

ASSOCIATION STRUCTURE OF BENTHIC DIATOMS IN A HYPERSALINE ENVIRONMENT

ESTRUCTURA DE LAS ASOCIACIONES DE DIATOMEAS BENTONICAS EN UN AMBIENTE HIPERSALINO

David Alfaro Siqueiros Beltrones

Departamento de Biología Marina
Universidad Autónoma de Baja California Sur
Apartado Postal 9-B
La Paz, B.C.S., México

Siqueiros Beltrones, D.A. (1990). Association structure of benthic diatoms in a hypersaline environment. Estructura de las asociaciones de diatomeas bentónicas en un ambiente hipersalino. *Ciencias Marinas*, 16(1): 101-127.

ABSTRACT

In a hypersaline pond known as La Poza in B.C.S. (Mexico) the association structure of benthic diatoms was analyzed; samples from four sites were collected on seven occasions, from August 1985 to September 1986. Forty-five taxa were registered and the most abundant species were *Navicula parva*, *Rhopalodia musculus* v. *constricta*, *Amphora* sp. 4, *Amphora* sp. 1. Jaccard's Index and the percentage of similarity (PS) suggested that in La Poza there is only one association of benthic diatoms with a patchy distribution and the dominant species vary in abundance depending on the sampling season. Diversity using Shannon-Wiener's H', Pielou's J' and the complement of Simpson's Index (1- λ) was low due to the extreme environmental conditions. Sediments supported a higher species richness than the microbial mats.

RESUMEN

Se analizó la estructura de las asociaciones de diatomeas bentónicas en una laguna hipersalina conocida como La Poza en Baja California Sur, México; se colectaron muestras de cuatro localidades en siete ocasiones, de agosto de 1985 a septiembre de 1986. Se registraron 45 taxa, siendo las especies más abundantes *Navicula parva*, *Rhopalodia musculus* v. *constricta*, *Amphora* sp. 4, *Amphora* sp. 1. El Índice de Jaccard y el porcentaje de similitud (PS) indican que en La Poza sólo existe una asociación de diatomeas bentónicas con una distribución irregular y que las especies dominantes varían en abundancia dependiendo de la estación de muestreo. La diversidad usando H' de Shannon-Wiener, J' de Pielou y el complemento del Índice de Simpson (1- λ) fue baja debido a las condiciones ambientales extremas. Los sedimentos sustentan una riqueza de especies mayor que los tapetes microbianos.

INTRODUCTION

Environments characterized by high salinities and temperatures offer a good opportunity to study a specialized type of microbiota. Under these extreme conditions

INTRODUCCION

Los ambientes que se caracterizan por altas salinidades y temperaturas ofrecen una buena oportunidad para estudiar un tipo especializado de microbiota. Bajo estas con-

microbial communities thrive forming mats on the bottoms of lakes and ponds. In Solar Lake, Sinai, where salinities reach 180 ppt, filamentous cyanophytes form thick stratified mats that constitute the substratum for productive tufts of pennate diatoms (Jorgensen *et al.*, 1983). Also, Ehrlich and Dor (1985) and Dor and Ehrlich (1987) have recently studied the community composition of benthic microalgae along the Gavish Sabkha and hypersaline ponds of the Dead Sea, in Israel; they have supplied additional evidence that cyanophytes are a major component of the benthic community in hypersaline environments, in which several diatom species are also common inhabitants.

Likewise, evaporite flats in Laguna Figueroa, Mexico, show microbial mats formed by species of *Microcoleus*, *Lyngbia* and *Oscillatoria* on top of which dense diatom populations develop (Horodysky and Von der Haar, 1975; Horodysky, 1977; Margulis *et al.*, 1980; Brown *et al.*, 1985; Siqueiros-Beltrones, 1988).

The association structure of benthic diatoms in Laguna Figueroa has been analyzed (Siqueiros-Beltrones, 1988), and relatively high values of species diversity (H') were calculated. The species composition differed in part from that registered by Brown *et al.* (1985).

La Poza, in Baja California Sur, is a hypersaline pond with conspicuous microbial mats which also serve as substratum for benthic diatoms. Among other aspects it offers the opportunity to study the diatom associations that grow in an environment with extreme conditions of temperature and salinity; one purpose of this study is to determine the species composition as well as the structure of such associations.

Margulis *et al.* (1986) define microbial mats as complex climax communities that are dynamical but cyclically stable, with a unique species composition. In La Poza, environmental conditions such as salinity and desiccation seem to remain extreme during the year. According to Patrick (1978) when ecological conditions do not vary much most of the species will be quite similar with respect to their tolerance of environmental conditions.

diciones extremas, comunidades microbianas proliferan formando tapetes en los fondos de lagos y lagunas. En el Lago Solar, Sinai, donde las salinidades alcanzan 180 ppm, cianofitas filamentosas forman tapetes gruesos estratificados que constituyen el substrato para florecimientos de diatomeas penales (Jorgensen *et al.*, 1983). Asimismo, Ehrlich y Dor (1985) y Dor y Ehrlich (1987) han estudiado recientemente la composición de las comunidades de microalgas bentónicas en el Gavish Sabkha y lagunas hipersalinas del Mar Muerto en Israel. Proporcionaron evidencia adicional de que las cianofitas son un componente importante de la comunidad bentónica en ambientes hipersalinos, en los cuales varias especies de diatomeas también son habitantes comunes.

Asimismo, bajos de evaporita en la Laguna Figueroa, México, muestran tapetes microbianos formados por especies de *Microcoleus*, *Lyngbia* y *Oscillatoria*, sobre los cuales se desarrollan densas poblaciones de diatomeas (Horodysky y Von der Haar, 1975; Horodysky, 1977; Margulis *et al.*, 1980; Brown *et al.*, 1985; Siqueiros-Beltrones, 1988).

La estructura de las asociaciones de diatomeas bentónicas en la Laguna Figueroa ha sido analizada (Siqueiros-Beltrones, 1988) y se calcularon valores relativamente altos de la diversidad de especies (H'). La composición de especies fue parcialmente diferente de lo registrado por Brown *et al.* (1985).

La Poza, en Baja California Sur, es una laguna hipersalina con tapetes microbianos conspicuos que también sirven como substrato para diatomeas bentónicas. Entre otros aspectos, ofrece la oportunidad de estudiar las asociaciones de diatomeas que crecen en un ambiente con condiciones extremas de temperatura y salinidad; uno de los objetivos de este estudio es la determinación de la composición de especies así como la estructura de dichas asociaciones.

Margulis *et al.* (1986) definen a los tapetes microbianos como comunidades climax complejas que son dinámicas pero cíclicamente estables, con una composición de especies única. En La Poza, condiciones ambientales como la salinidad y desecación parecen ser extremos durante todo el año. Según Patrick (1978), cuando las condiciones ecológicas no

For this reason, another objective of this study is to see how the benthic diatom associations in La Poza compare to assemblages from similar environments. Finally, it is of interest to know how these associations in a climax community vary in time and space.

STUDY AREA

La Poza, B.C.S., is located 0.5km W of Todos Santos, between 29°26'N and 110°14'S (Fig. 1). It is a rather small pond, approximately 300m long and with a maximum width of 100m. It extends parallel to the Pacific Coast separated by a sand bar approximately 100m wide and 4m maximum height. During highest tides flooding occurs at both ends of the pond, introducing fish like the mullet (*Mugil cephalus*) and the Pacific sleeper (*Dormitator latifrons*), as well as fish larvae. All these organisms die within a few days most probably due to the high salinity. Water depth varies according to the tidal regime from 0.6 to 1.1m. There is also seawater filtration at high tides, especially at the flood channels. There is a rainy season in summer, but no important fresh-water input was registered during the sampling months. Fresh-water seems to flow from the east through a channel at the north end. Most of the surrounding vegetation near the pond is dominated by *Salicornia* sp.

When the water level drops in La Poza it reveals a bottom covered by a microbial mat approximately 0.5mm thick underlied by sand, fine sediments and an anoxic black layer of decomposing organic matter. At some of the uncovered mats gas production is evidenced by the formation of domes that burst. These microbial mats are formed mainly by *Microcoleus*, *Lyngbia* and *Oscillatoria*, unicellular forms like *Chroococcus* spp. and chryso-phycean statospores are also common. No phytoplanktonic forms were seen in water samples during preliminary observations.

MATERIALS AND METHODS

From August 1985 to September 1986 sediments and microbial mats were sampled bimonthly at four sites (I, II, III, IV) in La Poza (Fig. 1); these were taken at a depth of

varían mucho, la mayoría de las especies son bastante similares con respecto a su tolerancia de condiciones ambientales. Por esta razón, otro objetivo de este estudio es el de ver cómo las asociaciones bentónicas de diatomeas en La Poza se comparan con conjuntos de medios similares. Finalmente, es de interés conocer cómo estas asociaciones en una comunidad climax varían en el tiempo y el espacio.

AREA DE ESTUDIO

La Poza, B.C.S., se localiza a 0.5km W de Todos Santos, entre los 29°26'N y 110°14'S (Fig. 1). Es una laguna bastante pequeña, de aproximadamente 300m de largo y con un ancho máximo de 100m. Se extiende paralelamente a la costa Pacífica, separada por una barra de arena de aproximadamente 100m de ancho y altura máxima de 4m. Durante las mareas más altas, se inundan los dos extremos de la laguna, introduciendo peces como la lisa (*Mugil cephalus*) y la guabina (*Dormitator latifrons*), así como larvas de pescado. Todos estos organismos mueren en pocos días, probablemente debido a la alta salinidad. La profundidad del agua varía, según el régimen de mareas, de 0.6 a 1.1m. También hay filtración de agua de mar durante las mareas altas, especialmente en los canales de inundación. Hay una temporada de lluvias en verano, pero no se registró ninguna entrada de agua dulce importante durante los meses de muestreo. Parece ser que el agua dulce fluye desde el este por un canal en el extremo norte. La mayor parte de la vegetación alrededor de la laguna está dominada por *Salicornia* sp.

Cuando el nivel del agua en La Poza baja, se descubre un fondo cubierto de un tapete microbiano con un grosor de aproximadamente 0.5mm sobre arena, sedimentos finos y una capa anóxica negra de material orgánico en descomposición. En algunos de los tapetes descubiertos, hay evidencia de la producción de gas por la formación de montículos que erupcionan. Estos tapetes microbianos están formados principalmente de *Microcoleus*, *Lyngbia* y *Oscillatoria*, formas unicelulares como *Chroococcus* spp., y estatosporas de crisofíceas también son comunes. No se encontraron formas fitoplanctónicas en muestras de agua durante las observaciones preliminares.

