a gastropod mollusc.

Spatial and temporal differences were found in the occurrence and abundance of epiphytes (fig. 4), revealing a competitive behaviour among them. In the tide pool environment (fig. 4a), three of the five epiphytic groups were observed. Green and brown algae were dominant, the former predominating most of the time, except in August when their coverage of the *P. concrescens* frond decreased from 47% to 8% and the space was occupied by brown algae, which increased from 3% to 56.5% in coverage. The “other” group occurred in low percentages throughout the study. In contrast, in the tide channel environment, all five groups were found (fig. 4b). Red filamentous algae were the dominant group, fol-

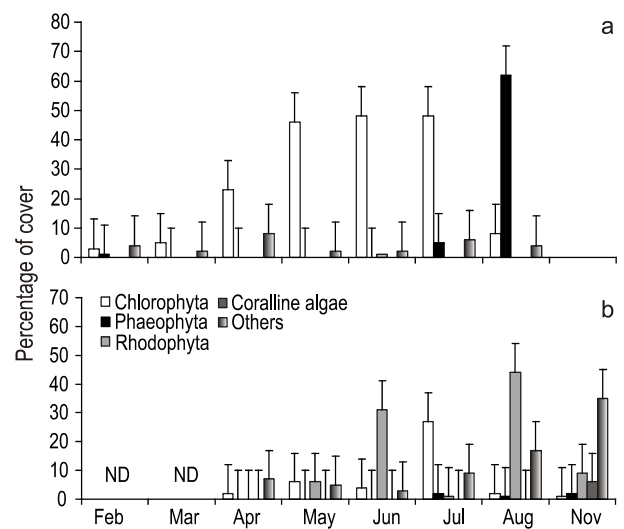


Figura 4. Porcentaje de cobertura (media y desviación estándar) de los cinco grupos de epifitos encontrados. Se expresa cinco grupos de epifitos: verdes, cafés, rojas, costras y otros. (a) Poza de marea. (b) Canal de marea.

Figure 4. Percent coverage (mean and standard deviation) of the five groups of epiphytes found: green algae, brown algae, red filamentous algae, coralline algae and other. (a) Tide pool. (b) Tide channel.

estrés. Gacia *et al.* (1999) mencionan que en ambientes de temperaturas cálidas y escasos en nutrientes encontraron a *Ulva fasciata* Delile como epifito de *Thalassia testudinum*, y Friedlander *et al.* (2001) mencionan a *Ulva* sobre *Gracilaria lemaneiformis* (Bory de Saint-Vincent) Greville. La presencia de géneros como *Erythrotrichia*, *Acrochaetium* en el ambiente de canal no resulta extraña, ya que de acuerdo con Gacia *et al.* (1999) y Williams y Seed (1992) este tipo de epifitos filamentosos son comunes en la zona intermareal, y se considera que ofrecen protección al hospedero contra la desecación. En este ambiente el comportamiento competitivo es marcado principalmente entre algas verdes y algas rojas filamentosas. Las algas epifitas encontradas corresponden a las que comúnmente son mencionadas como epifitas de macroalgas y fanerógamas marinas (Brauner 1975). Por otro lado, la ausencia de algas coralinas como epifitas en *P. conrescens* difiere respecto a otros estudios, ya que éstas son comúnmente encontradas sobre varias especies de fanerógamas y algas pardas como *Sargassum*, *Ecklonia*, *Macrocystis*; sin embargo, en este estudio su presencia es marcadamente restringida a las unidades experimentales, lo que puede deberse al rápido crecimiento de los otros epifitos que ocupan rápidamente el espacio disponible, lo que les da una ventaja sobre las especies coralinas (Sebens 1982, Morcom *et al.* 1997, Morcom y Woelkerling 2000).

Agradecimientos

Agradecemos al departamento de Biología Marina de la Universidad Autónoma de Baja California Sur por el apoyo para algunas salidas de campo importantes para el presente trabajo. Agradecemos las atinadas sugerencias de dos revisores de este trabajo. Este trabajo representa una parte de la tesis de licenciatura del primer autor. El segundo autor agradece el financiamiento de CONACYT (V0115-R) y CONABIO (U044) para el procesamiento del material.

Rerefencias

- Abbott IA, Hollenberg GJ. 1976. Marine Algae of California. Stanford Univ. Press, California, 827 pp.
- Aguilar-Rosas R, Machado-Galindo A. 1990. Ecological aspects of *Sargassum muticum* (Fucales, Phaeophyta) in Baja California, Mexico: Reproductive phenology and epiphytes. *Hydrobiologia* 204/205: 185–190.
- Arrontes J. 1990. Composition, distribution on host and seasonality of epiphytes on three intertidal algae. *Bot. Mar.* 33: 205–211.
- Borowitzka MA, Lethbridge RC. 1989. Seagrasses epiphytes. Chapter 14. In: Larkum AWD, McComb AJ, Shepherd SA (eds.), *Biology of Seagrasses*. Aquatic Plant Studies 2. Elsevier, Amsterdam, 841 pp.
- Brauner JF. 1975. Seasonality of epiphytic algae on *Zostera marina* at Beaufort, North Carolina. *Nova Hedwigia* 26: 125–133.
- Brower JE, Zar JH, Von Ende CN. 1998. *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. McGraw-Hill, 273pp.
- Buschmann AH, Retamales CA, Figueroa C. 1997. Ceramialean epiphytism in an intertidal *Gracilaria chilensis* (Rhodophyta) bed in southern Chile. *J. Appl. Phycol.* 9(2): 129–135.

lowed by green algae. Red algal coverage increased abruptly from 5% in May to 29% in June, but then decreased to less than 5% in July, when green algae increased in coverage and occupied the space. At the end of the season these two epiphytic groups were displaced by the “other” group, which showed a progressive increase in coverage from July to November.