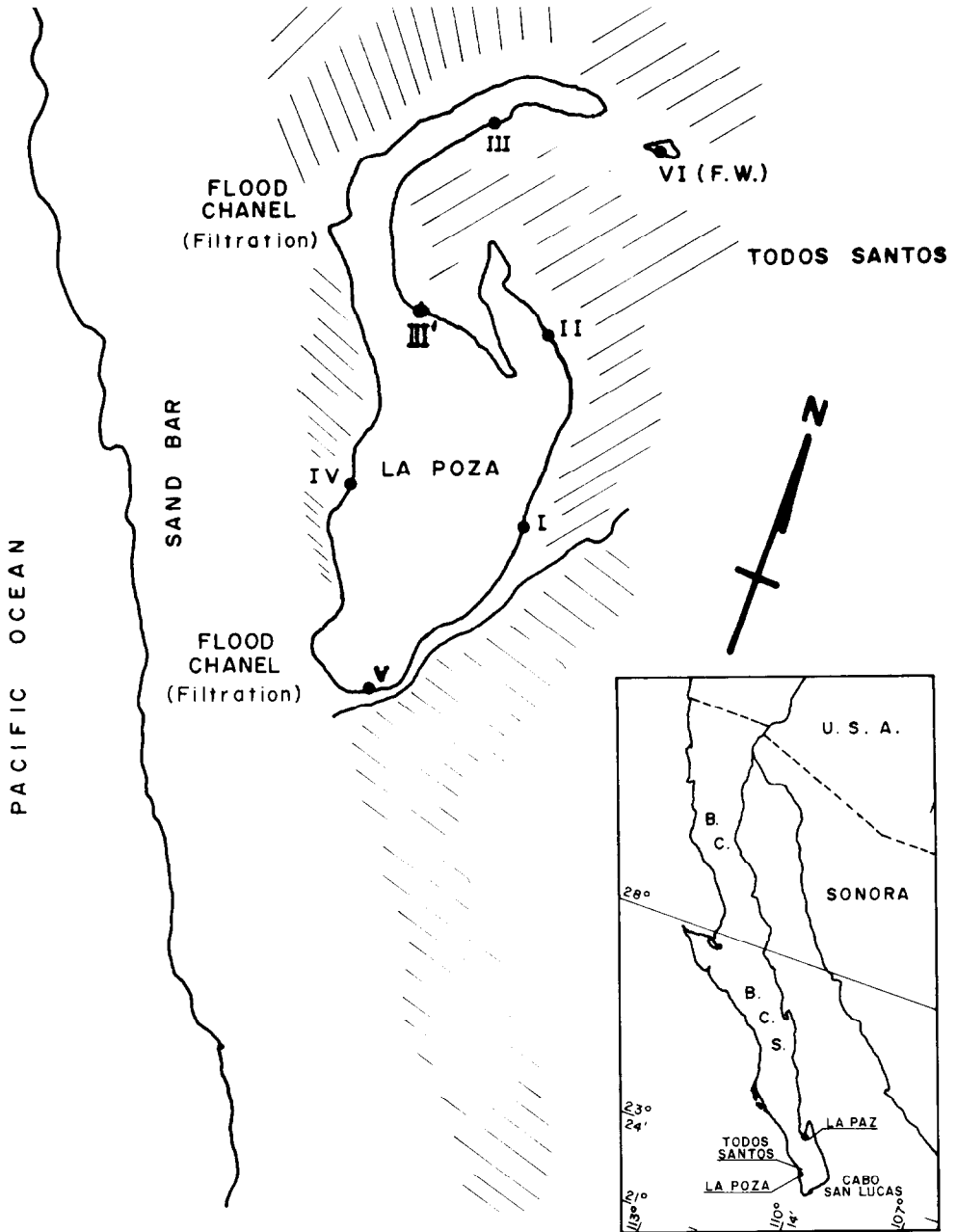


Figure 1. Location of La Poza and study sites. F.W. = Fresh-water.
Figura 1. Localización de La Poza y las localidades de estudio. F.W. = agua dulce.

5cm at high water level, and from exposed substratum approximately at the same point. A sample was taken at site III' instead of site I (Fig. 1) in March (no mat was formed at site I). In September 1986 samples were collected again at sites II and IV, including scum from an isolated pond (site VI), in order to verify the low species number in September 1985 and to examine the species composition at site VI. Samples were collected in Petri dishes using a spatula, and transported in ice to the laboratory and frozen. Surface water temperature and salinity and the salinity in sediments were measured using a bucket thermometer and a refractometer.

For the taxonomic and quantitative analyses samples were treated with nitric acid (Patrick and Reimer, 1966). Three permanent diatom preparations were mounted using Cumar R-9 as mounting medium (Holmes *et al.*, 1981). Analyses were made using a Zeiss K17112 microscope equipped with phase contrast, CPLW 10x/18 oculars and 40x/0.65 and 100x/1.25 objectives. Species identification was based on the works by Van Heurck (1986), Hustedt (1930, 1955, 1959), Hendeby (1964), Cleve-Euler (1968).

Sample size

The number of frustules or individuals (N) per sample used to estimate the ecological indices was determined following the works by McIntire and Overton (1971), Siqueiros-Beltrones *et al.* (1985) and Siqueiros-Beltrones (1988). Firstly, diatom counts of approximately 100, 200 and 300 individuals were made for every sample, and for each census H' was calculated. Thereafter, a Kruskal-Wallis non-parametric analysis of variance was applied (Sokal and Rohlf, 1980); this indicated no significant differences between the estimated values of H' for the three censuses at a significance level of 0.05. Hence, 300 was considered a suitable sample size.

Ecological indices

To obtain a better idea of the species diversity in the benthic diatom association of La Poza, several diversity indices were applied to each sample, and the similarity between them was also measured. Moreover, the association structure as a compound sample was

MATERIALES Y METODOS

De agosto de 1985 a septiembre de 1986 se tomaron muestras bimensualmente de sedimentos y tapetes microbianos en cuatro localidades (I, II, III, IV) en La Poza (Fig. 1); éstas se tomaron a 5cm de profundidad durante el nivel de agua alta y de substrato expuesto aproximadamente en el mismo lugar. Se tomó una muestra en la localidad III' en vez de la localidad I (Fig. 1) en marzo (no se formó ningún tapete en la localidad I). En septiembre de 1986 se volvieron a coleccionar muestras en las localidades II y IV, incluyendo lama de una laguna aislada (localidad VI), para verificar el bajo número de especies en septiembre de 1985 y para examinar la composición de especies en la localidad VI. Las muestras se coleccionaron en cajas de Petri usando una espátula y fueron transportadas en hielo al laboratorio y congeladas. Se midieron la temperatura del agua superficial y la salinidad en sedimentos usando un termómetro de cubeta y un refractómetro.

Para los análisis taxonómicos y cuantitativos, las muestras se trataron con ácido nítrico (Patrick y Reimer, 1966). Se montaron tres preparaciones permanentes de diatomeas usando Cumar R-9 como medio de montaje (Holmes *et al.*, 1981). Se hicieron los análisis usando un microscopio Zeiss K17112 equipado con un sistema de contraste de fase, oculares CPLW 10x/18 y objetivos 40x/0.65 y 100x/1.25. Las especies se identificaron de acuerdo a los trabajos de Van Heurck (1986), Hustedt (1930, 1955, 1959), Hendeby (1964) y Cleve-Euler (1968).

Tamaño de muestra

El número de frústulos o individuos (N) por muestra usado para estimar los índices ecológicos fue determinado siguiendo los trabajos de McIntire y Overton (1971), Siqueiros-Beltrones *et al.* (1985) y Siqueiros-Beltrones (1988). Primero, se realizaron conteos de diatomeas de aproximadamente 100, 200 y 300 individuos por cada muestra, y para cada censo se calculó H' . Después, se aplicó un análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis (Sokal y Rohlf, 1980); éste no mostró diferencias significativas entre los valores estimados de H' para los tres censos a un nivel de significancia de 0.05. Por tanto, se

analyzed adding the information of the sites by date, whereby La Poza was considered also as a single station.

Species diversity was estimated by Shannon-Wiener's H' and by the complement of Simpson's Index (1949) ($1-\lambda$) (Brower and Zar, 1979). These indices complement each other; Peet (1974) showed that H' considers rare species, whilst Simpson's Index and its derivatives are on the other hand more sensitive to abundant species. Hence, the degree of distribution of individuals among the species (Equitability) was also estimated using Pielou's J' (Pielou, 1969).

Similarity between samples was measured using two indices: the coefficient of community (CC) or Jaccard's Index and the percentage of similarity (PS) (Brower and Zar, 1979).

As an expression of dominance in the samples, the Biological Value Index or BVI (Sanders, 1960) was estimated for those species that represented 95% of the individuals in each sample. The maximum hierarchical value per sample was 10 and since there were 23 samples, the maximum BVI possible was 230.

Another comparison between samples was made based on their H' values. Because there were no significant differences due to sample size the estimated values of H' were considered as replicates. A Wilson (1956) two way non-parametric analysis of variance was applied for sampling site (Factor 1) and date (Factor 2).

RESULTS

Salinity and temperature

Sediment salinity in La Poza varied from 55 ppt in March (V) to 105 ppt in September (III) 1985 (Table I). There was a difference of up to 45 ppt between samples taken in site III; the minimum variation observed was in site IV between January and May (21 ppt). In general, variations in sediment salinity were high and irregular.

Water salinity varied less, although in September 1985 there was a difference of 30

considered que 300 era un número adecuado para el tamaño de muestra.

Indices ecológicos

Para obtener una mejor idea de la diversidad de especies en la asociación de diatomeas bentónicas en La Poza, varios índices de diversidad se aplicaron a cada muestra y también se midió la similitud entre ellas. Además, se analizó la estructura de la asociación como una muestra compuesta añadiendo la información de las localidades por fecha, por lo que también se consideró a La Poza como una sola estación.

La diversidad de especies se estimó por H' de Shannon-Wiener y por el complemento del Índice de Simpson (1949) ($1-\lambda$) (Brower y Zar, 1979). Estos índices se complementan uno al otro. Peet (1974) mostró que H' considera a las especies raras, mientras que, por otro lado, el Índice de Simpson y sus derivados son más sensibles a las especies abundantes. Por lo tanto, el grado de distribución de los individuos entre las especies (equitabilidad) también se estimó usando la J' de Pielou (Pielou, 1969).

La similitud entre las muestras se midió usando dos índices: el coeficiente de comunidad (CC) o Índice de Jaccard y el porcentaje de similitud (PS) (Brower y Zar, 1979).

Como una expresión de dominancia en las muestras, se estimó el Índice de Valor Biológico (IVB) (Sanders, 1960) para las especies que representaban 95% de los individuos en cada muestra. El máximo valor jerárquico por muestra fue de 10 y en vista de que había 23 muestras, el máximo IVB posible era 230.

Otra comparación entre las muestras se hizo basada en sus valores de H' . Como no había diferencias significativas debido al tamaño de la muestra, los valores estimados de H' se consideraron como réplicas. Se aplicó un análisis de varianza no paramétrico de dos vías de Wilson (1956) por localidad de muestreo (Factor 1) y fecha (Factor 2).

RESULTADOS

Salinidad y temperatura

Siqueiros Beltrones, D.A.- Association structure of benthic diatoms

Table I. Salinity and temperature measured at the sampling sites at La Poza, B.C.S., Mexico.
Tabla I. Salinidad y temperatura medidas en las localidades de muestreo en La Poza, B.C.S., México.

SITE		Aug 10/85	Sep 28/85	Nov 20/85	Jan 24/86	Mar 15/86	May 17/86	Sep 13/86
I	Salinity in sediments ppt	90	65	76	56	66	81	-
	Water salinity ppt	60	49	59	55	54	50	-
	Water temperature (°C)	-	32.0	25.0	22.0	23.5	26.0	-
II	Salinity in sediments ppt	95	75	67	58	60	77	-
	Water salinity ppt	-	53	60	55	55	75	66
	Water temperature (°C)	-	33.0	26.5	24.0	27.0	27.5	-
III	Salinity in sediments ppt	65	105	78	61	59	76	-
	Water salinity ppt	55	79	60	55	54	75	-
	Water temperature (°C)	-	31.0	26.0	23.0	25.0	26.0	-
IV	Salinity in sediments ppt	70	-	64	58	56	79	-
	Water salinity ppt	55	-	59	53	54	73	59
	Water temperature (°C)	-	32.0	26.0	23.0	25.0	27.0	-
V	Salinity in sediments ppt	85	-	65	58	55	75	-
	Water salinity ppt	55	-	60	55	52	-	64
	Water temperature (°C)	-	-	23.0	23.0	23.5	25.0	-
Average salinity in sediments = 68 ppt								
Average water salinity = 56 ppt								
Average water temperature = 26°C								

ppt between site I and III; actually, all salinities fall within this range. Filtration and flooding influenced salinity values in the pond during high tides; however, desiccation also played a major role, hence mean values of 68 ppt and 56 ppt for sediments and water, respectively, were obtained. Because the sampling dates were not set according to the tidal regime, no pattern can be established on the salinity values.

Highest water temperatures were measured during September (31-35°C) and the lowest in January (22°C). The remaining values fall within a range of 23 to 27.5°C.

La salinidad del sedimento en La Poza varió de 55 ppm en marzo (V) a 105 ppm en septiembre (III) de 1985 (Tabla I). Hubo una diferencia de hasta 45 ppm entre muestras tomadas en la localidad III; la variación mínima que se observó fue en la localidad IV entre enero y mayo (21 ppm). En general, las variaciones en la salinidad del sedimento fueron altas e irregulares.

La salinidad del agua varió menos, aunque en septiembre de 1985 hubo una diferencia de 30 ppm entre las localidades I y III; en efecto, todas las salinidades caen dentro de este intervalo. Filtración e inundación

Species composition

During the taxonomic analysis a total of 45 taxa were identified although not all to species level (Table II). The best represented genera were *Nitzschia* (8 species), *Amphora* (8) and *Navicula* (7). Highest species richness was observed in site III in January (Jan-III) with $S=24$, whilst the lowest corresponded to a sample from site IV collected in September 1986 ($S=5$). There was a certain homogeneity in the species number by sample in most cases, and the observed variation did not show any apparent pattern, except for the fact that several samples collected in September did not have quantifiable specimens; and, on the other hand, highest species numbers were observed at site III where only sediments were sampled for no mats were formed.

Species number by date (compound sample) varied from 21 in March with nine rare species, to 28 in January with 15 rare species; eight of the rare species from January were not found in the March samples. May also showed a high species number with $S=27$, whilst August and November yielded 24 species each. In September 1985, 17 taxa were observed but in only two samples.

The most abundant species were *Navicula parva*, *Rhopalodia musculus* v. *constricta*, *Amphora* sp. 4, *Amphora* sp. 1, *Mastogloia pusilla* and *Amphora salina* (Table III). On the other hand, some species were only observed during the exhaustive taxonomic analysis but were not quantified, such as *Denticula elegans*, *Diploneis descipiens* v. *typica*, *Gomphonema subsclavatum*, *Nitzschia gracilis* and *Achnanthes exigua*, among other species that are common in sediments.

In the September 1985 samples taken at sites I, III, IV, specimens were very scarce and not quantifiable; however, in the taxonomic analysis two rare species were observed in site III exclusive to this sample (*Achnanthes exigua* and *Gomphonema parvulum*).

In the September 1986 samples, nine species were present, including four rare ones; here the dominant species was almost exclusively *N. parva*, with *Amphora* sp. 4 being common; *N. gracilis* was observed exclusively on this date in site I. Site II did not have

influenciaron los valores de salinidad en la laguna durante la marea alta; sin embargo, la desecación también jugó un papel importante, obteniéndose valores medios de 68 ppm y 56 ppm para sedimentos y agua, respectivamente. Ya que las fechas de muestreo no se seleccionaron de acuerdo al régimen de mareas, no se puede establecer ningún patrón en los valores de salinidad.

Los valores más altos de temperatura se midieron durante septiembre (31-35°C) y los más bajos en enero (22°C). Los demás valores cayeron dentro del intervalo de 23 a 27.5°C.

Composición de especies

Durante el análisis taxonómico se identificaron 45 taxa, aunque no todos al nivel de especie (Tabla II). Los géneros mejor representados fueron *Nitzschia* (8 especies), *Amphora* (8) y *Navicula* (7). La riqueza de especies más alta se observó en enero en la localidad III (enero-III) con $S=24$, mientras que el más bajo correspondió a una muestra de la localidad IV colectada en septiembre 1986 ($S=5$). En la mayoría de los casos hubo cierta homogeneidad en el número de especies por muestra, y la variación observada no mostró ningún patrón aparente, excepto por el hecho de que varias muestras colectadas en septiembre no tenían especímenes cuantificables; por otro lado, los números de especies más altos se observaron en la localidad III donde solamente se tomaron muestras de sedimentos ya que no se formaron tapetes.

El número de especies por fecha (muestra compuesta) varió de 21 en marzo con nueve especies raras a 28 en enero con 15 especies raras. Ocho de las especies raras de enero no se encontraron en las muestras de marzo. Mayo también mostró un alto número de especies con $S=27$, mientras que en agosto y noviembre se dieron 24 especies en cada uno. En septiembre 1985 se observaron 17 taxa pero solamente en dos muestras.

Las especies más abundantes fueron *Navicula parva*, *Rhopalodia musculus* v. *constricta*, *Amphora* sp. 4, *Amphora* sp. 1, *Mastogloia pusilla* y *Amphora salina* (Tabla III). Por otro lado, algunas especies sólo se observaron durante el análisis taxonómico exhaustivo pero no fueron cuantificadas, tales

Table II. List of diatom species identified in the microbial mats sampled bimonthly in four sites at La Poza, B.C.S., Mexico.

Tabla II. Lista de las especies de diatomeas identificadas en los tapetes microbianos muestreadas bimensualmente en cuatro localidades en La Poza, B.C.S., México.

SPECIES	Aug 10 1				Sept 28 2				Nov 30 3				Jan 24 4				Mar 18 5				May 17 6				Sept 13 7			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
1. Achnanthes exigua	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
2. Achnanthes hauckiana	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
3. Amphora sp. 1	C	P	P	C	-	-	-	-	R	P	C	P	C	A	A	C	R	-	-	A	A	A	A	A	-	-	-	
4. Amphora sp. 2	C	P	P	P	-	P	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
5. Amphora cymbifera	P	R	R	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
6. Amphora sp. 4	C	C	C	P	-	A	-	-	A	A	A	A	A	A	A	C	R	C	C	A	C	A	R	A	A	C	A	
7. Amphora sp. 5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
8. Amphora salina	A	A	A	A	-	A	-	-	C	C	C	P	P	P	C	R	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
9. Amphora sp. 6	A	B	A	R	-	A	R	-	C	P	P	P	P	P	C	R	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
10. Amphora sp. 7	P	-	C	A	-	R	-	-	R	P	P	P	R	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
11. Amphora sp. 8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
12. Cocconeis dirupta	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
13. Cocconeis placentula	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
14. Dentilevia subtilis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
15. Diploneis discipiens v. typica	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
16. Epithemia zebra	-	-	-	R	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
17. Fragilaria lapponica	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
18. Gomphonema hebridense	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	R	-	R	R	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
19. Gomphonema parvulum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
20. Gomphonema subclavatum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
21. Gyrosigma exiguum	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
22. Gyrosigma littorale	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
23. Hantzschia amphioxys	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
24. Mastogloia pusilla	C	R	R	P	-	-	-	-	A	C	R	C	A	A	P	A	A	A	R	A	A	A	A	A	C	R	P	
25. Navicula sp. 1	-	-	-	-	-	C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
26. Navicula britannica	A	A	C	C	-	C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
27. Navicula mutica v. elliptica	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
28. Navicula parva	A	A	A	A	-	A	-	-	A	A	A	A	A	A	A	R	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	
29. Navicula sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
30. Navicula sp. 3	A	R	R	C	-	R	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
31. Navicula sp. 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
32. Nitzschia acuminata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
33. Nitzschia gracilis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
34. Nitzschia granulata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
35. Nitzschia grossastriata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
36. Nitzschia lorenziana v. incurva	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
37. Nitzschia obtusa v. scalpaliformis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
38. Nitzschia punctata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
39. Nitzschia sp. 1	R	C	P	R	-	P	-	-	R	R	R	A	R	-	P	A	R	-	-	C	C	R	-	-	-	-	-	
40. Nitzschia sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
41. Paralia sulcata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
42. Rhopalodia musculus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
43. Rhopalodia musculus v. constricta	A	C	P	P	-	C	-	-	A	A	C	A	C	C	C	A	A	-	-	C	C	R	A	A	C	R	A	
44. Synedra tabulata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
45. Stauroneis salina	-	C	C	R	-	R	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

A = Abundant
> 20 individuals

C = Common
6 - 20 individuals

P = Uncommon
3 - 5 individuals

R = Rare
1 - 2 individuals

* = Observed only during
taxonomic part

Table III. Diatom species abundance at La Poza, B.C.S., Mexico. Sample size = 300.

Tabla III. Abundancia de las especies de diatomeas en La Poza, B.C.S., México. Tamaño de muestra = 300.

S P E C I E S	ABUNDANCE	RELATIVE ABUNDANCE
1.- <i>Navicula parva</i>	2286	32.925
2.- <i>Rhopalodia musculus v. constricta</i>	977	14.072
3.- <i>Amphora</i> sp.4	761	10.961
4.- <i>Amphora</i> sp.1	714	10.284
5.- <i>Mastogloia pusilla</i>	697	10.039
6.- <i>Amphora salina</i>	401	5.776
7.- <i>Nitzschia granulata</i>	243	3.500
8.- <i>Navicula brittonica</i>	226	3.255
9.- <i>Nitzschia</i> sp.1	153	2.204
10.- <i>Amphora</i> sp.7	101	1.455
11.- <i>Navicula</i> sp.2	71	1.023
12.- <i>Navicula</i> sp.3	55	0.792
13.- <i>Stauroneis salina</i>	50	0.720
14.- <i>Navicula</i> sp.1	48	0.691
15.- <i>Nitzschia punctata</i>	37	0.533
16.- <i>Nitzschia acuminata</i>	26	0.374
17.- <i>Navicula</i> sp.4	17	0.245
18.- <i>Nitzschia obtusa v. scalpeliformis</i>	17	0.245
19.- <i>Amphora</i> sp.2	16	0.230
20.- <i>Gomphonema hebridense</i>	14	0.202
21.- <i>Amphora</i> sp.8	7	0.101
22.- <i>Synedra tabulata</i>	6	0.086
23.- <i>Amphora</i> sp.6	5	0.072
24.- <i>Gyrosigma littorale</i>	2	0.029
25.- <i>Nitzschia lorenziana v. incurva</i>	2	0.029
26.- <i>Rhopalodia musculus</i>	2	0.029
27.- <i>Nitzschia</i> sp.2	2	0.029
28.- <i>Nitzschia amphyois</i>	2	0.029
29.- <i>Epithemia zebra</i>	2	0.029
30.- <i>Gyrosigma exigum</i>	1	0.014
31.- <i>Nitzschia grossestriata</i>	1	0.014
32.- <i>Navicula mutica v. elliptica</i>	1	0.014

quantifiable specimens, and from site III no sample was collected. Site IV which was only sampled on this date showed a basically distinct species composition: the most conspicuous taxa were *Pleurosigma strigosum v. genuinum* and *Amphora cymbifera*. Also present were *N. parva* and *Amphora* sp. 4 (common), as well as *R. musculus v. constricta*

como *Denticula elegans*, *Diploneis descipiens v. typica*, *Gomphonema subclavatum*, *Nitzschia gracilis* y *Achnanthes exigua*, entre otras especies comunes en sedimentos.