Discussion

There was no synchrony in the appearance of epiphytes relative to that of the host, *P. conrescens*. Epiphytes occurred throughout the study and colonized the space available, increasing in relation to the host's area. This result concurs with that reported for *Cystoseira* C. Agardh, *Gelidium* Lamouroux and some marine phanerogams, among which epiphytism is greater when the host surface and biomass are greater (Heijs 1987, Arrontes 1990, Reyes and Afonso-Carrillo 1995, Kanamori *et al.* 2004). Other studies, such as those of McLachlan and Craigie (1966) and Van Alstyne *et al.* (2001), also obtained a similar result, which has been attributed, among other factors, to a decrease in defense substances against epiphytes as the host becomes senescent (Wikstroem and Pavia 2004). This is supported by the fact that the experimental fronds were colonized from the very beginning of the study, indicating the availability of spores in the environment. Moreover, the differences in the types of epiphytes found in both environments can be associated with the competitive ability of some of them and, undoubtedly, with their needs and preferences (Gacia *et al.* 1999, Kanamori *et al.* 2004).

Even though the epiphyte community structure differed in the tide pool and tide channel environments, the continuous presence of the genus *Ulva* in both is noteworthy. Several studies have identified species belonging to this genus as epiphytes, especially under stress conditions. Gacia *et al.* (1999) reported that in warm-temperature and low-nutrient waters, *Ulva fasciata* Delile was found as an epiphyte on *Thalassia testudinum*, and Friedlander *et al.* (2001) observed *Ulva* on *Gracilaria lemaneiformis* (Bory de Saint-Vincent) Greville. The occurrence in the tide channel of the genera *Erythrotrichia* and *Acrochaetium* is not unusual since, according to Gacia *et al.* (1999) and Williams and Seed (1992), filamentous epiphytes are common in the intertidal zone and are considered to offer the host protection against desiccation. A competitive behaviour was clearly observed in this environment, mainly between green and red filamentous algae. The epiphytic algae found correspond to those commonly reported as epiphytes of macroalgae and marine phanerogams (Brauner 1975). On the other hand, the absence of coralline algae as epiphytes on *P. conrescens* differs from that reported in other studies, since they have been found on several species of phanerogams and brown algae such as *Sargassum*, *Ecklonia* and *Macrocystis*; however, in this study, their presence was restricted to the experimental fronds. This can be attributed to the rapid growth of the other epiphytes, who were able to quickly occupy the