En las muestras de septiembre 1985 tomadas en las localidades I, III y IV, los especímenes fueron escasos y no cuantificables.

and *Stauroneis salina* (uncommon). This marked difference concerning the dominant species suggested that the high salinity measured in this isolated pond is due to a distinct type of salt and constitutes a microhabitat that occasionally communicates with La Poza.

Biological Value Index

The estimated values for the BVI corresponded with the numerical importance of the dominant species, in space and time (Table IV). *N. parva* (BVI=209) was by far the dominant species throughout the sampling period and in most of the sites. Its minimum abundance occurred in the January and March samples; apparently it was also less abundant in November but this was due to the increase in number of other species such as *R. musculus* v. *constricta* (BVI=145) and *Amphora* sp. 4 (145), the latter being the most abundant in January along with *M. pusilla* (115); also, in March *Amphora* sp. 1 (128) was the most abundant together with *M. pusilla*.

Diversity indices

Table V shows the estimated values for the indices used to analyze the structure of the benthic diatom associations in La Poza, based on a sample size of 300 individuals. Maximum values for H' were estimated for Jan-III (3.301) and Mar-III (3.190), whilst minimum values corresponded to the September 1986 samples; sample Jan-IV also had a low value of H' (1.228). The rest of the samples had values which varied from 1.950 (Nov-IV) to 2.932 (Aug-I). The two-way analysis of variance indicated that there were no significant differences between the H' values due to sampling site or date. Although these values are low when compared to those from highly productive environments, they can also be considered relatively high in view of the extreme conditions of salinity and temperature that determine this particular type of diatom associations.

The estimated values of $1-\lambda$ and J' were also relatively high, and minimum values correspond with those of H' . On the other hand, in sample Nov-I the low number of species ($S=9$) caused a low value of H' (2.473) in comparison to its J' value of 0.780 which was second highest, and a $1-\lambda=0.792$. In

Sin embargo, en el análisis taxonómico se observaron dos especies raras en la localidad III exclusivos en esta muestra (*Achnanthes exigua* y *Gomphonema parvulum*).

Nueve especies estuvieron presentes en las muestras de septiembre 1986, incluyendo cuatro raras. La especie dominante fue casi exclusivamente *N. parva*, con *Amphora* sp. 4 siendo común; en esta fecha *N. gracilis* solamente se observó en la localidad I. La localidad II no tuvo especímenes cuantificables y no se colectó ninguna muestra de la localidad III. La localidad IV, que sólo se muestreó en esta fecha, mostró una composición de especies básicamente distinta: los taxa más conspicuos fueron *Pleurosigma strigosum* v. *genuinum* y *Amphora cymbifera*. También estuvieron presentes *N. parva* y *Amphora* sp. 4 (común) así como *R. musculus* v. *constricta* y *Stauroneis salina* (poco común). Esta marcada diferencia de las especies dominantes sugirió que la alta salinidad medida en esta laguna aislada se debe a un tipo de sal distinto y constituye un microhabitat que ocasionalmente se comunica con La Poza.

Índice de Valor Biológico

Los valores estimados para el IVB se corresponden con la importancia numérica de la especie dominante en el espacio y el tiempo (Tabla IV). *N. parva* (IVB=209) fue por mucho la especie dominante durante todo el período de muestreo y en la mayoría de las localidades. Su abundancia mínima ocurrió en las muestras de enero y marzo; aparentemente también fue menos abundante en noviembre pero esto se debe al incremento en el número de otras especies como *R. musculus* v. *constricta* (IVB=145) y *Amphora* sp. 4 (145), siendo esta última la más abundante en enero junto con *M. pusilla* (115). En marzo *Amphora* sp. 1 (128) fue la más abundante junto con *M. pusilla*.

Índices de diversidad

La Tabla V muestra los valores estimados para los índices utilizados para analizar la estructura de las asociaciones de diatomeas bentónicas en La Poza, basados en un tamaño de muestra de 300 individuos. Se estimaron valores máximos de H' para enero-III (3.301) y marzo-III (3.190), mientras que valores

Table IV. Biological Value Index (BVI). Values were estimated considering 85% of the abundance in each sample.

Tabla IV. Índice de Valor Biológico (IVB). Se estimaron los valores considerando 85% de la abundancia de cada muestra.

S P E C I E S	B V I
1.- <i>Navicula parva</i>	2 0 9
2.- <i>Rhopalodia musculus v. constricta</i>	1 4 5
3.- <i>Amphora sp. 4</i>	1 4 5
4.- <i>Amphora sp. 1</i>	1 2 8
5.- <i>Amphora salina</i>	1 2 2
6.- <i>Mastogloia pusilla</i>	1 1 5
7.- <i>Navicula britanica</i>	8 7
8.- <i>Amphora sp. 7</i>	6 7
9.- <i>Nitzschia sp. 1</i>	6 1
10.- <i>Nitzschia granulata</i>	5 0
11.- <i>Navicula sp. 2</i>	3 1
12.- <i>Amphora sp. 2</i>	2 9
13.- <i>Navicula sp. 1</i>	2 6
14.- <i>Navicula sp. 3</i>	2 5
15.- <i>Stauroneis salina</i>	2 5
16.- <i>Nitzschia punctata</i>	2 2
17.- <i>Gomphonema hebridense</i>	1 7
18.- <i>Nitzschia acuminata</i>	1 5
19.- <i>Nitzschia obtusa v. scalpeliformis</i>	1 3
20.- <i>Navicula sp. 4</i>	1 2
21.- <i>Amphora sp. 6</i>	8
22.- <i>Amphora sp. 8</i>	8
23.- <i>Hantzschia amphyoaxis</i>	3
24.- <i>Gyrosigma littorale</i>	3
25.- <i>Nitzschia sp. 2</i>	3
26.- <i>Nitzschia lorenziana v. incurva</i>	2
27.- <i>Epithemia zebra</i>	2
28.- <i>Synedra tabulata</i>	2

another case, sample Jan-IV also with S=9 had the lowest diversity values (except for the September 1986 samples). This was caused by the lack of uniformity in the distribution of individuals among the species, as is shown by its J' value (0.387). This sample differed from

mínimos correspondieron a las muestras de septiembre 1986; la muestra de enero-IV también tuvo un valor bajo de H' (1.228). Las demás muestras tuvieron valores que variaron de 1.950 (noviembre-IV) a 2.932 (agosto-I). El análisis de varianza de dos vías indicó que

the other three in uniformity and by the dominance of *R. musculus* v. *constricta*; in contrast, sample Jan-III had twice as many species and the highest H' value.

The index values for Nov-I, Jan-II and Mar-IV, also showed that the relatively high equitability in the samples relates better with the high values of $1-\lambda$ than in the H' values, where the low number of species has more effect; whilst the high values of H' in Jan-III and Mar-III correspond with both a high number of species and high equitability.

Similarity

Table VI shows the similarity values estimated on the basis of presence and absence of species. The September 1986 samples were basically different from all other samples; between them they share five out of six species but their CC value is only 0.667 due to the small number of species. On the other hand their PS value (Table VII) reached 90% between them, and values higher than 60% with the Aug-II and September 1985 samples.

The highest CC value was estimated for the Mar-II and Mar-IV samples (0.867); except for the January samples, high CC values were observed between samples from the same date. The PS for the Mar-II and Mar-IV samples was also high (78%) whilst the highest PS value was for the Aug-II and Aug-III samples (82.8%) with a corresponding CC of 0.733.

Between samples from different dates the highest CC value (0.818) was observed for Nov-I and May-IV; both had few species and all from Nov-I were present in May-IV. Nevertheless, their PS value was only 66.2% probably because of the different proportions of *M. pusilla* and *Amphora* sp. 1 in each sample. Although high PS values were observed for samples from the same date there were also very low ones; among the January samples PS values were also low.

The lowest PS values were between sample Jan-IV and every other sample; this can be explained in part by the low number of species and the abundance of *R. musculus* v. *constricta* and *M. pusilla* in this sample;

no hubo diferencias significativas entre los valores de H' debido a la localidad o fecha de muestreo. Aunque estos valores son bajos a comparación con los de ambientes altamente productivos, también se pueden considerar relativamente altos en vista de las condiciones extremas de salinidad y temperatura que determinan este tipo particular de asociaciones de diatomeas.

Los valores estimados de $1-\lambda$ y J' también fueron relativamente altos y los valores mínimos corresponden con los de H' . Por otro lado, en la muestra de noviembre-I el bajo número de especies ($S=9$) provocó un valor bajo de H' (2.473) en comparación con su valor de J' de 0.780 que fue el segundo más alto y un $1-\lambda=0.792$. En otro caso, la muestra de enero-IV, también con $S=9$, tuvo los valores de diversidad más bajos (excepto para las muestras de septiembre 1986). Ésto fue provocado por la falta de uniformidad en la distribución de individuos entre las especies, como lo muestra su valor de J' (0.387). Esta muestra difirió de las otras tres en uniformidad y por el predominio de *R. musculus* v. *constricta*; en contraste, la muestra de enero-III tuvo dos veces el número de especies y el valor más alto de H' .

Los valores de índices para noviembre-I, enero-II y marzo-IV también mostraron que la relativamente alta equitabilidad en las muestras se relacionan mejor con los valores altos de $1-\lambda$ que con los valores de H' , donde los números bajos de especies tienen mayor efecto, mientras que los valores altos de H' en enero-III y marzo-III corresponden a un alto número de especies así como a una alta equitabilidad.

Similitud

La Tabla VI muestra los valores de similitud estimados en base a la presencia y ausencia de las especies. Las muestras de septiembre 1986 fueron básicamente diferentes a todas las demás muestras; entre ellas comparten cinco de seis especies pero su valor de CC es sólo 0.667 debido al pequeño número de especies. Por otro lado, su valor de PS (Tabla VII) alcanzó el 90% entre ellos y valores mayores de 60% con las muestras de agosto-II y de septiembre 1985.

Siqueiros Beltrones, D.A.- Association structure of benthic diatoms

Table V. Estimated diversity values for the diatom assemblages in La Poza, B.C.S., Mexico.

Tabla V. Valores de diversidad estimados para los conjuntos de diatomeas en La Poza, B.C.S., México.

Date and site	N	X	1-X	H'	H' max	H' min	J	S	H' by date
AUG-I	302	0.174	0.826	2.932	4.000	0.479	0.733	16	
AUG-II	305	0.362	0.638	2.164	3.459	0.326	0.625	11	
AUG-III	299	0.327	0.673	2.274	3.907	0.451	0.582	15	
AUG-IV	308	0.328	0.672	2.206	3.907	0.440	0.565	15	<u>2.394</u>
SEP-II	300	0.282	0.718	2.429	3.585	0.354	0.678	12	
NOV-I	300	0.208	0.792	2.473	3.170	0.257	0.780	9	
NOV-II	307	0.250	0.750	2.347	3.459	0.315	0.678	11	
NOV-III	304	0.209	0.791	2.642	3.700	0.381	0.714	13	
NOV-IV	306	0.306	0.694	1.950	3.170	0.253	0.615	9	<u>2.353</u>
JAN-I	305	0.302	0.698	2.035	3.170	0.254	0.642	9	
JAN-II	300	0.202	0.798	2.506	3.459	0.322	0.725	11	
JAN-III	307	0.127	0.873	3.301	4.170	0.535	0.792	18	
JAN-IV	302	0.593	0.407	1.228	3.170	0.256	0.387	9	<u>2.267</u>
MAR-II	309	0.233	0.767	2.537	3.807	0.407	0.666	14	
MAR-III	300	0.137	0.863	3.190	4.170	0.546	0.765	18	
MAR-III'	300	0.309	0.691	2.119	3.585	0.354	0.591	12	
MAR-IV	300	0.208	0.792	2.548	3.807	0.418	0.669	14	<u>2.598</u>
MAY-I	296	0.162	0.838	2.851	3.700	0.390	0.770	13	
MAY-II	300	0.251	0.749	2.508	3.585	0.354	0.700	12	
MAY-III	301	0.240	0.760	2.487	4.000	0.480	0.622	16	
MAY-IV	303	0.237	0.763	2.409	3.459	0.319	0.696	11	<u>2.563</u>
SEP-I	299	0.755	0.245	0.704	2.322	0.129	0.303	5	
SEP-IV	300	0.641	0.359	0.883	2.322	0.129	0.380	5	
TOTAL	6953							35	
MEAN	302		0.741	2.435			0.666		

however, according to the CC index it shares a good part of its species with several samples.

Analysis by date

Table VIII shows the estimated values of the indices for the compound samples by date, considering the whole area as a single sampling station. This way we can see how

El valor más alto de CC se estimó para las muestras de marzo-II y marzo-IV (0.867). Con la excepción de las muestras de enero, se observaron altos valores de CC entre las muestras de las mismas fechas. El PS para las muestras de marzo-II y marzo-IV también fue alto (78%), mientras que el valor de PS más alto fue para las muestras de agosto-II y

Table VII. Percentage of similarity values between the samples from La Poza, B.C.S., Mexico.
Tabla VII. Valores de porcentaje de similitud entre las muestras de La Poza, B.C.S., México.

AUG I	100.0																								
AUG II	51.3	100.0																							
AUG III	55.5	82.8	100.0																						
AUG IV	68.6	67.1	71.6	100.0																					
SEP I	52.5	72.3	77.4	74.0	100.0																				
NOV I	54.0	47.4	45.7	44.6	61.0	100.0																			
NOV II	53.5	46.5	44.4	44.3	59.7	77.7	100.0																		
NOV III	48.3	65.1	54.5	48.6	58.0	51.8	54.6	100.0																	
NOV IV	41.7	27.7	25.6	26.8	41.2	60.8	80.2	35.7	100.0																
JAN I	30.3	15.6	13.8	15.7	29.2	67.5	51.3	24.3	56.4	100.0															
JAN II	45.3	33.4	31.7	33.5	47.3	73.7	58.8	44.4	53.1	66.2	100.0														
JAN III	44.1	40.0	38.9	41.3	49.7	42.4	45.6	56.9	37.2	26.1	55.2	100.0													
JAN IV	22.5	7.4	5.3	7.6	10.0	40.5	32.0	12.6	43.9	47.4	32.5	13.2	100.0												
MAR I	42.3	33.6	30.3	31.4	37.0	56.7	46.7	43.5	41.0	42.9	72.0	60.2	30.6	100.0											
MAR III	41.3	32.1	28.4	30.8	31.0	42.0	39.8	36.6	34.9	31.8	57.7	73.9	24.3	65.6	100.0										
MAR III'	33.2	19.7	18.0	20.2	20.3	58.3	40.4	19.6	45.6	81.3	52.0	22.3	42.9	38.6	32.7	100.0									
MAR IV	43.9	27.1	25.3	28.2	34.0	60.0	56.1	38.4	60.5	56.1	66.0	58.1	44.3	78.1	64.0	50.3	100.0								
MAY I	47.2	30.8	29.0	30.8	32.7	64.3	53.8	36.6	52.1	53.3	70.2	58.2	43.2	70.0	69.4	52.5	77.3	100.0							
MAY II	47.8	55.1	53.0	54.7	61.0	57.7	56.7	56.8	41.8	33.5	64.0	62.9	22.9	67.5	62.3	28.3	66.7	65.9	100.0						
MAY III	32.2	30.9	29.9	32.1	29.9	29.9	31.2	34.8	24.9	13.5	42.6	58.1	5.6	52.7	64.7	17.7	50.2	56.0	51.2	100.0					
MAY IV	47.0	44.4	42.3	45.4	53.2	66.2	67.3	52.6	60.5	49.4	63.7	57.0	36.3	56.7	54.1	41.7	75.6	73.7	77.1	47.0	100.0				
SEP I	28.8	61.7	57.9	51.4	61.7	44.0	44.0	45.1	33.0	21.6	36.7	32.6	7.0	30.8	22.0	14.3	30.7	27.3	53.0	22.9	49.5	100.0			
SEP IV	28.2	60.7	57.2	50.4	66.0	47.7	52.6	44.1	41.6	25.6	41.7	31.9	6.3	30.4	21.7	13.7	30.3	26.3	52.7	21.9	48.6	90.0			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	III'	IV	I	II	III	IV	I			
	AUG	AUG	AUG	AUG	SEP	NOV	NOV	NOV	NOV	JAN	JAN	JAN	JAN	MAR	MAR	MAR	MAR	MAY	MAY	MAY	MAY	SEP			

the diversity indices behave at the inclusion of all the species that were quantified separately, as well as the variation in H' max and J' when considering those species not previously included. Calculation of the mean values in this table did not include the September 1986 data. The total number of species (Stot) derives from the taxonomic survey.

The estimated values of H' by date are higher and more homogeneous than the mean values by site and the total mean, this also applies for the $1-\lambda$ values. An exception is made for the September 1985 sample which is not a mean value but it is included because it was the only sample from that date with quantifiable specimens. Likewise, the equitability (J') values vary near the total mean and are higher and more homogeneous. In general, this can be explained by the fact that by using a compound sample the influence of the highly heterogeneous distribution of the benthic diatom populations is substantially eliminated, hence suggesting that in La Poza there exists but a single association.

The behavior of H' max and J' when using the total number of species by date showed that the H' max values were underestimated, whilst the equitability was overestimated inasmuch as all the species in the association were not included when using the determined sample size. Table VIII also compares the number of species for a compound sample (S) and the total number of species which includes both the taxonomic and quantitative analyses (Stot). These differences, in for example January and May, show less precision for the estimated values of the indices, whilst in March the similarity between S and Stot yielded a more precise calculation.

In general, both indices of similarity showed marked differences between samples from different dates but there are also important differences between samples from the same date. This is an indication of the great heterogeneity with which these benthic diatoms are distributed (both rare and abundant species) on the sediments and microbial mats of La Poza.

agosto III con un CC correspondiente de 0.733.

Entre muestras de diferentes fechas, el valor de CC más alto (0.818) se observó para noviembre-I y mayo-IV; ambos tenían pocas especies y todas las de noviembre-I estuvieron presentes en mayo-IV. Sin embargo, su valor de PS sólo fue de 66.2%, probablemente a causa de las diferentes proporciones de *M. pusilla* y *Amphora* sp. 1 en cada muestra. Aunque se obtuvieron altos valores de PS para muestras de las mismas fechas, también hubo unos muy bajos; los valores de PS también fueron bajos entre las muestras de enero.

Los valores más bajos de PS fueron entre la muestra de enero-IV y todas las otras muestras. Esto se puede explicar en parte por el bajo número de especies y la abundancia de *R. musculus* v. *constricta* y *M. pusilla* en esta muestra; sin embargo, de acuerdo al índice de CC, comparte una buena parte de sus especies con varias muestras.

Análisis por fecha

La Tabla VIII muestra los valores estimados de los índices para las muestras compuestas por fecha, considerando todo el área como una sola estación de muestreo. De esta forma, se puede ver cómo se comportan los índices de diversidad cuando se incluyen todas las especies que se cuantificaron por separado, así como la variación en H' max y J' cuando se toman en cuenta esas especies no consideradas anteriormente. El cálculo de los valores medios en esta tabla no incluyó los datos de septiembre 1986. El número total de especies (Stot) proviene del análisis taxonómico.

Los valores estimados de H' por fecha son mayores y más homogéneos que los valores promedio por localidad y el promedio total; esto también corresponde para los valores de $1-\lambda$. Se exceptúa la muestra de septiembre 1985 cuyo valor no es un promedio, pero que se incluyó porque fue la única muestra de esa fecha con especímenes cuantificables. Asimismo, los valores de equitabilidad (J') fluctúan cerca del promedio total y son mayores y más homogéneos. En general, esto se puede explicar por el hecho de que al usar una muestra compuesta básicamente se elimina la influencia de la distribución alta-

Siqueiros Beltrones, D.A.- Association structure of benthic diatoms

Table VIII. Diversity values for the diatom assemblages considered as a single association in La Poza, B.C.S., Mexico.

Tabla VIII. Valores de diversidad para los conjuntos de diatomeas considerados como una sola asociación en La Poza, B.C.S., México.

	S	H' _{max}	J'	S	H' _{max}	J'	H'	<i>A</i>	<i>± A</i>
	tot	tot	tot						
AUGUST	24	4.585	0.582	18	4.170	0.639	2.667	0.247	0.753
SEPTEMBER	17	4.087	0.594	12	3.585	0.677	2.429	0.282	0.718
NOVEMBER	24	4.585	0.594	16	4.000	0.680	2.722	0.181	0.819
JANUARY	28	4.807	0.603	20	4.323	0.670	2.898	0.135	0.865
MARCH	21	4.392	0.680	19	4.248	0.703	2.985	0.152	0.848
MAY	27	4.755	0.603	20	4.323	0.663	2.867	0.164	0.836
SEPTEMBER	9	3.170	0.278	6	2.585	0.341	0.883	0.686	0.314
M E A N						0.672	2.761		0.806

DISCUSSION

Although temperatures higher than 20°C stimulate diatom growth and cause changes in species composition, beyond 30°C species succession tends toward the establishment of thermophilic forms such as cyanophytes (Goldman and Carpenter, 1974). In La Poza, temperatures measured around 11

mente homogénea de las poblaciones de diatomeas bentónicas. Se sugiere, de este modo, que solamente existe una asociación en La Poza.

Cuando se usa el número total de especies por fecha, el comportamiento de H'_{max} y J' mostró que los valores de H'_{max} fueron subestimados, mientras que la equi-

a.m. were high ($x=27^{\circ}\text{C}$); these data agree with the mean air temperatures for the same months: maximum air temperatures were reached in September 1985 (37.5°C) and 1986 (39.0°C) with a minimum of 18 and 19°C respectively. January and March 1986 had maximum air temperatures of 30 and 28°C , and minimums of 4°C .

Considering the above and the year round presence of the mats, it is indicative of a climax community for which environmental conditions are constantly extreme. In fact, microbial mats have been defined as climax communities, dynamical yet cyclically stable (Margulis *et al.*, 1986).