- Coma R, Llobet I, Zabala M, Pili JM, Hughes RG. 1992. The population dynamics of *Halecium petrosum* and *Halecium pusillum* (Hydrozoa; Cnidaria) epiphytes of *Halimeda tuna* in the northwestern Mediterranean. *Sci. Mar.* 56: 161–169.
- Dawes CJ, Teasdale BW, Friedlander M. 2000. Cell wall structure of the agarophytes *Gracilaria tikvahiae* and *G. cornea* (Rhodophyta) and penetration by the epiphyte *Ulva lactuca* (Chlorophyta). *J. Appl. Phycol.* 12: 567–575.
- Dixon J, Schroeter SC, Kastendick J. 1981. Effects of the encrusting bryozoan *Membranipora membranacea* on the loss of blades and fronds by the giant kelp *Macrocystis pyrifera* (Laminariales). *J. Phycol.* 17: 341–345.
- Faucci A, Boero F. 2000. Structure of an epiphytic hydroid community on *Cystoseira* at two sites of different wave exposure. *Sci. Mar.* 64: 255–264.
- Franschetti S, Giangrande A, Terlizzi A, Miglietta MP, DellaTommasa L, Boero F. 2002. Spatio-temporal variation of hydroids and polychaetes associated with *Cystoseira amentacea* (Fucales: Phaeophyceae). *Mar. Biol.* 140: 949–957.
- Freile-Pelegrin Y, Robledo D, Serviere-Zaragoza E. 1999. *Gelidium robustum* agar: Quality characteristics from exploited beds and seasonality from an unexploited bed at southern Baja California, Mexico. *Hydrobiologia* 398/399: 501–507.
- Friedlander M, Kashman Y, Weinberger F, Dawes CJ. 2001. *Gracilaria* and its epiphytes. 4. The response of two *Gracilaria* species to *Ulva lactuca* in a bacteria-limited environment. *J. Appl. Phycol.* 13: 501–507.
- Gacia E, Littler MM, Littler DS. 1999. An experimental test of the capacity of food web interactions (fish-epiphytes-seagrasses) to offset the negative consequences of eutrophication on seagrass communities. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 48: 757–766.
- González MA, Goff LJ. 1989. The red algal epiphytes *Microcladia coulteri* and *M. californica* (Rhodophyceae: Ceramiaceae). II. Basiphyte specificity. *J. Phycol.* 9: 230–232.
- Harlin MM. 1980. Seagrass epiphytes. In: Phillips RC, McRoy CP (eds.), *Handbook of Seagrass Biology: An Ecosystem Perspective*. Garland STPM Press, New York, pp. 117–151.
- Heijs FML. 1987. Qualitative and quantitative aspects of the epiphytic component in a mixed seagrass meadow from Papua New Guinea. *Aquat. Bot.* 27: 363–383.
- Hurd CL, Durante KM, Harrison PJ. 2000. Influence of bryozoan colonization on the physiology of the kelp *Macrocystis integrifolia* (Laminariales, Phaeophyta) from nitrogen-rich and poor sites in Barkley Sound, British Columbia, Canada. *Phycologia* 39: 435–440.
- Kanamori M, Goshima S, Mukai H. 2004. Seasonal variation in host utilization of epiphytic *Lacuna* species in mixed algal and surfgrass stands in Japan. *Mar. Ecol.* 25: 51–69.
- Kuschel FA, Buschmann AH. 1991. Abundance, effects and management of epiphytism in intertidal cultures of *Gracilaria* (Rhodophyta) in southern Chile. *Aquaculture* 92: 7–19.
- Lavery PS, Vanderklift MA. 2002. A comparison of spatial and temporal patterns in epiphytic macroalgal assemblages of the seagrasses *Amphibolis griffithii* and *Posidonia coriacea*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 236: 99–112.
- McLachan J, Craigie JS. 1966. Antialgal activity of some simple phenols. *J. Phycol.* 2: 133–135.
- Morcom NF, Woelkerling WJ. 2000. A critical interpretation of coralline-coralline (Corallinales, Rhodophyta) and coralline-other plant interactions. *Cryptogamie: Algol.* 21: 1–31.
- space available, giving them an advantage over coralline algae (Sebens 1982, Morcom *et al.* 1997, Morcom and Woelkerling 2000).

Acknowledgements

We thank the staff of the Marine Biology Department (Autonomous University of Baja California Sur) for their assistance in the field and two reviewers for their useful comments. This study is part of the first author's B.Sc. dissertation. The second author acknowledges financial support from CONACYT (V0115-R) and CONABIO (U044).

English translation by Christine Harris.

-
- Morcom NF, Ward SA, Woelkerling WJ. 1997. Competition of epiphytic nongeniculate corallines (Corallinales, Rhodophyta): Overgrowth is not victory. *Phycologia* 36: 468–471.
- Norderhaug KM, Christie H, Rinde E. 2002. Colonisation of kelp imitations by epiphyte and holdfast fauna; a study of mobility patterns. *Mar. Biol.* 965–973.
- Ortuño-Aguirre C. 2004. Dinámica del epifitismo en relación con la estructura poblacional de *Padina concrescens* (Dictyotales; Phaeophyta) en la playa Los Cerritos, BCS, México. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México, 67 pp.
- Reyes J, Afonso-Carrillo J. 1995. Morphology and distribution of nongeniculate coralline algae (Corallinales: Rhodophyta) on the leaves of the seagrass *Cymodocea nodosa* (Cymodoceae). *Phycologia* 34: 179–190.
- Riosmena-Rodríguez R. 2002. Taxonomy of the order Corallinales (Rhodophyta) from the Gulf of California, Mexico. Ph.D. thesis, La Trobe University, 200 pp. + 89 lam.
- Riosmena-Rodríguez R, Woelkerling WJ, Foster MS. 1999. Taxonomic reassessment of rhodolith-forming species of *Lithophyllum* (Corallinales: Rhodophyta) in the Gulf of California, Mexico. *Phycologia* 38: 401–417.
- Sánchez-Lizaso JL, Riosmena-Rodríguez R. 1997. Macroalgas epifitas de *Zostera marina* L. en Bahía Concepción, BCS, México. *Océanides* 12: 55–59.
- Sebens KP. 1982. Competition for space: Growth rate, reproductive output, and scape in size. *Am. Nat.* 120: 189–197.
- Van Alstyne KL, Whitman SL, Ehling JM. 2001. Differences in herbivore preferences, phlorotannin production, and nutritional quality between juvenile and adult tissues from marine algae. *Mar. Biol.* 139: 201–210.
- Wikstroem SA, Pavia H. 2004. Chemical settlement inhibition versus post settlement mortality as an explanation for differential fouling of two congeneric seaweeds. *Oecologia* 138: 223–230.
- Williams GE, Seed R. 1992. Interactions between macrofaunal epiphytes and their host algae. In: John DM, Hawkins SJ, Price JH (eds.), *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos*. Systematics Association Spec. Vol. 46, pp. 189–211.

Recibido en julio de 2006;
aceptado en mayo de 2007