McIntire and Overton (1971) stated that diatom associations with many taxa tend to have a greater proportion of forms with special requirements than those with fewer taxa; this refers to those rare taxa which are more or less unique to a relatively small area and short time period, and other taxa that are abundant by virtue of a broad distributional pattern of apparent specialization over a narrow environmental spectrum. However, in a hypersaline pond as La Poza, diatom assemblages behave in the opposite manner due to the particular requirements of the environment, which exclude species that are otherwise abundant in more favourable conditions. In the diatom associations of La Poza the comparatively low species diversity is caused primarily by the low species richness, inasmuch as the values of equitability show uniformity in the distribution of individuals and are based on low H' max values.

Nevertheless, the relative abundances of the diatom species in La Poza show a similar tendency as associations with many taxa, where there are few abundant species and many rare or uncommon species; although within the samples (sites) this tendency is not evident because of the low number of species. The high species richness in the site III samples and the few species registered for sites II and IV suggested that the diatoms in La Poza grow better within the sediments than on the microbial mats. Diatoms are opportunistic organisms that respond rapidly to environmental variations (McIntire and Overton, 1971), and flooding during high tides could favour the short period development of

tabilidad fue sobreestimada puesto que no se incluyeron todas las especies en la asociación al usar el tamaño de muestra determinado. La Tabla VIII también compara el número de especies para una muestra compuesta (S) y el número total de especies que incluyen tanto los análisis taxonómicos como los cuantitativos (Stot). Estas diferencias, en enero y mayo por ejemplo, muestran menor precisión para los valores estimados de los índices, mientras que en marzo la similitud entre S y Stot dió un cálculo más preciso.

En general, ambos índices de similitud mostraron diferencias marcadas entre muestras de diferentes fechas pero también hay diferencias importantes entre muestras de las mismas fechas. Esto es una indicación de la gran heterogeneidad con la cual estas diatomeas bentónicas están distribuidas (tanto especies raras como abundantes) en los sedimentos y tapetes microbianos de La Poza.

DISCUSION

Aunque temperaturas mayores de 20°C estimulan el crecimiento de diatomeas y causan cambios en la composición de especies, cuando la temperatura es superior a 30°C la sucesión de especies tiende a establecer formas termofílicas como las cianofitas (Goldman y Carpenter, 1974). En La Poza, las temperaturas medidas alrededor de las 11 a.m. fueron altas ($x=27^{\circ}\text{C}$). Estos datos están de acuerdo con las temperaturas de aire medias para los mismos meses: las temperaturas de aire máximas se alcanzaron en septiembre de 1985 (37.5°C) y de 1986 (39.0°C) con un mínimo de 18 y 19°C , respectivamente. Enero y marzo de 1986 tuvieron temperaturas de aire máximas de 30 y 28°C y mínimas de 4°C .

Lo anterior y la presencia durante todo el año de los tapetes, es indicativo de una comunidad climax para la cual las condiciones ambientales son extremas constantemente. De hecho, los tapetes microbianos han sido definidos como comunidades climax, dinámicas pero cíclicamente estables (Margulis *et al.*, 1986).

McIntire y Overton (1971) afirman que las asociaciones de diatomeas con muchas taxa tienden a tener una mayor proporción de formas con requerimientos especiales que los

certain species, such as those accounted as rare, like *Denticula elegans*, *Nitzschia gracilis* and *Hantzschia amphyoaxis*, which are normally common in sediments but not under so harsh conditions.

H' values are also higher at site III and are apparently related to its high number of species, but since the $1-\lambda$ and J' values are also high there is also uniformity, the other basic component of diversity; the May-III samples constitute an exception because their difference in the number of taxa and H' is caused rather by the presence of rare species. Raphid diatoms are capable of migrating in and out of the sediments in response to several factors (Harper, 1977); this way they can tolerate desiccation and avoid resuspension in high tide. Except for *S. tabulata* all quantified species are biraphids, however, this movement could be impeded by the compactation of the mats. So, only those species that secrete mucilage and can tolerate dessication on the mats would be well represented in the mat samples of La Poza.

The abundant species had a broad distribution in La Poza, and the similarity (PS) values varied mainly because of the different proportions with which they occurred in each site, plus the localized growth of other common species. Furthermore, the low number of species in most samples had a marked effect mainly on the CC values. The similarity between the samples with the most species was high, both with the PS and the CC, as in Jan-III and Mar-III that shared several important taxa even though they are from different dates. Likewise, samples Nov-I and May-IV shared many species, including several important ones; this is based on the fact that the most abundant species occurred in every sampling date, and hence influenced the estimated similarity values. In general, both similarity indices showed marked differences between samples from different dates but there were also important differences between samples from the same date. This is an indication of the great heterogeneity with which these benthic diatoms are distributed, (both rare and abundant species) on the microbial mats of La Poza. In fact, H' values did not show significant differences between them.

de menos taxa; esto se refiere a esos taxa raros que son más o menos únicos a un área relativamente pequeña y un período de tiempo corto, y a otras taxa que son abundantes gracias a un patrón de distribución amplio de especialización aparente sobre un espectro ambiental estrecho. Sin embargo, en una laguna hipersalina como La Poza, conjuntos de diatomeas se comportan de manera opuesta, debido a las condiciones particulares de su ambiente que excluyen especies que, en condiciones más favorables, serían abundantes. En las asociaciones de diatomeas en La Poza, la diversidad de especies comparativamente baja es causada principalmente por la baja riqueza de especies, por cuanto que los valores de equitabilidad muestran una uniformidad en la distribución de individuos y están basados en los valores de H'max bajos.

Sin embargo, las abundancias relativas de las especies de diatomeas en La Poza muestran una tendencia similar a las asociaciones con muchas taxa, donde hay pocas especies abundantes y muchas especies raras o poco comunes, aunque entre las muestras (localidades) esta tendencia no es evidente debido al bajo número de especies.

La alta riqueza de especies en las muestras de la localidad III y las pocas especies registradas para las localidades II y IV sugirieron que las diatomeas en La Poza crecen mejor dentro de los sedimentos que sobre los tapetes microbianos. Las diatomeas son organismos oportunistas que responden rápidamente a variaciones ambientales (McIntire y Overton, 1971), e inundaciones durante las mareas altas podrían favorecer el corto período de desarrollo de ciertas especies, como los que se consideran raros, tales como *Denticula elegans*, *Nitzschia gracilis* y *Hantzschia amphyoaxis*, que normalmente son comunes en sedimentos pero no bajo condiciones tan severas.

Los valores de H' también son mayores en la localidad III y aparentemente están relacionados a su alto número de especies, pero en vista de que los valores de $1-\lambda$ y J' también son altos, entonces existe uniformidad, el otro componente básico de la diversidad. Las muestras de mayo-III son la excepción ya que sus diferentes números de taxa y H' más bien se deben a la presencia de especies

Toward the colder months, species such as *Amphora* sp. 1, *M. pusilla* and *N. granulata* became more numerous, although their abundances were not high in all the samples. Due to the opportunistic nature of diatoms, the association structure and its short period variations cannot be predicted precisely for the periods between the sampling dates, but on the basis of the dominant species temporal and spatial distribution, these associations are very similar and show changes caused by the seasonality of common species plus the onset of opportunistic forms or rare species.

Species richness in La Poza was lower than in a single sampling date in Laguna Figueroa. For the summer of 1982 Brown *et al.* (1985) registered 65 species, and Siqueiros-Beltrones (1988) registered 67 taxa for July of 1984; together they add a total of 80 different taxa. Both environments had similar salinities, but temperatures in La Poza are indeed higher, and species richness is affected by it. Apparently these high temperatures are not tolerated by such species as *Achnanthes heideni*, *A. v. intermedia*, *Tropidoneis lepidoptera* and *Amphiprora alata*, which are among the most important taxa found in Laguna Figueroa. Ehrlich and Dor (1985) registered only 39 taxa of which 11 were considered allochthonous, in hypersaline ponds from the Dead Sea (Israel); some species were more frequent at salinities above 100 ppt but *A. brevipes* did occur frequently in their samples between 50 ppt and 70 ppt as most species. They also registered *R. musculus v. constricta* (*R. gibberula*), *N. punctata* and *C. placentula v. egyptia*. All diatom taxa of the hypersaline environment of the Gavish Sabkha are considered euryhaline, although few could tolerate or thrive in salinities above 70 ppt. Hence, as salinity and/or temperature become more extreme, species richness becomes lower by the exclusion of less halotolerant opportunistic species and the establishment of truly halophilous species.

The numerically dominant species like *N. parva* and *R. musculus v. constricta* have been registered as abundant in Laguna Figueroa (Brown *et al.*, 1985; Siqueiros-Beltrones, 1988) and along with *Stauroneis salina*, *N. granulata*, *Amphora salina*, *A. sp. 4* and *M. pusilla*, although euryhaline, they also can be considered characteristic of hypersaline envi-

raras. Las diatomeas con rafe son capaces de migrar dentro y fuera de los sedimentos en respuesta a varios factores (Harper, 1977); de esta forma pueden tolerar la desecación y evitar la resuspensión en la marea alta. Con excepción de *S. tabulata*, todas las especies cuantificadas son birráfidas, sin embargo, este movimiento se podría impedir por la compactación de los tapetes. Por lo tanto, sólo esas especies que secretan mucílago y que pueden tolerar la desecación sobre los tapetes estarían bien representadas en las muestras de tapetes de La Poza.

Las especies abundantes tuvieron una distribución amplia en La Poza, y los valores de similitud (PS) variaron principalmente debido a las diferentes proporciones con las cuales ocurrieron en cada localidad, además del crecimiento localizado de otras especies comunes. También, el bajo número de especies en la mayoría de las muestras tuvo un efecto marcado principalmente en los valores de CC. La similitud entre las muestras con la mayor cantidad de especies fue alta, tanto en el PS como en el CC, como en enero-III y marzo-III que compartieron varios taxa importantes aunque son de diferentes fechas. Asimismo, las muestras de noviembre-I y mayo-IV compartieron muchas especies, incluyendo varias importantes; esto se basa en el hecho de que las especies más abundantes ocurrieron en todas las fechas de muestreo y, por lo tanto, influenciaron los valores de similitud estimados. En general, ambos índices de similitud mostraron diferencias marcadas entre las muestras de diferentes fechas, pero también hubo diferencias importantes entre las muestras de las mismas fechas. Esto es una indicación de la gran heterogeneidad con la cual se distribuyen estas diatomeas bentónicas (tanto especies raras como abundantes) en los tapetes microbianos de La Poza. De hecho, los valores de H' no mostraron diferencias significativas entre ellos.

Hacia los meses más fríos, especies tales como *Amphora* sp. 1, *M. pusilla* y *N. granulata* se volvieron más numerosas, aunque sus abundancias no eran altas en todas las muestras. Debido a la naturaleza oportunista de las diatomeas, no se puede predecir con precisión la estructura de la asociación y sus variaciones de corto período para los períodos entre las fechas de muestreo, pero en base a la

ronments. Besides, *N. parva* has also been registered as important in diatom associations from highly productive environments; this gives an idea of the broad distribution of this species and its ability to withstand different types of environmental pressures. This probably relates to its ability to form mucilage tubes within which it dwells in extreme conditions.

Species diversity in La Poza estimated by H' , $1-\lambda$ and J' could be considered relatively high in relation to the inhospitable conditions of the environment. However, comparatively it is lower than in Laguna Figueroa (Siqueiros-Beltrones, 1988) where the maximum H' value was 4.21 in spite of the hypersalinity and desiccation conditions that characterize it. Although the maximum estimated H' in La Poza was 3.3, most values were lower than 3.01, with average values of $J'=0.672$ and $1-\lambda=0.806$. Apparently the higher number of species in Laguna Figueroa was responsible for its higher H' , but based on the data from that study its equivalent average J' would be 0.749, that is more species and better represented numerically. Hence, diversity in Laguna Figueroa is higher than in La Poza and most likely because of its more temperate conditions, in which more species can thrive.

The benthic diatom associations in La Poza had a much lower species richness than observed for highly productive environments like estuaries and coastal lagoons. This low species number is due to the extreme salinity and temperature that characterize the pond. However a negative influence by the underlying black anoxic layer as it has been observed in similar environments should be considered (Hopkins, 1964; Kennett and Hargraves, 1985).

In relation to species diversity, in highly productive environments H' values are higher but J' and $1-\lambda$ are similar to those calculated for several studies: working with epiphytic diatoms in San Quintín, B.C., Siqueiros-Beltrones *et al.* (1985) obtained an average H' value of 3.71 but with $1-\lambda=0.875$ and $J'=0.661$ ($S=235$). McIntire and Overton (1971) registered average values of $H'=3.34$ and $1-\lambda$ (SD)= 0.768 , ($S=256$) and according to their data the average J' would be 0.662 (excluding

distribución temporal y espacial de las especies dominantes, estas asociaciones son muy similares y muestran cambios causados por la estacionalidad de especies comunes además de la generación de formas oportunistas o especies raras.

La riqueza de especies en La Poza fue menor que en una sola fecha de muestreo en la Laguna Figueroa. Brown *et al.* (1985) registraron 65 especies para el verano de 1982 y Siqueiros-Beltrones (1988) registró 67 taxa para julio de 1984; en conjunto, suman un total de 80 taxa diferentes. Ambos ambientes tuvieron salinidades similares, pero las temperaturas en La Poza son en efecto mayores, lo cual afecta la riqueza de especies. Aparentemente especies como *Achnanthes heideni*, *A. v. intermedia*, *Tropidoneis lepidoptera* y *Amphiproora alata*, que se encuentran entre las taxa más importantes en la Laguna Figueroa, no toleran estas altas temperaturas. Ehrlich y Dor (1985) sólo registraron 39 taxa, de las cuales 11 se consideraron alóctonas, en lagunas hipersalinas del Mar Muerto, Israel; algunas especies fueron más frecuentes en salinidades por arriba de 100 ppm pero *A. brevipes* sí se presentó frecuentemente en sus muestras, entre 50 ppm y 70 ppm como la mayoría de las especies. También registraron *R. musculus v. constricta* (*R. gibberula*), *N. punctata* y *C. placentula v. euglypta*. Todas las taxa de diatomeas del ambiente hipersalino del Gavish Sabkha se consideran eurihalinas, aunque pocas podrían tolerar o desarrollarse en salinidades mayores de 70 ppm. Por tanto, a medida que la salinidad y/o temperatura se hacen más extremas, la riqueza de las especies baja por la exclusión de especies oportunistas menos halotolerantes y el establecimiento de especies realmente halófilas.

Las especies numericamente dominantes como *N. parva* y *R. musculus v. constricta* han sido registradas como abundantes en la Laguna Figueroa (Brown *et al.*, 1985; Siqueiros-Beltrones, 1988) y junto con *Stauroneis salina*, *N. granulata*, *Amphora salina*, *A. sp. 4* y *M. pusilla*, aunque eurohalinas, también se pueden considerar características de ambientes hipersalinos. Además, *N. parva* también se ha registrado como importante en asociaciones de diatomeas de ambientes altamente productivos; esto da una idea de la amplia distribución de esta especie y su capacidad para

a very low datum). This study was done with diatom associations from artificial substrata in Yaquina Estuary, Oregon. Working with epipellic diatoms from the same location, Ampoker (1977) estimated average values of $H' = 4.075$ and $1-\lambda = 0.865$ ($S=390$), and based on his data J' would be 0.712. Finally, Whiting (1983) calculated an average value of $H' = 4.23$ ($S=282$) which yielded a corresponding J' of 0.777, for epipellic diatoms from Netarts Bay, Oregon.

Although it can be expected for more favourable environments to have more species and higher diversity, H' values such as 3.3 (La Poza) and 4.21 (Laguna Figueroa) estimated for diatom associations in hypersaline environments require an explanation based on the biotic and abiotic factors defining the microhabitats that support such diversity. On the other hand, the distinct behavior of the indices used also deserves an insight on the way they should be used and interpreted.

McNaughton (1978) states that ecosystems with a higher diversity (number of species) can be more stable, whilst species-poor communities are unstable due to strong interactions between species. Margalef (1982) agrees on the fact that systems with many species can be more stable or persistent, but underlies that this is an empirical correspondence, with irregularities and exceptions; environments with extreme life conditions are such exceptions. Pielou (1975) states that a high environmental stability leads to high community stability, which in turn permits a high diversity. According to Margulis *et al.* (1986) microbial mats are climax communities cyclically stable, hence, environmental conditions are considered stable, but because they are also severe, species richness is low and so is species diversity.

The computed values for the diversity indices by date were estimated actually using a sample size of 1200, but otherwise, fractions of individuals would have been used while working with average abundances. Why were these values higher than the average values by date? The previous analysis showed that in La Poza there is one association of benthic diatoms, that is, it can be considered a biotope constituted by patches of diatom populations with a more or less random distribution;

soportar diferentes tipos de presiones ambientales. Esto probablemente está relacionado con su capacidad para formar tubos mucilaginosos dentro de las cuales reside en condiciones extremas.

La diversidad de especies estimada por H' , $1-\lambda$ y J' en La Poza se podría considerar relativamente alta en relación a las condiciones inhóspitas del ambiente. Sin embargo, es comparativamente menor que en la Laguna Figueroa (Siqueiros-Beltrones, 1988) donde el valor máximo de H' fue 4.21 a pesar de las condiciones de hipersalinidad y desecación que la caracterizan. Aunque el valor máximo de H' estimado en La Poza fue 3.3, la mayoría de los valores fueron menores de 3.01, con valores promedio de $J' = 0.672$ y $1-\lambda = 0.806$. Aparentemente el mayor número de especies en la Laguna Figueroa fue responsable del mayor valor de H' , pero de acuerdo a los datos de ese estudio su J' promedio equivalente sería 0.749, eso es, más especies y mejor representadas numéricamente. Por tanto, la diversidad en la Laguna Figueroa es mayor que en La Poza y lo más probable es que esto sea por sus condiciones más templadas en las cuales pueden proliferar más especies.

En La Poza las asociaciones de diatomeas bentónicas tuvieron una riqueza de especies mucho menor que la observada para ambientes altamente productivos como estuarios y lagunas costeras. Este bajo número de especies se debe a la salinidad y temperatura extremas que caracterizan esta laguna. Sin embargo, se debe considerar a la influencia negativa de la capa anóxica negra inferior que se ha observado en ambientes similares (Hopkins, 1964; Kennett y Hargraves, 1985).

Con respecto a la diversidad de especies, los valores de H' en ambientes altamente productivos son mayores, pero los de J' y $1-\lambda$ son similares a los calculados en varios estudios: trabajando con diatomeas epífitas en San Quintín, B.C., Siqueiros-Beltrones *et al.* (1985) obtuvieron un valor promedio de H' de 3.71 pero con $1-\lambda = 0.875$ y $J' = 0.661$ ($S=235$). McIntire y Overton (1971) registraron valores promedio de $H' = 3.34$ y $1-\lambda$ (SD) = 0.768, ($S=256$) y, según sus datos, el valor promedio de J' sería 0.662 (excluyendo un dato muy bajo). Este estudio se llevó a cabo con asociaciones de diatomeas de substratos artifi-

hence, the census of 300 individuals per sample was really an underestimation caused by the patchy distribution of the diatom populations. When adding up these samples to consider but a single association, diversity values are higher and more homogenous, and based on a larger number of species, hence they are considered more representative. According to Peet (1974), J' values are normally underestimated because the total number of species is not known and thus considers J' inadequate. In this case the larger sample size, should reflect in a J' more approximate to its maximum value. Hence, in La Poza it is recommended to use a compound sample for analyzing association structure of benthic diatoms including the estimation of sample size.

It is convenient to point out that calculations of indices have been made censusing diatom populations whilst the estimated parameters are usually taken at the community level. Nevertheless it can be considered valid to use the diatom associations and their structures as tools for characterizing environments and hence whole communities. Needless to say, community structure is of interest in itself since it may reflect stresses taking place in a community such as those caused by pollution. Likewise, diatom associations such as those from La Poza (and the microbiota in general) constitute useful tools to explain or prove general concepts in ecology.

CONCLUSIONS

1.- The benthic diatom association at La Poza had low species richness and diversity due to the extreme environmental conditions determined by high salinity and temperature.

2.- The diatom associations in La Poza exhibited a patchy distribution.

3.- Due to this patchy distribution the association structure analysis was imprecise when using a sample size (300) estimated on the basis of separate samples from a single association.

4.- Higher temperature was most probably responsible for a lower number of species and diversity in La Poza than in a similar hypersaline environment.

ciales en el Estuario de Yaquina, Oregon. Trabajando con diatomeas epipélicas de la misma localidad, Amspoker (1977) estimó valores promedio de $H' = 4.075$ y $1 - \lambda = 0.865$ ($S = 390$), y en base a sus datos J' sería 0.712. Finalmente, Whiting (1983) calculó un valor promedio de $H' = 4.23$ ($S = 282$), que dió lugar a un valor de J' de 0.777, para diatomeas epipélicas de la Bahía de Netarts, Oregon.

Aunque es de esperarse que ambientes favorables tengan más especies y una diversidad mayor, valores de H' de 3.3 (La Poza) y 4.21 (Laguna Figueroa) estimados para asociaciones de diatomes en ambientes hipersalinos requieren de una explicación basada en los factores bióticos y abióticos que definen los microhabitats que sustentan tal diversidad. Por otro lado, el comportamiento distintivo de los índices utilizados también merece un análisis profundo acerca de la manera en que deben usarse e interpretarse.

McNaughton (1978) afirma que ecosistemas con una diversidad mayor (número de especies) pueden ser más estables, mientras que comunidades pobres en especies son inestables debido a la fuerte interacción entre especies. Margalef (1982) concuerda con el hecho de que sistemas con muchas especies pueden ser más estables o persistentes, pero pone énfasis en que esto es una correspondencia empírica, con irregularidades y excepciones; ambientes con condiciones de vida extremas constituyen tales excepciones. Pielou (1975) afirma que una estabilidad ambiental alta conlleva a una alta estabilidad en la comunidad, que a su vez permite una alta diversidad. Según Margulis *et al.* (1986), tapetes microbianos son comunidades climax cíclicamente estables. Por lo tanto, las condiciones ambientales se consideran estables, pero ya que también son severas, es baja la riqueza de especies así como la diversidad de especies.

Los valores calculados para los índices de diversidad por fecha se estimaron, de hecho, usando un tamaño de muestra de 1200, pero, de otra manera, se hubieran usado fracciones de individuos al trabajar con abundancias promedio. ¿Por qué fueron estos valores mayores que los valores por fecha promedio? El análisis anterior mostró que existe una asociación de diatomeas bentónicas

5.- Sediments were found to be a better substratum for diatoms than the microbial mats.

6.- The behavior of the indices used to assess species diversity in benthic diatom associations in this type of environments and those with a high species richness, suggests that the use and interpretation for this type of studies should be reviewed.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was funded by the Department of Biology of the Autonomous University of Baja California Sur. Computer time and software were furnished by CICESE. Daniel Loya aided in the use of the programs. Ramón Beltrán of SARH kindly supplied the data on temperature variations in Todos Santos, and Enrique González of the Departamento de Planificación of the State Government supplied the aerial pictures used for the descriptions of the study site. Figures and tables were made by David Urriaga. I am especially grateful to C. David McIntire for his review of an earlier manuscript and his suggestions on the scope of my research. Finally, I would like to thank Silvia Ibarra O., for always letting me use her laboratory, and Miriam Poumian for her aid during my working sessions there. Juan Gabriel Díaz Uribe aided in the determination of the sample size and elaboration of several M.S. Gilberto Vázquez corrected all errors found in tables and figures.

LITERATURE CITED

Amspoker, M.C. (1977). Distribution of intertidal diatoms associated with sediments in Yaquina Estuary, Oregon. Ph.D. Thesis, O.S.U. Corvallis, Oregon, USA, 172 pp.

Brower, J.E. and Zar, J.H. (1979). Field and laboratory methods for general ecology. Wm. C. Brown Co. Pub., Dubuque, Iowa, 194 pp.

Brown, S., Margulis, L., Ibarra, S. and Siqueiros, D. (1985). Desiccation resistance and contamination as mechanisms of GALA. *Biosystems*, 17: 337-360.

en La Poza; eso es, se puede considerar un biótomo constituido por manchones de poblaciones de diatomeas con una distribución más o menos al azar. Por tanto, el censo de 300 individuos por muestra fue realmente una subestimación causada por la distribución irregular de las poblaciones de diatomeas. Cuando se suman estas muestras para considerar una sola asociación, los valores de diversidad son mayores y más homogéneos, y en vista de que se basaron en un número mayor de especies se consideran más representativos. Según Peet (1974), los valores de J' son inadecuados ya que, por lo general, los valores de J' son subestimados porque se desconoce el número total de especies. En este caso, el tamaño de muestra mayor debería de dar lugar a un valor de J' más cercano a su valor máximo. Por esto, en La Poza se recomienda usar una muestra compuesta para analizar la estructura de las asociaciones de diatomeas bentónicas incluyendo la estimación del tamaño de muestra.

Cabe mencionar que se han llevado a cabo cálculos de índices por medio del censo de las poblaciones de diatomeas, mientras que los parámetros estimados normalmente se toman a nivel de comunidad. Sin embargo, el uso de las asociaciones de diatomeas y sus estructuras como herramientas para la caracterización de ambientes y por tanto comunidades enteras se puede considerar válido. Evidentemente, la estructura de las comunidades es en sí de interés ya que puede reflejar tensiones que ocurren en una comunidad como aquellas causadas por la contaminación. Asimismo, asociaciones de diatomeas como las encontradas en La Poza (y la microbiota en general) constituyen herramientas útiles para explicar o demostrar conceptos ecológicos generales.

CONCLUSIONES

1.- La asociación de diatomeas bentónicas en La Poza tuvo una riqueza y diversidad de especies baja debido a las condiciones ambientales extremas determinadas por la alta salinidad y temperatura.

2.- Las asociaciones de diatomeas en La Poza exhibieron una distribución irregular.

Cleve-Euler, A. (1968). Die diatomeen von Scheden und Finland. In: Verlag von Kramer. Bibliotheca Phycologica Band 5. Wheldon and Wesley, N.Y. First reprint.

Dor, I. and Ehrlich, A. (1987). The effect of salinity temperature gradients on the distribution of littoral microalgae in experimental solar ponds, Dead Sea area, Israel. *Marine Ecology*, 8(3): 193-205.

Ehrlich, A. and Dor, I. (1985). Photosynthetic microorganisms of the Gavish Sabkha. In: G.M. Friedman and W.E. Krumbein (eds.), *Ecological Studies*, 53, Hypersaline Ecosystems, Springer Verlag, pp. 163-182.

Goldman, J.C. and Carpenter, E.J. (1974). A kinetic approach to the effect of temperature on algal growth. *Limnology and Oceanography*, 19(5): 756-766.

Harper, M.A. (1977). Movements. In: D. Werner (ed.), *The Biology of Diatoms*, Botanical Monographs, pp. 224-249.

Hendey, N.I. (1964). An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part V: Bacillariophyceae (Diatoms). Fisheries Investigation Series IV:HMSO, London, 317 pp.

Holmes, R.W., Wilson, C.J. and Amspoker, M.C. (1981). Techniques for preparing permanent preparations of cleaned and uncleaned diatoms using Cumar R-9 a cumarone-indene resin. *Bacillaria*, (4): 21-27.

Hopkins, J.T. (1964). A study of the diatoms of the Ouse Estuary, Sussex. II. The ecology of the mud-flat diatom flora. *Journal of the Marine Biology Association U.K.*, 44: 333-341.

Horodysky, R.J. (1977). *Lyngbia* mats at Laguna Mormona, Baja California, Mexico: Comparison with Proterozoic Stromatolites. *Journal of Sedimentology and Petrology*, 47: 1305-1320.

Horodysky, R.J. and Von der Haar, S.J. (1975). Recent calcareous stromatolites from Laguna Mormona (Baja California), Mexico. *Journal of Sedimentology and Petrology*, 45: 894-905.

3.- Debido a esta distribución irregular, el análisis de la estructura de las asociaciones fue imprecisa al usar un tamaño de muestra (300) estimado en base a muestras separadas de una sola asociación.

4.- Las mayores temperaturas fueron probablemente la causa de que hubiera un número de especies y diversidad menores en La Poza que en un ambiente hipersalino similar.

5.- Se encontró que los sedimentos son un mejor sustrato para diatomeas que los tapetes microbianos.

6.- El comportamiento de los índices utilizados para determinar la diversidad de especies en asociaciones de diatomeas bentónicas en ambientes de este tipo y en aquellos con una alta riqueza de especies, sugiere que el uso y la interpretación en este tipo de estudios se debería de revisar.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo recibió apoyo financiero del Departamento de Biología de la Universidad Autónoma de Baja California Sur. El tiempo de computadora y programación fueron proporcionados por el CICESE. Daniel Loya ayudó en el uso de los programas. Los datos de las variaciones de temperatura en Todos Santos fueron amablemente proporcionados por Ramón Beltrán de la SARH, y Enrique González, del Departamento de Planificación del Gobierno Estatal, proporcionó las fotografías aéreas utilizadas en la descripción del área de estudio. Las figuras y tablas fueron elaboradas por David Urciaga. Agradezco especialmente a C. David McIntire por su revisión de un manuscrito previo y por sus sugerencias acerca del alcance de mi investigación. Finalmente, le agradezco a Silvia Ibarra O. el uso de su laboratorio y a Miriam Poumian su ayuda durante mis períodos de trabajo ahí. Juan Gabriel Díaz Uribe colaboró en la determinación del tamaño de muestra y la elaboración de varios M.S. Gilberto Vázquez corrigió los errores que se encontraron en las tablas y figuras.

Traducido al español por Christine Harris.

- Hustedt, F. (1930). Bacilliarophyta. In: A. Pasher, Die süßwasser flora Mitteleuropas. Otto Koeltz Science Pub., W. Germany, 466 pp.
- Hustedt, F. (1955). Marine littoral diatoms of Beaufort, North Carolina. Duke University Marine Station Bull., (6): 1-67.
- Hustedt, F. (1959). Die Jiesenalphen Deutschlands, Österreichs und ander Schweiz. In: L. Rabenhorst, Kryptogamen-Flora, Band VIII, P. I-II. Johnson Rep. Co., N.Y., 845 pp.
- Jorgensen, B.B., Revsbech, N.P. and Cohen, Y. (1983). Photosynthesis and structure of benthic microbial mats: Microelectrode and SEM studies of four cyanobacterial communities. Limnology and Oceanography, 28(6): 1705-1093.
- Kennett, D.M. and Hargraves, P.E. (1985). Benthic diatoms and sulfide fluctuations: Upper basin of Pettaquamscutt River, Rhode Island. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 21: 577-586.
- Margalef, R. (1982). Ecología. Omega, Barcelona, España, 951 pp.
- Margulis, L., Barghoorn, E.S., Ashendorf, D., Banerjee, S., Chase, D., Francis, S., Giovannoni, S. and Stolz, J.F. (1980). The microbial community at Laguna Figueroa, Baja California Sur, Mexico: Does it have Precambrian analogues? Precambrian Research, 11: 93-123.
- Margulis, L., Chase, D. and Guerrero, R. (1986). Microbial communities. Bio Science, 36(3): 160-170.
- McIntire, C.D. and Overton, W.S. (1971). Distributional patterns in assemblages of attached diatoms from Yaquina Estuary, Oregon. Ecology, 52: 758-777.
- McNaughton, S.J. (1978). Stability and diversity of ecological communities. Nature, 274(5668): 251-252.
- Patrick, R. (1978). Effects of trace metals in the aquatic ecosystem. American Scientist, 66: 185-191.
- Patrick, R. and Reimer, C.W. (1966). The diatoms of the United States exclusive of Alaska and Hawaii. Monographs of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 13: 688 pp.
- Peet, R.K. (1974). The measurement of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics, 5: 285-307.
- Pielou, E.C. (1969). An Introduction to Mathematical Ecology. Wiley Interscience, N.Y., 268 pp.
- Pielou, E.C. (1975). Ecological Diversity. Wiley and Sons, N.Y., 165 pp.
- Sanders, H.L. (1960). Benthic studies in Buzzards Bay. III. The structure of soft-bottom community. Limnology and Oceanography, 5: 138-153.
- Simpson, E. (1949). Measurement of diversity. Nature, 163: 688.
- Siqueiros-Beltrones, D.A. (1988). Diatomeas bentónicas de la Laguna Figueroa, Baja California. Ciencias Marinas, 14(2): 85-112.
- Siqueiros-Beltrones, D.A., Ibarra, S. y Loya, D. (1985). Una aproximación a la estructura florística de las diatomeas epifitas de *Zostera marina* y sus variaciones temporales en Bahía Falsa, San Quintín, B.C. Ciencias Marinas, 11(3): 69-88.
- Sokal, R.R. and Rohlf, F.J. (1980). Biometry. 2nd. Ed., W.H. Freeman Co., San Francisco, 859 pp.
- Whiting, M.C. (1983). Distributional patterns and taxonomic structure of diatom assemblages in Netarts Bay, Oregon. Ph.D. Thesis, O.S.U., Corvallis, Oregon, 138 pp.
- Wilson, K.V. (1956). A distribution-free test of analysis of variance hypothesis. Phycology Bulletin, 53(1): 96-101.
- Van Heurck, H. (1986). A Treatise on the Diatomeace. Weldon and Wesley, Hd. and Verlag Kramer, London, 558 pp.